

UNIVERSIDAD DE SALAMANCA

Departamento de Geología - Área de Paleontología

RESPUESTA DE LAS ASOCIACIONES DE COCOLITOFÓRIDOS A LOS CAMBIOS CLIMÁTICOS DEL CUATERNARIO FINAL

Reconstrucción de la dinámica superficial y climática del Mediterráneo occidental y del mar de Arabia

Elena Colmenero Hidalgo

TESIS DOCTORAL Salamanca 2004

UNIVERSIDAD DE SALAMANCA

Departamento de Geología



RESPUESTA DE LAS ASOCIACIONES DE COCOLITOFÓRIDOS A LOS CAMBIOS CLIMÁTICOS DEL CUATERNARIO FINAL: Reconstrucción de la dinámica superficial y climática del Mediterráneo occidental y del mar de Arabia

Elena Colmenero Hidalgo

TESIS DOCTORAL

Salamanca, 2004



Universidad de Salamanca Facultad de Ciencias Departamento de Geología – Área de Paleontología

RESPUESTA DE LAS ASOCIACIONES DE COCOLITOFÓRIDOS A LOS CAMBIOS CLIMÁTICOS DEL CUATERNARIO FINAL: Reconstrucción de la dinámica superficial y climática del Mediterráneo occidental y del mar de Arabia

Memoria presentada por Elena Colmenero Hidalgo para optar al Grado de Doctora en Ciencias Geológicas por la Universidad de Salamanca

Realizada bajo la dirección de los profesores

Prof. Dr. D. José-Abel Flores Villarejo

Prof. Dr. D. Francisco Javier Sierro Sánchez

Salamanca, marzo de 2004

D. José-Abel Flores Villarejo y D. Francisco Javier Sierro Sánchez, profesores titulares del Área de Paleontología, en el Departamento de Geología de la Facultad de Ciencias (Universidad de Salamanca)

CERTIFICAN:

que Dña. ELENA COLMENERO HIDALGO ha realizado, bajo nuestra supervisión, en el Departamento de Geología de la Universidad de Salamanca el trabajo:

RESPUESTA DE LAS ASOCIACIONES DE COCOLITOFÓRIDOS A LOS CAMBIOS CLIMÁTICOS DEL **CUATERNARIO FINAL:**

Reconstrucción de la dinámica superficial y climática del Mediterráneo occidental y del mar de Arabia

Y para que conste, firmamos el presente certificado en Salamanca, en marzo de 2004

Los directores

José-Abel Flores Villarejo Francisco Javier Sierro Sánchez

La doctoranda

Elena Colmenero Hidalgo

RESUMEN

En los últimos años, las investigaciones acerca del sistema climático terrestre y de sus características a lo largo del registro geológico han experimentado un gran auge. Gran cantidad de estudios tienen como objetivo aumentar los conocimientos acerca de la variabilidad climática del pasado en sus diferentes escalas, ya que estos datos son de gran importancia a la hora de construir y completar las bases de datos de los modelos de predicción climática. Los registros del pasado revelan que el clima no solamente oscila en ciclos de decenas de miles de años de duración controlados por las características de la órbita terrestre (ciclicidad orbital), sino que lo hace también en ciclos de menor duración y amplitud (milenarios, seculares o incluso decenales) superpuestos a los anteriores. La estrecha relación entre los océanos y la atmósfera y el decisivo papel que ambos componentes desempeñan en el sistema climático hacen que incluso pequeñas oscilaciones de este último hayan quedado registradas de múltiples maneras en los sedimentos marinos. Por ejemplo, los cambios en las propiedades de las masas de agua causan variaciones en la composición de las distintas poblaciones de organismos marinos; así, el estudio de las asociaciones de cocolitofóridos y de sus cambios a lo largo del registro sedimentario contenido en testigos oceánicos es una de las herramientas utilizada en estas reconstrucciones paleoceanográficas. Cada taxón de cocolitofórido presenta unos requerimientos ecológicos concretos, de tal forma que algunos de ellos pueden ser usados como trazadores de determinadas masas de agua o condiciones ambientales. Por otro lado, la comparación de los registros de cocolitofóridos con los de otros indicadores paleoceanográficos proporciona, con frecuencia, nueva y valiosa información acerca del hábitat de estos organismos, cuya interpretación paleoecológica es, en algunos casos, bastante incompleta.

Partiendo de estas premisas, y con el doble objetivo de proporcionar un nuevo enfoque a las reconstrucciones paleoceanográficas existentes y, a la vez, investigar y verificar el significado paleoecológico de los cocolitofóridos, se ha estudiado el registro fósil de las poblaciones de estos organismos fotosintéticos en cinco testigos oceánicos. Tres de ellos -los localizados en el margen ibérico- proporcionan un registro de alta resolución de los últimos 50.000 años de la historia de la Tierra, mientras que los otros dos, recuperados frente a las costas de Omán en el mar de Arabia, contienen material sedimentado a lo largo de los últimos tres ciclos climáticos (280.000 años). Esta elección ha permitido el estudio de los mismos taxones de cocolitofóridos en distintos contextos temporales y geográficos.

La interpretación conjunta de los testigos del margen ibérico muestra diferencias en productividad y en la dinámica oceánica en el ámbito del área de estudio. El Holoceno se caracteriza en el mar de Alborán por una gran abundancia de cocolitofóridos, mientras que los taxones oligotróficos son más comunes en el golfo de Cádiz, confirmando las conclusiones -mayor productividad en este área mediterránea- de investigaciones anteriores (Abrantes, 1988; Bárcena *et al.*, 2001). Sin embargo, durante la época glacial las abundancias son similares en el golfo de Cádiz y en el Mediterráneo occidental, aunque los registros de cocolitofóridos apuntan a mayores temperaturas en Cádiz, en concordancia con otros indicadores (Cacho *et al.*, 1999; 2001). Los interestadiales Dansgaard-Oeschger (más templados) son los intervalos de mayor productividad, pese al posible incremento de la disolución (Cacho *et al.*, 2000). Durante los eventos Heinrich y los estadiales Dansgaard-Oeschger (episodios fríos), las menores abundancias absolutas y las caídas de los taxones eutróficos son interpretados como indicativos de la caída de la productividad superficial. En estos intervalos, los

incrementos de *Florisphaera profunda* en el golfo de Cádiz marcan la estratificación de la columna de agua atlántica, mientras que su escasa respuesta del lado mediterráneo puede haber sido debida a las bajas temperaturas -especialmente durante los eventos Heinrich- y a la intensificación de la circulación superficial en este mar. En todo el margen ibérico, los incrementos de *Emiliania huxleyi* (>4 μ m), *Helicosphaera carteri* y *Syracosphaera* spp. durante estos eventos son indicativos de la aparición de masas de agua superficiales frías, de baja salinidad y con cierta turbidez. En el mar Catalano-Balear, la menor claridad de la señal de los registros de cocolitofóridos durante estos eventos se debe posiblemente a la menor influencia de las aguas atlánticas y a la localización de este testigo en un área más septentrional, fuertemente influenciada por la llegada de masas de aire polar a través del continente europeo. En los tres testigos, la práctica desaparición de *E. huxleyi* (>4 μ m) tras la deglaciación, señalada ya en otros estudios (Verbeek, 1990; Flores *et al.*, 1997; Weaver *et al.*, 1999), indica que se trata de un taxón de aguas frías. El horizonte en el que se produce esta disminución es propuesto como marcador del inicio del Holoceno en el sector estudiado.

En el mar de Arabia las mayores abundancias de cocolitofóridos coinciden con periodos de fuerte actividad del monzón del sudoeste, mientras que el aumento de los taxones oligotróficos y fríos y el descenso de la producción de estos organismos durante los periodos glaciales indican su debilitamiento en estos intervalos. El registro de los taxones eutróficos (el grupo de los pequeños placolitos) presenta una ciclicidad asociada a la insolación en bajas latitudes, en la que predominan los ciclos de precesión -que controlan la mayor parte de la dinámica monzonal-, aunque también están representados los ciclos de excentricidad, que son los responsables de los ciclos de glaciación/deglaciación en latitudes altas y medias.

Los datos obtenidos acerca de los diferentes taxones de cocolitofóridos en los distintos contextos oceánicos estudiados permiten proponer nuevos significados paleoecológicos en muchos casos y, además, demostrar la utilidad de los cocolitofóridos como indicadores en reconstrucciones paleoceanográficas y paleoclimáticas, tanto a escala orbital como suborbital.

ABSTRACT

In recent years, research into the Earth's climatic system and its characteristics along the geological record has burgeoned. The aim of many such studies is to increase knowledge about past climatic variability at different timescales, owing to the increasing importance of these data in the construction and completion of climatic prediction models and their databases. Past records reveal that climate not only oscillates in cycles lasting tens of thousands of years, controlled by the characteristics of the Earth's orbit (orbital cyclicity), but that it also oscillates in cycles of shorter duration and amplitude (millennial, centennial and even decadal) superposed over the previous ones. The intimate relationship between the oceans and the atmosphere and the decisive function of both components in the climatic system have led even small climatic oscillations to be recorded in many different ways in marine sediments. For instance, changes in the properties of water masses cause variations in the composition of the different populations of marine organisms; thus, the study of coccolithophore assemblages and of their changes along the sedimentary record contained in oceanic cores is one of the tools used in these paleoceanographic reconstructions. Each coccolithophore taxon has a defined set of ecological requirements, in such a way that some of them can be used as tracers of specific water masses or environmental conditions. Moreover, the comparison of coccolithophore records with those of other paleoceanographic proxies often provides new and valuable information about the habitat of these organisms, whose paleoecologic interpretation is, in some cases, somewhat incomplete.

On this basis, and with the dual aim of providing a new approach to existing paleoceanographic reconstructions and investigating and verifying the paleoecological meaning of coccolithophores, the fossil record of the populations of these photosynthetic organisms has been studied in five sediment cores. Three of them (those located along the Iberian Margin) provide a high-resolution record of the last 50,000 years of the Earth's History, whereas the other two (recovered off the coast of Oman in the Arabian Sea) contain material deposited along the last three climatic cycles (280,000 years). This selection has allowed study of the same coccolithophore taxa in different temporal and geographic contexts.

Joint interpretation of the Iberian Margin cores reveals differences in productivity and oceanic dynamics in the study area. In the Alboran Sea, the Holocene is characterized by marked abundances of coccolithophores, whereas oligotrophic taxa are more common in the Gulf of Cadiz. This confirms the conclusions -greater productivity in this Mediterranean area- of previous studies (Abrantes, 1988; Bárcena *et al.*, 2001). However, during the glacial period the abundances were similar in the Gulf of Cadiz and Western Mediterranean, although the coccolithophore records indicate higher temperatures in the Cadiz area, in agreement with other proxies (Cacho *et al.*, 1999; 2001). Dansgaard-Oeschger Interstadials (temperate) are the intervals showing the greatest productivity in the glacial period, despite possible increases in the dissolution rate (Cacho *et al.*, 2000). During Heinrich Events and Dansgaard-Oeschger Stadials (cold episodes), lower absolute abundances and the decrease in eutrophic taxa are interpreted as being indicators of the decline in superficial productivity. In these intervals, the increases in *Florisphaera profunda* in the Gulf of Cadiz mark the stratification of the Atlantic water column, while its low response on the Mediterranean side might have been caused by low temperatures -especially during Heinrich Events- and by the intensification of surface water circulation in this sea. Throughout the Iberian Margin, the increases in *Emiliania huxleyi* (>4 µm), *Helicosphaera carteri* and *Syracosphaera* spp. during these events indicate the appearance of turbid, fresher and colder surface water masses. In the Catalonian-Balearic Sea, coccolithophore records are not as clear as those recovered from the Alboran Sea; this is probably due to the less marked influence of Atlantic waters and to the location of this core in a more northern area, strongly influenced by the arrival of polar air masses across the European continent. In the three cores, the almost complete disappearance of *E. huxleyi* (>4 μ m) after the Deglaciation -already observed in other studies (Verbeek, 1990; Flores *et al.*, 1997; Weaver *et al.*, 1999)- indicates that this is a cold-water taxon. The horizon in which this decrease takes place is proposed as a marker of the beginning of the Holocene in the sector studied.

In the Arabian Sea, the highest coccolithophore abundances coincide with periods of stronger summer monsoons, while the increase in cold and oligotrophic taxa and the reduction in coccolithophore production during the glacial periods point to a weakening of such monsoons in these intervals. The records of eutrophic taxa (the small placoliths group) displays a cyclic pattern associated with insolation in low latitudes, in which precession cycles -which control most monsoon dynamics- predominate, although eccentricity cycles -responsible for the glaciation/deglaciation cycles in medium and high latitudes- are also represented.

The data about the different coccolithophore taxa collected in the oceanic contexts studied allow us, in most cases, to propose new paleoecological meanings and, in addition, demonstrate the usefulness of coccolithophores as proxies in paleoclimatic and paleoceanographic reconstructions at both at orbital and suborbital timescales.

AGRADECIMIENTOS

La Memoria de Tesis Doctoral que presento resume cuatro años de trabajo, esfuerzo y aprendizaje, pero también de nuevas experiencias, enriquecimiento profesional y personal y muy buenos ratos que han hecho que todo esto haya merecido la pena. Pero no puedo terminar sin expresar mi enorme agradecimiento a todas las personas que han contribuido con su colaboración y apoyo a lo largo de estos años.

A mis directores de Tesis, los Drs. José-Abel Flores Villarejo y Francisco Javier Sierro Sánchez, les agradezco enormemente el apoyo, los consejos y las opiniones que me han ido ofreciendo durante estos años. Y también la confianza que depositaron en mí encomendándome esta investigación. Gracias por introducirme en la Paleoceanografía y la Micropaleontología y ofrecerme la oportunidad de trabajar en un tema tan interesante.

A la Dra. M^a Ángeles Bárcena Pernía quiero agradecerle su colaboración, opiniones y consejos respecto a esta investigación, y su apoyo continuo a lo largo de todo este tiempo.

Quiero agradecer al resto de miembros del Área de Paleontología (Drs. Jorge Civis, Maruja Valle, J. Ángel González y Rosario Rivas) su acogida y su ayuda durante este tiempo. A Jesús (Chuchy) Roncero y a José Ignacio Martín Cruz, su ayuda en la preparación de las muestras y en las técnicas de laboratorio. Y también, al Dr. Roberto Therón, su disponibilidad en atender mis dudas estadísticas e informáticas.

Agradezco al Dr. Joan O. Grimalt (IIQAB-CSIC, Barcelona) que me brindase la oportunidad de realizar una estancia de investigación en su equipo para iniciarse en el estudio de los Biomarcadores Moleculares. Gracias también por todo el apoyo, consejos y opiniones recibidas a vuelta de email.

I would also like to express my deepest gratitude to Professor Hisatake Okada for hosting me in his laboratory at Hokkaido University (Japan). I will always remember that stay as a great scientific and personal experience. Special thanks (also to Mrs. Okada) for introducing me in the Japanese culture, way of life and wildlife (berries and flowers and other eatable things). Doomo arigatoo gozaimasu.

I also wish to express my gratitude to Drs. Joachim Schönfeld (GEOMAR, Germany) and Ludvig Löwemark (Academia Sinica, Taiwan) for their contributions, collaboration and help during the research on core M39029-7 and after, and for their great encouragement all the time.

Mi agradecimiento también a las personas que forman parte del grupo de investigación y a la gente de la Facultad. A Santi, Bartolo, y muy especialmente a José Gravalosa por ayudarme y aconsejarme con la informática. A Abel, Paco y Lines por el estupendo ambiente de camaradería que han sabido crear en el grupo y que hace que sea muy fácil trabajar. A José, Marta e Isabel (y Carmen) por ser unos estupendos compañeros de despachos (así, en plural) a lo largo de estos años, y por las conversaciones de todo tipo y las risas que ayudan a venir a la Facultad. A las nuevas incorporaciones (Verónica, Juan, Gatsby, Rubén y Beatriz) que han contribuido a enriquecer al grupo. Y a todos los que pasan y han pasado temporadas con nosotros y que nos han traído nuevas ideas y experiencias, como los Drs. Uli Zielinski, Sabine Becquey y Maria Ángela Bassetti, Fabiola (Inst. Jaume Almera-CSIC) y Raquel y Patri (Univ. de Vigo).

Muchas gracias también a la gente de la Univ. de Barcelona (Jaime, Isabel Cacho y Ana) y a la del Laboratorio 321 del IIQAB-CSIC (Belén, Cons, Montse, Tirso y también Teresa) por vuestra colaboración y apoyo por correo electrónico y cuando nos hemos visto aquí, en Barcelona, en Lisboa o en los congresos. Por el divertido viaje de muestreo a Aix-en-Provence y la no menos divertida campaña por el Caribe (¿eh, Cons?). Y a Lluïsa Cros (ICM-CSIC), por sus ánimos y su ayuda.

Y a los que me han apoyado desde fuera (de la Paleoceanografía y, poco a poco, de Salamanca). A Mariam y Cris (ahora sí me puedo ir a triscar por ahí -espero), a Silvia, José Nespereira, Óscar,... A los no geolocos (Anacho, Sonia y Juanma, Sonia y Paco, Noelia, Jesús, Roberto, Emilio, Pedro y demás...); especialmente a Sonia G. y Noe, a quienes animo con sus respectivas... Y a la sección coralista y excoralista del C. Universitario y de La Stigia. Sobre todo a Marta, por tener siempre hueco para un té y por estar destinada al Jerte y las Hurdes, tan cerca y tan bonitos de visitar.

A Julio y a su familia (especialmente a Luque y Manolo), por su apoyo y sus ánimos. Por aquellas vacaciones en la playa para recargar pilas y por las muchas invitaciones a todo tipo de cosas durante estos años. A Julio, por todo, pero sobre todo por aguantarme cuando me he agobiado, por estar ahí siempre que lo he necesitado y por animarme siempre. Espero que te guste, tnto.

Y gracias especialmente a mis padres. Por tener la suerte de que entendáis lo que hago y que sea importante también para vosotros. Por vuestro cariño, vuestro apoyo y vuestros consejos (también profesionales). Por animarme a viajar y a aprovechar las oportunidades. Y por ser capaces de soportar otra Tesis, tantos años después.

La realización de esta Tesis Doctoral ha sido posible gracias a la concesión de la beca predoctoral AP99-09432373 del Programa Nacional de Formación de Profesorado Universitario (FPU) del Ministerio de Educación, Cultura y Deportes, y a la financiación de los proyectos CLI98-1002-C02-02, REN2003-08642-C02-02/CLI y BTE2002-04670 (Ministerio de Ciencia y Tecnología) y PROMESS I (Unión Europea). Adicionalmente, se ha obtenido financiación de la Universidad de Salamanca a través del Programa de Difusión de Resultados de Investigación.

PRESENTACIÓN Y OBJETIVOS

Esta Tesis Doctoral se centra en el análisis micropaleontológico de las asociaciones de cocolitofóridos registradas en los sedimentos oceánicos como medio para efectuar una reconstrucción paleoceanográfica y paleoclimática de los últimos 280.000 años de la historia terrestre. Los cocolitofóridos son minúsculas algas pardas unicelulares y planctónicas que tienen la particularidad de poder rodearse de una coraza calcárea o cocosfera formada por varias placas o cocolitos. Considerando que las distintas asociaciones de cocolitofóridos caracterizan diferentes ambientes oceanográficos, la composición de las mismas -una vez fosilizadas en los sedimentos marinos- es indicativa de estos mismos rasgos oceánicos en el pasado. A la vez, este conocimiento -apoyado además en datos obtenidos mediante otras técnicas analíticas- posibilita profundizar en la comprensión del significado paleoecológico de cada especie. La comparación de estos resultados con los obtenidos en otras investigaciones permite obtener una imagen integrada y global de las condiciones climáticas pretéritas, de sus cambios y, finalmente, de las causas aproximadas de éstos.

El clima de los últimos millones de años presenta una gran variabilidad, con cambios a diferentes escalas y frecuencias temporales. Mientras que las variaciones de mayor amplitud están controladas por causas astronómicas (Teoría de Milankovitch -Shackleton, 1967), las oscilaciones de menor rango están ligadas posiblemente a fluctuaciones en la dinámica interna del sistema climático terrestre y a pequeñas variaciones en la cantidad de radiación solar (por ejemplo, Bond *et al.*, 1993; 2001; MacAyeal, 1993a, b; van Kreveld *et al.*, 2000). A causa de las diferentes escalas temporales, el estudio de la respuesta de las asociaciones de registros climáticos con diferente resolución temporal. Por ello, se han seleccionado cinco testigos oceánicos, tres en el margen de la Península Ibérica (Atlántico-Mediterráneo) y dos en el margen de Omán (mar de Arabia occidental). En los testigos del mar de Arabia se ha estudiado el registro de las asociaciones de cocolitofóridos de los últimos 280.000 años -tres ciclos glaciales- mientras que en los testigos del margen ibérico se han analizado únicamente los últimos 50.000 años (parte del último periodo glacial), caracterizados por la existencia de variaciones climáticas milenarias, seculares e incluso decenales.

El estudio de sedimentos de dos áreas geográficas tan dispares permite abordar de manera global el análisis paleoecológico de las diferentes especies de cocolitofóridos a partir de su respuesta a la actuación de dinámicas oceánicas diferentes (la dinámica del Atlántico norte, dominada por la oscilación del frente Polar, y la dinámica del Índico y del sudeste de Asia, fundamentalmente monzonal). A pesar del aislamiento aparente entre ambos sistemas climáticos, las últimas evidencias indican que tanto ellos como el resto están fuertemente interrelacionados a través de conexiones atmosféricas (Leuschner y Sirocko, 2000; 2003; Zahn, 2003) ya que, por ejemplo, las variaciones experimentadas por el frente Polar en el Ártico determinan la cantidad de precipitaciones de nieve en el interior asiático, que controla en parte la intensidad del monzón (Clemens y Prell, 1991). La influencia de los cambios climáticos de las altas latitudes (a escala glacial/interglacial y milenaria o inferior) en la dinámica monzonal queda patente al registrarse variaciones en la intensidad del monzón sincrónicas con todos estos fenómenos.

Por todo ello, la realización de esta Tesis Doctoral ha sido abordada planteando una serie de **objetivos**. De manera general, se pretende realizar una reconstrucción aproximada de la paleoceanografía y paleoclimatología de las áreas de estudio utilizando como herramienta principal el estudio y análisis de las asociaciones de cocolitofóridos y de sus variaciones. Con ello se busca, en primer lugar, contribuir al aumento del conocimiento acerca de los cambios climáticos que se producen globalmente a escala orbital y suborbital, de su dinámica y de sus posibles causas. En segundo lugar, se pretende demostrar la utilidad de los cocolitofóridos como indicadores paleoceanográficos y paleoclimáticos y mejorar la interpretación paleoecológica de los taxones más representativos.

Estos propósitos generales están divididos en una serie de objetivos de carácter más concreto:

- el análisis general de las asociaciones de cocolitofóridos de los testigos del margen ibérico (Capítulos 10 a 13) persigue conocer la respuesta de éstas a los cambios climáticos de rango milenario o secular, comparar sus registros con los de otros indicadores (micropaleontológicos, biogeoquímicos, isotópicos, sedimentarios,...), observar las posibles diferencias de comportamiento entre ambos lados del estrecho de Gibraltar, dar nueva información paleoambiental sobre los eventos climáticos bruscos y mejorar la bioestratigrafía de cocolitofóridos de la zona de los últimos 50.000 años.

- el estudio biométrico de la especie de cocolitofórido *Emiliania huxleyi* (Capítulo 9) busca -mediante la medida y comparación de los parámetros morfométricos de varios ejemplares de distintas muestrasverificar la posible existencia de varios morfotipos de este taxón en las masas de agua del Atlántico norte y del Mediterráneo, conocer más datos acerca de su comportamiento y condicionantes ecológicos y determinar su distribución temporal y significado bioestratigráfico desde el último máximo glacial.

- el análisis de los materiales procedentes del mar de Arabia (Capítulos 14 y 15) permite plantear como objetivo el estudio del comportamiento de los distintos taxones de cocolitofóridos en relación con la dinámica monzonal y sus variaciones en función de la ciclicidad a escala orbital; a lo largo de este proceso se busca conocer sus preferencias en cuestiones referentes a la productividad o estratificación de las aguas en un medio dominado por surgencias estacionales, además de poder analizar la posible ciclicidad de sus registros y su relación con el resto de indicadores paleoceanográficos de estos testigos.

- la recopilación de todos estos nuevos datos persigue incrementar la cantidad de información disponible acerca de los posibles hábitats de cada taxón de cocolitofórido al interpretar sus variaciones en el registro sedimentario -provocadas por los cambios de las masas de agua- y definir mejor su significado paleoecológico (Capítulo 16).

Esta memoria de Tesis Doctoral ha sido confeccionada como un manuscrito original que sintetiza los aspectos generales de la investigación realizada. No obstante, una parte de estos estudios han sido o están siendo publicados en forma de artículos científicos:

- gran parte del estudio biométrico de la especie de cocolitofórido *Emiliania huxleyi* (Capítulo 9) ha sido incluido en Colmenero-Hidalgo, E., Flores, J.-A. y Sierro, F.J. (2002). "Biometry of *Emiliania huxleyi* and its biostratigraphic significance in the Eastern North Atlantic Ocean and Western Mediterranean Sea in the last 20,000 years". *Marine Micropaleontology*, 46, 247-263.

- parte de la investigación referente a los testigos del golfo de Cádiz (M39029-7) y mar de Alborán (MD95-2043) (margen ibérico, Capítulo 11) está siendo editado bajo la referencia Colmenero-Hidalgo, E., Flores, J.-A., Sierro, F.J., Bárcena, M.A., Löwemark, L, Schönfeld, J. y Grimalt, J.O. "Ocean surface water response to short-term climate changes revealed by coccolithophores from the Gulf of Cadiz (NE Atlantic) and Alboran Sea (W Mediterranean)". *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, en prensa, 2004.

ÍNDICE

Resumen	. i
Abstract	iii
Agradecimientos	v
Presentación y Objetivos	vii
Índice	xi

INTRODUCCIÓN

1 PALEOCLIMATOLOGÍA Y PALEOCEANOGRAFÍA	
1.1 El clima en la sociedad actual	3
1.2 La Paleoclimatología	3
1.3 Relación clima-océano	4
1.4 La teoría de Milankovitch y el control orbital de las variaciones climáticas	6
1.5 Variaciones climáticas suborbitales1.5.1 Oscilaciones climáticas durante la época glacial: eventos Heinrich y ciclos	9
Dansgaard-Oeschger	10
2 REGISTROS CLIMÁTICOS	
2.1 Los archivos del clima	. 13
2.2 Indicadores paleoclimáticos en los sedimentos marinos	. 15
2.2.1 Indicadores geofísicos	15
2.2.2 Indicadores geoquímicos	. 16
2.2.3 Indicadores sedimentológicos	. 16
2.2.4 Indicadores biogeoquímicos y biomarcadores moleculares	17
2.2.5 Indicadores micropaleontológicos	17
3 LOS COCOLITOFÓRIDOS COMO INDICADORES PALEOCEANOGRÁFICOS Y	
PALEOCLIMÁTICOS	
3.1 Introducción	19
3.2 Nanofósiles calcáreos versus cocolitofóridos	. 19
3.2.1 Heterococolitos y holococolitos	20
3.2.2 Nanolitos	20
3.2.3 Ciclo de vida de los cocolitofóridos	. 22
3.2.4 Transporte y sedimentación de los cocolitos	22
3.3 Ecología y paleoecología de los cocolitofóridos	
3.3.1 Requerimientos ecológicos	23
3.3.2 Las asociaciones de cocolitofóridos y la dinámica monzonal	24
3.4 Características ecológicas de los taxones de este estudio	24
3.4.1 Taxones de la zona fótica superior	. 26
3.4.2 Taxones de la zona fótica media	33
3.4.3 Taxones de la zona fótica inferior	33

4.- OCEANOGRAFÍA Y PALEOCEANOGRAFÍA DE LAS ÁREAS DE ESTUDIO

4.1 El Mediterráneo occidental y su relación con el océano Atlántico	35
4.1.1 Hidrodinámica del golfo de Cádiz	37
4.1.2 El mar de Alborán	38
4.1.3 El mar Catalano-Balear	39
4.2 Los monzones y el mar de Arabia	
4.2.1 El sistema monzónico asiático	40
4.2.2 Dinámica del monzón de la India	
4.2.3 Registro paleoceanográfico de la dinámica monzonal en el mar de Arabia	

METODOLOGÍA ANALÍTICA

.

5 MUESTREO Y PREPARACIÓN DE LOS MATERIALES
5.1 Introducción 4 ⁴
5.2 Técnicas de muestreo
5.3 Técnicas de preparación de láminas
5.3.1 Preparación de láminas para estudios con microscopía óptica 48
5.3.2 Preparación de láminas para estudios con microscopía electrónica de
barrido
6 OBSERVACIÓN Y RECUENTO DE COCOLITOS
6.1 Introducción 55
6.2 Observaciones y recuentos con microscopio óptico
6.2.1 Recuentos 50
6.2.2 Estimación del grado de preservación 50
6.2.3 Estudios biométricos con microscopio óptico 5'
6.3 El microscopio electrónico de barrido
7 TRATAMIENTO DE LOS DATOS
7.1 Fórmulas y cálculos aplicados a los datos obtenidos
7.1.1 Abundancias absolutas y tasas de acumulación de cocolitos
7.1.2 Cálculo del Índice de Diversidad de Shannon-Weaver60
7.1.3 Cálculo de la Relación N 6
7.1.4 Cálculos biométricos 6
7.2 Análisis espectral
7.2.1 Introducción
7.2.2 Métodos de análisis espectral62
7.2.3 El método Blackman-Tukey. Análisis espectral simple y cruzado 64

EL MARGEN IBÉRICO. RESPUESTA DE LOS COCOLITOFÓRIDOS A LOS CAMBIOS CLIMÁTICOS SUBORBITALES Y A LA TRANSICIÓN GLACIAL-INTERGLACIAL

8.- MATERIALES

8.1 El testigo M39029-7
8.1.1 Localización y descripción 69
8.1.2 Cronoestratigrafía
8.2 El testigo MD95-2043
8.2.1 Localización y descripción
8.2.2 Cronoestratigrafía
8.3 El testigo MD99-2343
8.3.1 Localización y descripción
8.3.2 Cronoestratigrafía
P SIGNIFICADO BIOESTRATIGRÁFICO Y PALEOECOLÓGICO DE LAS FORMAS DE EMILIANIA HUXLEYI EN EL ATLÁNTICO CENTRAL Y EL MEDITERRÁNEO OCCIDENTAL DURANTE LOS ÚLTIMOS 21.000 AÑOS
9.1 Área de estudio y testigos implicados
9.2 Resultados del estudio biométrico
9.3 Implicaciones taxonómicas del análisis biométrico 83
9.4 Implicaciones bioestratigráficas y paleoecológicas
10 RECUENTOS GENERALES DE LAS ASOCIACIONES DE COCOLITOFÓRIDOS: RESULTADOS
10.1 Consideraciones taxonómicas previas
10.2 Distribución estratigráfica de las asociaciones de cocolitofóridos en el
testigo M39029-7
10.2.1 Estadios glaciales
10.2.2 La deglaciación
10.2.3 El Holoceno
10.3 Las asociaciones de cocolitofóridos en el testigo MD95-204394
10.3.1 Estadios glaciales 94
10.3.2 La deglaciación 96
10.4.1 Encirclination 10.4.1 Encirclination
10.4.2. La daglagiagión
10.4.2 La deglaciación 99
11 LAS ASOCIACIONES DE COCOLITOFÓRIDOS DEL GOLFO DE CÁDIZ Y MAR DE ALBORÁN DURANTE LOS ÚLTIMOS 52.000 AÑOS
11.1 Introducción 101
11.2 Los cocolitofóridos y las temperaturas superficiales marinas

11.3 Producción de cocolitofóridos y paleoproductividad	103
11.3.1 Indicadores y tendencias generales de producción de cocolitofóridos en los	
últimos 52.000 años	104
11.3.2 Florisphaera profunda y la productividad de cocolitofóridos	106
11.3.3 Producción y preservación de cocolitofóridos	109
11.3.4 Productividad de cocolitofóridos durante la deglaciación	109
11.4 Las asociaciones de cocolitofóridos y los eventos Heinrich	
11.4.1 Los eventos Heinrich en el golfo de Cádiz	115
11.4.2 El mar de Alborán	118
11.5 Respuesta de los cocolitofóridos a los ciclos Dansgaard-Oeschger	121
12 VARIABILIDAD CLIMÁTICA EN EL MEDITERRÁNEO NOROCCIDENTAL:	
EVIDENCIAS EN LOS REGISTROS DE COCOLITOFÓRIDOS DEL TESTIGO	
MD99-2343	
12.1 Preservación y disolución de los cocolitofóridos	123
12.2 Productividad primaria en el mar Catalano-Balear	
12.2.1 Variaciones de abundancias absolutas	124
12.2.2 El intervalo glacial: cambios en la productividad asociados a las	
oscilaciones milenarias	124
12.2.3 La deglaciación y el Holoceno inferior	126
12.2.4 El Holoceno más reciente	129
12.3 El último periodo glacial en el Mediterráneo noroccidental	
12.3.1 Conocimientos paleoceanográficos previos	130
12.3.2 Eventos Heinrich y estadiales de ciclos Dansgaard-Oeschger	131
12.3.3 Interestadiales de los ciclos Dansgaard-Oeschger	133
13 PALEOCEANOGRAFÍA DEL MARGEN IBÉRICO	
13.1 Ciclicidad milenaria en el último periodo glacial	
13.1.1 Variaciones de temperaturas, gradiente térmico e influencia de la	
conexión marina y atmosférica	135
13.1.2 Productividad, preservación y variabilidad milenaria	136
13.1.3 Respuesta de Helicosphaera carteri y de Syracosphaera spp. a la	
ciclicidad milenaria	139
13.1.4 Propuesta de reconstrucción paleoceanográfica de las masas de agua del	
margen ibérico durante el periodo glacial	141
13.2 El cambio de escenario paleoceanográfico: el Holoceno y la deglaciación	
13.2.1 Cambios en la productividad de las aguas ¿Influencia de las TSM o del	
nivel del mar?	143
13.2.2 Diferencias en la productividad de cocolitofóridos durante el Holoceno	144
13.2.3 Ciclicidad milenaria y submilenaria durante el Holoceno	144

COMPORTAMIENTO DE LAS ASOCIACIONES DE COCOLITOFÓRIDOS ANTE LA DINÁMICA MONZONAL

14. RESULTADOS DEL ESTUDIO DE LAS ASOCIACIONES DE
COCOLITOFÓRIDOS DE LOS TESTIGOS ODP 723A-B Y ODP 722B
14.1 Consideraciones taxonómicas previas
14.2- El testigo ODP 723A-B
14.2.1 Localización y descripción 148
14.2.2 Cronoestratigrafía 149
14.2.3 Preservación de los cocolitos
14.2.4 Índices de abundancia
14.2.5 Distribución estratigráfica de los taxones de cocolitos 152
14.3- El testigo ODP 722B
14.3.1 Localización y litología
14.3.2 Cronoestratigrafía 153
14.3.3 Preservación de los cocolitos
14.3.4 Índices de abundancia
14.3.5 Distribución de las asociaciones de cocolitofóridos en el registro
15. RESPUESTA DE LAS ASOCIACIONES DE COCOLITOFÓRIDOS A LA DINÁMICA MONZONAL
15.1 Introducción
15.2 Producción de cocolitos y dinámica monzonal
15.3 Los cocolitofóridos y la dinámica monzonal
15.4 ;Reflejan los cocolitofóridos la estacionalidad monzonal?
15.5 Análisis espectral

PALEOECOLOGÍA DE LOS COCOLITOFÓRIDOS

16. INTERPRETACIÓN PALEOECOLÓGICA DE LOS COCOLITOFÓRIDOS

16.1 Indicadores de influencia costera y de aporte continental	. 171
16.1.1 Los cocolitos retrabajados como indicadores de aporte continental	171
16.1.2 Significado de Helicosphaera carteri y Syracosphaera spp.	172
16.1.3 El caso de <i>Coccolithus pelagicus</i>	.174
16.2 Respuesta a las temperaturas superficiales marinas	175
16.2.1 Indicadores de temperaturas bajas	175
16.2.2 Indicadores de aguas cálidas	176
16.3 Los cocolitofóridos y la productividad primaria	. 177
16.3.1 Indicadores de alta productividad primaria en la zona fótica superior	. 177
16.3.2 Indicadores de descenso de la productividad primaria en la zona fótica superior	178
16.3.3 Significado de <i>Emiliania huxleyi/Emiliania huxleyi</i> (<4 µm)	179

CONCLUSIONES

17. CONCLUSIONES	

APÉNDICES

Apéndice I. Lista general de los taxones de cocolitofóridos observados en este estudio	189
Apéndice II. Datos adicionales de los testigos estudiados	. 193
Apéndice III. Glosario, abreviaturas y direcciones de internet	203
Apéndice IV. Archivos electrónicos adjuntos a esta Memoria	. 211

BIBLIOGRAFÍA

Divilogi ana	Bibliografía									
--------------	--------------	--	--	--	--	--	--	--	--	--

LÁMINAS FOTOGRÁFICAS

Láminas fotográficas		. 240
----------------------	--	-------

INTRODUCCIÓN

1. PALEOCLIMATOLOGÍA Y PALEOCEANOGRAFÍA

1.1.- EL CLIMA EN LA SOCIEDAD ACTUAL

Cada vez es más frecuente encontrar noticias relacionadas con el clima y el cambio climático en los medios de comunicación. Esta tendencia parece responder a un aumento del interés de la sociedad por el clima y su influencia en el desarrollo de las civilizaciones, unido al hecho de que por primera vez en la historia del planeta la Humanidad es consciente de su capacidad de modificar el clima global alterando la composición de la atmósfera y la superficie terrestre mediante la actividad industrial, las talas masivas de árboles y otras actividades. La evidencia de que estas actividades están afectando al clima ha hecho que organismos como la ONU comiencen a movilizarse generando programas internacionales de estudio de estos cambios (por ejemplo, el Programa Mundial de Investigaciones Climáticas -WCRP- o el Programa Internacional Geosfera-Biosfera -IGBP) con el fin de conocer y prevenir los posibles efectos de futuros cambios climáticos en la sociedad actual.

Todas estas iniciativas internacionales se han encontrado con la necesidad de conocer más acerca del sistema climático terrestre y de la influencia que en él tienen las actividades antrópicas, como paso previo a la predicción de futuras tendencias y cambios. Para ello han ido creando otros programas con objetivos más concretos, como PAGES (Cambios Globales Pasados) o CLIVAR (Programa de Variabilidad Climática y Predicción). La finalidad de estos estudios es conocer el funcionamiento pasado y presente del sistema climático terrestre hasta el punto de poder anticipar y prevenir futuros problemas para la civilización. Para ello, los datos obtenidos en las investigaciones están siendo utilizados en la generación de modelos climáticos que sean capaces de representar a los componentes del sistema climático y sus interacciones. El hecho de que los datos de épocas históricas no contengan toda la variabilidad climática que los estudios geológicos han puesto de manifiesto -y que ha de ser introducida en los modelos de predicción climática- hace necesario recurrir al estudio de series temporales que contengan una buena señal climática del pasado de la Tierra.

1. 2.- LA PALEOCLIMATOLOGÍA

Gran cantidad de investigaciones geológicas han mostrado que, con frecuencia, las condiciones climáticas del pasado han sido muy diferentes de las actuales. Las evidencias indican además que el rango de variación climática puede llegar a ser mucho más amplio de lo que muestran los registros históricos. De todo ello, se desprende que estos datos de épocas más recientes son insuficientes para representar todos los escenarios climáticos posibles. La información que falta ha de ser extraída del registro geológico y ha de servir para reconstruir los climas pasados y sus variaciones; éste es el objetivo de la Paleoclimatología.

Se tiene constancia histórica de que el clima cambia a lo largo del tiempo. Por ejemplo, los efectos causados durante la Pequeña Edad del Hielo (1300-1840 dC) han quedado registrados en numerosas crónicas de la época; por otro lado, las técnicas actuales han permitido conocer que hace 9.000 años el desierto de Arabia estaba surcado por ríos. Sin embargo, la prueba más clara de la existencia de cambios climáticos y de su ciclicidad fue encontrada en un registro oceánico en forma de variación de los valores isotópicos del

oxígeno extraído de las conchas carbonatadas de foraminíferos (Emiliani, 1955), que indicaba además que el océano reaccionaba de alguna manera a estas oscilaciones climáticas. Esta señal fue relacionada con las oscilaciones del volumen de hielo de la criosfera (Shackleton, 1967); posteriormente, se observó su carácter global y fue modelizada y datada (curva SPECMAP (Imbrie *et al.*, 1984), modificada por Martinson *et al.* (1987)).

Tanto a escala regional como global, el clima no se basa únicamente en la variación de las condiciones atmosféricas, sino que el sistema climático consta en realidad de cinco subsistemas -atmósfera, hidrosfera, litosfera, biosfera y criosfera- que interaccionan entre sí determinando las condiciones climáticas regionales y globales (Fig. 1.1). Estos cinco componentes experimentan variaciones provocadas por 1) procesos tectónicos, 2) cambios en la órbita de la Tierra, y 3) oscilaciones en la cantidad de radiación solar. Las actividades antrópicas son actualmente un factor añadido en determinados casos.



Fig. 1.1- Esquema del sistema climático terrestre, sus componentes, interacciones entre ellos, factores que los modifican y posibles variaciones climáticas. Modificado de Ruddiman (2001).

1.3.- RELACIÓN CLIMA-OCÉANO

De todos estos sistemas que interaccionan entre sí, la hidrosfera (representada en un 98% por los océanos) es el que posee la mayor capacidad de almacenamiento y de transporte de calor del planeta a causa de la mayor capacidad calorífica del agua respecto al aire. La desigual incidencia de la radiación solar sobre la Tierra a causa de su forma esférica y de su inclinación sobre el plano de la órbita provoca la aparición de gradientes de temperatura y de salinidad entre las zonas ecuatoriales y las polares. Estos gradientes desencadenan el movimiento de masas de agua superficiales cálidas hacia los polos; estas corrientes son las encargadas de transportar hacia latitudes altas el exceso de calor recibido en las zonas tropicales, equilibrando el balance de radiación solar (Fig. 1.2). Cuando estas masas de agua tropical llegan a las latitudes altas del Atlántico norte se enfrían súbitamente, aumentan su densidad y se hunden formando la corriente noratlántica



Fig. 1.2- Representación esquemática de los procesos de hundimiento y movimiento de las corrientes en un mecanismo de circulación termohalina. Modificado de http:// geosci.uchicago.edu/~gidon/geosci245/thermohal/thermohaline.html

profunda (*North Atlantic Deep Water* -NADW); otro punto de hundimiento de aguas profundas se localiza alrededor de la Antártida (mares de Ross y de Weddell), donde se forma el agua profunda antártica (*Antartic Bottom Water* -AABW). Estas dos corrientes profundas circulan por el fondo de todos los océanos del mundo provocando el movimiento del resto de masas de agua (Fig. 1.3). El sistema completo funcionaría como una cinta transportadora (Fig. 1.4), en la que las corrientes superficiales llevan calor desde las latitudes bajas a las altas mientras las aguas profundas llevan nutrientes y oxígeno desde los polos hacia las zonas ecuatoriales, mezclándose con el resto de masas de agua durante este recorrido. A este tipo de circulación se le ha venido denominando circulación termohalina -las diferencias interlatitudinales de temperatura y de salinidad son



Fig. 1.3- Corte esquemático de polo a polo del océano Atlántico, en el que se han representado a grandes rasgos las principales masas de agua. Así, la parte baja de la columna de agua está ocupada por aguas profundas provenientes de altas latitudes (AABW y NADW), mientras que el resto son aguas intermedias y superficiales generadas en latitudes altas y medias. (NADW: aguas profundas del Atlántico norte; AABW: aguas profundas antárticas; AIW: aguas antárticas intermedias; MOW: corriente de salida del Mediterráneo). Basado en Ruddiman (2001).



Fig. 1.4- Este esquema representa la circulación de las grandes masas de agua oceánica para compensar la desigual radiación solar. El agua profunda se forma básicamente en el Atlántico norte y circula por el fondo de todos los océanos (banda gris oscuro), aflorando en ciertas regiones para compensar el déficit en oxígeno y nutrientes de las aguas superficiales. En superficie, las aguas cálidas (banda gris claro) se mueven hacia el Atlántico para igualar la diferencia de calor. Modificada de Broecker y Denton (1989).

los motores de su movimiento- que parece funcionar ya en el Oligoceno inferior (Davies *et al.*, 2001). Las evidencias indican que, al menos en el último episodio glacial, las fluctuaciones e incluso paradas de este mecanismo de transporte de calor están relacionadas con cambios climáticos rápidos de cierta intensidad, como los eventos Heinrich y los ciclos Dansgaard-Oeschger (Bond *et al.*, 2000; Rahmstorf, 2002). Esta probada dependencia entre el clima y el océano es uno de los pilares básicos de la Oceanografía y de la Paleoceanografía, que estudian las condiciones ambientales y dinámica de los mares y océanos en el presente y en el pasado, respectivamente.

1.4.- LA TEORÍA DE MILANKOVITCH Y EL CONTROL ORBITAL DE LAS VARIACIONES CLIMÁTICAS

Desde hace un tiempo diversas investigaciones han venido señalando la existencia de una cierta ciclicidad en sedimentos de origen marino, que se correlaciona muy bien con las diferentes frecuencias de los ciclos astronómicos de radiación solar predichos por el astrónomo serbio Milutin Milankovitch en 1920. Estos ciclos astronómicos -cuya periodicidad oscila entre los 20.000 y 400.000 años- están causados por la distinta incidencia de los rayos solares sobre la superficie del planeta a lo largo del tiempo debido a tres tipos de oscilaciones de la órbita terrestre (Fig. 1.5):

Excentricidad orbital: mide la desviación de la órbita terrestre respecto de una circunferencia perfecta, haciendo variar la distancia de la Tierra al Sol. El valor actual de excentricidad es de 0,017 (en un rango entre 0,005 y 0,06). Las dos periodicidades de este parámetro son 100.000 y 400.000 años



Fig. 1.5- Componentes orbitales terrestres que influyen en la cantidad de radiación solar que recibe nuestro planeta. A la izquierda se representan esquemáticamente los parámetros mientras que a la derecha se indica el registro de cada uno para los últimos 500.000 años, calculado según el método de Laskar (1990) a través del programa Analyseries 1.1 (Paillard et al., 1996).

Oblicuidad del eje terrestre: es el ángulo de inclinación del eje de la Tierra con respecto al plano de su órbita, determinando el grado de estacionalidad del clima terrestre. El valor actual es de 23,5° (el rango va de 22,2° a 24,5°). La periodicidad de este componente es de 41.000 años

Precesión de los equinoccios: es el movimiento circular que describe el eje de la Tierra en el firmamento respecto a la referencia fija de las estrellas lejanas de manera simultánea al giro del planeta sobre sí mismo. Este parámetro determina los momentos del año en los que se alcanza el perihelio y el afelio, y presenta dos componentes: la precesión de la elipse de la órbita y la del eje terrestre. Los ciclos vinculados tienen una periodicidad de 19.000 y 23.000 años

De estas tres componentes, la excentricidad origina pequeños cambios en la insolación global anual, mientras que la oblicuidad y la precesión alteran la distribución e intensidad de la insolación con la estación del año y la latitud. Sus efectos sobre el clima dan lugar a la alteración de la cantidad de radiación solar recibida en cada estación y en cada latitud, modificando entre otros a las corrientes oceánicas y su intensidad, las temperaturas, el transporte de calor y la acumulación de nieve en los polos. La causa más probable de

estas variaciones orbitales es la interacción gravitatoria entre la Tierra y otros astros del Sistema Solar. Ésta provoca cambios periódicos en la configuración de la relación Tierra-Sol, que a su vez modifican la insolación recibida por la Tierra.

El impacto de estos cambios climáticos de escala orbital en la circulación oceánica y en el volumen de hielo global -y por lo tanto en los sedimentos marinos- queda patente al realizar un análisis espectral de la curva SPECMAP (Imbrie *et al.*, 1984) (Fig. 1.6). El análisis revela que los ciclos que se repiten corresponden a las frecuencias de 100.000, 41.000 y 23.000 años -predichas por Milankovitch- quedando demostrado que las variaciones en la insolación solar son la causa principal de los cambios climáticos del Cuaternario. Sin embargo, a diferencia de la curva de insolación teórica, en las curvas paleoclimáticas reales (y también en la curva modelo SPECMAP) los ciclos de 100.000 años son mucho más evidentes que los de 41.000 y 23.000 años, mientras que en los modelos astronómicos teóricos dominan los dos últimos. Esta paradoja se produce desde hace aproximadamente 600.000 años; anteriormente, la periodicidad de los registros estuvo dominada por la ciclicidad de 41.000 años. Otras paradojas de esta teoría son, por ejemplo, el hecho de que las mayores terminaciones glaciales no se produzcan en momentos de insolación máxima (por ejemplo, la Terminación V entre los estadios isotópicos marinos -*Marine Isotopic Stages*, MIS- 12 y 11) o que los ciclos de 400.000 años no aparezcan en los registros paleoclimáticos a pesar de ser una componente esencial de la insolación. La teoría de Milankovitch tampoco explica por qué las transiciones glacial/interglacial son abruptas mientras que el cambio de interglacial a glacial es mucho más gradual, ni por qué varias de ellas (por ejemplo, la



Fig. 1.6- Perfiles de la insolación estival a 65°N y de la curva de isótopos SPECMAP (Imbrie et al., 1984) durante los últimos 500.000 años. A la derecha, los análisis espectrales de ambas curvas. Se puede observar que, aunque las periodicidades son las mismas (100.000, 41.000 y 23.000-19.000 años), las amplitudes son muy diferentes ya que el sistema climático terrestre está dominado por la banda de la excentricidad, apenas presente en la insolación teórica. Los análisis espectrales han sido realizados mediante el programa Analyseries 1.1 (Paillard et al., 1996).

Terminación I entre el Último Máximo Glacial y el Holoceno) se subdividen en dos o más episodios de calentamiento, o por qué algunas se adelantan a los máximos de insolación mientras que otras se retrasan. Es muy posible que estas diferencias entre la curva teórica y los registros sean debidas a la influencia de otros elementos (circulación oceánica, albedo terrestre, contenido de gases invernadero en la atmósfera, volumen y extensión de los casquetes de hielo,...), que se añaden a la insolación y provocan procesos de retroalimentación. A este respecto, hipótesis como la de Parrenin y Paillard (2003) -que establece que una deglaciación tiene lugar cuando la combinación de volumen de hielo e insolación sobrepasa un determinado umbral- dan una posible explicación de todos estos desajustes aparentes entre teoría y registros paleoclimáticos.

1. 5.- VARIACIONES CLIMÁTICAS SUBORBITALES

Los distintos tipos de registros marinos también proporcionan evidencias de eventos climáticos cuya periodicidad es menor que la de los cambios climáticos asociados a las frecuencias de Milankovitch (e.g., Boyle y Keigwin, 1987; Broecker et al., 1992; Bond et al., 1993; 2000; MacAyeal, 1993a, b; Lebreiro et al., 1996; Zahn et al., 1997). La constante renovación y desarrollo de las técnicas de investigación en sedimentos marinos ha permitido obtener registros de alta resolución en los que es posible observar ciclicidades de menor rango (que cubren desde varios miles de años hasta unas pocas décadas). Por ejemplo, la inestabilidad y el cambio abrupto (con saltos en las temperaturas de entre 9 y 16 °C) son las pautas seguidas en el registro climático de la época glacial en el Atlántico norte, sucediéndose periodos "templados" y otros muy fríos, que quedan registrados en los testigos de hielo y oceánicos (Heinrich, 1988; Bond et al., 1993; Dansgaard et al., 1993; Zahn et al., 1997; Cacho et al., 1999). Estas oscilaciones climáticas han sido denominadas eventos Heinrich y ciclos Dansgaard-Oeschger, y tienen en común su escasa duración y su ciclicidad. Estos registros ponen de manifiesto que la zona del Atlántico norte es capaz de alterarse y reorganizarse climáticamente en un corto periodo de siglos o décadas de duración (Bond et al., 1993; 2000; Dansgaard et al., 1993). Además, en la última década se ha venido observando que estos eventos -que en principio parecían estar limitados al Atlántico norte- tienen una respuesta global, demostrándose las teleconexiones existentes entre los distintos subsistemas climáticos (ver Leuschner y Sirocko, 2000; Voelker et al., 2002a; Zahn, 2003).

Por otro lado, hasta hace poco se pensaba que esta variabilidad milenaria estaba circunscrita únicamente al periodo glacial, pero cada vez se están encontrando más registros que indican que estas pulsaciones climáticas de menor rango son comunes también en periodos más cálidos, como el Holoceno y el último interglacial (Bond *et al.*, 1997; 2000; 2001; Oppo *et al.*, 2001; 2003; Baldini *et al.*, 2002; Rohling *et al.*, 2002; Gupta *et al.*, 2003; Hu *et al.*, 2003). Estas evidencias vienen a rebatir la idea extendida de que el Holoceno se caracteriza por una gran estabilidad climática. A pesar de que estos fenómenos parecen tener la misma periodicidad que los de la época glacial, su menor amplitud es causada posiblemente por la amortiguación de sus efectos al producirse en periodos cálidos, demostrando también que las variaciones en los casquetes polares no son las precursoras de estas oscilaciones climáticas, pero sí son muy importantes a la hora de amplificar sus efectos. La causa primaria de estas oscilaciones (de escala milenaria a decenal) parece tener relación con las interacciones que se producen entre los distintos componentes del sistema climático y ciclos de actividad solar o cambios en la cantidad de energía solar que llega a la Tierra (Bond *et al.*, 2001; Hu *et al.*, 2003).

1.5.1.- Oscilaciones climáticas durante la época glacial: eventos Heinrich y ciclos Dansgaard-Oeschger

Entre los componentes de los testigos sedimentarios del Atlántico norte se encuentran a menudo fragmentos de rocas o minerales (cuarzo, feldespato, fragmentos de dolomías y de otras rocas carbonatadas, volcánicos) transportados por icebergs y llamados *Ice-Rafted Detritus* o IRD (Ruddiman y McIntyre, 1981; Heinrich, 1988; Grousset et al., 1993; Lebreiro et al., 1996; van Kreveld et al., 1996). Estos granos de origen detrítico están generalmente diluidos entre el resto del material, aunque a finales de la década de los 80 se observaron seis horizontes especialmente ricos en IRD en el intervalo correspondiente a los estadios isotópicos 2, 3 y 4 de testigos sedimentarios de alta resolución del Atlántico norte (Heinrich, 1988). Este autor relacionó estos máximos de granos detríticos con los aumentos simultáneos de los porcentajes del foraminífero planctónico polar Neogloboquadrina pachyderma (sinistrorsa). Posteriormente se observó que estas capas ricas en IRD o capas Heinrich (Broecker et al., 1992) no suelen superar los 10 cm de espesor (Grousset et al., 1993), son pobres o estériles en fósiles de aguas templadas y tropicales (Ruddiman y McIntyre, 1981; Broecker et al., 1992; Sancetta, 1992; Bond et al., 1993; Grousset et al., 1993; van Kreveld et al., 1996; Moros et al., 1997; Zahn et al., 1997) y quedan registradas en la señal isotópica de oxígeno mediante fuertes caídas del δ¹⁸O planctónico (Bond et al., 1993). Estas seis capas Heinrich (H1 a H6, de la más moderna a la más antigua) se habrían originado en episodios de llegada de agua dulce y descarga masiva de icebergs en el Atlántico norte en momentos particularmente fríos (Ruddiman y McIntyre, 1981; Heinrich, 1988; Broecker et al., 1992; Bond et al., 1993; Lebreiro et al., 1996) (Fig. 1.7). Por otro lado, también se han encontrado capas ricas en IRD en sedimentos correspondientes al penúltimo periodo glacial (estadio isotópico 6) (van Kreveld et al., 1996), mientras que investigaciones más recientes (van Kreveld et al., 2000; Rashid et al., 2003) han encontrado evidencias de la existencia de una séptima capa Heinrich con las mismas características que las anteriores en testigos de altas latitudes del Atlántico norte; este evento Heinrich (denominado H5.2 o H5a) se situaría entre los eventos H5 y H6.

Los análisis geoquímicos realizados a los IRD indican que todas las capas Heinrich -salvo la correspondiente al evento Heinrich 3 (H3)- parecen estar constituidas mayoritariamente por fragmentos de roca procedentes del continente americano (Grousset *et al.*, 1993; 2000; Lebreiro *et al.*, 1996). Durante los eventos H1, 2, 4 y 5 hubo una primera fase de llegada de icebergs europeos y una segunda mucho más grande de icebergs americanos que diluyeron los materiales anteriores (Grousset *et al.*, 2000; 2001). Por otra parte, otros estudios han mostrado la existencia de capas de IRD de menor entidad intercaladas entre eventos Heinrich (Fig. 1.7), y compuestas exclusivamente por materiales de procedencia europea (Bond y Lotti, 1995; Dowdeswell *et al.*, 1999). Tanto los seis grandes eventos Heinrich de depósito de IRD como la mayoría de las capas pequeñas coinciden con máximos de abundancia del foraminífero planctónico polar *N. pachyderma* (sin.) en el Atlántico norte (Bond *et al.*, 1993) y pueden correlacionarse muy bien con la señal isotópica de oxígeno de los testigos de hielo de Groenlandia (Dansgaard *et al.*, 1993). Se ha demostrado que las capas más finas se corresponden con los intervalos fríos (estadiales) de oscilaciones térmicas bruscas y cortas (de décadas de duración) denominados ciclos Dansgaard-Oeschger (DO) (Bond y Lotti, 1995).

Heinrich (1988) propuso la hipótesis de que estos eventos de descarga masiva de icebergs habrían sido causados por inestabilidades en el seno del casquete glacial americano. Los eventos Heinrich parecen producirse siempre al final de tres o cuatro ciclos DO sucesivos, en los que el enfriamiento de los estadiales (con aparición de oleadas de icebergs europeos) se incrementa progresivamente y las etapas cálidas o interestadiales



Fig. 1.7- Comparación entre el testigo de hielo GRIP de Groenlandia (Dansgaard et al., 1993) y el registro de IRD del testigo oceánico VM23-81, situado al oeste de Irlanda. La gran correlación existente entre ambas curvas evidencia que se trata de diferentes respuestas al mismo proceso. Modificada de Bond y Lotti (1995).

son cada vez más cortas y débiles; a la vez parece producirse un reforzamiento progresivo de la célula atmosférica polar (Bond et al., 1993; 2000; Bond y Lotti, 1995). En un determinado momento, uno de los estadiales parece sobrepasar un umbral y su magnitud se amplifica al provocar el colapso del casquete de hielo norteamericano, convirtiéndose en un evento Heinrich (Grousset et al., 2000). Tras este mínimo térmico se produce un calentamiento fuerte y brusco y una vuelta al inicio del ciclo, que ha sido denominado "ciclo Bond". Algunos estudios señalan que el mecanismo que regula los ciclos Bond está relacionado con la dinámica evolutiva interna de los casquetes de hielo (MacAyeal, 1993a, b). Así, durante la fase de enfriamiento (sucesión de DO) se incrementa la llegada de agua dulce al Atlántico norte y se van debilitando el mecanismo de hundimiento de agua por densidad y la circulación termohalina (Figs. 1.2 y 1.4) -con el consiguiente descenso del flujo de calor- hasta que el sistema se colapsa totalmente. La fase de calentamiento abrupto posterior estaría causada por la retirada masiva del hielo hacia el centro de los continentes tras la ruptura de los casquetes, incrementándose súbitamente la salinidad del agua marina, que se hunde por densidad y restablece la circulación termohalina, llevando calor al Atlántico norte (Bond et al., 1993). Por otro lado, los ciclos DO estarían causados por la oscilación de la circulación de las aguas atlánticas y del transporte de calor al interaccionar con el casquete escandinavo (Bond et al., 1993). La dinámica interna de este casquete habría producido una descarga de icebergs al océano lo suficientemente grande como para alterar la circulación termohalina y el reparto de calor atmosférico, de tal manera que el resto de casquetes del hemisferio norte se colapsarían y amplificarían los efectos de la primera descarga (Bond y Lotti, 1995). Sin embargo, la ausencia de máximos del foraminífero planctónico polar N. pachyderma (sin.) y la señal isotópica -que muestra enriquecimiento en δ^{18} O- indican, para otros autores, un cambio en la temperatura sin influencia del factor salinidad durante estos ciclos (Cacho et al., 1999), posiblemente por intensificación del sistema de vientos en el hemisferio norte. Este hecho favorecería además la rápida extensión del fenómeno a gran distancia. Otras teorías indican como origen un colapso periódico de los casquetes de Groenlandia (van Kreveld *et al.*, 2000) o apelan a mecanismos externos al sistema (Keeling y Whorf, 2000)

Paralelamente al enfriamiento general que se registra durante los eventos Heinrich en el Atlántico norte y oriental, el Atlántico tropical parece calentarse (Rühlemann *et al.*, 1999; Bard *et al.*, 2000; Vink *et al.*, 2000). Este hecho es debido posiblemente a que la parada o decrecimiento de la circulación termohalina interrumpe el transporte de calor hacia el norte por el océano y produce acumulación de aguas cálidas, oligotróficas y estratificadas en la zona tropical (Rühlemann *et al.*, 1999; Vink *et al.*, 2000). El gradiente térmico entre el Atlántico occidental y oriental pudo haber sido de 3 °C en los eventos Heinrich (Bard *et al.*, 2000). Por otro lado, se ha constatado que la señal de los testigos de hielo de la Antártida durante los ciclos DO y eventos Heinrich no es sincrónica con la de los testigos de Groenlandia, ya que se ha observado que, cuando el hemisferio norte se calienta, la Antártida se enfría y viceversa (Blunier *et al.*, 1998; Hinnov *et al.*, 2002).

La periodicidad de estas oscilaciones es mucho menor que cualquiera de las asimilables a la teoría de Milankovitch (Fig. 1.6) (Broecker *et al.*, 1992; MacAyeal, 1993a, b; Lebreiro *et al.*, 1996). Un primer cálculo (MacAyeal, 1993a) estimó que la periodicidad de los ciclos Bond era de 7.000 años, de los cuales la fase de enfriamiento comprendía 6.800 años y el calentamiento final duraba 450 años. Sin embargo, otros autores hablan de una periodicidad de 1.470 años, cuyos efectos más visibles serían los ciclos DO (Bond *et al.*, 1993; 2000), y que se mantendría -aunque con menor amplitud- en el área del Atlántico norte durante el Holoceno (Bond *et al.*, 2000; Rohling *et al.*, 2002).

Se han encontrado evidencias de capas Heinrich en una extensa área del Atlántico norte, principalmente en latitudes superiores a los 45°N (Ruddiman y McIntyre, 1981; Heinrich, 1988; Broecker *et al.*, 1992; Bond *et al.*, 1993; Grousset *et al.*, 1993; 2000; Moros *et al.*, 1997), llegándose a definir un "cinturón de IRD" entre Terranova y Europa. Sin embargo, también han sido encontrados IRD en el margen de la Península Ibérica (Lebreiro *et al.*, 1996; Zahn *et al.*, 1997; Cacho *et al.*, 2001) además de descensos del valor del δ^{13} C (Zahn *et al.*, 1997), que evidencian un debilitamiento de la circulación termohalina y escasa llegada de nutrientes a la zona. De una manera u otra, tanto los eventos Heinrich como los ciclos DO han quedado registrados en sedimentos marinos y continentales fuera de la región del Atlántico norte (ver Leuschner y Sirocko, 2000; Voelker *et al.*, 2002a), constatándose su carácter global.
2. REGISTROS CLIMÁTICOS

2.1.- LOS ARCHIVOS DEL CLIMA

El estudio de los cambios climáticos acontecidos en el pasado es de gran importancia para conocer en profundidad el sistema climático terrestre. Los datos recogidos permiten obtener información acerca de las variables que controlan y modifican su funcionamiento, las causas y las amplitudes de los posibles cambios climáticos, su ciclicidad y su extensión temporal y espacial, y la interacción entre los componentes oceánico y atmosférico. Toda esta información es necesaria para alcanzar un mayor conocimiento del clima terrestre actual y para permitir la confección de modelos matemáticos que sean capaces de realizar aproximaciones a su evolución futura; éstas serán más completas y fiables cuanto mayor sea la cantidad y la calidad de los datos suministrados.

Parte de estos datos provienen de la medición directa e instrumental de diversos parámetros (nivel de las mareas, temperaturas,...); este registro instrumental cubre -en el mejor de los casos- los dos últimos siglos. Otras fuentes de información histórica sobre el clima son las descripciones y anotaciones de cambios en el entorno y en la sociedad causados por la variación de las condiciones atmosféricas, como las oscilaciones en la época de floración de los cerezos en Japón y en la calidad y duración de las vendimias y cosechas en Europa (Ruddiman, 2001; Stokstad, 2001). Las variaciones climáticas han sido también las causantes últimas de grandes migraciones y del desarrollo y desaparición de muchas civilizaciones antiguas (Haug *et al.*, 2003). Por desgracia, muchos de estos registros históricos indirectos -sobre todo los de índole arqueológica-son sesgados e incompletos.

Por otro lado, el rango temporal cubierto por la información procedente de estas fuentes históricas es demasiado pequeño (únicamente unos pocos miles de años, en muchos casos tan sólo varios siglos) como para proporcionar datos suficientes acerca de la variabilidad climática. Como se ha visto en el capítulo anterior, las oscilaciones climáticas -que son una componente esencial del sistema climático terrestre- presentan una periodicidad que excede en la mayoría de los casos el alcance temporal de los registros derivados de la historia humana. Se hace necesario, por lo tanto, recurrir a otro tipo de fuentes que suministren series de datos con un alcance temporal lo suficientemente amplio como para cubrir todas las periodicidades que presentan las oscilaciones climáticas. Estas nuevas fuentes o archivos climáticos proporcionan distintos tipos de registros en los que -de diversas maneras y a diferentes escalas- el clima del pasado y sus variaciones han quedado conservados indirectamente. Los principales archivos climáticos no históricos son (Tabla 2.1):

Corales: el bandeado anual de calcificación de estos organismos permite conocer su edad; el análisis isotópico y la composición de las diferentes bandas proporcionan información acerca de las temperaturas superficiales marinas (TSM), salinidades, ciclos de aporte continental y descarga de terrígenos,... Su estudio es esencial para establecer con precisión el nivel del mar en el pasado (Fairbanks, 1989; Bard *et al.*, 1990; Chappell, 2002). Está limitado a ambientes marinos en zonas tropicales. Algunos corales fósiles alcanzan hasta los 130.000 años; los corales actuales no llegan a los 1.000 años.

Anillos de los árboles (dendrología): el estudio de la características de los anillos de crecimiento de los árboles proporciona datos anuales acerca de las temperaturas, precipitaciones, incendios,... Es un

FUENTE	RANGO TEMPORAL	LIM. GEOGRÁFICA	INFORMACIÓN
anillos de árboles (dendrología)	10 - + 1000 años	continental (climas templados)	temperaturas, precipitaciones, composición de la vegetación,
testigos de hielo	10 - 10 ⁵ años	continental (altas latitudes, zonas de alta montaña)	temperaturas, composición química del aire, registro del vulcanismo, dinámica atmosférica,
corales	10 - 10 ⁵ años	marino (zonas tropicales)	nivel del mar, comp. química del agua, temperaturas,
espeleotemas	10 - 10 ⁵ años	continental	temperaturas, precipitación, composición isotópica del agua de filtración,
sedimentos y formaciones rocosas			
lagos actuales	10 - 10 ⁵ años	continental	temperaturas, composición vegetal del entorno, precipitación,
sedimentos continentales	10 - 10 ⁸ años	continental	restos de glaciaciones, variaciones del nivel del mar, aridez, cambios en el área madre y en el proceso erosivo,
sedimentos marinos	10 - 10 ⁸ años	marino	temperatura, salinidad, nivel del mar, composición química del agua, cambios en el continente y en las masas de agua, productividad,
registros históricos	10 - (+ 1000) años	continental (marino)	temperatura, nivel del mar, precipitaciones, cambios en la vegetación, vulcanismo, cambios climáticos cortos,

Tabla 2.1- Principales fuentes de información paleoclimática.

registro continental, restringido a las áreas templadas del planeta, de alcance secular -raramente milenario (D'Arrigo *et al.*, 2003).

Testigos de hielo: el análisis de la composición isotópica y material del hielo y de las concentraciones de partículas y moléculas (polvo, polen, sal marina, CO_2 , CH_4 , flujo de ¹⁰Be,...) atrapadas en las burbujas de aire proporcionan registros de alta resolución de la composición atmosférica, la fuerza del viento y el área madre de los materiales (dinámica atmosférica), temperaturas superficiales y otros parámetros. El depósito de la nieve en bandas en los casquetes polares y de alta montaña permite retroceder con seguridad hasta los 40.000 - 50.000 años (Johnsen *et al.*, 1992; Dansgaard *et al.*, 1993), algunos testigos de hielo de la Antártida contienen los últimos 440.000 años (Blunier *et al.*, 1998; Petit *et al.*, 1999).

Espeleotemas: la composición isotópica de las bandas de calcita depositadas por precipitación en el interior de cuevas en macizos cársticos de todo el planeta contiene valiosa información sobre los cambios

climáticos y permite obtener datos acerca de las temperaturas, precipitaciones, composición isotópica del agua de filtración,... La estratigrafía de los espeleotemas es también fuente de información sobre el clima (Kaufmann, 2003). Su rango temporal se remonta a varios miles de años atrás; algunos registros alcanzan la última glaciación (Lauritzen, 1995; Baldini *et al.*, 2002).

Sedimentos: proporcionan la mayor y más variada cantidad de registros, tanto continentales como marinos. Su alcance temporal varía entre unas pocas décadas a varios miles o millones de años. Los sedimentos continentales muestran las evidencias de antiguas glaciaciones y de cambios en el nivel de mar asociados a cambios climáticos (morrenas, depósitos de loess, terrazas marinas y fluviales, turberas -que conservan registros de polen-, lagos,...) (*e.g.*, Chen *et al.*, 1997; Rodbell *et al.*, 1999; Dabrio *et al.*, 2000; Baker *et al.*, 2001; Shotyk *et al.*, 2002; Hong *et al.*, 2003; Zazo *et al.*, 2002, 2003), mientras que en el fondo de los océanos los sedimentos reflejan de múltiples formas las diferentes respuestas del sistema oceánico a estos mismos cambios. Estos registros marinos se caracterizan por su gran continuidad temporal y espacial, la ausencia de erosión, y por poseer una resolución temporal variable dependiendo de la tasa de sedimentación.

2.2.- INDICADORES PALEOCLIMÁTICOS EN LOS SEDIMENTOS MARINOS

Todas estas fuentes o archivos climáticos proporcionan distintos indicadores (*proxies*) indirectos cuantificables que, por su naturaleza (física, química o biológica), están relacionados con diferentes variables paleoclimáticas (Clemens y Prell, 2003). Los indicadores paleoclimáticos reflejan, con sus oscilaciones, los cambios acontecidos en estos parámetros con el paso del tiempo. En general, y también en el caso de los sedimentos marinos -herramienta escogida en esta Tesis Doctoral- los diferentes indicadores paleoclimáticos conservados en los archivos climáticos (en el registro sedimentario depositado en los océanos) no dependen únicamente de una sola variable (TSM, velocidad de los vientos, volumen de hielo global, entre otros) sino que pueden estar controlados por una serie de ellas -por ejemplo, la abundancia de un determinado taxón de cocolitofórido depende del contenido en nutrientes de las aguas, pero también de las TSM y de la cantidad de luz (Capítulo 3). En los sedimentos marinos, las señales de los distintos indicadores paleoclimáticos pueden verse afectadas por procesos posteriores a su depósito -como la diagénesis o la disolución- de tal manera que es recomendable el uso simultáneo de varios indicadores de distinta naturaleza con el fin de investigar y aislar los efectos de las diferentes variables sobre cada indicador y evitar así la pérdida de la señal climática por la mala conservación de un único indicador.

La cantidad de indicadores paleoclimáticos y paleoceanográficos en los sedimentos marinos es muy extensa. Todos ellos reflejan cambios en las propiedades de las masas de agua o de la criosfera a causa de variaciones en la dinámica oceánica, que a su vez responde a los cambios climáticos. Pueden ser agrupados en función del origen de la señal que contienen.

2.2.1.- Indicadores geofísicos

Se basan en la respuesta de los sedimentos a un estímulo físico (sonido, luz y otros). Esta respuesta depende de factores tales como la composición, litología y porosidad del material, que a su vez están controlados

por la propia naturaleza del material y las condiciones en las que tuvo lugar el depósito. La medida de densidades, susceptibilidades magnéticas, rayos gamma, colorimetrías,... que se realiza durante la extracción de los testigos oceánicos (ejemplos en el Apéndice II) permite observar a lo largo del registro sedimentario cambios atribuibles a variaciones de estos factores. Por ejemplo, en el Atlántico norte la diferente composición litológica de las capas Heinrich respecto a sus capas sub- y suprayacentes permite identificarlas mediante susceptibilidad magnética (Lebreiro *et al.*, 1996; Grousset *et al.*, 2000, 2001).

Por otro lado, la respuesta de la pila de sedimentos a estímulos sísmicos permite conocer su geometría y la disposición de las diferentes capas de materiales. Los resultados de estudios sísmicos revelan a menudo hiatos y lagunas erosivas (que marcan paradas en la sedimentación), antiguos canales fluviales y cañones submarinos, la posición de anteriores líneas de costa,... que son indicativas, en muchos casos, de cambios climáticos (Hernández-Molina *et al.*, 1994; 2000).

2.2.2.- Indicadores geoquímicos

Son aquellos basados en el análisis y determinación cuantitativa de la cantidad de ciertos elementos o isótopos químicos en los sedimentos marinos o en algunos de sus componentes. La mayor o menor abundancia de algunos elementos en estos materiales es indicativa de paleotemperaturas, paleosalinidades, productividades, tasas de meteorización química, áreas madre... Por ejemplo, el análisis de la composición de los fragmentos de roca transportados por icebergs o IRD permite conocer su procedencia y diferenciar varias fases en los eventos Heinrich (Grousset *et al.*, 2000; 2001), mientras que el contenido en carbonato (CaCO₃) o en ópalo (SiO₂ \cdot nH₂O) de los sedimentos indica la abundancia de distintos organismos planctónicos y la productividad de las masas de agua (Clemens y Prell, 2003; Hu *et al.*, 2003). Por otro lado, los análisis isotópicos y las relaciones entre algunos elementos (O, C, Ca, Mg, Sr y U) contenidos en las conchas carbonatadas de numerosos organismos marinos planctónicos y bentónicos (foraminíferos, bivalvos, gasterópodos y corales) permiten obtener la composición isotópica del agua en el momento de formación de la concha del organismo, estimar paleotemperaturas (δ^{18} O y relación Ca/Mg de foraminíferos, relación U/Ca de corales) y paleosalinidades (δ^{18} O) (Maslin *et al.*, 1995) y conocer de manera aproximada la productividad marina (δ^{13} C) (Niitsuma *et al.*, 2003) y el volumen de hielo global (Shackleton, 1967, Imbrie *et al.*, 1984), entre otros parámetros.

2.2.3.- Indicadores sedimentológicos

La mayor parte de las estructuras sedimentarias que se pueden encontrar en sedimentos marinos (bioturbación, laminaciones, cicatrices erosivas,...) son características de determinados ambientes de depósito y permiten identificar los procesos que las causaron. Así, una capa fuertemente bioturbada es indicativa de un depósito en condiciones tranquilas y en un ambiente rico en oxígeno (Löwemark y Werner, 2001; Löwemark y Schäfer, 2003), mientras que la identificación de capas turbidíticas y contorníticas en los sedimentos señala la llegada masiva de materiales externos -que puede haber sido causada por caídas del nivel del mar- o el paso de corrientes oceánicas (Faugères *et al.*, 1984, 1986; Gonthier *et al.*, 1984; Rothwell *et al.*, 2000), respectivamente. Los análisis granulométricos permiten estimar el medio de transporte y origen de los sedimentos siliciclásticos y determinar así periodos de mayor aporte eólico (Clemens y Prell, 1991; Moreno,

2002; Moreno *et al.*, 2002) mientras que, por otra parte, el recuento de IRD indica el alcance de las masas de aguas polares (Heinrich, 1988; Bond y Lotti, 1995; Zahn et al., 1997; Dowdeswell *et al.*, 1999 -ver Capítulo 1).

2.2.4.- Indicadores biogeoquímicos y biomarcadores moleculares

La materia orgánica preservada en el sedimento refleja -en ausencia de grandes procesos de degradación o controlados los mismos- la actividad orgánica en la columna de agua, pudiendo ser utilizada como indicador de productividad. Por ejemplo, la cuantificación del carbono orgánico total (TOC -*Total Organic Carbon*) ha servido para efectuar reconstrucciones de paleoproductividades y de periodos de oxigenación de los fondos oceánicos (Cacho *et al.*, 2000; Bárcena *et al.*, 2001); de la misma manera, la relación δ^{15} N aporta información acerca de la utilización del nitrato por el fitoplancton (Altabet *et al.*, 2002).

Por otro lado, los biomarcadores moleculares -compuestos orgánicos (generalmente lipídicos) derivados del metabolismo de organismos como los cocolitofóridos y las diatomeas- son cada vez más utilizados en estudios paleoclimáticos. De este grupo, las alquenonas -cetonas de 37 a 39 carbonos con 2, 3 ó 4 enlaces dobles, generadas por determinadas especies de cocolitofóridos- son los más importantes: la concentración de alquenonas es interpretada de manera similar al TOC (Cacho *et al.*, 2000), mientras que el índice de saturación de alquenonas (U_{37}^{k} y $U_{37}^{k'}$) permite estimar las TSM en sedimentos en los que la cantidad de estos compuestos es lo suficientemente alta (Müller *et al.*, 1998; Cacho *et al.*, 1999; Pelejero *et al.*, 1999). Otros biomarcadores moleculares son los alcanos y alcoholes (sintetizados por plantas superiores, sirven para indicar la magnitud del aporte continental) (Pelejero, 2000), y ésteres como el dinosterol y el brassicasterol, han sido utilizados como marcadores de la productividad de dinoflagelados y diatomeas, respectivamente (Schubert *et al.*, 1998).

2.2.5.- Indicadores micropaleontológicos

Comprenden todos aquellos indicadores que se basan en el análisis cuantitativo de microfósiles, ya sean de constitución carbonatada (cocolitofóridos, foraminíferos, ostrácodos, pterópodos, calpionélidos y dinoflagelados calcáreos), silícea (diatomeas, radiolarios, silicoflagelados, dinoflagelados silíceos, fitolitos y esponjas) u orgánica (polen, esporas, dinoflagelados orgánicos y quitinozoos). Las variaciones en la abundancia de estos organismos o fragmentos de organismos a lo largo del registro sedimentario son indicativas de cambios en la productividad, temperatura, salinidad, estratificación,... de las masas de agua en las que viven (Flores *et al.*, 1997; Sierro *et al.*, 1999; Vink *et al.*, 2002), mientras que los registros de polen, esporas o fitolitos informan acerca las condiciones ambientales del continente (Flores *et al.*, 2000; Bárcena *et al.*, 2001; Sánchez-Goñi *et al.*, 2002). Los foraminíferos bentónicos permiten conocer el estado del fondo oceánico (oxigenación, nutrientes y características de las corrientes profundas (Schönfeld y Zahn, 2000; Schönfeld, 2002).

3. LOS COCOLITOFÓRIDOS COMO INDICADORES PALEOCEANOGRÁFICOS Y PALEOCLIMÁTICOS

3.1.- INTRODUCCIÓN

Los cocolitofóridos son un grupo de organismos unicelulares, marinos y autótrofos, de tamaño generalmente inferior a 30 µm y que se reproducen por división binaria o mitosis. Pertenecen al grupo de las algas pardas y se engloban en la Clase Prymnesiophyceae Hibberd, 1976, adscrita al Reino Cromista Cavalier-Smith, 1981 (Apéndice I). Se encuentran entre los principales componentes del fitoplancton en los océanos actuales y su distribución es prácticamente global, desde las zonas subpolares a ecuatoriales (McIntyre y Bé, 1967; Okada y Honjo, 1973; Findlay y Giraudeau, 2000; Andrews y Giraudeau, 2003). Alcanzan mayores diversidades en las aguas cálidas y oligotróficas tropicales y subtropicales aunque, sin embargo, se han llegado a registrar en abundancia en regiones más eutróficas, pudiendo llegar algunas especies a eclosionar en grandes cantidades (Westbroek et al., 1993; Winter et al., 1994). Son, por lo tanto, uno de los grupos de productores más significativos desde su primera aparición, datada en el Triásico superior (Bralower et al., 1991; Janofske, 1992). Desde entonces, estos organismos han influido en el sistema climático global a través de 1) la retirada de CO₂ atmosférico de las capas superficiales de los océanos y su conversión en materia orgánica mediante la fotosíntesis; 2) la formación de cocolitos o placas de calcita, que es posteriormente disuelta o almacenada en los sedimentos -y que representa gran parte del carbonato que compone los sedimentos marinos profundos por encima del nivel de compensación de la calcita; y 3) la emisión de sulfuro de dimetilo (DMS), que queda libre en la atmósfera y es vital en los procesos de formación de nubes (Westbroek et al., 1993; Young et al., 1999; Bornemann et al., 2003).

Los cambios en las características de las masas de agua (por ejemplo, luz, temperatura, nutrientes, salinidad,...) controlan la distribución y abundancia de los diferentes taxones (McIntyre y Bé, 1967; Okada y McIntyre, 1979; Winter y Siesser, 1994), de tal manera que el estudio de las asociaciones de cocolitofóridos y de sus variaciones en el registro sedimentario es de gran interés para conocer la evolución de las condiciones ambientales en el pasado.

3.2.- NANOFÓSILES CALCÁREOS versus COCOLITOFÓRIDOS

Los nanofósiles calcáreos son todos aquellos fósiles calcáreos menores de 30 µm. Este término incluye espículas, dinoflagelados calcáreos (calciesferas) y, especialmente, estructuras fósiles equivalentes o parecidas a cocosferas y cocolitos -producidas actualmente por los cocolitofóridos (Bown y Young, 1998a). Se trata, por lo tanto, de un término utilizado para hacer referencia a formas extintas de nanoplacton calcáreo (Winter y Siesser, 1994); en esta Tesis Doctoral únicamente los individuos retrabajados pertenecen a este grupo, ya que todos los demás especímenes observados han sido identificados como cocolitofóridos al tratarse de taxones con representación en los océanos actuales.

Los cocolitofóridos (y los nanofósiles calcáreos asimilables a cocolitofóridos extintos) se caracterizan por rodearse de una cubierta rígida calcificada (cocosfera) en un determinado periodo de su ciclo vital (Fig. 3.1A). Esta envoltura está compuesta por placas calcáreas o cocolitos, cuyo número depende de la especie y cuya formación puede tener lugar tanto en el exterior como en el interior de la célula. Cada especie tiene una forma distinta de precipitar y ordenar los cristales de calcita, de tal manera que las cocosferas de especies diferentes presentan cocolitos de distinta forma y tamaño; la identificación de las distintas morfologías es el principal criterio de clasificación.

Los cocolitos (y sus equivalentes entre los nanofósiles calcáreos) presentan una estructura básica en forma de disco, sobre la que se producen modificaciones (tamaño, estructuras secundarias...) que dan lugar a las morfologías exclusivas de cada especie. Sin embargo, el análisis de la microestructura de los cocolitos permite agruparlos en dos tipos básicos: heterococolitos y holococolitos (Fig. 3.1B). Por otro lado, determinadas algas haptofitas actuales producen estructuras calcáreas que no pueden ser incluidas en ninguno de estos dos grupos, y a las que se ha llamado nanolitos (Young *et al.*, 1999); bajo esta denominación han sido agrupados también algunos nanofósiles calcáreos cuya forma no se ajusta a la típica de los cocolitos y cuya filiación taxonómica es incierta al no existir actualmente morfologías análogas (Bown y Young, 1998a).

En ocasiones, una misma especie de cocolitofórido puede presentar heterococolitos, holococolitos o nanolitos asociados a una determinada fase de su ciclo de vida. Este tema será detallado en un apartado posterior.

3.2.1.- Heterococolitos y holococolitos

Básicamente, los heterococolitos consisten en unidades cristalinas de forma y tamaño variable que se unen y se ordenan radial y verticalmente, dando lugar a una placa ovalada (Fig. 3.1B). Su formación y crecimiento tiene lugar en el interior de la célula en vesículas relacionadas con el aparato de Golgi, que son expulsadas al exterior cuando el proceso de formación ha sido completado (Piennar, 1994; Young *et al.*, 1999). Es el grupo más numeroso, con variaciones morfológicas muy diversas; a pesar de ello el mecanismo de cristalización (modo V/R) es compartido por los representantes actuales y los fósiles, indicando un origen único para todos los grupos (Young *et al.*, 1999).

Por otro lado, los holococolitos (Fig. 3.1B) están formados por un gran número de pequeños cristales de calcita, idénticos unos a otros, que se disponen formando una estructura ovalada. Su nucleación es posiblemente extracelular. Al igual que los heterococolitos, es probable que todos los grupos que presentan holococolitos desciendan de un antepasado común (Young *et al.*, 1999).

3.2.2.- Nanolitos

Como se ha indicado con anterioridad, se ha venido agrupando bajo la denominación de nanolito a todas aquellas estructuras calcáreas que no presentan las mismas características que los heterococolitos y holococolitos y cuyo origen a partir de algas haptofitas es más o menos incierto (Bown y Young, 1998a; Young *et al.*, 1999) (Fig. 3.1B). La mayor parte de los componentes de este grupo son formas fósiles (como los discoastéridos, cuya adscripción a las haptofitas no es clara) aunque existen algunos ejemplos de representantes actuales. Entre ellos, destacan los casos de *Florisphaera profunda* y de *Braarudosphaera bigelowii*; en ambos casos la célula está recubierta por placas calcáreas unicristalinas. Las evidencias parecen indicar que, mientras que *F. profunda* es probablemente una haptofita que ha modificado sus heterococolitos



Fig. 3.1- Principales características de los cocolitofóridos. A) esquemas de las distintas posibilidades de organización de las cocosferas. La morfología de los cocolitofóridos no siempre es igual, ya que los cocolitos pueden ordenarse de diferentes maneras. B) imágenes de los principales grupos de cocolitos (los nanolitos han sido incluidos a pesar de su origen incierto). C) modelo de ciclo de vida de un cocolitofórido, en el que una célula con heterococolitos se divide por meiosis, creando dos células que se recubren de holococolitos y que se fusionan de nuevo dando un cocolitofórido diploide. Modificado de Young et al. (1997). Imágenes y esquemas modificados de http://www.nhm.ac.uk/hosted_sites/ina/ y de http://www.emidas.ethz.ch/.

hasta convertirlos en placas unicristalinas, el origen de *B. bigelowii* es desconocido, ya que no se han encontrado afinidades con ningún cocolitofórido (Young *et al.*, 1999). En cualquier caso, en esta Tesis Doctoral ambos taxones han sido tratados como cocolitofóridos.

Un caso especial es el de determinados taxones de nanolitos, que han sido tratados de manera independiente hasta que recientemente se ha observado su relación con células provistas de heterococolitos. Por ejemplo, *Ceratolithus cristatus* (nanolito) es considerado actualmente como una estructura que se desarrolla en el interior de células de *Neosphaera coccolithomorpha* (heterococolito) (Alcober y Jordan, 1997).

3.2.3.- Ciclo de vida de los cocolitofóridos

Los avances en las técnicas microscópicas y en los estudios de trampas de sedimento y de cultivos de especímenes vivos han permitido la captura y observación de células recubiertas a la vez por dos tipos distintos de cocolitos, clasificados previamente como taxones diferentes (Kleijne, 1993; Cros *et al.*, 2000). Se han identificado las combinaciones heterococolito/holococolito, holococolito/ holococolito y heterococolito/ nanolito. La explicación más probable a este fenómeno es que se trata de la transición entre fases del ciclo de vida del organismo, en donde cada una de las fases -representada por un tipo distinto de estructura- podría estar ocupando nichos ecológicos diferentes dentro de la misma área, como es el caso de la combinación *Helicosphaera carteri / Syracolithus catilliferus* (Cros, 2002).

El ciclo de vida de los cocolitofóridos suele constar de 2 fases (diploide/haploide) (Fig. 3.1C), en el que la fase diploide (2n) es la que presenta heterococolitos -salvo en los contados casos en los que la combinación es exclusivamente de holococolitos- mientras que la fase haploide (n) puede presentar holococolitos, nanolitos o escamas orgánicas (Cros, 2002). En algunos casos (como *Emiliania huxleyi* y el resto de su familia, las Noelaerhabdaceae) las dos fases son planctónicas y no presentan holococolitos, mientras que en otros (Pleurochrysidaceae e Hymenomonadaceae) la célula diploide elabora heterococolitos y la haploide no se calcifica, tiene aspecto filamentoso y es bentónica; en ambas fases estos organismos pueden reproducirse de manera ilimitada (Green *et al.*, 1996; Cros *et al.*, 2000).

3.2.4.- Transporte y sedimentación de los cocolitos

Cuando la célula muere, la cocosfera se disgrega -generalmente- y los cocolitos caen libremente por la columna de agua. El descenso hasta el fondo puede llevar a los cocolitos varias décadas a causa de su escaso peso y su geometría plana, a una velocidad de 13,8 cm/día (Steinmetz, 1994); posiblemente antes de tocar el fondo las corrientes los transportan a muchos kilómetros de distancia y el agua profunda, subsaturada en carbonato, los disuelve. Se considera entonces que la mayoría de los cocolitos que integran los sedimentos alcanzan el fondo en el interior de agregados fecales generados por organismos heterótrofos (zooplancton) (Honjo, 1976). Estos pequeños animales pueden llegar a ingerir grandes cantidades de cocolitofóridos, expulsando tras la digestión agregados fecales formados por restos no orgánicos (hasta 100.000 cocosferas y cocolitos en un solo agregado). Otro mecanismo observado es el descenso en grupo integrados en masas amorfas de "nieve orgánica", que pueden llegar a medir más de un metro. Ambos cuerpos descienden mucho más rápidamente que los cocolitos libres (hasta 200 m/día en el caso de los agregados fecales), de manera que la mayor velocidad y los altos contenidos en materia orgánica que envuelven a los cocolitos los protegen

de la disolución, tanto en el transporte como durante el intervalo de tiempo en el que están en la interfase sedimento/agua (Honjo, 1976; Steinmetz, 1994).

3.3.- ECOLOGÍA Y PALEOECOLOGÍA DE LOS COCOLITOFÓRIDOS

3.3.1.- Requerimientos ecológicos

Los cocolitofóridos son muy sensibles a determinados parámetros ambientales -como la temperatura superficial marina (TSM), luz, corrientes oceánicas, salinidad, estratificación de las aguas, turbidez, disponibilidad de nutrientes...- que controlan con su variación el desarrollo óptimo de los distintos taxones en una masa de agua determinada. Debido a su capacidad de realizar la fotosíntesis, los cocolitofóridos viven en la zona fótica de la columna de agua. La mayoría de especies lo hacen en los primeros metros (zona eufótica), mientras que otras como Florisphaera profunda viven a mayor profundidad (Okada y Honjo, 1973). Los requerimientos ecológicos son diferentes para cada especie. Algunas, como E. huxleyi, toleran rangos de salinidad que oscilan entre los 11 y 41 ‰ (Winter et al., 1979) y pueden vivir en aguas cuya temperatura oscile entre 1 y 30 °C (Okada y McIntyre, 1979), mientras que el rango óptimo de temperaturas de la mayoría de géneros es de 12 a 27 °C. La estacionalidad es otro factor muy importante ya que, en ocasiones, especies como E. huxleyi eclosionan puntualmente en gran número debido a la surgencia eventual de aguas frías y ricas en nutrientes (Westbroek et al., 1993; Winter et al., 1994). A través de estudios de distribución de los diferentes taxones se han podido separar varias zonas biogeográficas tanto en el Atlántico (McIntyre y Bé, 1967) como en el Pacífico (Okada y Honjo, 1973). Cada una de estas zonas se caracteriza por la oscilación de los parámetros ambientales dentro de un rango específico de valores, configurando un hábitat óptimo para una asociación concreta de cocolitofóridos (Fig. 3.2).



Fig. 3.2- Zonas biogeográficas de cocolitofóridos actuales definidas en el Atlántico (McIntyre y Bé, 1967) y Pacífico (Okada y Honjo, 1973). 1: subártica; 2: templada-transicional; 3: subtropical; 4: tropical-ecuatorial; 5: subantártica. Tomado de Winter et al. (1994).

3.3.2.- Las asociaciones de cocolitofóridos y la dinámica monzonal

Tal y como se ha indicado anteriormente, el cambio estacional de las propiedades de las masas de agua es uno de los factores más importantes a la hora de controlar la composición de las asociaciones de cocolitofóridos que viven en ellas. Uno de los sistemas dinámicos más estacionales del planeta es el monzónico, cuyas principales características son explicadas en apartados posteriores (Capítulo 4). La dinámica monzonal asiática ha sido el factor controlador más probable de las variaciones de las asociaciones de cocolitofóridos en testigos sedimentarios de varios puntos del mar de la China meridional (Pelejero et al., 1999; Flores et al., 2001; Beaufort et al., 2003) y en el mar de Arabia oriental (Beaufort, 1996; Okada y Matsuoka, 1996; Beaufort et al., 1997; 2001). Diversos estudios llevados a cabo con trampas de sedimento a lo largo del mar de Arabia (Zeltner, 1998; Andruleit et al., 2000; Broerse et al., 2000; Zeltner et al., 2000) indican que las poblaciones actuales de cocolitofóridos de esta zona están fuertemente influidas por los cambios oceánicos estacionales causados por la dinámica monzonal. La mayor diversidad de cocolitofóridos se registra en el norte del mar de Arabia y en zonas costeras, en donde las condiciones son más oligotróficas (Andruleit y Rogalla, 2002). En invierno, los flujos máximos de cocolitofóridos se registran en las costas de Pakistán, marcando la aparición de aguas ricas en nutrientes en la zona septentrional del mar de Arabia a causa de la actividad del monzón del nordeste (Andruleit et al., 2000). Por otra parte, tanto en el mar de Arabia central y occidental como en las costas de Somalia los flujos máximos de cocolitofóridos se registran en verano durante el monzón del sudoeste (Zeltner, 1998; Broerse et al., 2000; Zeltner et al., 2000). Todos estos estudios coinciden en mostrar que los distintos grupos de cocolitofóridos se alternan en la dominancia de la asociación dependiendo de la fase del monzón. Así, mientras que en el conjunto de un año Gephyrocapsa oceanica, E. huxleyi y F. profunda son los taxones dominantes, con mayores abundancias de los dos primeros en la zona central y occidental y aumentos de F. profunda hacia el sudeste del mar de Arabia -en relación inversa con G. oceanica- (Andruleit y Rogalla, 2002), las trampas de sedimento frente a las costas somalíes muestran también una sucesión estacional en los componentes de la asociación. A comienzos del verano, el inicio de la circulación monzonal y el desarrollo de una gruesa capa mixta se refleja en el dominio de los taxones de la zona fótica inferior (ZFI) (principalmente F. profunda) debido a condiciones desfavorables en la zona fótica superior (ZFS). E. huxleyi y G. oceanica dominan la flora durante los periodos de alto contenido en nutrientes y baja energía en el apogeo del monzón. Esta fase es seguida de un incremento de los taxones oligotróficos (por ejemplo, Calcidiscus leptoporus y Oolithotus fragilis) durante el periodo de relajación de la surgencia, y por los flujos más bajos y mayores diversidades durante el periodo de intermonzón. Finalmente, durante el periodo del monzón de invierno se produce un súbito y corto incremento de las abundancias de los taxones eutróficos y de la ZFI (Broerse et al., 2000).

3.4.- CARACTERÍSTICAS ECOLÓGICAS DE LOS TAXONES DE ESTE ESTUDIO

En este apartado se pretende resumir las características ecológicas más sobresalientes de los diferentes géneros, especies, variedades y/o morfotipos identificados a lo largo de esta investigación en la zona del Mediterráneo occidental y Atlántico central y en el mar de Arabia. El orden de los taxones obedece a las afinidades ecológicas (Fig. 3.3) y a su abundancia en los recuentos llevados a cabo. Una clasificación sistemática más rigurosa es presentada en el Apéndice I, mientras que en las Láminas Fotográficas se incluyen imágenes de la mayoría de taxones.



esta Tesis Doctoral en la columna de agua a diferentes latitudes, en base a los datos bibliográficos. En cada uno de handiferenciado tres ambientes media y superior (ZFI, ZFM yUmbe: Umbellosphaera spp.; Fig. 3.3- Representación de los diferentes taxones de cocolitofóridos observados en representativos, separados verticales. La zona fótica ha sido dividida en inferior, esquemática de la distribución por líneas discontinuas Go: Gephyrocapsa oceanica; Umbi: Umbilicosphaera spp. Gf: Gladiolithus flabellatus; *Cm*: Calciosolenia murrayi; Cp: Coccolithus pelagicus; Cl: Calcidiscus leptoporus; *Fp*: Florisphaera profunda; sG: 'small' Gephyrocapsa; Ar: Algirosphaera robusta; Dt: Discosphaera tubifera; Hc: Helicosphaera carteri; Syr: Syracosphaera spp.; 50 R: Reticulofenestra spp.; Eh: Emiliania huxleyi; P: Pontosphaera spp.; Bb: Braarudosphaera Ool: Oolithotus spp.; Rc: Rhabdosphaera Gm: Gephyrocapsa coccolithomorpha; los esquemas Nc: Neosphaera bigelowii; muellerae; clavigera; ZFS).

3.4.1.- Taxones de la zona fótica superior

Género: *Emiliania* Hay y Molher, en Hay *et al.*, 1967 *Emiliania huxleyi* (Lohmann, 1902) Hay y Mohler, en Hay *et al.*, 1967 var. *huxleyi* (Lámina 1)

E. huxleyi es el cocolitofórido más abundante en la actualidad y el que domina, desde hace 73.000 años, las asociaciones de cocolitofóridos de todo el mundo. La aparición de *E. huxleyi* ha sido datada en 268.000 años (Thierstein *et al.*, 1977). Este evento ha sido utilizado para establecer la biozona NN21 de nanofósiles calcáreos (Martini, 1971). *E. huxleyi* desciende posiblemente de un miembro del género *Gephyrocapsa* (McIntyre, 1967).

Es una especie cosmopolita (Geitznauer *et al.*, 1977; Brand, 1994; Roth, 1994; Winter *et al.*, 1994) que tolera rangos de temperatura y de salinidad extremadamente amplios, ya que se han registrado individuos en aguas con temperaturas entre 1 y 31 °C (McIntyre *et al.*, 1970) y de salinidades entre 10 y 20 ‰ (Bukry, 1974) y de 40 a 45 ‰ (Winter *et al.*, 1979; Winter, 1982). Esta especie ha sido observada recientemente a más de 65° S, en condiciones extremas (TSM: 1,35 °C, salinidad: 33,73 ‰) (Flores, com. personal, 2003). Asimismo, su presencia es constante en toda la zona fótica (independientemente de la profundidad) indicando su tolerancia a variados niveles de luz. Las mayores abundancias se observan en aguas subpolares ricas en nutrientes (McIntyre y Bé, 1967; Okada y Honjo, 1973; Brand, 1994) aunque también se registran altos porcentajes en aguas ricas en nutrientes a lo largo de los bordes de los giros oceánicos subtropicales, en surgencias ecuatoriales, en otras áreas de surgencia y en zonas de plataforma externa (Winter, 1985; Bollmann *et al.*, 1998; Verbeek, 1990; Brand, 1994), además de ser una de las especies dominantes en mares marginales (Roth, 1994). Su abundancia puede llegar a ser del 82 % en el Atlántico norte y del 67 % en el Pacífico (Geitznauer *et al.*, 1977). Este taxón es claramente oportunista (Brand, 1994) aumentando su número en respuesta al incremento de nutrientes y eclosionando en grandes abundancias en numerosas ocasiones (Westbroek *et al.*, 1993).

Género: *Gephyrocapsa* Kamptner, 1943 *Gephyrocapsa ericsonii* McIntyre y Bé, 1967 *Gephyrocapsa muellerae* Bréhéret, 1978 *Gephyrocapsa oceanica* Kamptner, 1943 *Gephyrocapsa aperta* Kamptner, 1963 *Gephyrocapsa caribbeanica* Boudreaux y Hay, en Hay et al., 1967

Los cocolitofóridos del género *Gephyrocapsa* están presentes en todos los océanos del mundo y conforman uno de los grupos más importantes en cuanto a distribución geográfica y número de individuos, ya que son comunes y a menudo dominantes tanto en el fitoplancton actual como en las asociaciones fósiles (Geitznauer *et al.*, 1977; Okada y McIntyre, 1977, Samtleben, 1980; Bollmann *et al.*, 1998). El género *Gephyrocapsa* agrupa los cocolitos que presentan una barra o puente de calcita atravesando el área central (Kamptner, 1943). Se han diferenciado varias especies (*G. oceanica, G. muellerae, G. omega, G. ericsonii, G. caribbeanica*, *G. aperta, G. caribbeanica*) utilizando los diámetros máximos y midiendo el ángulo que

forma el puente con el eje mayor del cocolito (McIntyre *et al.*, 1970; Pujos-Lamy, 1977; Geitznauer *et al.*, 1977; Thierstein *et al.*, 1977; Bréhéret, 1978; Samtleben, 1980). Más recientemente, Bollmann (1997) describió y caracterizó en sedimentos del Holoceno seis asociaciones morfológicas de *Gephyrocapsa* (*Gephyrocapsa* Ecuatorial, *Gephyrocapsa* Oligotrófica, *Gephyrocapsa* Transicional, *Gephyrocapsa* Fría, *Gephyrocapsa* Grande, *Gephyrocapsa* Pequeña) en base a esos criterios biométricos y a los rangos de TSM media y de concentración de clorofila de su hábitat; posteriormente, esta clasificación ha sido aplicada a poblaciones de *Gephyrocapsa* del Pleistoceno (Bollmann *et al.*, 1998).

Las características ecológicas de las diferentes especies de *Gephyrocapsa* (según la nomenclatura tradicional -ver Capítulo 10, Tabla 10.1) son:

Gephyrocapsa oceanica (Lámina 2, Figs. 1 a 4)

Se trata de una especie oceánica y eutrófica (Brand, 1994) que vive, como *E. huxleyi*, en aguas ricas en nutrientes a lo largo de los bordes de los giros centrales subtropicales, regiones de surgencia ecuatorial, surgencias costeras y plataformas externas (Winter, 1985; Verbeek, 1990). Sin embargo, prefiere aguas más cálidas que *E. huxleyi* (Brand, 1994; Roth, 1994), soportando un rango de temperaturas en el Pacífico de entre 19 y 31 °C (Okada y Honjo, 1973). Su rango de tolerancia a la salinidad varía entre los 15 ‰ (Brand, 1994) y los 45-50 ‰ (Winter, 1982), aunque Knappertsbusch (1993) relaciona la presencia de *G. oceanica* en el Mediterráneo con la entrada de aguas atlánticas superficiales y de baja salinidad. Es dominante en muchos mares marginales, indicando que es resistente a cambios físicos. Se han observado también algunas eclosiones importantes de esta especie (Roth, 1994). En el área de la corriente de Benguela (margen suroccidental de África) Giraudeau (1992) y Giraudeau *et al.* (1993) relacionan este taxón con aguas cálidas de superficie ricas en nutrientes. Es una de las especies características de los periodos de monzón y surgencia de aguas profundas en el mar de Arabia (Broerse *et al.*, 2000).

"small" Gephyrocapsa (Lámina 2, Figs. 5 a 8)

Grupo integrado por especies de *Gephyrocapsa* menores de 3 μ m (Flores *et al.*, 1999; ver Tabla 10.1) -en este caso, *G. ericsonii* y *G. aperta*- que aparecen normalmente junto a *E. huxleyi*. Winter *et al.* (1979) encuentran ambos taxones dominando la asociación de cocolitofóridos del golfo de Aqaba (mar Rojo). Se les considera indicadores de alta productividad y de surgencia de aguas ricas en nutrientes (Wells y Okada, 1997; Okada y Wells, 1997), aunque Flores *et al.* (1999) interpretan que los máximos de este grupo registrados en la zona de la corriente de Agulhas (suroeste de África) durante los periodos interglaciales se producen más bien por influencia de la temperatura.

Gephyrocapsa muellerae (Lámina 3, Figs. 1 a 4)

Esta especie es indicativa de aguas frías (Weaver y Pujol, 1988; Flores *et al.*, 1997; Bollmann, 1997). Flores *et al.* (1999; 2003) observan una clara coincidencia entre el incremento de las abundancias de este taxón y los periodos glaciales en la zona al sur de África.

Gephyrocapsa caribbeanica

Este taxón incrementa su abundancia durante los periodos fríos en el hemisferio sur (Wells y Okada, 1997; Flores *et al.*, 1999), aunque Flores *et al.* (2000) registran un descenso del grupo de *Gephyrocapsa* de tamaño intermedio (*G. muellerae* y *G. caribbeanica*) durante el último estadio glacial frente a las costas de Sierra Leona (África occidental). Es posible que el significado ecológico de esta especie haya variado entre los representantes actuales y los especímenes fósiles (Flores *et al.*, 2003).

Género: Reticulofenestra Hay et al., 1966

Este género, perteneciente a la misma familia que *Gephyrocapsa* y *E. huxleyi*, está representado mayoritariamente en esta investigación por especímenes menores de 2 µm, que han sido denominados "small" *Reticulofenestra* o placolitos muy pequeños (probablemente *Reticulofenestra parvula*). Las formas de *Reticulofenestra* mayores de 2 µm identificadas en esta investigación son muy escasas y han sido agrupadas en dos categorías informales dependiendo de la estructura de su área central (Capítulo 14, Tabla 14.1). *Reticulofenestra* spp. ha sido observada en gran cantidad en sedimentos del Pleistoceno superior y Holoceno del Mediterráneo oriental (Negri y Giunta, 2001); su disminución durante el depósito del sapropel S1 indica probablemente el descenso de productividad de los cocolitofóridos de la ZFS.

"small" Reticulofenestra

Su interpretación ecológica -alta productividad y comportamiento oportunista- es similar a la de "small" *Gephyrocapsa*, grupo al que parece desplazar en dominancia a partir del subestadio isotópico 5c en las masas de agua que rodean Australia (Okada y Wells, 1997; Wells y Okada, 1997; Takahashi y Okada, 2001). Esta sustitución parece ser progresiva (Wells y Okada, 1997).

Género: *Helicosphaera* Kamptner, 1954 *Helicosphaera carteri* (Wallich, 1877) Kamptner, 1954 var. *carteri Helicosphaera pavimentum* Okada y McIntyre, 1977

Helicosphaera carteri (Lámina 4, Figs. 5 a 8)

Se trata de un taxón cosmopolita, con un rango de temperaturas que oscila entre los 5 y los 30 °C, aunque la óptima es de 21 °C (McIntyre y Bé, 1967; Okada y McIntyre, 1979), por lo que las máximas proporciones se dan en las aguas cálidas de latitudes tropicales y subtropicales (McIntyre, 1967; Geitznauer et al., 1977; Winter et al., 1979). Por otra parte, se han registrado máximos de este taxón durante los periodos glaciales en África suroccidental (Flores et al., 1999), además de estar presente en los momentos de surgencia de aguas ricas en nutrientes frente a las costas de Namibia (Giraudeau, 1992; Pujos, 1992), donde su abundancia parece verse favorecida por la baja salinidad, alta fertilidad, turbidez y escasa transparencia del agua (Giraudeau, 1992). De igual manera, Roth y Berger (1975) y Lancis (1998) señalan que vive en aguas de moderada y alta fertilidad; el mayor contenido en nutrientes parece ser también la causa de su incremento al sur de África durante los periodos y terminaciones glaciales (Flores et al., 2003). Sin embargo, en otras ocasiones no se ha observado que su número aumente al incrementarse el contenido en nutrientes del agua (Brand, 1994). Por ejemplo, Ziveri et al. (1995) registran en las costas de California un aumento del flujo de este cocolitofórido asociado a concentraciones bajas de nutrientes y establecen que este taxón es indicativo de condiciones túrbidas en la zona eufótica, mientras que, por otra parte, Negri y Giunta (2001) indican que los incrementos de H. carteri tras la fase principal de formación del sapropel S1 en el Mediterráneo oriental puede ser indicativo de una fase pobre en nutrientes y la desaparición de los máximos de clorofila en profundidad

Helicosphaera pavimentum (Lámina 6, Fig. 10)

Se localiza -siempre en bajas proporciones- en muestras de la columna de agua del Mediterráneo occidental caracterizadas por salinidades mínimas (Knappertsbusch, 1993; Cros, 2002). También ha sido

observada en sedimentos del mar de Solomón al este de Nueva Guinea (Takahashi y Okada, 2001) y en trampas de sedimentos frente a las costas canarias y somalíes (Broerse *et al.*, 2000; Abrantes *et al.*, 2002).

Género: *Syracosphaera* Lohmann, 1902 (Lámina 4, Figs. 1 a 4)

Grupo de cocolitofóridos cosmopolitas del que se han catalogado más de 20 especies, con un rango de temperaturas entre 5 y 30 °C (McIntyre y Bé, 1967; Okada y McIntyre, 1977), y cuyo hábitat está situado entre las zonas fóticas superior y media (Lancis, 1998; Flores *et al.*, 1999). El significado paleoecológico de este grupo no está claro. En el mar de Alborán, los máximos de abundancia de *Syracosphaera* spp. durante las terminaciones glaciales TIa y TIb han sido relacionados con incrementos de terrígenos y descenso de la salinidad (Weaver y Pujol, 1988). Por otro lado, en el sudoeste de África este grupo presenta máximas abundancias durante los periodos interglaciales y es utilizado como indicador de aguas cálidas (Flores *et al*, 1999) mientras que, en el Atlántico ecuatorial, se registran máximos durante los periodos glaciales y no parece haber relación entre los cambios de salinidad y de abundancia (Pujos, 1992). Por el contrario, parece probable que en el Mediterráneo occidental las abundancias de *Syracosphaera* spp. estén controladas por la salinidad y el contenido en nutrientes más que por la temperatura (Flores *et al.*, 1997). En esta línea, las altas concentraciones de *Syracosphaera* spp. en las aguas altamente productivas de la célula de surgencia de Benguela (frente a las costas de Namibia) no parecen guardar relación con variaciones de temperatura y de salinidad (Giraudeau, 1992; Giraudeau *et al.*, 1993) aunque es posible que este grupo no pueda crecer en ambientes extremadamente fríos y de baja salinidad, como en el interior de estas células de surgencia.

Género: *Coccolithus* Schwarz, 1894 *Coccolithus pelagicus* (Wallich, 1877) Schiller, 1930 f. *pelagicus* (Lámina 3, Figs. 5 a 8)

Esta especie ha sido asociada a aguas polares y subpolares (McIntyre y Bé, 1967; Geitznauer *et al.*, 1977; Roth, 1994) en las que puede llegar a ser el único cocolitofórido presente en la columna de agua. En latitudes más bajas -como el Mediterráneo occidental o las costas sudafricanas- su proporción es mucho más escasa (Giraudeau, 1992; Roth, 1994; Flores *et al.*, 1997; 1999).

Se le ha asignado comúnmente el papel de indicador de aguas frías en condiciones plenamente oceánicas. Sin embargo, aunque es cierto en latitudes altas y medias -en la corriente de Agulhas parece responder a los pulsos glaciales y correlacionarse con el registro de isótopos de oxígeno (Flores *et al.*, 1999; 2003)- su papel como indicador térmico no es tan claro en zonas como el Mediterráneo occidental (Flores *et al.*, 1997), donde su correlación con la curva de isótopos es escasa salvo en el Holoceno. Se ha sugerido su preferencia por aguas frías ricas en nutrientes, sobre todo en momentos de surgencia y frentes de corrientes de turbidez costeras o caracterizadas por un incremento del aporte fluvial (Roth, 1974; Giraudeau, 1992; Cachão y Moita, 1995; 2000; Beaufort y Heussner, 2001; Álvarez *et al.*, 2002).

Género: *Calcidiscus* Kamptner, 1950 *Calcidiscus leptoporus* (Murray y Blackman, 1898) Loeblich y Tappan, 1978 (Lámina 5, Figs. 5 a 8)

Es una especie de aguas tropicales (Okada y Honjo, 1973) con un rango de temperaturas de 20 a 30 °C, aunque McIntyre *et al.* (1970) la describen como euriterma al encontrar una forma que vive en aguas de hasta 6 °C. No tolera salinidades por debajo de 25 ‰ (Brand, 1984). Su hábitat se encuentra en las aguas superficiales del centro de los giros oceánicos (Okada y Honjo, 1973; Honjo, 1977; Okada y McIntyre, 1977). Es una especie oligotrófica y especialista (Brand, 1994). Responde a los ciclos glaciales en la corriente de Agulhas (margen suroccidental de Sudáfrica), alcanzando las máximas abundancias en los periodos cálidos y adaptando su respuesta a la de la temperatura (Flores *et al.*, 1999). Sin embargo, Finchan y Winter (1989) y Giraudeau (1992) no encuentran esta relación. Pujos (1992), Giraudeau (1992) y Flores *et al.* (1997; 2003) indican que los máximos de abundancia pueden estar relacionados con aguas ricas en nutrientes.

Por otro lado, Knappertsbusch *et al.* (1997) diferencian al menos tres morfotipos diferentes, de los cuales dos serían de aguas tropicales y el último pertenecería a zonas extratropicales; las TSM serían el principal factor condicionante, aunque también entrarían en juego la dirección y fuerza de las corrientes superficiales y la existencia de células de surgencia.

Género: *Umbilicosphaera* Lohmann, 1902 *Umbilicosphaera hulburtiana* Gaarder, 1970 *Umbilicosphaera sibogae* var. *foliosa* (Kamptner, 1963) Okada y McIntyre 1977 *Umbilicosphaera sibogae* (Weber-van Bosse, 1901) Gaarder, 1970 var. *sibogae* (Lámina 5, Figs. 1 a 4)

Este género vive en ambientes oceánicos tropicales y subtropicales, principalmente en aguas estratificadas y pobres en nutrientes, mostrando, junto a *C. leptoporus*, carácter oligotrófico (Geitznauer *et al.*, 1977; Honjo, 1977; Okada y McIntyre, 1977; Giraudeau, 1992; Brand, 1994). Su rango de temperaturas oscila entre 18 y 24 °C (McIntyre y Bé, 1967; Okada y McIntyre, 1979). En el Pacífico predominan en las aguas superficiales, tendiendo a decrecer en número con la profundidad de la columna de agua (Honjo, 1977). Por otro lado, Young (1994) incluye a este grupo dentro de la asociación típica de condiciones eutróficas, mientras que Roth (1994) y Flores *et al.* (2003) indican que pueden responder al incremento de nutrientes. En las masas de agua al sudoeste de Sudáfrica, los aumentos de *Umbilicosphaera* spp. (típica de la corriente de Agulhas), *C. leptoporus y Syracosphaera* spp. responden positivamente a los periodos interglaciales, con máximos durante las deglaciaciones (Flores *et al.*, 1999). Flores *et al.* (1997) destacan que es un grupo típico en los sedimentos holocenos del Mediterráneo occidental, y lo consideran de ambiente cálido.

Género: *Umbellosphaera* Paasche, en Markali y Paasche, 1955 (Lámina 6, Figs. 1-2)

Este grupo está integrado por formas delicadas, características de áreas tropicales y subtropicales. Su hábitat preferente son las aguas cálidas, oligotróficas, salinas y pobres en nutrientes del centro de los giros oceánicos del Pacífico y Atlántico (McIntyre, 1967; McIntyre y Bé, 1967; McIntyre *et al.*, 1970; Okada y Honjo, 1973; Honjo, 1977; Geitznauer *et al.*, 1977; Okada y McIntyre, 1977; Young, 1994). Es común en el Mediterráneo occidental (Flores *et al.*, 1997) y aparece también en el golfo de Adén y mar Rojo, en condiciones oligotróficas y cálidas. El rango de temperaturas óptimo se sitúa entre los 20 y 30 °C (McIntyre *et al.*, 1970). Son especialistas y no reaccionan al aumento de nutrientes (Young, 1994).

Género: Braarudosphaera Deflandre, 1947

Braarudosphaera bigelowii (Gran y Braarud, 1935) Deflandre, 1947

(Lámina 6, Fig. 9)

Esta especie prefiere los ambientes neríticos y muestra gran tolerancia a condiciones ambientales extremas (Roth, 1974), ya que ha sido observada tanto en los sedimentos del mar Negro (baja salinidad) como en los *lagoons* de las costas de Belice y en el golfo Pérsico (alta salinidad). A pesar de ello, la mayoría de estudios parecen indicar su preferencia por ambientes de baja salinidad y alta turbidez causada por entrada de terrígenos (Bukry, 1974; Perch-Nielsen, 1985a, b; Roth, 1994). Se registra en condiciones de anoxia y aguas dulces en sedimentos del Oligoceno pertenecientes al antiguo Paratethys (Nagymarosy, 2000). En capas de esta edad es común la existencia de horizontes ricos en o con un contenido monoespecífico de este taxón, que han sido atribuidos a un cambio en las condiciones paleoceanográficas a causa de la surgencia de aguas frías, de baja salinidad y ricas en nutrientes (Peleo-Alampay *et al.*, 1999; Kelly *et al.*, 2003); es posible que las poblaciones actuales y las fósiles no respondan exactamente a los mismos condicionantes.

Género: *Calciosolenia* Gran, 1912 *Calciosolenia murrayi* Gran, 1912 (Lámina 7, Figs. 3-4)

Este taxón prefiere las aguas tropicales y subtropicales del Atlántico norte y del Pacífico (Okada y McIntyre, 1977). Aparece en la asociación de cocolitofóridos del Mediterráneo occidental (Flores *et al.*, 1997).

Género: *Pontosphaera* Lohmann, 1902 (Lámina 7, Figs. 1-2)

Grupo de cocolitofóridos típicos de aguas tropicales y subtropicales, aunque nunca aparecen en gran cantidad (Schneidermann, 1977). Se ha venido considerando que un gran abundancia de *Pontosphaera* en

los sedimentos puede ser indicativa de medios marinos someros (Roth y Thierstein, 1972; Müller, 1976). Perch-Nielsen (1972) señalan que la mayor variedad del grupo se observa en la costa, descendiendo la diversidad y el número hacia mar abierto. Aparece comúnmente en los sedimentos del Mediterráneo occidental durante los estadios isotópicos cálidos 1 y 5 (Flores *et al.*, 1997), aunque no se encuentran en el Pacífico y son escasas en los sedimentos del Atlántico norte (Okada y McIntyre, 1977).

Género: *Neosphaera* Lecal-Schlauder, 1950 *Neosphaera coccolithomorpha* Lecal-Schlauder, 1950

Los hábitats preferidos de este taxón son las zonas fóticas superior y media de las aguas estratificadas típicas de las zonas tropicales (Okada y McIntyre, 1977; Jordan *et al.*, 1996).

Género: *Rhabdosphaera* Haeckel, 1894 *Rhabdosphaera clavigera* Murray y Blackman, 1898 (Lámina 7, Figs. 5-6)

Esta especie de cocolitofórido presenta una amplia distribución geográfica (Okada y Honjo, 1973; Honjo, 1977; Okada y McIntyre, 1977) aunque prefieren ambientes subtropicales y tropicales. Viven en la zona fótica superior y media (0-80 m) de las aguas estratificadas de los centros de los giros oceánicos (Okada y Honjo, 1973; Geitznauer *et al.*, 1977; Schneidermann, 1977; Okada y McIntyre, 1977, 1979; Jordan *et al.*, 1996). No incrementan su abundancia en regiones de elevado contenido en nutrientes (Brand, 1994). Toleran altas salinidades como las presentes en los *lagoons* de Belice y son resistentes a la disolución (Roth, 1994).

Género: Acanthoica Lohmann, 1903, emend. Kleijne, 1992

Este género parece en pequeñas cantidades en el Atlántico, Pacífico, Mediterráneo y mar de Arabia (Kleijne, 1992; Cros, 2002). Prefiere la parte más superficial de la zona fótica superior (Winter *et al.*, 1994).

Género: *Discosphaera* Haeckel, 1894 *Discosphaera tubifera* (Murray y Blackman, 1898) Ostenfeld, 1900

Es una especie tropical que vive principalmente en las zonas centrales de los giros oceánicos en condiciones oligotróficas (es especialista), y cuyo rango de temperatura oscila entre los 20 y los 30 °C (McIntyre et al., 1970). Ocupa normalmente la parte más superior de la zona fótica superior (Okada y Honjo, 1973, Okada y McIntyre, 1979).

3.4.2.- Taxones de la zona fótica media

Género: *Oolithotus* Reinhardt, en Cohen y Reinhardt, 1968 *Oolithotus fragilis* (Lohmann, 1912) Martini y Müller, 1972 *Oolithotus antillarum* (Cohen), Reinhardt, en Cohen y Reinhardt, 1968

Este grupo es típico de las zonas oligotróficas de los océanos, pobres en nutrientes (Brand, 1994). En estas áreas suele ocupar la parte más profunda de la zona fótica superior (Young, 1994).

Oolithotus fragilis (Lámina 6, Figs. 3-4)

Es común en la zona fótica media (ZFM) e inferior de las regiones ecuatorial y transicional del Pacífico, mientras que en el Atlántico norte es común en aguas tropicales a transicionales (Okada y McIntyre, 1977)

Oolithotus antillarum

Prefiere las aguas superiores a intermedias de las zonas centrales y ecuatoriales del Pacífico. En el Atlántico norte, es común en las zonas subtropicales a transicionales, especialmente en la zona más occidental, bajo la influencia de la corriente del Golfo (Okada y McIntyre, 1977).

3.4.3.- Taxones de la zona fótica inferior

Género: *Florisphaera* Okada y Honjo, 1973 *Florisphaera profunda* Okada y Honjo, 1973 var. *profunda* Okada y McIntyre, 1977 (Lámina 6, Figs. 5 a 8)

Este cocolitofórido es característico de la ZFI (entre los 60 y 180 m) de masas de agua cálidas (entre 10 y 28 °C) de latitudes bajas y medias (40° S a 40° N) (Okada y Honjo, 1973; Okada y Wells, 1997). Prefiere bajos niveles de luz (Okada y Honjo, 1973; Ziveri *et al.*, 1995) y rechaza termoclinas someras (Ziveri *et al.*, 1995). Su ecología está fuertemente relacionada con la dinámica y profundidad de la nutriclina en la columna de agua (Okada y Honjo, 1973; Molfino y McIntyre, 1990a, b; McIntyre y Molfino, 1996; Ahagon *et al.*, 1993; Beaufort *et al.*, 1997; Flores *et al.*, 1999) ya que sus máximos de abundancia se corresponden con momentos en los que la nutriclina es profunda y la producción del resto de cocolitofóridos es baja en la zona fótica superior.

Es escasa en sedimentos de plataforma (Okada y Wells, 1997) pero puede sobrepasar el 70 % en taludes y cuencas profundas (Okada, 1983; Ahagon *et al.*, 1993), sirviendo como excelente indicador de la profundidad del depósito.

Género: *Algirosphaera* Schlauder, 1945, emend. Norris, 1984 *Algirosphaera robusta* (Lohmann, 1902) Norris, 1984

Es un taxón de la zona fótica inferior (Okada y Honjo, 1973, Winter et al., 1994), difícil de observar en los sedimentos debido a su fragilidad y que presenta el mismo tipo de comportamiento que *F. profunda*

(Okada y Matsuoka, 1996). Por el contrario, Kleijne (1992) indica que esta especie es común en el borde del área de surgencia del mar de Arabia y, por lo tanto, es indicadora de condiciones relativamente frías y eutróficas.

Género: *Gladiolithus* Jordan y Chamberlain, 1993 *Gladiolithus flabellatus* (Halldal y Markali, 1955) Jordan y Chamberlain, 1993

Anteriormente conocido como *Thorosphaera flabellata*, este taxón es típico de la zona fótica inferior en zonas ecuatoriales a subtropicales (Okada y Honjo, 1973, Winter *et al.*, 1994), y parece responder a los mismos condicionantes que *F. profunda* (Okada y Matsuoka, 1996).

4. OCEANOGRAFÍA Y PALEOCEANOGRAFÍA DE LAS ÁREAS DE ESTUDIO

4.1.- EL MEDITERRÁNEO OCCIDENTAL Y SU RELACIÓN CON EL OCÉANO ATLÁNTICO

El mar Mediterráneo es una cuenca oceánica semiencerrada entre las grandes masas continentales de Europa, África y Asia, y aislada casi por completo del resto de los océanos del planeta. El intercambio de aguas con el océano abierto tiene lugar únicamente a través del estrecho de Gibraltar, en su extremo occidental (Fig. 4.1). Además, su posición entre las zonas climáticas templada-mediterránea al norte y semidesértica al sur y al este -caracterizadas en ambos casos por una pluviosidad moderada a escasa- determina un balance hídrico anual negativo. Este hecho causa, por un lado, la producción estacional (principalmente en invierno) de masas de agua salinas y densas que se hunden en determinados puntos del Mediterráneo, como el golfo de León, el mar Adriático, la cuenca levantina y el mar Egeo (Bormans *et al.*, 1986; Rohling *et al.*, 1998; Lascaratos *et al.*, 1999; Rohling y De Rijk, 1999), y que circulan por el fondo de la cuenca (Figs. 4.1 y 4.2). Por otro lado, este mismo déficit de agua provoca la entrada de las aguas atlánticas -más dulces y ligeras- a través del estrecho de Gibraltar, que circulan superficialmente en sentido contrario al de las densas y salinas aguas mediterráneas, que salen en forma de corriente de fondo (corriente de salida del Mediterráneo o *Mediterranean Outflow Water -*MOW). La intensidad de este intercambio de aguas (una media de 1,2 Sv) está controlada por una gran cantidad de factores, tanto estacionales como no estacionales (Parrilla, 1984; Bormans *et al.*, 1986; La Violette, 1990; Manzella y La Violette, 1990; O'Neill-Baringer y Price, 1999).

Tres de los testigos oceánicos estudiados en esta investigación están situados en el Mediterráneo occidental o en su área de influencia en el lado atlántico del estrecho de Gibraltar. El Mediterráneo occidental



Fig. 4.1- Mapa del mar Mediterráneo. Se detallan las principales subcuencas, la circulación superficial y las zonas de hundimiento de aguas profundas e intermedias más importantes (áreas rayadas). Modificado a partir de Bethoux (1980), Millot (1987; 1999) y Lascaratos et al. (1999).



Fig. 4.2- Esquema de la circulación de las masas de agua en la cuenca mediterránea durante el verano. WMDW: aguas profundas del Mediterráneo occidental; EMDW: aguas profundas del Mediterráneo oriental; LIW: aguas intermedias levantinas; MIW: aguas mediterráneas intermedias; MAW: aguas atlánticas modificadas; MOW: aguas de salida del Mediterráneo. Modificada de Wüst (1961) y Cramp y O'Sullivan (1999).

es la subcuenca mediterránea más fuertemente influida por la dinámica atlántica, ya que está en contacto directo con las aguas atlánticas a través del estrecho de Gibraltar. La comunicación con el Mediterráneo oriental está bastante restringida a causa de la escasa profundidad -alrededor de 400 m- del estrecho de Sicilia. Este umbral impide el intercambio de aguas profundas entre las subcuencas occidental y oriental, de tal manera que tan sólo las aguas intermedias levantinas (Levantine Intermediate Waters -LIW) y las aguas atlánticas modificadas (Modified Atlantic Waters -MAW) son capaces de rebasarlo (Fig. 4.2). Las aguas profundas del Mediterráneo occidental (Western Mediterranean Deep Waters -WMDW) se producen en el golfo de León bajo unas especiales condiciones de temperatura y salinidad (Rohling et al., 1998; Rohling y De Rijk, 1999). Su formación es estacional -en invierno- y la cantidad varía anualmente dependiendo del rango térmico anual, de tal manera que en inviernos suaves no llega a hundirse hasta el fondo y forma una capa a 1.500 m de profundidad, mientras que en condiciones normales circula siguiendo el talud entre los 2.500 m y el fondo de la cuenca a una velocidad de entre 3 y 4 cm/s (Millot, 1999). Por encima de la WMDW fluye la LIW, que procede del Mediterráneo oriental y se caracteriza por salinidades intermedias y temperaturas que van desde los 13,4 °C en el golfo de León a los 13,2 °C en el estrecho de Gibraltar (Millot, 1999). Las aguas superficiales entran desde el Atlántico y se modifican (MAW) debido a procesos de mezcla vertical con la LIW, aumentando su temperatura y salinidad conforme se adentran en el Mediterráneo. La WMDW y la LIW ascienden al llegar a Gibraltar y salen del Mediterráneo formando la MOW. Este flujo de salida se nutre esencialmente de la LIW debido a que la cantidad de WMDW está sujeta a una gran variabilidad anual (Millot, 1999). La MOW pierde gran parte de su alta densidad y salinidad al mezclarse con las aguas atlánticas en el golfo de Cádiz (Vergnaud-Grazzini et al., 1989; O'Neill-Baringer y Price, 1999), debido principalmente a la fuerte aceleración que experimenta al descender por el talud del golfo de Cádiz. Sin embargo, las especiales temperaturas y salinidades de la MOW hacen que sea posible detectarla a miles de kilómetros de distancia (Fig. 1.3). La MOW se extiende por el Atlántico a profundidades de entre 600 y 2.500 m llegando hasta el mar de Noruega y las costas canadienses (Vergnaud-Grazzini et al., 1989), e influye en gran medida en la dinámica termohalina del Atlántico y en el clima mundial (Johnson, 1997; O'Neill-Baringer y Price, 1999).

4.1.1.- Hidrodinámica del golfo de Cádiz

En el golfo de Cádiz (Fig. 4.3), la MOW supera el estrecho de Gibraltar y desciende por el talud continental a gran velocidad, recorriendo su contorno hacia el norte a la vez que se hunde hasta una profundidad de estabilización en medio de las masas de agua atlánticas (O'Neill-Baringer y Price, 1999). En esos momentos, su flujo es turbulento a causa de la gran diferencia de velocidad entre las áreas externas y el centro de la corriente. A la vez que desciende, la MOW se expande por el fondo debido a la fricción, aumentando su sección de 10 a 90 km (Vergnaud-Grazzini *et al.*, 1989). A gran escala, la configuración de la plataforma y del talud continental determinan su camino y la fuerzan a fluir entre las crestas diapíricas y cañones de la zona central del golfo de Cádiz. Sin embargo, es la propia MOW la que, a largo plazo, crea y modifica la topografía del fondo con sus variaciones en velocidad y en carga sedimentaria transportada en suspensión (O'Neill-Baringer y Price, 1999). Esta corriente consta en realidad de dos flujos principales que circulan entre los 700-800 m y 1.000-1.200 m de profundidad; incluso se ha diferenciado un tercero más somero a 500-700 m (Gonthier et al., 1984). La trayectoria de estas corrientes está controlada por la topografía del fondo, de tal manera que la superior transcurre paralela al talud superior mientras que la inferior discurre en parte encauzada entre los cañones de la zona central del talud (Ambar y Howe, 1979a). Estas dos corrientes se han detectado remontando hacia el norte el litoral portugués a 1.000 y 1.500 m de profundidad, respectivamente (Ambar y Howe, 1979b). La deceleración gradual de la MOW hacia el oeste queda marcada en el talud por un paso de morfologías erosivas a depósitos de material (Heezen y Johnson, 1969; Stow y Holbrook, 1984; Baraza et al., 1990; Baraza y Nelson, 1992; Maldonado y Nelson, 1999; Nelson et al., 1999).



Fig. 4.3- Modelo de circulación de la MOW (flechas negras) y de la NASW (flechas grises) en la plataforma y talud continental frente a las costas españolas. La zona sombreada es el área en la que la MOW circula en contacto con el fondo. Los números en negrita cerca de flechas son velocidades de la corriente (en cm/s); las profundidades están dadas en metros. Tomado de Baraza et al. (1999).

Por el contrario, las masas de agua atlánticas dominan la parte superficial de la columna de agua del golfo de Cádiz. Tanto las aguas intermedias del Atlántico norte (*North Atlantic Intermediate Waters* -NAIW) como las aguas superficiales del Atlántico norte (*North Atlantic Surface Waters* -NASW) discurren hacia el sur a lo largo del margen de la Península Ibérica siguiendo el giro subtropical del Atlántico norte (Baraza *et al.*, 1999). De ellas, la NASW fluye a lo largo de la plataforma continental ibérica y entra en el mar de Alborán a través del estrecho de Gibraltar. En su camino por la plataforma, esta corriente transporta gran cantidad de materiales hacia el sudeste. Estos materiales proceden de las grandes redes fluviales (Guadalquivir y Guadiana, entre otros), que drenan todo el sudoeste español. Una vez en el mar de Alborán, los materiales empiezan a depositarse y son incorporados a la MOW, que los transporta de nuevo hacia el Atlántico y los deposita en el talud en forma de contornitas (Grousset *et al.*, 1988).

4.1.2.- El mar de Alborán

Cuando la NASW penetra en el mar de Alborán a través del estrecho de Gibraltar (Fig. 4.4) forma una corriente superficial de baja salinidad que es modificada a medida que se adentra en el Mediterráneo debido a la fricción con las aguas mediterráneas superficiales e intermedias (LIW). Esta masa de agua atlántica modificada es denominada MAW (Bormans *et al.*, 1986; Manzella y La Violette, 1990). A su paso por el mar de Alborán, la MAW describe dos grandes giros anticiclónicos, que coinciden de manera aproximada con las subcuencas occidental y oriental de Alborán (Parrilla y Kinder, 1987; Heburn y La Violette, 1990). La dinámica de estos giros presenta un fuerte componente estacional, siendo el occidental mucho más estable que el oriental (Perkins *et al.*, 1990; Heburn y La Violette, 1990). El flujo de la corriente genera células de surgencia



Fig. 4.4- El mar de Alborán es la única parte del Mediterráneo en contacto con el océano Atlántico. En superficie, las aguas atlánticas entran por el estrecho de Gibraltar y circulan hacia el este. En su recorrido se mezclan con las aguas mediterráneas y se modifican (MAW: aguas atlánticas modificadas), en ocasiones realizan dos giros anticiclónicos en el trayecto y se crean zonas de surgencia (áreas sombreadas).

de aguas intermedias y profundas en el flanco norte del giro occidental (frente de Málaga) y en el borde oriental del mar de Alborán (frente de Almería-Orán) debido al ascenso de aguas profundas (Perkins *et al.*, 1990; Tintoré *et al.*, 1991).

Mientras que en superficie el sentido principal de la corriente es de oeste a este, a mayores profundidades la LIW y la WMDW circulan de manera opuesta (Fig. 4.2). Al llegar al umbral del Estrecho ambas masas de agua se unen para superarlo, formando la MOW (Bormans *et al.*, 1986).

4.1.3.- El mar Catalano-Balear

Esta cuenca se encuentra cerrada al norte y al oeste por las costas de la Península Ibérica mientras que su límite oriental se abre al resto del Mediterráneo (Fig. 4.5). La comunicación por el sur está restringida a causa de la escasa profundidad del umbral entre la Península y las islas Baleares y se limita al intercambio de aguas superficiales. La circulación superficial de la zona está dominada por el flujo hacia el sur de la corriente del norte o septentrional (*Northern Current* -NC) siguiendo el contorno del talud. Esta corriente es en realidad antigua MAW que ha completado su recorrido por el Mediterráneo occidental a lo largo de los taludes de Argelia y del mar Tirreno (Fig. 4.1) (Millot, 1999). Está sujeta a una gran variabilidad estacional, alcanzando un flujo máximo de 1,5 a 2 Sv en los inviernos largos y severos.

En el mar Catalano-Balear, las diferencias de densidad entre las distintas masas de agua causan la aparición de dos frentes asociados a los taludes continentales (Font *et al.*, 1988). El frente Catalán (que se extiende desde el golfo de León hasta el delta del Ebro) separa las aguas costeras de la plataforma (salinidad <37,5 ‰) de las masas de agua oceánicas, más salinas y cálidas (>38 ‰), mientras que el frente Balear



Fig. 4.5- Mapa del mar Catalano-Balear. La circulación superficial de la zona está dominada por el flujo de la corriente del norte (NC) hacia el sur a lo largo del margen continental. Aunque la mayor parte de esta corriente sobrepasa el umbral de las Baleares y continua hacia el mar de Alborán, una porción es desviada hacia el este al norte de las Baleares. Por otro lado, las nuevas aguas atlánticas modificadas (MAW) discurren hacia el norte. Los frentes Catalán y Balear están señalados con líneas a discontinuas. Modificado de La Violette et al. (1990).

separa el agua mediterránea más antigua -que fluye hacia el sur- de la MAW más reciente -más cálida y más estratificada- que fluye hacia el nordeste. El frente Catalán es el más energético y variable, con máximos de actividad en invierno a causa del incremento de la evaporación y enfriamiento en la zona más externa. La NC circula hacia el sudoeste a lo largo de este talud, coincidiendo con el frente de densidades (Font, 1990) y desarrollando mucha actividad de remolinos, en parte debidos a la morfología del talud -ya que son frecuentes los cañones que modifican el sentido de la corriente al inducir la formación de flujos secundarios hacia el centro de la cuenca. Estas turbulencias contribuyen al intercambio energético entre las distintas masas de agua mediante el hundimiento de aguas (intrusión termohalina), que también conlleva el transporte de material particulado (La Violette *et al.*, 1990; Tintoré *et al.*, 1990). Al llegar al mar de Alborán, gran parte de la NC es desviada de nuevo hacia el este por la MAW reciente, integrándose en esta corriente y fluyendo a lo largo de las costas argelinas (Fig. 4.1). El resto de la NC es une a las aguas que salen hacia el Atlántico por el estrecho de Gibraltar (Millot, 1999). Por otro lado, parte de la MAW reciente intenta circular hacia el norte al salir del mar de Alborán, pero esto es impedido por el frente Balear, que en invierno es desplazado hacia el sur por los vientos del noroeste.

Las profundidades intermedias del mar Catalano-Balear están ocupadas en parte por las aguas intermedias de invierno (*Winter Intermediate Waters* -WIW), que presentan temperaturas inferiores a los 12,4 °C y salinidades del 38,3 ‰. Esta masa de agua se forma por enfriamiento de la NC en la plataforma continental del golfo de León y del mar Catalano-Balear durante los inviernos fríos, y circula por el talud siguiendo el camino de la NC o bien fluye directamente hacia el sur (Millot, 1999).

Por último, la otra masa de agua intermedia es la LIW, que circula en sentido antihorario a 750 m de profundidad por el talud del Mediterráneo occidental en dirección al Atlántico. Sin embargo, al igual que la NC, al entrar en el mar de Alborán gran parte de esta corriente es desviada de nuevo hacia el este a causa del frente Almería-Orán, circulando a lo largo del talud africano entre los 300 y 400 m y volviéndose a mezclar con la LIW nueva en el estrecho de Sicilia (Millot, 1999).

4.2.- LOS MONZONES Y EL MAR DE ARABIA

4.2.1.- El sistema monzónico asiático

El área tropical y subtropical del continente asiático se caracteriza por experimentar grandes variaciones estacionales a causa de los monzones. Este fenómeno meteorológico, causado por la interacción de la atmósfera, océanos y continentes, trae lluvias y vientos dos veces al año a la zona de la India y del sudeste asiático y es de gran importancia para el desarrollo económico de esa región. En realidad, el sistema monzónico asiático se divide en dos subsistemas -el monzón de la India y el del sudeste de Asia (también denominado monzón del este de Asia y del Pacífico occidental)- separados de manera aproximada por el meridiano 105° E (Wang y Lin, 2002). Ambos monzones presentan dinámicas temporales y espaciales diferentes (Wang *et al.*, 2001) ya que, por ejemplo, el monzón de verano es más fuerte en la India, mientras que el de invierno es más intenso en el sudeste asiático. Por otro lado, este último sistema monzonal presenta una mayor complejidad y está mucho más influido por la dinámica del Pacífico y el fenómeno del ENSO (El Niño - *Southern Oscillation*) a causa de su posición geográfica (Wang *et al.*, 2003).

4.2.2.- Dinámica del monzón de la India

El océano Índico se caracteriza -sobre todo en el mar de Arabia y las costas de la India y del este de África- por una dinámica altamente estacional controlada fundamentalmente por el sistema monzónico. Éste se activa cada año durante dos estaciones -el monzón del nordeste o monzón de invierno y el monzón del sudoeste o de verano- separadas por dos periodos de relativa calma (intermonzones) durante la primavera y el otoño. En la actualidad, el monzón de invierno es un fenómeno relativamente suave provocado por la llegada al mar de Arabia de vientos del nordeste, fríos y débiles, que se originan en las células de altas presiones que se instalan sobre la meseta tibetana y Asia central durante el invierno boreal (Fig. 4.6). Estos vientos producen un enfriamiento general de las aguas superficiales del mar de Arabia y un incremento de la productividad en el golfo de Adén y a lo largo de las costas de Pakistán (Wyrtki, 1973; Almogi-Labin et al., 2000; Andruleit et al., 2000). Este fenómeno se debe principalmente al funcionamiento de células de convección térmica en la parte superior de la columna de agua (Schubert et al., 1998; Andruleit y Rogalla, 2002; Reichart y Brinkhuis, 2003). Durante la primavera y el verano boreal, el incremento de la insolación y del calor en el interior del continente asiático causa la formación en esa zona de potentes centros de bajas presiones que cambian la circulación atmosférica regional. En oposición a estas bajas presiones continentales, se desarrolla una célula de altas presiones en el Índico meridional, generándose un gran gradiente barométrico entre ambas zonas que provoca la aparición de vientos del sudoeste (Fig. 4.6). Éstos fluyen hacia el nordeste a altas velocidades, y quedan reflejados en el océano mediante la nucleación de la corriente de Somalia durante esa



Fig. 4.6- Diagramas esquemáticos de la dinámica de los monzones de verano y de invierno en el mar de Arabia. Los mapas a la derecha representan la circulación atmosférica (flechas negras) y oceánica (flechas grises) en cada uno de estos periodos. Las áreas sombreadas indican zonas de alta productividad estacional. Modificado de Ruddiman (2001).

época del año, muy energética (Wyrtki, 1973). Los fuertes vientos, que soplan paralelamente a las costas somalíes y arábigas, provocan la aparición de células de surgencia costeras y bombeo de aguas profundas hacia la superficie. Estas aguas son frías y ricas en nutrientes, produciendo un incremento de la productividad frente a las costas somalíes y de la península de Arabia (Currie et al., 1973; Nair et al., 1989; Anderson y Prell, 1991; Anderson et al., 1992; Emeis et al., 1995). Al contrario que en las costas de Somalia, la surgencia que se desarrolla a lo largo de las costas de la península de Arabia está causada únicamente por la acción de los vientos del sudoeste en ausencia de corrientes superficiales (Wyrtki, 1973). En esta zona, la combinación de las surgencias costeras y del efecto del transporte Ekman (por la acción de los vientos del sudoeste) provoca alta productividad en un área que se extiende más de 400 km mar adentro (Nair et al., 1989), y su influencia se hace notar en todo el mar de Arabia, posiblemente a causa de la formación de filamentos de aguas ricas en nutrientes que se separan de las células de surgencia y derivan hacia otras zonas (Andruleit y Rogalla, 2002; Ivanova et al., 2003). Además, durante el monzón del sudoeste soplan también fuertes vientos del noroeste -el shamal- que transportan polvo del desierto desde la península de Arabia (Nair et al., 1989; Clemens et al., 1991; Clemens y Prell, 2003). El monzón del sudoeste está causado y modificado por diferencias en el grado de calentamiento entre el océano y las masas continentales, así como por variaciones en el calor latente de la troposfera (que refuerza el gradiente de presión) y en el espesor de las nieves del continente asiático (Clemens y Prell, 1991).

Se ha comprobado que existe una gran dependencia entre el sistema monzónico asiático y el fenómeno ENSO a través de las variaciones de las temperaturas superficiales del Pacífico ecuatorial (Beaufort *et al.*, 1997; 2001; 2003; Krishna Kumar y Kleeman, 1999; de Garidel-Thoron *et al.*, 2001; Wang *et al.*, 2003; Zahn, 2003). Por otro lado, las variaciones experimentadas por el frente Polar del hemisferio norte determinan la cantidad de precipitaciones de nieve en el interior asiático, que es uno de los factores que controlan la intensidad del monzón (Clemens y Prell, 1991). Todos estos estudios indican que los cambios climáticos de altas latitudes han repercutido de manera instantánea en el registro del mar de Arabia a través de la conexión atmosférica.

4.2.3.- Registro paleoceanográfico de la dinámica monzonal en el mar de Arabia

El monzón asiático, y especialmente los fenómenos de surgencia de aguas profundas ricas en nutrientes del mar de Arabia, han sido estudiados extensamente en recientes campañas oceanográficas (por ejemplo, en las campañas ODP 117 y la francesa SEYMANA). La mayoría de estas investigaciones se han centrado en la dinámica e historia de las surgencias de aguas profundas en la zona. Los diferentes indicadores biogeoquímicos, isotópicos, sedimentológicos y paleontológicos (*e.g.*, Kroon *et al.*, 1990; Shimmield *et al.*, 1990; Niitsuma *et al.*, 1991; Emeis *et al.*, 1995; Clemens y Prell, 2003; Ivanova *et al.*, 2003; Leuschner y Sirocko, 2003) muestran que los estadios isotópicos interglaciales son los periodos de mayor actividad de las células de surgencia estacionales y mayor productividad en el margen de Omán como consecuencia del reforzamiento del monzón de verano en esos intervalos. Por el contrario, los mayores flujos de partículas litogénicas (principalmente de origen eólico) son registrados en los testigos oceánicos durante los estadios glaciales, y son consecuentes con el incremento de la aridez de las penínsulas de Arabia y de Somalia en estos intervalos (Shimmield *et al.*, 1990; Clemens y Prell, 1991; Clemens *et al.*, 1991; 1996; Sirocko *et al.*, 1991). La hipótesis de que el monzón de invierno fue más activo durante los estadios glaciales (Emeis *et al.*, 1995) es apoyada

por los registros de intervalos de alta productividad en el golfo de Adén y en las costas paquistaníes durante esos periodos (Schubert *et al.*, 1998; Almogi-Labin *et al.*, 2000; Reichart y Brinkhuis, 2003) y por cambios en las series de loess de la meseta china (Chen *et al.*, 2003). Sin embargo, también se han registrado pequeños intervalos de alta productividad en el margen de Omán durante esos periodos (Rostek *et al.*, 1997; Vénez-Peyré y Caulet, 2000; Clemens y Prell, 2003). Las simulaciones muestran una dinámica similar a la reconstruida mediante datos paleoceanográficos (Bigg y Jiang, 1993).

La ciclicidad dentro de las bandas de Milankovitch es común en todos los registros y prueba la influencia externa de la radiación solar en la dinámica monzonal (Kroon *et al.*, 1990; Shimmield *et al.*, 1990; Clemens *et al.*, 1991, 1996; Weedon y Shimmield, 1991; Clemens y Prell, 2003; Leuschner y Sirocko, 2003; Tuenter *et al.*, 2003), especialmente de la periodicidad causada por la oblicuidad y la precesión (41.000 y 23.000 años). La influencia -aunque menor- de la variabilidad glacial/interglacial -característica de altas latitudesen la dinámica del monzón asiático queda demostrada en las ciclicidades que presentan tanto los registros de loess continental (Chen *et al.*, 2003) como algunos oceánicos (Kroon *et al.*, 1990; Shimmield *et al.*, 1990; Niitsuma *et al.*, 1991; Clemens y Prell, 2003). Esta influencia de los cambios climáticos de altas latitudes sobre la dinámica monzonal queda patente incluso cuando se trata de variabilidad milenaria y submilenaria -como los ciclos Dansgaard-Oeschger y los eventos Heinrich- ya que se ha comprobado la existencia de variaciones en la intensidad del monzón sincrónicas con estos fenómenos en numerosos registros de la época glacial de la zona (Sirocko *et al.*, 1996; Schulz *et al.*, 1998; Pelejero *et al.*, 1999; Leuschner y Sirocko, 2000; 2003; An *et al.*, 2001; Altabet *et al.*, 2002). Esta interrelación parece haberse mantenido incluso durante el Holoceno (Gupta *et al.*, 2003, Hong *et al.*, 2003), caracterizado por cambios climáticos de menor intensidad.

METODOLOGÍA ANALÍTICA

5. MUESTREO Y PREPARACIÓN DE LOS MATERIALES

5.1.- INTRODUCCIÓN

La preparación de material para el estudio de la flora de cocolitofóridos con propósitos paleoceanográficos conlleva previamente una reflexión acerca la idoneidad de las diferentes técnicas existentes para alcanzar los objetivos propuestos en la investigación. El enfoque correcto de la metodología de tratamiento y preparación de muestras de sedimento es fundamental para el buen desarrollo y conclusión del estudio propuesto. Por otra parte, el análisis de estos microorganismos plantea, al igual que cualquier otro tipo de estudio micropaleontológico, una serie de consideraciones acerca de la cantidad de muestra necesaria y del riesgo de contaminación por sedimentos de otras edades o materiales externos:

Cantidad de muestra necesaria: el pequeño tamaño de estos organismos (los cocolitos del Cuaternario rara vez alcanzan tamaños superiores a los 15 μ m) permite obtener un número suficiente de individuos válidos para el recuento con menos de 1 g de material (en el caso de este trabajo, los pesos han sido de 0,1 y 0,2 g). Esta cantidad es sensiblemente inferior a la requerida en estudios de otros indicadores; por ejemplo, es habitual procesar más de 2 g de material en la preparación de muestras de foraminíferos planctónicos a partir de sedimentos pelágicos.

Riesgo de contaminación: el riesgo de contaminación durante el muestreo por materiales externos (polvo, otros testigos,...) o por sedimentos de otros niveles puede reducirse, por un lado, tomando muestras de las zonas centrales de las secciones de los testigos, alejadas de los contactos con las paredes de las camisas de PVC. Esto no es siempre posible si se muestrea simultáneamente para varios indicadores (por ejemplo, los marcadores orgánicos tienen preferencia en la elección puesto que requieren sedimentos alejados de los materiales plásticos que componen las camisas de los testigos). Por otro lado, la contaminación entre niveles del mismo testigo puede evitarse siguiendo unas normas básicas de limpieza del instrumental (jeringuillas, espátulas,...). Estas mismas precauciones son aplicables también durante la fase de preparación de los materiales para su observación.

Los estudios paleoceanográficos requieren la obtención de series de datos continuos, que permitan reconstrucciones fiables y completas del intervalo de tiempo estudiado. Por ello, los testigos son muestreados de manera sistemática y, por cuestiones prácticas y logísticas, a la máxima resolución posible (mínimo espacio de separación entre puntos), generando una gran cantidad de muestras. La alta resolución permite realizar un estudio preliminar con una selección de muestras y posteriormente aumentar el número e intercalar datos intermedios en los intervalos de mayor interés. A continuación se detalla el trabajo realizado en este sentido durante esta Tesis Doctoral, tanto a nivel de métodos instrumentales como en el tratamiento de las muestras. El hecho de que los materiales de esta investigación procedan de muy diversas fuentes (diferentes buques, campañas y almacenes) ha llevado a poner en práctica una gran variedad de técnicas de muestreo y preparación.

5.2.- TÉCNICAS DE MUESTREO

El material estudiado en esta Tesis Doctoral fue recogido en todos los casos de las mitades de trabajo (*working half*) longitudinales de cada sección de los testigos oceánicos estudiados, ya que las otras mitades -de archivo (*archive half*)- son almacenadas sin ser alteradas. Las dos técnicas de muestreo más frecuentes son la recogida de una porción de material con jeringuillas o cuñas de plástico (tomando únicamente el sedimento que entra en ellas) y el muestreo sistemático de toda la mitad de trabajo (se recoge todo el sedimento) (Fig. 5.1). Otra técnica de muestreo -que no ha sido utilizada en esta Tesis Doctoral- es el uso de *U-channels* (tubos de plástico de sección en U, de unos 9 cm² de área y de igual longitud que la sección a muestrear), que se insertan en la mitad de trabajo y que se retiran posteriormente llenas de sedimento; este método proporciona una muestra continua de la sección examinada muy útil en estudios de propiedades físicas.

El **muestreo con jeringuillas** fue la técnica elegida para recoger sedimento del testigo M39029-7, depositado en las instalaciones de GEOMAR en Kiel (Alemania) (Tabla 5.1). La elección de jeringuillas de gran capacidad (10 ml) estuvo condicionada por la necesidad de recoger la cantidad de material necesario para la realización de estudios de foraminíferos. El intervalo de muestreo fue, aproximadamente, de 5 cm. Las jeringuillas llenas de sedimento fueron tapadas, etiquetadas y empaquetadas convenientemente, mientras que los huecos creados en la sección fueron rellenados con porciones de gomaespuma a fin de evitar posteriores deslizamientos en el material.

El muestreo de los testigos IMAGES MD95-2043 y MD99-2343 fue mucho más exhaustivo debido a la **recogida simultánea** de material destinado a análisis micropaleontológicos, sedimentológicos y biogeoquímicos. Por esta razón, las mitades de trabajo de estos dos testigos fueron cortadas en su totalidad en secciones transversales de 1 cm de grosor (Tabla 5.1), que fueron subdivididas inmediatamente en distintas porciones para su análisis con diferentes técnicas. La sección de archivo se conservó intacta y continúa almacenada en el frigorífico del CNRS-CEREGE en Aix-en-Provence (Francia), donde fueron realizados estos muestreos.

En el programa ODP (al que pertenecen los testigos ODP 722B y ODP 723), el procedimiento habitual de muestreo para el estudio de cocolitofóridos es el uso de **cuñas o jeringuillas** de plástico de poca capacidad (5 ml) (Tabla 5.1). El procedimiento es similar al seguido en el muestreo del testigo M39029-7.

5.3.- TÉCNICAS DE PREPARACIÓN DE LÁMINAS

Existen una gran cantidad de técnicas y de variantes de técnicas de preparación de muestras para el estudio de cocolitofóridos mediante microscopía, tanto óptica como electrónica. A continuación, se describen las técnicas usadas en esta investigación (Fig. 5.1); se puede consultar un listado más detallado en Bown y Young (1998b).

5.3.1.- Preparación de láminas para estudios con microscopía óptica

La elección de la técnica más adecuada para cada ocasión depende mucho del tipo de estudios que se desee realizar, del tiempo disponible y de la existencia de espacio suficiente en un laboratorio en buenas condiciones de limpieza. Por ejemplo, la **preparación de frotis** (*smear slides*) es muy rápida, fácil y necesita


Fig. 5.1- Esquema de los procesos y técnicas desarrollados durante las fases de muestreo y preparación de láminas.

poco sedimento (Backman y Shackleton, 1983), y eso la convierte en la técnica más utilizada en estudios bioestratigráficos, en los que únicamente es necesario encontrar taxones indicadores de edad. Consiste en:

- depositar un poco de sedimento sobre un porta, normalmente con un palillo
- añadir una pequeña cantidad de agua (una o dos gotas)
- distribuir la solución resultante sobre la superficie del porta arrastrando el material con el palillo en varias pasadas
- dejar secar la preparación
- colocar el porta sobre una placa eléctrica, añadir bálsamo de Canadá y tapar con un cubre
- dejar secar y enfriar la preparación fuera de la placa eléctrica.

TESTIGO	TÉCNICAS DE MUESTREO	TÉCN. DE PREPARACIÓN DE MUESTRAS	DATOS OBTENIDOS	
M39029-7 (golfo de Cádiz, océano Atlántico)	parcial (jeringuillas)		abundancias relativas abundacias absolutas	
MD95-2043 (mar de Alborán, Med. occidental)	total	decantación (Flores y Sierro, 1997)		
MD99-2343 (mar Catalano-Balear, Med. occidental)	(porciones)			
ODP 722B (cord. sub. Owens, mar de Arabia)	parcial	frotis (Backman y Shackleton, 1983)	abundancias relativas	
ODP 723A-B (margen de Omán, mar de Arabia)	(cuñas)	filtración (Okada, 2000)	abundancias absolutas	

Tabla 5.1-Técnicas de muestreo y de preparación de láminas empleadas en cada uno de los testigos oceánicos estudiados.

Su rapidez hace que sea la técnica más usada en plataformas petrolíferas y en estudios preliminares durante campañas oceanográficas, en donde es necesario disponer de dataciones casi instantáneas de los sedimentos que van siendo izados al barco. Por el contrario, esta técnica tiene la desventaja de permitir obtener únicamente datos relativos (proporciones) de abundancias de unos taxones de cocolitofóridos respecto a otros, ya que el sedimento no suele distribuirse homogéneamente (impidiendo que los datos sean considerados absolutos) y que las preparaciones pueden ser muy diferentes unas de otras en espesor y concentración al depender mucho de la cantidad de material que se seleccione de cada vez -ya que no se pesa-, de los tamaños de grano presentes e incluso de la persona que las prepare (Wei, 1988; Beaufort, 1991; Flores y Sierro, 1997; Baumann *et al.*, 1998). El hecho de que esta técnica no permitiera la obtención de datos de abundancias absolutas fue determinante para descartar su uso en el caso de los testigos del Mediterráneo y del golfo de Cádiz (Tabla 5.1). En su lugar, las láminas para el estudio de estos testigos (M39029-7, MD95-2043 y MD99-2343) fueron preparadas mediante **técnicas de decantación**, que sí proporcionan datos cuantitativos que permiten obtener el número de cocolitos por gramo de sedimento y flujos de cocolitos. Estos datos son la base de los estudios paleoecológicos en nanoplancton calcáreo.

Básicamente, todas las técnicas de preparación de láminas por decantación parten de una cantidad conocida de sedimento que es diluida en un volumen también conocido de agua y posteriormente dejada decantar en un recipiente que contiene un cubre en el fondo. Al evaporarse el líquido se extrae el cubre, que se monta sobre un porta. La principal diferencia entre unas técnicas y otras es el espesor de la columna de líquido y el tipo de medio líquido en el que se produce la decantación. De todas ellas, se ha elegido la técnica de Flores y Sierro (1997) (Fig. 5.2) por ser la más rápida y eficaz. Consiste en:

- pesar una determinada cantidad de sedimento seco en una balanza de precisión e introducirla en un bote de cristal de 10 ml de capacidad debidamente etiquetado
- rellenar el bote con una solución de agua destilada, tamponada previamente con Na_2CO_3 y $NaHCO_3$ para evitar posibles disoluciones
- agitar la mezcla y pasarla por ultrasonidos durante unos 20 segundos para disgregar bien el sedimento
- dejar reposar unos segundos para, a continuación, extraer con una micropipeta un determinado volumen de solución de la parte media del bote de cristal. Se trata de evitar que los posibles agregados,

detríticos y foraminíferos (partículas de mayor tamaño y que decantan antes) no entren ya en la preparación

- numerar una placa Petri y colocar un cubre en su fondo
- rellenar la placa Petri con una mezcla de agua destilada y gelatina (tamponada con Na₂CO₃ y NaHCO₃). La gelatina evita que la tensión superficial del agua concentre más las partículas en el borde de la placa
- añadir el volumen de solución con sedimento extraído con la micropipeta a la solución de agua y gelatina de la placa Petri; mezclarlos bombeando delicadamente con la micropipeta varias veces y sin tocar la placa Petri ni el cubre, hasta que se alcance una distribución homogénea del sedimento
- dejar reposar la placa Petri en una superficie horizontal a unos 20 °C de temperatura durante varias horas (de una tarde a la mañana siguiente)
- pasado ese tiempo, extraer el líquido sobrante por capilaridad con pequeñas tiras de papel secante,



Fig. 5.2- Preparación de una muestra según la técnica de decantación de Flores y Sierro (1997).

que se colocan en los bordes de la placa

- introducir la placa Petri en la estufa a baja temperatura durante unos minutos para que termine de secar
- extraer el cubre del fondo de la placa Petri y colocarlo sobre una placa térmica a temperatura intermedia
- colocar en el cubre una gota de bálsamo de Canadá disuelto al 50 % con xileno, dejar unos segundos y montar el porta sobre él (con cuidado para que no queden burbujas)
- colocar la preparación montada en un carro de muestras e introducirla en la estufa a baja temperatura para que el bálsamo madure durante varias horas

Al utilizar placas Petri en la fase de decantación el ahorro de tiempo de evaporación en comparación con otras técnicas de decantación que utilizan vasos de precipitados (como la descrita por Beaufort (1991)) es muy grande. Otra razón para la elección de esta técnica es que el medio líquido en el que se decanta el sedimento es una mezcla de agua destilada y gelatina, que evita los problemas de tensión superficial del agua destilada pura y la individualización de gotas de agua que se observa en placas Petri preparadas según la técnica de Wei (Beaufort, 1991). La técnica de Flores y Sierro (1997) permite además la preparación simultánea (debido al poco espacio necesario) de grandes cantidades de láminas, en las que la distribución de los granos es homogénea y la abundancia de cocolitos puede ser cuantificada de manera absoluta. No obstante, se han modificado parcialmente algunos pasos de la técnica original, como tamponar los medios líquidos con Na₂CO₃ y NaHCO₃ para evitar o frenar la posible disolución de los elementos calcáreos más frágiles durante la decantación. Este procedimiento es más o menos importante en función de la dureza y del contenido en carbonato del agua de la zona (por ejemplo, este paso es necesario en Salamanca, ya que el agua es blanda y tiende presentar pH ácidos).

Sin embargo, en el caso de los materiales del mar de Arabia (testigos ODP 722B y ODP 723A y B) el estudio comprendió el análisis combinado de frotis y de láminas preparadas mediante **técnicas de filtración** (Tabla 5.1). La principal razón de no seguir ninguna técnica de decantación fue la imposibilidad de disponer en el Laboratorio de Geología de la Universidad de Hokkaido (Japón) de un lugar tranquilo y limpio en el que los materiales pudieran sedimentarse con seguridad y sin riesgo de contaminación. El inconveniente de esta elección es que, como se ha indicado anteriormente, los frotis sirven únicamente para estudiar las abundancias relativas de los taxones de cocolitofóridos (proporciones de los diferentes taxones), de tal manera que, para poder calcular abundancias absolutas, fue necesario preparar las muestras siguiendo alguna técnica alternativa que asegurara una distribución homogénea del sedimento. Descartada la decantación (a causa de las razones señaladas con anterioridad) se optó por la filtración, técnica en la que el sedimento tan sólo está expuesto a contaminación externa durante un breve periodo de tiempo. La técnica de filtración elegida fue la propuesta por Okada (2000), que consiste básicamente en:

- pesar una determinada cantidad de sedimento seca en una balanza de precisión
- introducir el sedimento en un recipiente de cristal etiquetado (probeta, tubo de ensayo), y rellenar con agua destilada tamponada hasta completar 10 ml
- agitar la mezcla en ultrasonidos durante unos 10 segundos para disgregar bien el sedimento, y homogeneizarla con un vórtex
- extraer una fracción de la disolución con una micropipeta inmediatamente después de la homogeneización

- añadir el extracto a un vaso de precipitados que contenga 150-200 ml de agua destilada tamponada
- mezclar esta segunda disolución y pasarla a través de un filtro blanco Millipore HA de 47 mm de diámetro y 0,45 µm de diámetro de poro
- secar el filtro en una estufa a baja temperatura, debidamente etiquetado
- una vez que el filtro está seco, cortar un fragmento de aproximadamente 1,2·1,2 cm y depositarlo sobre un porta
- echar una o dos gotas de aceite de inmersión sobre el fragmento de filtro para que éste se vuelva transparente
- colocar un cubre sobre el filtro y fijarlo al porta depositando unas gotas de esmalte de uñas en las esquinas del cubre
- esperar un tiempo (alrededor de media hora) a que el esmalte de uñas esté seco

Una de las desventajas de esta técnica de preparación es que el aceite de inmersión que se echa sobre el fragmento de filtro al montar la lámina corroe los cocolitos en pocos días. Se ha estimado que no es conveniente volver a utilizar una lámina preparada de esta manera pasado un mes tras su montaje, sino que es preferible recortar otro trozo del filtro original y montar una lámina nueva (Okada, 2000). También se ha observado que suele acumularse más material en los bordes de los filtros (posiblemente por efecto de la aspiración con la bomba de vacío), de tal manera que su distribución no resulta tan homogénea. Además, en los recuentos se ha visto que la cantidad de cocolitos que aparecen de perfil -imposibilitando la identificación de los diferentes taxones- es mucho mayor que en muestras preparadas mediante decantación; este hecho no es importante si las láminas son usadas únicamente en estudios cuantitativos. Es probable que la causa sea que los cocolitos se apoyan en las irregularidades de las fibras del filtro de celulosa. Por otra parte, una vez preparados los filtros éstos son fácilmente almacenables, y el montaje de láminas a partir de este paso es muy rápida (algo más de media hora).

5.3.2.- Preparación de láminas para estudios con microscopía electrónica de barrido

Aunque el microscopio óptico ha sido el principal medio de observación utilizado en esta Tesis Doctoral, a lo largo de la misma se han ido realizando observaciones de algunas muestras en microscopios electrónicos de barrido (*Scanning Electron Microscope* -SEM) con el fin de efectuar análisis fotográficos y estudios complementarios (Fig. 5.1). Las técnicas de preparación de láminas para estudios en microscopios electrónicos de barrido no difieren demasiado de las usadas para microscopios ópticos, aunque es necesario poner un especial cuidado en que la densidad de cocolitos por campo visual sea la idónea para poder realizar buenas observaciones.

En el caso de los testigos del Mediterráneo y del golfo de Cádiz (M39029-7, MD95-2043 y MD99-2343), las muestras se prepararon mediante la técnica de decantación en placas Petri de Flores y Sierro (1997), disminuyendo la concentración de la solución (empleando menos sedimento) y sustituyendo los cubres por fragmentos de portas de aproximadamente 1,3 cm² de área que no fueron cubiertos por cubres. Estas preparaciones especiales fueron adheridas a soportes especiales y metalizadas con una fina capa de oro para hacerlas conductoras a los electrones en un *SEM Coating System* de la casa Bio-Rad. La observación y estudio de las muestras se llevó a cabo en un microscopio electrónico de barrido Zeiss DSM 940 en el Servicio General de Microscopía Electrónica de la Universidad de Salamanca. Por otro lado, la preparación de muestras para SEM con los materiales del mar de Arabia consistió en recortar fragmentos de filtros, colocarlos sobre soportes adecuados y metalizarlos con una aleación de oro/ paladio, para posteriormente ser observados en un microscopio electrónico de barrido Hitachi H-3000 del Laboratorio de Geología de la Universidad de Hokkaido (Japón). En este caso, la técnica de filtración presenta ventajas sobre la de decantación, puesto que la preparación de láminas es mucho más rápida si se parte de un fragmento de filtro que de sedimento en bruto.

6. OBSERVACIÓN Y RECUENTO DE COCOLITOS

6.1.- INTRODUCCIÓN

El pequeño tamaño de los cocolitofóridos y de sus componentes los cocolitos obliga a utilizar para su estudio instrumentos y técnicas de observación capaces de enfocar objetos de pocos micrómetros (µm). Por esta razón, es necesario disponer de -al menos- un microscopio óptico petrográfico (dotado de polarizador y de analizador y, a ser posible, de un objetivo de inmersión de 100x y platina giratoria) que proporcione como mínimo 1.000 aumentos. El bajo coste y fácil mantenimiento de estos equipos en comparación con los microscopios electrónicos hace que sean los instrumentos más utilizados en investigaciones micropaleontológicas.

La alternativa al microscopio óptico es el microscopio electrónico. De los diversos tipos existentes (transmisión y barrido), el más común hoy en día es el microscopio electrónico de barrido (SEM), en el que se suele trabajar con 10.000 aumentos. Al igual que ocurre con los microscopios ópticos, el pequeño tamaño de los cocolitos fuerza al SEM a llegar al límite de resolución, por lo que es esencial que el aparato esté bien ajustado. La ventaja de esta técnica sobre la microscopía óptica es que permite obtener imágenes (en un sentido amplio) de los propios cocolitos y no sus figuras de interferencia, de tal manera que la identificación de los diferentes taxones es mucho más inequívoca. Sin embargo, el elevado coste de estos sistemas y de su mantenimiento -además de su gran tamaño- hace imposible que muchos grupos de investigación tengan acceso a uno de estos equipos de manera continua. Estas y otras razones han hecho elegir el microscopio óptico como herramienta de observación habitual en esta Tesis Doctoral, limitando el uso del SEM a observaciones y estudios puntuales.

6.2.- OBSERVACIONES Y RECUENTOS CON MICROSCOPIO ÓPTICO

Los cocolitos están compuestos de cristales de calcita, que se caracterizan por ser transparentes en estado puro. La falta de color y el escaso relieve (baja birrefringencia) que presentan estos cristales bajo "luz natural" (campo claro) hace necesario el uso de luz polarizada/nícoles cruzados en el estudio y recuento de cocolitos, que se realiza identificando sus figuras de interferencia. Los cristales de calcita que componen cada cocolito se ordenan de manera diferente dependiendo de la especie, dando como resultado figuras de interferencia distintas. Esta característica es la base de la identificación y recuento de las distintas especies en el microscopio óptico (ejemplos en las Láminas Fotográficas).

Por otro lado, en ocasiones es necesario realizar observaciones bajo "luz natural" (campo claro), especialmente cuando se quiere estudiar algún detalle de la estructura de los cocolitos de mayor tamaño. En estos casos es útil contar con un dispositivo de iluminación de contraste de fases, que acentúa el contraste, el relieve óptico y la profundidad del campo y permite obtener una imagen del objeto con cierto relieve, realzando algunas de sus características estructurales. Este dispositivo ha sido utilizado en esta investigación como auxiliar a la identificación de los taxones con nícoles cruzados. Algunos ejemplos de imágenes obtenidas con este dispositivo pueden ser observados en las Láminas Fotográficas 3 (Fig. 6), 4 (Fig. 6) y 5 (Figs. 2 y 6)).

6.2.1.- Recuentos

El recuento de cocolitos es el principal proceso de obtención de datos de esta Tesis Doctoral, y ha sido llevado a cabo en todos los testigos estudiados. En el caso de los testigos del Mediterráneo y del golfo de Cádiz se analizaron 126 muestras del mar de Alborán (MD95-2043), 173 muestras del mar Catalano-Balear (MD99-2343) y 75 muestras del golfo de Cádiz (M39029-7), usando dos microscopios petrográficos Leica y Zeiss a 1.250x. En cada lámina -preparadas siguiendo la técnica de decantación de Flores y Sierro (1997) (Capítulo 5)- se identificaron y contaron entre 450 y 500 cocolitos no retrabajados en un número variable de campos visuales; de manera simultánea, los cocolitos retrabajados fueron contados aparte, sin llegar a identificar los diferentes taxones. El elevado número de individuos contados permite obtener una resolución del 99 %, lo que significa estadísticamente que todas las especies con una abundancia superior al 1 % -es decir, paleoecológicamente significativas- han de estar representadas en el recuento (Dennison y Hay, 1967; Fatela y Taborda, 2002).

En los testigos del mar de Arabia (ODP 722B y ODP 723A-B) se realizó en primer lugar un estudio semicuantitativo de la asociación de cocolitofóridos mediante el recuento en frotis (ver Capítulo 5) de 189 muestras en el testigo ODP 723A-B (principalmente, del ODP 723A) y 61 muestras en el ODP 722B. En este estudio se identificaron y contaron alrededor de 300 cocolitos pertenecientes a especies de la zona fótica superior en un número variable de campos visuales. Los cocolitos de taxones de la zona fótica inferior y los taxones retrabajados fueron identificados y contados por separado, aunque el recuento se llevó a cabo a la vez que el recuento principal; tampoco en este caso se identificaron los diferentes taxones de retrabajados. En segundo lugar, las abundancias absolutas totales de cocolitos fueron estimadas mediante el análisis de láminas preparadas siguiendo la técnica de filtración (Capítulo 5). Se analizaron un total de 241 muestras del testigo ODP 723A-B y 61 muestras del ODP 722B, en cada una de las cuales se contaron (controlando el número de campos visuales y sin llegar a diferenciar los distintos taxones) alrededor de 300 cocolitos de la zona fótica superior.

6.2.2.- Estimación del grado de preservación

La disolución y la recristalización/recrecimiento son los principales procesos que afectan a la preservación de cocolitos y cocolitofóridos en el sedimento. Estos procesos diagenéticos pueden producirse de manera simultánea en una misma muestra, afectando a la integridad de la señal. Es conveniente, por lo tanto, efectuar estudios cualitativos de preservación de las asociaciones de cocolitofóridos a la vez que se realizan los recuentos. Con este propósito, existen diversos esquemas que tratan de caracterizar -al menos cualitativamente- el grado de preservación de los nanofósiles en estudios con microscopio óptico (Roth y Thierstein (1972), modificado posteriormente por Roth (1983), Raffi y Flores (1995) y Flores *et al.* (2003). Todos estos esquemas proponen una serie de categorías o grados que oscilan entre la excelente preservación a la disolución extrema.

En otras ocasiones, las estimaciones acerca del grado de preservación de las asociaciones de cocolitofóridos se realizan mediante la comparación de las abundancias de los taxones más resistentes (*Calcidiscus leptoporus*) con las de los más fácilmente solubles (por ejemplo, los pequeños placolitos o *Syracosphaera* spp.) en la misma muestra. La coexistencia de estos dos tipos de taxones en una misma

muestra sería indicativo de una disolución escasa. Sin embargo, esta estimación puede verse afectada por las variaciones en las tasas de producción de los distintos organismos. A pesar de ello, este tipo de estimaciones de preservación ha sido la usada en estudio de las asociaciones de cocolitofóridos de los testigos oceánicos del margen ibérico, mientras que en los testigos del mar de Arabia se han seguido los procedimientos del programa ODP, que caracteriza los diferentes grados conforme a varias categorías (*e.g.*, Raffi y Flores, 1995).

6.2.3.- Estudios biométricos con microscopio óptico

En el transcurso de esta Tesis Doctoral se han llevado a cabo varios estudios biométricos de la especie *Emiliania huxleyi*. Para ello, se utilizó un microscopio óptico de luz polarizada Leica DMRXE provisto de un objetivo de óptica plana de 1.600x y una cámara digital Leica DC 250 acoplada al microscopio y conectada a un ordenador. El uso del programa informático Leica Qwin Pro -mejorado para realizar estudios biométricos automáticos por el Grupo de Micropaleontología Oceánica de la Universidad de Salamanca- permitió obtener y aumentar digitalmente imágenes de varios campos visuales elegidos al azar en cada muestra estudiada (13 en el testigo M39029-7, 11 en el MD95-2043 y 10 en el SU90/08 -recuperado al norte de las islas Azores). Mediante el desarrollo de un pequeño programa de software para la ocasión, todas las *E. huxleyi* presentes en cada imagen fueron seleccionadas (hasta llegar a 100 especímenes por muestra), midiendo -usando el ratón-las longitudes y anchuras de su escudo distal (Fig. 6.1) con una precisión de una décima de micrómetro (1 pixel = 0,066 µm). Los resultados son acordes con las medidas de individuos actuales, como se indica posteriormente (Capítulo 9).

La realización de biometrías de control en el SEM arroja resultados similares. Por el contrario, la medición visual de los mismos parámetros (longitudes y anchuras de los escudos distales) en 100 cocolitos de *E. huxleyi* elegidos al azar en cada una de las muestras elegidas (22 en el testigo M39029-7, 10 en el MD95-2043 y 9 en el SU90/08) utilizando un microscopio óptico Leica DMRP con objetivo de óptica plana a 1.600x permitió observar incoherencias en las medidas respecto a los otros dos estudios y a los datos biométricos de individuos actuales. El fallo en la medición fue achacado al error inherente al uso de una



Fig. 6.1- A la izquierda, imagen de microscopio óptico de la figura de interferencia de un cocolito de Emiliania huxleyi. La elipse interior (más brillante) es el área central, mientras que la banda gris alrededor es el escudo distal; las cuatro áreas negras radiales que presenta la figura de interferencia se corresponden con las cuatro posiciones en las que el polarizador y analizador se encuentran en ángulo recto y no permiten el paso de la luz. A la derecha, esquema de un cocolito de E. huxleyi (Lám. 1, Fig. 15) en el que se han representado las medidas tomadas durante el estudio biométrico.

escala cuyo intervalo mínimo es de 0,6 μ m, y a la dificultad de poder definir claramente con el ojo humano dónde se encuentran los límites del cocolito en su figura de interferencia, sobre todo en los especímenes pequeños (2 μ m).

6.3.- EL MICROSCOPIO ELECTRÓNICO DE BARRIDO

En esta Tesis Doctoral, el uso del microscopio electrónico de barrido ha sido restringido básicamente a funciones de apoyo de los estudios llevados a cabo con microscopía óptica (completar estudios sistemáticos, comprobar el grado de preservación y realizar microfotografías de los distintos taxones de cocolitofóridos). Con este fin se seleccionaron varias muestras de algunos de los testigos y se prepararon conforme a las técnicas de preparación de láminas para la observación en SEM descritas previamente (Capítulo 5).

Por otra parte, el SEM ha sido utilizado también para realizar un estudio biométrico de *E. huxleyi*. El objetivo de este análisis fue completar y comprobar los resultados de la biometría llevada a cabo con la ayuda del microscopio óptico (apartado anterior). Para ello, se midieron los mismos parámetros que en el estudio principal (longitudes y anchuras de los escudos distales) en 50 y 41 cocolitos bien preservados y elegidos al azar en dos muestras representativas del testigo M39029-7 (golfo de Cádiz). Los resultados corroboraron los obtenidos en el estudio principal y son objeto de discusión en el Capítulo 9.

7. TRATAMIENTO DE LOS DATOS

Los datos resultantes de la aplicación de los procesos y técnicas descritos en los dos capítulos anteriores han sido tratados con técnicas estadísticas y matemáticas (porcentajes, medias, regresiones, análisis espectral...) con el objeto de obtener resultados adicionales que complementen y mejoren las interpretaciones (Fig. 7.1). A continuación se detallan algunos de los cálculos realizados.



Fig. 7.1-Esquema de los análisis efectuados durante las fases de procesado e interpretación de los resultados.

7.1.- FÓRMULAS Y CÁLCULOS APLICADOS A LOS DATOS OBTENIDOS

7.1.1-Abundancias absolutas y tasas de acumulación de cocolitos

La preparación de muestras mediante técnicas que permiten estudios cuantitativos (decantación y filtrado -ver Capítulo 5) y la realización de recuentos en los que el área observada ha sido controlada (Capítulo 6) permiten obtener nuevos datos sobre abundancias absolutas y tasas de acumulación de cocolitos. La **abundancia absoluta** es el número de cocolitos que se puede encontrar por unidad de masa, y se suele expresar en cocolitos/g. La **Tasa de Acumulación de Cocolitos** es una medida del número de cocolitos que pasan por una sección determinada en un intervalo de tiempo concreto, y se mide normalmente en cocolitos/ cm²·ka.

En el caso de las muestras procedentes de los testigos del Mediterráneo y del golfo de Cádiz, las

abundancias absolutas se calcularon mediante la fórmula propuesta por Flores y Sierro (1997)

$$\mathbf{N} = \mathbf{n} \cdot \mathbf{R}^2 \cdot \mathbf{V} \cdot \mathbf{r}^{-2} \cdot \mathbf{g}^{-1} \cdot \mathbf{v}^{-1}$$

donde **N** es el número de cocolitos por unidad de masa de sedimento seco, **n** es el número de cocolitos por campo visual, **R** es el radio de la placa Petri utilizada en la fase de decantación del sedimento, **V** es el volumen de agua de la disolución inicial, **r** es el radio de un campo visual usado en el recuento (depende de cada microscopio y de los aumentos a los que ha sido efectuado el recuento), **g** es el peso seco del sedimento de la disolución y **v** es el volumen de muestra en la micropipeta (Fig. 5.2.).

Sin embargo, en las muestras del mar de Arabia la fórmula -aunque conceptualmente es idéntica a la anterior- es distinta a causa del empleo de una técnica de preparación diferente (filtrado)

$$\mathbf{N} = \mathbf{A} \cdot \mathbf{m} \cdot \mathbf{W} \cdot \mathbf{C} \mathbf{V}^{-1} \cdot \mathbf{a}^{-1} \cdot \mathbf{S}^{-1} \cdot \mathbf{w}^{-1}$$

donde N es el número de cocolitos por unidad de masa de sedimento seco, A es el área del filtro, m es el número de cocolitos contados, W es el volumen de agua de la disolución inicial, CV es el número de campos visuales observados, a es el área de un campo visual, S es la masa de sedimento pesado y w es el volumen de disolución filtrado.

Tanto en el caso del testigo M39029-7 (golfo de Cádiz) como en los testigos ODP 722B y ODP 723A-B (mar de Arabia), la existencia de datos de densidades secas permitió hallar la tasa de acumulación de cocolitos utilizando la fórmula propuesta por Flores y Sierro (1997), que sigue el concepto de densidad seca propuesto por -entre otros- Mayer *et al.* (1992)

$$TAC = N \cdot \rho \cdot T_{sed}$$

donde TAC es la Tasa de Acumulación de Cocolitos, N es el número de cocolitos por gramo de sedimento seco (abundancia absoluta), ρ es la densidad seca de la muestra y T_{sed} es la tasa de sedimentación en la muestra.

7.1.2.- Cálculo del Índice de Diversidad de Shannon-Weaver

Durante el estudio de los testigos ODP 722B y ODP 723A-B (mar de Arabia) se estimó necesario conocer la variación de la diversidad de las asociaciones de cocolitofóridos a lo largo de los testigos como posible indicador de los cambios en la intensidad de los monzones (Capítulo 4). De entre todos los índices de diversidad conocidos se estimó que el **Índice de Shannon-Weaver** (H) es el más completo y el más utilizado en estudios biológicos.

$$H = -\sum_{i=1}^{k} (p_i \cdot \ln p_i), \qquad p_i = \frac{n_i}{N}$$

donde n_i es el número de individuos de cada especie o taxón y N es la suma total de individuos (en este caso, la suma de individuos de las zonas fóticas superior -ZFS- e inferior -ZFI) en cada muestra.

El resultado es un número adimensional que suele tener valores entre 1 y 5. Los valores más altos indican mayor diversidad. Es recomendable que, para que el índice sea fiable, el número de individuos contados en cada muestra supere los 250.

7.1.3.- Cálculo de la Relación N

Además de la Tasa de Acumulación de Cocolitos (TAC) y de las abundancias absolutas de cada taxón, se han utilizado las abundancias de *Florisphaera profunda* (taxón de la ZFI) y del grupo de los pequeños placolitos (*Emiliania huxleyi* (<4 µm) y "small" *Gephyrocapsa*) para realizar una aproximación a la productividad de cocolitofóridos. Como se ha señalado anteriormente (Capítulo 3), la relación entre estos taxones ha sido usada como indicadora de productividad primaria por Beaufort *et al.* (1997; 2001) y Flores *et al.* (2000), ya que unas condiciones favorables para *F. profunda* no suelen serlo para el resto de taxones de la asociación, cuyo número desciende. Para expresar mejor este antagonismo, se ha calculado la **Relación N** siguiendo la fórmula propuesta por Flores *et al.* (2000)

Relación N =
$$\frac{\text{``small'' Gephyrocapsa + E. huxleyi (<4 \mu m)}}{\text{``small'' Gephyrocapsa + E. huxleyi (<4 \mu m) + F. profunda}}$$

La Relación N oscila entre 0 y 1. Los valores altos indican mayores cantidades de "small" *Gephyrocapsa* y de *E. huxleyi* (<4 µm), que son interpretados como señal de alta productividad de cocolitofóridos, mientras que los valores bajos apuntan a un aumento de las cantidades de los taxones de la ZFI (*F. profunda*, en el caso de los testigos del margen ibérico), que son una señal de baja productividad en la ZFS.

7.1.4.- Cálculos biométricos

Los datos generados durante el estudio biométrico de la especie de cocolitofórido *E. huxleyi* fueron tratados estadísticamente con el programa informático Excel (Microsoft) para obtener diversos parámetros necesarios para su interpretación. Por un lado, se analizaron los datos de cada una de las muestras con el fin de crear **gráficos de frecuencia** de los valores de las longitudes y anchuras de los escudos distales de los cocolitos medidos. Para ello, se agruparon los distintos datos en intervalos de 0,3 µm y se graficaron respecto al porcentaje sobre el total de datos en cada muestra. También se hallaron las **medias** de cada muestra y de cada intervalo (Holoceno-deglaciación) y se estimaron las **regresiones cuadráticas** (r²) para cada testigo.

7.2.- ANÁLISIS ESPECTRAL

7.2.1.- Introducción

Uno de los principales objetivos a la hora de analizar registros paleoclimáticos es la búsqueda de periodicidades concretas en las series de datos obtenidas, ya que la ciclicidad es una de las características más importantes y recurrentes de los fenómenos naturales. Por ejemplo, y tal y como se ha indicado anteriormente (Capítulo 1), la insolación está gobernada por la excentricidad, la oblicuidad y la precesión, que son tres parámetros astronómicos de carácter cíclico (con periodicidades de 400.000, 100.000, 41.000, 23.000 y 19.000 años). Estas ciclicidades han quedado registradas en series paleoclimáticas que cubren este rango temporal (por ejemplo, la curva SPECMAP, Imbrie *et al.* (1984) -Figs. 1.6 y 7.2), mientras que otras ciclicidades a menor escala, como la ciclicidad milenaria y submilenaria del último periodo glacial (Bond *et al.*, 1997), son observadas en registros paleoclimáticas es determinar la existencia de periodicidades, su significado y su importancia, y su posible relación con variaciones en la insolación, el volumen de hielo y otros parámetros climáticos en términos de frecuencias. Por otro lado, permite comparar las ciclicidades de un registro con las de otros indicadores paleoclimáticos de distinta naturaleza de la misma área o de otras más distantes.

Sin embargo, los registros paleoclimáticos son el reflejo (además indirecto) de fenómenos naturales, lo que hace que se deba tener en cuenta una serie de consideraciones. Por un lado, hay que contar con que la señal puede contener una gran cantidad de ruido natural que puede superponerse a la variabilidad climática y enmascarar la señal original, dificultando el análisis espectral y su interpretación. A la hora de analizar la existencia de posibles periodicidades en series temporales, es necesario disponer de modelos de edad muy fiables, por lo que cualquier error en la datación de las muestras puede conducir a errores muy significativos en el análisis espectral, especialmente cuando los testigos han sido estudiados a baja resolución.

7.2.2.- Métodos de análisis espectral

En el mercado existen una serie de programas informáticos que realizan análisis espectrales de series de datos. En el caso de esta Tesis Doctoral, se ha elegido el programa Analyseries 1.1 (Paillard *et al.*, 1996), diseñado específicamente para estudios paleoclimáticos. Analyseries tiene dos utilidades básicas: por un lado, la composición de modelos de edad y, por otro, el análisis espectral de series paleoclimáticas, para lo que permite seleccionar entre diversos métodos (Blackman-Tukey, máxima entropía, multi-taper,...) (Fig. 7.2). Las principales características de estos métodos son (Paillard *et al.*, 1996):

Blackman-Tukey (Fig. 7.2B): Es el más frecuente en investigaciones paleoclimáticas y el elegido en esta Tesis Doctoral para el análisis espectral de los registros de los testigos ODP 722B y ODP 723A-B (mar de Arabia). Se le ha achacado un excesivo suavizado de los resultados -especialmente de los ciclos de mayor frecuencia- de tal manera que no se le considera el procedimiento más adecuado en análisis espectrales de series de alta resolución (Paillard *et al.*, 1996); sin embargo, se ha considerado adecuado para el estudio de los materiales del mar de Arabia, de resolución moderada. En líneas básicas, el método Blackman-Tukey genera la autocovarianza de la serie (remuestreada a intervalos equidistantes),



Fig. 7.2- Ejemplos de distintos métodos de análisis espectral con el programa Analyseries 1.1. A- Curva SPECMAP de valores de isótopos de oxígeno de foraminíferos bentónicos (Imbrie et al., 1984). B, C y D- Análisis espectrales de esta curva mediante los métodos de Blackman-Tukey, "Multi-taper" y Máxima Entropía, respectivamente. El rango de frecuencias escogido en todos los casos va de 0 a 0,06, que contiene los ciclos orbitales de Milankovitch -señalados por las bandas grises. En los tres casos se observa que la curva SPECMAP está fuertemente dominado por la ciclicidad orbital. En el Blackman-Tukey (B) el intervalo de confianza elegido fue del 80 %, mientras que el ancho de banda fue 0,006383 y se trabajó con una longitud de la varianza de compromiso entre resolución y confianza. Para el método "Multi-taper" (C) se utilizaron 3 ventanas espectrales y se eligió la opción de baja resolución/gran confianza; el F-test está marcado con una línea azul. En el caso del método de máxima entropía (D) se ha optado por graficar 3 posibles soluciones, dependiendo del número de filtros: 13 (1, línea roja), 40 (2, línea naranja) ó 67 (3, línea negra) que logran, respectivamente, un compromiso alto, medio y bajo con el parámetro de confianza.

seguidamente aplica una ventana espectral y finalmente realiza una transformada de Fourier para obtener el espectro.

"Multi-taper" (Fig. 7.2C): A diferencia de los demás métodos, utiliza varias ventanas espectrales para reducir la varianza del espectro. Proporciona un análisis estadístico de las frecuencias (F-test), independiente de los valores de amplitud, en el que tan sólo las frecuencias cuyo valor de F-test es superior a 0,9 son significativas. Es un método de alta resolución; su principal desventaja es su tendencia a dar excesivos picos de frecuencias.

Máxima Entropía (Fig. 7.2D): Es también un método de alta resolución, aunque no proporciona ninguna estimación del posible error; por ello se recomienda su uso en conjunto con otro de los métodos de análisis espectral. Se puede elegir el grado de resolución (a mayor resolución, menor confianza), y se recomienda hacer este análisis varias veces, hasta que la cantidad de picos de frecuencia resulte excesiva. En general los métodos de alta resolución no son recomendables si existen pocos puntos de datación en el modelo de edad, ya que cualquier imprecisión o error en las dataciones puede ser amplificado cuando se realiza un análisis espectral de alta resolución, no reconociendo frecuencias que pueden ser significativas.

7.2.3.- El método Blackman-Tukey. Análisis espectral simple y espectral cruzado

Para la aplicación de este método es necesario someter a la serie de datos a un tratamiento previo (incluido en Analyseries 1.1) que consiste, básicamente, en una homogeneización de ésta a intervalos equidistantes. El análisis espectral requiere que la distancia entre muestras (en edad o profundidad) sea siempre igual, mientras que en la mayoría de registros paleoclimáticos el espaciado es irregular a causa del modelo de edad (la tasa de sedimentación no es constante) o al tipo de muestreo (diferente resolución entre unos tramos y otros). La amplitud de estos intervalos ha de seleccionarse teniendo en cuenta el alcance temporal del registro y su resolución; para ello, el programa permite elegir varios procedimientos -en esta Tesis Doctoral se ha utilizado la interpolación lineal. También se pueden realizar otros ajustes preliminares (substracción de los valores promedio, etc).

Tras estos ajustes, el método Blackman-Tukey de análisis espectral simple requiere la elección del grado de resolución del análisis espectral, que puede oscilar entre una alta resolución/poca confianza o una baja resolución/alta confianza. Esta relación es controlada por la variación de la longitud de la serie de autocovarianza, que puede modificarse mediante tres procedimientos: elección de 1) número de intervalos

Fig. 7.3- Análisis espectral cruzado -mediante el método Blackman-Tukey- entre la curva SPECMAP de valores de isótopos de oxígeno de foraminíferos bentónicos (Imbrie et al., 1984) y la curva de isótopos de oxígeno del foraminífero planctónico Pulleniata obliquiloculata del testigo oceánico ODP 723A-B (Niitsuma et al., 1991). (a) y (b), análisis espectrales individuales de la curva SPECMAP y de los isótopos del ODP 723A-B, respectivamente. (c) valores de coherencia del análisis espectral cruzado entre ambas series de datos; la línea discontinua indica el nivel de coherencia nula para una confianza del 80 %, de tal manera que por debajo de esta línea los valores no son significativos. El ancho de banda en este caso ha sido de 0,018519. Se puede observar que ambas curvas contienen las mismas ciclicidades (coherencia superior a 0,8 en los intervalos de frecuencia de éstas -señaladas por las bandas grises.



(número de valores de autocovarianza a calcular); 2) porcentaje sobre la longitud de la serie (número de intervalos dividido entre la longitud de la serie); y 3) niveles predefinidos (alta resolución, compromiso y baja resolución). El método permite controlar el rango de frecuencias examinado y elegir entre diversos tipos de ventanas espectrales. El programa calcula los rangos de error en la densidad espectral (CI-*confidence interval*) y en la banda de frecuencias (BW *-band width*) en base a todos estos parámetros.

Por otro lado, el Método Blackman-Tukey proporciona la posibilidad de realizar análisis espectrales cruzados de dos series paleoclimáticas distintas (Fig. 7.3). Este procedimiento permite comparar el grado de similitud entre las frecuencias de ambas series midiendo la coherencia entre espectros. Proporciona también un umbral de error expresado en porcentajes, de tal manera que los valores de coherencia por debajo de ese umbral no son significativos. Además, permite conocer el ángulo de fase entre las series que, para cada una de las frecuencias comunes, da una idea de la simultaneidad o el desfase existente entre las mismas.

Al igual que el análisis espectral simple, el cruzado parte de matrices que contienen las series paleoclimáticas a comparar homogeneizadas a intervalos constantes. Tras la elección del rango de frecuencias a examinar y del número de intervalos deseados, este método proporciona un espectral simple de cada una de las series paleoclimáticas y sendas representaciones gráficas de la coherencia y fase entre los dos espectrales simples. Este método es de gran utilidad para comparar series paleoclimáticas con testigos o series de referencia.

EL MARGEN IBÉRICO. RESPUESTA DE LOS COCOLITOFÓRIDOS A LOS CAMBIOS CLIMÁTICOS SUBORBITALES Y A LA TRANSICIÓN GLACIAL-INTERGLACIAL

8. MATERIALES

8.1.- EL TESTIGO M39029-7

8.1.1.- Localización y descripción

El testigo de gravedad M39029-7 fue recuperado en abril de 1997 durante el crucero 39/1 del buque oceanográfico alemán *Meteor* en las coordenadas 36°2,5' N y 8°13,8' W (golfo de Cádiz) a una profundidad de 1.917 m (Schott *et al.*, 1999) (Fig. 8.1). Durante esta campaña en el margen occidental ibérico se realizaron multitud de estudios sísmicos y se recogieron testigos de pistón, testigos de caja (*boxcores*) y multitestigos (*multicores*) a lo largo del recorrido del buque entre Las Palmas (islas Canarias) y Brest (Francia).



Fig. 8.1- Localización del testigo M39029-7 en la zona externa del golfo de Cádiz. Isobatas en metros.

El testigo M39029-7 lo constituyen 5,02 m de fangos pelágicos y arcillas abundantemente bioturbados en los que no se destaca ningún horizonte singular. Litológicamente, ha sido dividido en 6 tramos, que se diferencian fundamentalmente en el grado de bioturbación y en el color del sedimento (Schott *et al.*, 1999) (Apéndice II). Estos tramos coinciden aproximadamente con los distintos intervalos que se pueden diferenciar atendiendo a la cronoestratigrafía (episodio glacial, Terminación I, Bølling-Allerød, Younger-Dryas, Holoceno y sedimentación actual). El predominio de materiales finos es indicativo de un depósito profundo de muy baja energía y alejado del área madre. No se aprecia ninguna laguna o hiato reseñable, lo que sugiere que no se han producido en esta zona procesos erosivos de relevancia, o bien su energía ha sido escasa.

8.1.2.- Cronoestratigrafía

El modelo de edad del testigo M39029-7 (Fig. 8.2) ha sido establecido mediante la correlación de su curva de isótopos de oxígeno (Löwemark, 2001) con las curvas isotópicas equivalentes de los testigos M39008-3 -recuperado en el talud del golfo de Cádiz (Cacho et al., 2001)- y MD95-2043 -que, como se describirá a continuación, fue recuperado en el mar de Alborán (Cacho et al., 1999). En los tres casos, los análisis isotópicos fueron realizados en conchas del foraminífero planctónico Globigerina bulloides. Los puntos de control del modelo de edad del testigo M39029-7 (Tabla 8.1) se obtuvieron localizando en su curva de isótopos de oxígeno algunos de los puntos isócronos con los puntos datados con carbono 14 de los testigos M39008-3 y MD95-2043. Además, se identificaron puntos adicionales de control (Younger-Dryas (YD) y eventos Heinrich (H)), que fueron añadidos al modelo de edad del testigo M39029-7 con las edades propuestas para los testigos M39008-3 (Cacho et al., 2001) y MD95-2043 (Cacho et al., 1999). Los eventos H1, H2 y H4 fueron identificados en el testigo M39029-7 mediante los máximos de abundancia de fragmentos de roca transportados por icebergs (ice-rafted detritus, IRD). El registro de IRD del testigo (Löwemark, 2001) coincide con máximos del foraminífero planctónico polar Neogloboquadrina pachyderma sinistrorsa (Reguera, 2001). Por el contrario, y al igual que ocurre en otros testigos del margen occidental ibérico (Baas et al., 1997; Zahn et al., 1997; Bard et al., 2000), el evento H3 no está asociado a ninguna capa de IRD en el testigo M39029-7. Sin embargo, la correlación de la curva isotópica con la del testigo MD95-2043 y el máximo sincrónico de abundancia de N. pachyderma sin. (Reguera, 2001), que es similar al de los eventos H1, H2 y H4, permite aproximar la localización del horizonte del evento H3 con cierta seguridad.

Este modelo de edad permite dividir el testigo M39029-7 en varios intervalos. Los sedimentos abarcan aproximadamente los últimos 40.000 años de calendario -40 ka cal. BP (Holoceno y parte del Pleistoceno superior)- y contienen el registro de gran parte del último periodo glacial, la posterior deglaciación y sus terminaciones y el presente periodo interglacial, con una tasa de sedimentación media de 16 cm/ka.

profundidad (cm)	fuente	especie analizada	edad AMS ¹⁴ C (años)	edad cal. BP (años)
60	corr. con Cacho <i>et al.</i> $(2001)^a$	G. ruber	8.755	9.238
87	corr. con Cacho <i>et al.</i> $(2001)^a$	G. ruber	9.860	10.610
112	corr. con Cacho <i>et al</i> . (2001) ^b			12.400
117	corr. con Bard <i>et al.</i> (1987) ^c		11.080	12.626
140	corr. con Bard <i>et al.</i> (1987) ^c		13.980	16.143
154,5	corr. con Cacho <i>et al</i> . (2001) ^b			16.500
178	corr. con Cacho <i>et al</i> . (2001) ^a	G. ruber	15.800	18.285
222	corr. con Cacho <i>et al</i> . (2001) ^a	G. ruber	18.370	21.243
276,5	corr. con Cacho <i>et al</i> . (1999) ^d			23.800
345	corr. con Cacho <i>et al</i> . (1999) ^d			30.600
496	corr. con Cacho <i>et al</i> . (1999) ^d			39.200

Tabla 8.1- Puntos de correlación del modelo de edad del testigo M39029-7 (golfo de Cádiz).

a- edades¹⁴C-AMS obtenidas en el testigo M39008-3 por Cacho *et al.* (2001) analizando conchas del foraminífero planctónico *Globigerinoides ruber* (var. blanca)

b- edades de calendario obtenidas mediante la correlación directa con la curva isotópica del testigo M39008-3

c- datos de Cacho et al. (2001). El efecto reservorio no está corregido



Fig. 8.2- Correlación de las curvas de isótopos de oxígeno de los testigos M39029-7 (Löwemark, 2001), M39008-3 (Cacho et al., 2001) y MD95-2043 (Cacho et al., 1999). Las líneas a trazos cortos y las cruces corresponden a puntos del testigo M39008-3 datados con AMS-¹⁴C (Cacho et al., 2001), mientras que las líneas a trazos largos y las bandas sombreadas indican eventos datados por Cacho et al. (1999). Las edades exactas de todos los puntos de referencia están recogidas en la Tabla 8.1. En el mapa se indica la situación de los tres testigos (las barras que los representan no están a escala). Isobatas en metros.

8.2.- EL TESTIGO MD95-2043

8.2.1.- Localización y descripción

El testigo de pistón MD95-2043 (36°8'598" N, 2°37'269" W) fue recuperado en 1995 a 1.841 m de profundidad por el buque oceanográfico francés *Marion Dufresne* en el transcurso de la campaña IMAGES I (Fig. 8.3). La longitud total de este testigo es de 37,6 m, de los cuales únicamente han sido estudiados los 16,5 m superiores. Los sedimentos consisten fundamentalmente en fangos calcáreos y arcillas (ver Apéndice II para una descripción detallada de estratigrafía y propiedades físicas).

El testigo ha sido extensamente estudiado mediante análisis de biomarcadores (Cacho *et al.*, 1999; 2000; 2001), palinológicos (Sánchez Goñi *et al.*, 2002), sedimentológicos (Plaza, 2001; Moreno, 2002; Moreno *et al.*, 2002) y micropaleontológicos (Sierro *et al.*, 1998; Bárcena *et al.*, 2001; Pérez Folgado *et al.*, 2003; Reguera *et al.*, enviado, 2003).



Fig. 8.3- Localización del testigo MD95-2043 en el mar de Alborán. Isobatas en metros.

8.2.2.- Cronoestratigrafía

Existen dos modelos de edad publicados para el testigo MD95-2043 (Cacho *et al.*, 1999). El primer modelo (Modelo 1) se obtuvo mediante la datación con AMS-carbono 14 y calibración a edades de calendario de 21 puntos, y la identificación de tres eventos isotópicos (3.1, 3.13 y 3.3 de Martinson *et al.*, 1987) en la curva de isótopos de oxígeno del foraminífero planctónico *G. bulloides*. El segundo modelo de edad (Modelo 2) se basó en la correlación punto por punto del registro de temperaturas superficiales marinas (TSM) de alquenonas del testigo con la curva de δ^{18} O del testigo de hielo GISP2 (Dansgaard *et al.*, 1993). Ambos modelos de edad indican que en los materiales que componen este testigo han quedado representados sin lagunas ni hiatos los últimos 52.000 años, con una tasa de sedimentación media de 30 cm/ka. De los dos modelos de edad, se ha elegido aplicar preferentemente el Modelo 1 en este estudio al considerar que las edades de radiocarbono y la identificación de eventos isotópicos proporcionan una cronoestratigrafía independiente en comparación con la obtenida a partir de la correlación del testigo MD95-2043 con el testigo de hielo GISP 2 de Groenlandia.

8.3.- EL TESTIGO MD99-2343

8.3.1.- Localización y descripción

El testigo de pistón MD99-2343 fue recuperado en 1999 al norte de la isla de Menorca (mar Mediterráneo) por el buque oceanográfico francés *Marion Dufresne* durante la campaña IMAGES V (Fig. 8.4). Su situación a 2.391 m de profundidad en el límite oriental del mar Catalano-Balear (40°29,84' N, 4°01,69' E) es ideal para registrar las variaciones en el contacto entre las masas de agua procedentes del norte y las de origen atlántico que entran en el Mediterráneo (Capítulo 4). En esta zona, los taludes continentales ibérico y balear descienden hasta los 2.500-3.000 m de profundidad.

Este testigo se compone principalmente de fangos de cocolitos y foraminíferos, entre los que se intercalan algunos niveles más arenosos -causantes, probablemente, de la rotura de la sección durante su extracción. La descripción estratigráfica detallada y los gráficos de las principales propiedades físicas de los materiales están incluidos en el Apéndice II. De los más de 34 m recuperados, este estudio comprende únicamente la mitad superior (18,4 cm).



Fig. 8.4- Situación del testigo MD99-2343. Isobatas en metros.

8.3.2.- Cronoestratigrafía

El modelo de edad adoptado en esta Tesis Doctoral para la mitad más moderna del testigo MD99-2343 ha sido establecido a través de la datación mediante AMS-carbono 14 y posterior calibración a edades de calendario con el programa Calib 4.4 (Stuiver y Reimer (1993); base de datos actualizada en Stuiver *et al.* (1998)) de muestras de CaCO₃ (conchas de foraminíferos planctónicos) correspondientes a cuatro puntos de la parte superior de este tramo, y la correlación de su curva de isótopos de oxígeno del foraminífero planctónico *G. bulloides* con la del testigo de hielo GISP 2, recuperado en Groenlandia y datado por Meese *et al.* (1997) mediante un recuento de capas anuales (Tabla 8.2, Fig. 8.5). Esta correlación fue realizada gráficamente con el programa Analyseries 1.1 (Paillard *et al.*, 1996) y permite comprobar que este tramo superior del testigo cubre los últimos 52 ka, con una tasa de sedimentación media de 33,3 cm/ka. Previamente a la elaboración de este modelo de edad se efectuó una corrección de las profundidades del testigo ya que, debido a una rotura del material durante la extracción a causa de un nivel más arenoso, se creó un hueco de 80 cm entre los 398 y 480 cm. Por ello, a las profundidades originales les fueron restadas 80 cm a partir de 480 cm, de tal manera que el muro del tramo estudiado se sitúa a 1740 cm corregidos en lugar de a los 1840 cm originales.

La decisión de realizar cuatro dataciones de AMS-carbono 14 fue tomada con el objetivo de comprobar la validez de la correlación entre los registros de isótopos de ambos testigos en el tramo correspondiente al Holoceno, ya que la inexistencia de eventos correlacionables en este segmento (Fig. 8.5) arrojaría dudas sobre el modelo de edad de este tramo si éste hubiera estado basado únicamente en una correlación isotópica.

profundidad (cm)	datación/evento	especie analizada	edad AMS ¹⁴ C (años)	edad cal. BP (años)
28	AMS ¹⁴ C ^a	for. planctónicos	790 +/- 40	388
118	AMS ¹⁴ C ^a	for. planctónicos	3.390 +/- 50	3.215
238	AMS ¹⁴ C ^a	for. planctónicos	6.210 +/- 50	6.595
364	techo Younger-Dryas ^b			11.573
414	máximo Younger-Dryas b			12.590
490	base Bølling-Allerød ^b			14.750
604	AMS ¹⁴ C ^a	for. planctónicos	14.550 +/- 110	16.805
954	base interestadial 3 ^b			27.736
994	base interestadial 4 ^b			29.000
1110	base interestadial 5 ^b			32.300
1144	base interestadial 6 ^b			33.587
1190	base interestadial 7 ^b			35.400
1260	base interestadial 8 ^b			38.432
1360	base interestadial 10 ^b			41.172
1410	base interestadial 11 ^b			42.713
1520	base interestadial 12 ^b			45.360
1730	base interestadial 14 ^b			52.134

Tabla 8.2- Puntos de correlación del modelo de edad del testigo MD99-2343 (mar Catalano-Balear). Los valores de profundidad han sido corregidos restando 80 cm desde el horizonte de 398 cm hacia muro (por ejemplo, la muestra marcada como 414 cm es 494 cm en profundidad real).

a- edades de carbono 14 calibradas a edades de calendario con el programa Calib 4.4 (Stuiver y Reimer, 1998; base de datos actualizada accesible en http://radiocarbon.pa.qub.ac.uk/calib/calib.html). En la calibración ha sido corregido el efecto reservorio medio del área del testigo MD99-2343.

b-puntos de correlación con el testigo de hielo GISP 2 (Meese et al., 1997).

Se ha elegido la correlación de la curva de isótopos del testigo MD99-2343 con la del testigo de hielo GISP 2 con el fin de favorecer la comparación de los registros de cocolitofóridos de este testigo con las de los testigos del mar del Alborán (MD95-2043) y golfo de Cádiz (M39029-7).



Fig. 8.5- Correlación de la curva isotópica del testigo MD99-2343 y del testigo de hielo GISP 2 (Meese et al., 1997). Los números sobre la curva GISP 2 corresponden a los ciclos Dansgaard-Oeschger. Las líneas a puntos unen los puntos de correlación; su profundidad en el testigo puede observarse en la gráfica inferior. En ella, los números sobre la recta indican las tasas de sedimentación parciales en cm/ ka. Las líneas a trazos largos se refieren a puntos de datación con AMS-¹⁴C, mientras que las líneas a trazos cortos corresponden a puntos de correlación entre las curvas isotópicas.

9. SIGNIFICADO BIOESTRATIGRÁFICO Y PALEOECOLÓGICO DE LAS FORMAS DE *Emiliania huxleyi* EN EL ATLÁNTICO CENTRAL Y EL MEDITERRÁNEO OCCIDENTAL DURANTE LOS ÚLTIMOS 21.000 AÑOS

9.1.- ÁREA DE ESTUDIO Y TESTIGOS IMPLICADOS

El presente estudio comprende el análisis biométrico de cocolitos de la especie Emiliania huxlevi en muestras correspondientes al intervalo Holoceno-deglaciación-Último Máximo Glacial (UMG) en una zona del Atlántico norte muy influida por los movimientos de avance y retroceso del frente Polar. Los testigos elegidos (MD95-2043 en el mar de Alborán, M39029-7 en el golfo de Cádiz y SU90-08 al norte de las islas Azores) se sitúan a lo largo de un recorrido este-oeste desde el Mediterráneo occidental hasta el centro del Atlántico norte (Fig. 9.1). La situación, características y cronoestratigrafía de los dos primeros testigos (M39029-7 y MD95-2043) ha sido descrita en detalle previamente (Capítulo 8), mientras que el testigo de gravedad SU90-08 (43°41,2' N, 30°24,5' W; 3.080 m profundidad; 12,27 m de longitud) fue recuperado durante la campaña PALEOCINAT I en 1990 por el buque oceanográfico francés Suroît en el flanco occidental de la dorsal medioceánica (Grousset et al., 1993). Actualmente, la columna de agua de esta zona está dominada en superficie por el flujo hacia el norte de las aguas cálidas del giro subtropical del Atlántico, mientras que las aguas atlánticas intermedias y profundas discurren hacia el sur a mayor profundidad (Bout-Roumazeilles et al., 1999; Calvo et al., 2001). El testigo SU90-08 está compuesto mayoritariamente por limos y fangos de foraminíferos y nanofósiles calcáreos, intercalados con arcillas y fangos calcáreos (Bout-Roumazeilles et al., 1999). Su modelo de edad fue establecido por Grousset et al. (1993) mediante la correlación de su curva de isótopos de oxígeno con la curva modelo SPECMAP (Imbrie et al., 1984) (con las edades modificadas por Martinson et al. (1987)). Los estadios isotópicos y sus límites fueron reconocidos también en las curvas de susceptibilidad magnética y de reflectancia de colores (Grousset et al., 1993). La parte superior del testigo



Fig. 9.1- Situación de los testigos SU90-08, M39029-7 y MD95-2043.

(desde hace 107.600 años a la actualidad) presenta una tasa de sedimentación media de 5,3 cm/ka (Bout-Roumazeilles *et al.*, 1999).

9.2.- RESULTADOS DEL ESTUDIO BIOMÉTRICO

El estudio biométrico ha consistido en medir las longitudes (diámetros máximos) y anchuras (diámetros mínimos) de los escudos distales de 100 cocolitos de E. huxleyi elegidos al azar en 34 muestras (13 muestras del testigo M39029-7, 11 muestras del testigo MD95-2043 y 10 muestras del testigo SU90-08) del intervalo indicado anteriormente utilizando un microscopio óptico con un objetivo de 1.600 aumentos (la técnica de medición es detallada en el Capítulo 6 - figura 6.1). Los datos obtenidos muestran que las longitudes de los escudos distales de E. huxleyi varían entre 1,84 y 5,40 µm en el testigo SU90-08, entre 1,92 y 5,42 µm en el testigo M39029-7, y entre 1,78 y 6,01 µm en el testigo MD95-2043. En el testigo SU90-08 se encontró un ejemplar que midió más de 6 µm (6,13 µm), mientras que en el testigo M39029-7 dos placolitos midieron 1,56 y 1,60 µm -su identificación como E. huxleyi es dudosa debido a su pequeño tamaño. Por otro lado, las anchuras varían entre 1,45 y 4,84 µm en el testigo SU90-08, entre 1,26 y 5,04 µm en el testigo M39029-7 y entre 1,50 y 5,75 µm en el MD95-2043 (Fig. 9.2). La correlación entre las longitudes y anchuras de los escudos distales es buena en los tres testigos, presentando un índice de regresión cuadrática (r^2) mínimo de 0,88. De manera complementaria, el análisis de una muestra del Holoceno y otra de la época glacial del testigo M39029-7 en el microscopio electrónico (Fig. 9.3) ofrece los mismos resultados ($r^2 = 0.88$). En ambos tipos de estudio se observa una buena correlación inversa entre la excentricidad (tomada como relación entre las longitudes y anchuras de los placolitos) y la longitud del escudo distal, mostrando que los placolitos de E. huxlevi tienden a ser más circulares cuanto mayor es su longitud (Figs. 9.2 y 9.3). Este hecho ya ha sido observado en investigaciones anteriores (Young y Westbroek, 1991; Riaux-Gobin et al., 1995).

Las medidas de longitudes y anchuras de cada muestra estudiada han sido representadas en gráficos de frecuencia dispuestos junto a la curva isotópica del testigo correspondiente, usada como escala cronoestratigráfica (Figs. 9.4 a 9.6). Se puede observar una tendencia clara hacia la unimodalidad y hacia menores longitudes y anchuras conforme se asciende hacia el techo de los testigos. En los tres casos, las muestras del tramo inferior presentan una distribución polimodal con varios picos de abundancia, y en alguno de los gráficos se pueden diferenciar fácilmente 2 grupos de *E. huxleyi*. El análisis con microscopio electrónico de las dos muestras del testigo M39029-7 (Fig. 9.3) confirma que las distribuciones de longitud y anchura de la población de edad glacial son mucho más heterogéneas que las presentadas por la población del Holoceno. Estos dos grupos de *E. huxleyi* (grandes y pequeñas) se caracterizan por tener diferentes dimensiones: los placolitos pequeños oscilan entre los 2 y los 3,5-4 μ m de longitud -con una longitud media de 3-3,25 μ m, mientras que los placolitos mayores oscilan entre los 4 y los 6 μ m de longitud -la media es 4,5-5 μ m.

Esta distribución polimodal de los placolitos de *E. huxleyi* es observada en los tres testigos hasta la deglaciación. En el testigo del mar de Alborán (MD95-2043) se diferencia una única población -con distribución unimodal- hacia los 12 ka cal. BP, mientras que este suceso es identificado en el golfo de Cádiz hacia los 11 ka cal. BP, y hacia los 8,4 ka cal. BP en el Atlántico central (testigo SU90-08). Se puede observar también que el pico de máxima unimodalidad (es decir, al que corresponde el intervalo más pequeño de desviación media) se alcanza en el mar de Alborán a los 9 ka cal. BP, mientras que lo hace en el golfo de Cádiz a los 9,4 ka cal. BP. Este evento parece tener lugar en el Atlántico central alrededor o después de los 8,4 ka cal. BP (la



Fig. 9.2- Gráficas de las relaciones existentes entre las longitudes y anchuras y entre las longitudes y excentricidades de los cocolitos medidos con microscopía óptica en los testigos SU90-08, M39029-7 y MD95-2043. La relación entre las longitudes y anchuras (gráficas superiores) es muy buena (r^2 igual o mayor de 0,88). La excentricidad (gráficas inferiores) decrece a medida que el tamaño de los cocolitos aumenta.



Fig. 9.3- Medición con microscopio electrónico de ejemplares de Emiliania huxleyi en dos muestras del testigo M39029-7 (53,5 cm/8,1 ka cal. BP (Holoceno) y 162,8/17,2 ka cal. BP (periodo glacial)). Se puede observar que las longitudes y anchuras medias varían enormemente entre las poblaciones de sedimentos glaciales (líneas discontinuas, rombos blancos) y las del Holoceno (líneas continuas, rombos negros). El tamaño de E. huxleyi durante la época glacial es mucho más heterogéneo que el de la población del Holoceno. La excentricidad desciende conforme se incrementa el tamaño de los cocolitos.



Fig. 9.4- Resultado del estudio biométrico de las muestras del testigo SU90-08. Las gráficas de frecuencia de las longitudes (líneas continuas) y anchuras (líneas discontinuas) de los escudos distales de E. huxleyi son representadas junto a la curva isotópica del testigo para facilitar su localización temporal.



Fig. 9.5- Estudio biométrico de las muestras del testigo M39029-7. Las gráficas de frecuencia de las longitudes (líneas continuas) y anchuras (líneas discontinuas) de los escudos distales de E. huxleyi han sido representadas junto a la curva isotópica del testigo para facilitar su localización temporal.



Fig. 9.6- Resultado del estudio biométrico de las muestras del testigo MD95-2043. Las gráficas de frecuencia de las longitudes (líneas continuas) y anchuras (líneas discontinuas) de los escudos distales de E. huxleyi han sido representadas junto a la curva isotópica del testigo para facilitar su localización temporal.

falta de muestras más modernas no permite localizarlo con mayor exactitud). Por lo tanto, las poblaciones de *E. huxleyi* grande parecen disminuir en número de manera gradual desde el sur hacia el norte; esta tendencia es observada también al comparar los momentos de máximo grado de unimodalidad. Hay que destacar que las muestras con mayores abundancias de *E. huxleyi* grande (es decir, las de mayor grado de polimodalidad) son aquellas que están localizadas cerca o en los horizontes correspondientes al evento Heinrich 1 (H1) o al UMG.

Durante el Holoceno, la longitud media del escudo distal de *E. huxleyi* es de 3-3,5 μ m mientras que la anchura media es 2-2,5 μ m. Los análisis con microscopio electrónico del testigo M39029-7 (Fig. 9.3) indican que los placolitos más pequeños (entre 2,2 y 4 μ m, media de 3,25 μ m) dominan en la población del Holoceno, mientras que en la población de edad glacial los placolitos grandes son más abundantes y la longitud máxima alcanza los 5,7 μ m. Las anchuras de los especímenes varían entre los 1,5 y los 5,5 μ m en la población glacial y entre los 1,8 y los 3,5 μ m en el Holoceno.

Los gráficos de frecuencia de los tres testigos (Figs. 9.4 a 9.6) muestran -en las poblaciones caracterizadas por una distribución polimodal- la existencia en casi todas de un mínimo en el número de individuos que presentan longitudes en torno a los 4 μ m. Esta longitud de escudo distal puede ser considerada como referencia para separar las dos poblaciones de *E. huxleyi* según su tamaño. El estudio con el microscopio electrónico indica que la población glacial de *E. huxleyi* del testigo M39029-7 puede ser dividida claramente en dos grupos usando este límite de 4 μ m (Fig. 9.3).

Las imágenes del microscopio electrónico (Lámina Fotográfica 1, Figs. 7 a 15) muestran que las formas grandes de *E. huxleyi* tienen un escudo distal compuesto tanto por elementos con forma de T como por elementos con forma de I, que pueden llegar a ser muy finos en ambos casos. El escudo proximal está compuesto por elementos radiales aplanados, con ranuras entre algunos de ellos. Su área central está estructurada normalmente en forma de enrejado. Las formas pequeñas se caracterizan por tener una apariencia más robusta. Los elementos del escudo distal tienen forma de T -aunque más ancha- y el escudo proximal y el área central son similares a los de las formas mayores.

9.3.- IMPLICACIONES TAXONÓMICAS DEL ANÁLISIS BIOMÉTRICO

Los resultados de este estudio biométrico permiten diferenciar -en base a su tamaño- dos poblaciones distintas de *E. huxleyi* en las muestras pertenecientes a los intervalos glaciales de los testigos SU90-08, M39029-7 y MD95-2043. El número de formas grandes decrece abruptamente durante la deglaciación en los testigos más meridionales (MD95-2043 -mar de Alborán, y M39029-7 -golfo de Cádiz), mientras que este descenso es registrado en el Atlántico central (testigo SU90-08) a comienzos del Holoceno. Durante este periodo, la población de *E. huxleyi* está compuesta fundamentalmente por formas de pequeño tamaño, aunque las grandes no llegan a desaparecer y se encuentran en proporciones inferiores al 1-2 % (Figs. 9.4 a 9.6). El análisis mediante microscopía electrónica de varios ejemplares de distinto tamaño procedentes de los testigos MD95-2043 y M39029-7 (Fig. 9.7) permite observar que el grado de calcificación de los cocolitos de una misma muestra puede ser alto o bajo, independientemente de la edad de los sedimentos (del Holoceno o del periodo glacial). Por lo tanto, esta característica es independiente del tamaño del cocolito, de tal manera que las posibles diferencias entre especímenes no deberían de asociarse a morfotipos o masas de agua concretos.



Fig. 9.7- Imágenes de escudos distales de cocolitos de Emiliania huxleyi pertenecientes a los testigos M39029-7 y MD95-2043 capturadas con un microscopio electrónico de barrido Hitachi H-3000. Se observa la coexistencia de individuos con diferente grado de calcificación en las mismas muestras. Escala gráfica: 1 μm. 1 y 2- E. huxleyi (<4 μm), testigo M39029-7, 118 cm (12,8 ka cal. BP) 3 y 4- E. huxleyi (>4 μm), testigo MD95-2043, 1140 cm (32,5 ka cal. BP)

Esta afirmación es contraria a clasificaciones publicadas con anterioridad (*e.g.*, McIntyre y Bé, 1967; Okada y Honjo, 1973; Honjo, 1977; Geitznauer *et al.*, 1977; Schneidermann, 1977). La coexistencia de cocolitos de *E. huxleyi* con diferentes niveles de calcificación en las mismas masas de agua en las costas de California y en la corriente de Agulhas (al suroeste de África) ha sido ya indicada por Winter (1985) y Fincham y Winter (1989), mientras que Young y Westbroek (1991) recomendaron que los términos "forma fría" y "forma cálida" -asociados en estas clasificaciones a ejemplares poco o muy calcificados, respectivamente- deberían ser abandonados al estar basados en una confusión entre el grado de calcificación y características morfotípicas controladas por factores genéticos.

Por el contrario, el presente estudio indica que las poblaciones de *E. huxleyi* de los tres testigos están dominadas por cocolitos de diferente tamaño dependiendo de la edad de las muestras (Figs. 9.4 a 9.6). Así, las formas grandes -tanto las muy calcificadas como las poco calcificadas- están restringidas al periodo glacial y la deglaciación, mientras que las formas pequeñas -muy o poco calcificadas- dominan la población de *E. huxleyi* durante el Holoceno. Otras investigaciones, basadas en testigos que abarcan el último ciclo climático (Pujos-Lamy, 1977; Bréhéret, 1978; Pujos, 1985; Verbeek, 1990; Flores *et al.*, 1993; 1997; Esposito, 1999; Weaver *et al.*, 1999) también han estudiado la población de *E. huxleyi* utilizando el tamaño de los cocolitos como criterio principal; en base a este parámetro, Pujos-Lamy (1977), Bréhéret (1978), Verbeek (1990) y Flores *et al.* (1997) han desarrollado clasificaciones derivadas de observaciones con microscopio óptico, alternativas a las basadas en el grado de calcificación (Tabla 9.1).
AUTORES	TIPO DE MATERIAL	ÁREA	EDAD DE MUESTRAS	CLASIFICACIÓN E. huxleyi
Pujos-Lamy (1977)	testigos sedimentarios	Azores (Atlántico norte)	NN19-21	-Forma 1 "grande": 2,80-3,60 μm -Forma 2 "petite": 2,20-2,80 μm
Bréhéret (1978)	testigos sedimentarios	Azores (Atlántico norte)	NN19-21	-variedad 1: 1,9-2,7 μm -variedad 2: 2,7-3,4 μm -variedad 3: 4,4-5,8 μm
Verbeek (1990)	testigos sedimentarios	Atlántico norte	NN19-21	-E. huxleyi (<3,5 μm) -E. pujoseae (>3,5 μm)
Young y Westbroek	-cultivos de E. huxleyi	Atlántico norte	actual	- <i>E. huxleyi</i> tipo A: 2,5-3,5 µm
(1991)	-muestras de agua	-Atlántico norte/ océano Índico	actual	- <i>E. huxleyi</i> tipo B: 3,8-4,8 μm - <i>E. huxleyi</i> tipo C - <i>E. huxleyi</i> var. corona
Flores <i>et al.</i> (1993, 1997)	testigos sedimentarios	Mediterráneo occidental	MIS 1-5	- <i>E. huxleyi</i> (<5 μm) - <i>Emiliania</i> "grande" (>5 μm)
Medlin <i>et al</i> . (1996)	cultivos de <i>E. huxleyi</i>	Atlántico norte	actual	- <i>E. huxleyi</i> var. <i>huxleyi</i> : (2,0)* 2,5-3,5 (4,0) μm - <i>E. huxleyi</i> var. <i>pujoseae</i> : (3,4) 3,8-4,8 (5,0) μm - <i>E. huxleyi</i> var. <i>kleijniae</i> : 2,5–3,5 μm

Tabla 9.1- Listado de clasificaciones de Emiliania huxleyi en las que el tamaño es el o uno de los criterios principales de clasificación. Las medidas incluidas (en µm) se refieren siempre a la longitud de los escudos distales.

* en esta clasificación, los valores entre paréntesis son medidas de ejemplares extremos de las distintas variedades

Así, la forma pequeña del presente estudio es, posiblemente, equivalente a la "Forme 2 petite" (Pujos-Lamy, 1977), a los Tipos 1, 2a y 2b (Bréhéret, 1978), a *E. huxleyi* (Verbeek, 1990) y a *E. huxleyi* Tipo A (Young y Westbroek, 1991), mientras que las formas grandes serían equivalentes a la "Forme 1 grande" (Pujos-Lamy, 1977), a *E. huxleyi* Tipo 3 (Bréhéret, 1978) o a *Emiliania pujoseae* (Verbeek, 1990). *E. huxleyi* Tipo B (Young y Westbroek, 1991) parece ser el equivalente actual de la forma grande de *E. huxleyi* de este estudio, aunque estos autores realizaron sus observaciones en microscopios electrónicos e indicaron que los principales criterios para definir este tipo eran diferencias estructurales entre elementos del escudo distal y del área central. Además, señalaron que el análisis biométrico por sí solo no era suficientemente definitivo como para separar en firme los Tipos A y B. Sin embargo, el microscopio óptico es una herramienta mucho más accesible y extendida en laboratorios, buques oceanográficos y equipos de investigación que el microscopio electrónico, y el tamaño de los cocolitos es el único parámetro que puede ser medido de manera precisa mediante este método de observación y ser utilizado para distinguir entre diferentes morfotipos.

Los resultados indican también que la excentricidad varía en función del tamaño, de tal manera que los cocolitos de *E. huxleyi* tienden a ser menos ovalados (menos excéntricos) a medida que aumenta su tamaño (Figs. 9.2 y 9.3). Este hecho ha sido observado también en muestras de cultivos, trampas de sedimentos y sedimentos recientes procedentes del mar del Norte y del Mediterráneo occidental (Young y Westbroek, 1991; Riaux-Gobin *et al.*, 1995), y el presente estudio aporta las primeras evidencias de la existencia de esta tendencia en poblaciones fósiles.

El estudio biométrico revela que el número de placolitos de longitud superior a los 4 µm es mínimo en las poblaciones del Holoceno de los tres testigos (Fig. 9.8). Por el contrario, durante la deglaciación y en el periodo glacial la población de *E. huxleyi* se caracteriza por el incremento e incluso dominio de la población

por individuos mayores de 4 μ m. En este sentido, Verbeek (1990) sugirió que la separación entre *E. huxleyi* y *E. pujoseae* debería de establecerse tomando la longitud de 3,5 μ m como medida máxima del escudo distal de *E. huxleyi*; esta propuesta contó con el apoyo de Young y Westbroek (1991), quienes señalaron que éste podría ser un buen criterio en análisis realizados con microscopio óptico si se excluía a los cocolitos crecidos bajo condiciones excepcionales. Sin embargo, el presente estudio permite observar que este límite podría resultar ligeramente bajo e incluiría especímenes de *E. huxleyi* pequeña entre el grupo de *E. huxleyi* grande, de tal manera que, tras la observación de los resultados obtenidos, se ha decidido proponer 4 μ m como límite entre las formas grandes y pequeñas (Fig. 9.8).

Verbeek (1990) propuso una nueva especie -*E. pujoseae*- en la que agrupó a todos los placolitos grandes de aspecto similar al de *E. huxleyi* pero que presentaban patrones temporales y comportamientos ecológicos diferentes. Justificó los enormes parecidos morfológicos entre *E. huxleyi* y *E. pujoseae* como resultado de un fenómeno de convergencia evolutiva de las morfologías de estos cocolitofóridos. Por el contrario, otros investigadores (Pujos-Lamy, 1977, Bréhéret, 1978; van Bleijswijk et al., 1991; Young y Westbroek, 1991) han venido considerando a *E. huxleyi* como una única especie compuesta por diferentes tipos o variedades, cada una de ellas con distintos requerimientos ecológicos (Tabla 9.1). Medlin *et al.* (1996) se basaron en diferencias genotípicas para definir tres variedades de *E. huxleyi*, a pesar de aceptar que los análisis de ADN realizados sobre poblaciones de cada una de estas variedades no eran concluyentes. Desgraciadamente, en este tema los datos del presente estudio biométrico son insuficientes para permitir aportar nuevas sugerencias, aunque todo parece indicar que se trata de distintas variedades y no de diferentes especies. En esta línea, a partir de este momento la especie *E. huxleyi* será dividida informalmente en una variedad grande y otra



Fig. 9.8- A la izquierda, selección de gráficos de frecuencia procedentes de mediciones en microscopio óptico (MO). En ellos se han dibujado los límites de 4 µm (línea discontinuas) -esta investigación- y 3,5 µm (línea continua) -propuesto por Verbeek (1990). Se observa que el límite de 4 µm separa mejor las distintas poblaciones. A la derecha, el análisis de microscopio electrónico (SEM) sobre dos muestras del testigo M39029-7 (53,5 cm/8,1 ka cal. BP (Holoceno) y 162,8/17,2 ka cal. BP (periodo glacial)) pone de manifiesto el mismo hecho.

pequeña, denominadas Emiliania huxleyi (> 4µm) y Emiliania huxleyi (< 4 µm), respectivamente.

9.4.- IMPLICACIONES BIOESTRATIGRÁFICAS Y PALEOECOLÓGICAS

El abrupto descenso -en función del testigo (Fig. 9.9)- del número de E. huxleyi (>4 µm) durante la deglaciación o a comienzos del Holoceno parece indicar que se trata de una forma de aguas frías que redujo su número a consecuencia del calentamiento progresivo de las aguas del Atlántico norte durante la deglaciación. En este sentido, los trabajos de Verbeek (1990), Flores et al. (1997) y Weaver et al. (1999) coinciden en señalar que las mayores abundancias de esta variedad (o de E. pujoseae, supuestamente equivalente) fueron registradas en sus testigos durante el último periodo glacial (MIS 2 a 4). Los resultados de este estudio (Fig. 9.9) indican que, en los testigos MD95-2043 y M39029-7, la unimodalidad y el dominio total por parte de E. huxleyi (< 4 µm) fueron alcanzados a los 12 y 11 ka cal. BP respectivamente, mientras que en el testigo SU90-08 -situado más al norte- estos sucesos se registran alrededor de los 8,4 ka cal. BP. Este retraso concuerda con el intervalo -entre los 9 y los 6 ka cal. BP (Ruddiman y McIntyre, 1981)- en el que el frente Polar se retiró de esta zona a su actual posición en latitudes más altas. Durante el UMG la zona del testigo SU90-08 fue afectada directamente por aguas polares (Calvo et al., 2001) mientras que, a causa de esta expansión hacia el sur del frente Polar, el golfo de Cádiz y el mar de Alborán se vieron influidos por la llegada de una NASW más fría. Este flujo de aguas polares y subpolares hacia el sur se acentuó durante eventos fríos de corta duración (como el H1), ya que los registros de IRD en testigos del golfo de Cádiz prueban la llegada de icebergs a la zona en estos momentos (Cacho et al., 2001; Löwemark, 2001). En los tres testigos, las poblaciones del intervalo UMG-H1 se caracterizan por presentar el máximo grado de polimodalidad y mayor número de E. huxleyi (>4 µm), y concuerdan con los datos de temperaturas superficiales marinas (TSM) derivados de análisis de alquenonas realizados en el golfo de Cádiz y el mar del Alborán (Cacho et al., 1999; 2001), que indican que las TSM mínimas fueron alcanzadas en estos momentos. Por el contrario, el máximo grado de unimodalidad de la población de E. huxleyi (<4 µm) fue alcanzado entre los 9 y los 9,5 ka cal. BP (Óptimo Climático, Holoceno inferior) en los testigos del golfo de Cádiz y mar de Alborán, aproximadamente al mismo tiempo que tuvo lugar un incremento brusco de TSM en el área (alcanzándose los máximos del Holoceno) a causa de la retirada del frente Polar a zonas más septentrionales tras el Younger-Dryas (Cacho et al., 2001).

Los resultados de este estudio indican, por lo tanto, que los cambios en la composición de la población de *E. huxleyi* a lo largo de un testigo oceánico -tomando como parámetro de observación la longitud del escudo distal de los distintos individuos- pueden ser usados como evento estratigráfico para señalar el paso del UMG (Pleistoceno) al Holoceno. Este horizonte tiene un carácter transgresivo y diacrónico, ya que el paso de una población polimodal a otra unimodal ocurre entre los 12 y 11 ka cal. BP (Terminación Ib) en el golfo de Cádiz y en el mar de Alborán, y sobre los 8,4 ka cal. BP (Holoceno inferior) en la zona central del Atlántico norte. Este cambio es posiblemente el resultado de la retirada del frente Polar hacia posiciones más septentrionales durante la deglaciación. Pujos-Lamy (1977) y Bréhéret (1978) indicaron que este evento era de gran valor en estudios bioestratigráficos, ya que podía ser utilizado para establecer una estratigrafía de alta resolución de nanofósiles calcáreos. Las escalas bioestratigráficas más usadas en la actualidad (basadas en Martini (1971) y Gartner (1977)), abarcan el Pleistoceno superior y el Holoceno, y su resolución es demasiado baja y claramente insuficiente en testigos de alta resolución del Cuaternario, como los tres objeto



de este estudio. Por otra parte, estas escalas no permiten establecer con cocolitofóridos el límite Pleistoceno-Holoceno, resaltando así la importancia de este estudio de las poblaciones de *E. huxleyi*.

Fig. 9.9- En este diagrama esquemático se han representado las curvas isotópicas de los testigos MD95-2043 (Cacho et al., 1999), M39029-7 (Löwemark, 2001) y SU90-08 (Grousset et al., 1993) junto a gráficos de frecuencia de longitudes (líneas continuas) y anchuras (líneas discontinuas) representativos de cada intervalo. La curva SPECMAP (Martinson et al., 1987) y la curva de TSM de alquenonas del testigo MD95-2043 (Cacho et al., 1999) han sido incluidas como referencia paleoceanográfica de este intervalo. El Younger-Dryas (YD) y el evento Heinrich 1 (H1) son los eventos más fríos de este periodo. En cada testigo, las flechas negras indican los momentos de máximo grado de unimodalidad, mientras que las blancas muestran las profundidades a partir de las cuales aparece únicamente E. huxleyi (<4 μm).

10. RECUENTOS GENERALES DE LAS ASOCIACIONES DE COCOLITOFÓRIDOS: RESULTADOS

10.1.- CONSIDERACIONES TAXONÓMICAS PREVIAS

Las asociaciones de cocolitofóridos presentes en los testigos M39029-7, MD95-2043 y MD99-2343 han sido estudiadas con los mismos criterios y están compuestas esencialmente por los mismos taxones. De igual manera, son muy similares a las descritas en estudios previos del área de estudio, tanto en testigos sedimentarios (Weaver y Pujol, 1988; Flores *et al.*, 1997; Esposito, 1999; Sierro *et al.*, 1999; Sbaffi *et al.*, 2001) como en sedimentos recientes y trampas de sedimento (Kleijne, 1993; Knappertsbusch, 1993; Cros, 2002; Bárcena *et al.*, 2003). Sin embargo, entre los tres testigos existen -en determinados periodos- sustanciales diferencias en la respuesta de algunos taxones y en las abundancias absolutas totales. Por estas razones, las cuestiones taxonómicas son tratadas de manera conjunta aunque los resultados de cada testigo son expuestos individualmente.

De todos los taxones, los pequeños placolitos es el principal grupo de cocolitos, especialmente en los tramos más modernos. Este grupo está compuesto por dos especies del género *Gephyrocapsa* menores de 3 µm (*Gephyrocapsa aperta* y *Gephyrocapsa ericsonii*, denominados en conjunto "small" *Gephyrocapsa*), y por *Emiliania huxleyi* (<4 µm). Los taxones de *Gephyrocapsa* mayores de 3 µm (*Gephyrocapsa oceanica* y *Gephyrocapsa muellerae*) son frecuentes. Otros taxones comunes son *Calcidiscus leptoporus, Oolithotus* spp., *Umbellosphaera* spp., *Umbilicosphaera* spp., *Helicosphaera carteri, Syracosphaera* spp., *Coccolithus pelagicus* y *Florisphaera profunda*. Los taxones *Braadurosphaera bigelowii, Pontosphaera* spp., *Rhabdosphaera clavigera, Calciosolenia murrayi* y *Gephyrocapsa caribbeanica* están presentes únicamente a determinadas profundidades y en muy pequeñas cantidades. Los cocolitos retrabajados -principalmente taxones del Cretácico- pueden llegar a presentar porcentajes superiores al 10 % en determinados intervalos, especialmente en el testigo MD99-2343.

E. huxleyi ha sido dividida en formas mayores y menores de 4 µm, que fueron contadas por separado de acuerdo con el estudio biométrico realizado sobre este taxón (Capítulo 9). La aparición de dos formas de *E. huxleyi* de diferente tamaño en el periodo glacial y el descenso en número de las formas grandes al final de este intervalo también ha sido documentado en el Atlántico norte (Pujos-Lamy, 1977) y en el Mediterráneo occidental (Flores *et al.*, 1993; 1997; Esposito, 1999). En el género *Gephyrocapsa*, se ha seguido la clasificación de Flores *et al.* (1999) (Tabla 10.1). Respecto a los géneros *Oolithotus* y *Umbilicosphaera*, en los recuentos han sido identificadas las especies *Oolithotus fragilis* y *Oolithotus antillarum*, en el primer caso, y las especies y variedades *Umbilicosphaera sibogae* var. *sibogae*, *Umbilicosphaera sibogae* var. *foliosa* y *Umbilicosphaera hulburtiana*, en el segundo. Estos taxones han sido agrupados bajo las denominaciones genéricas *Oolithotus* spp. y *Umbilicosphaera* spp., respectivamente, y su respuesta ha sido interpretada en conjunto.

Por otro lado, el uso del microscopio óptico y la enorme complejidad sistemática del género *Syracosphaera* ha impedido realizar recuentos de este taxón a nivel de especie. Las especies de este género se caracterizan normalmente por construir cocolitos de estructura muy fina y poco birrefringente por lo que, con frecuencia, es imposible distinguir características concretas en sus figuras de interferencia. El género

Tabla 10.1- Distintas cle género Gephyrocapsa. E Flores et al. (1999) y adı (parte inferior). A la den para la clasificación. Tre	sificaciones de las dife 'n esta tabla se compar optados en este estudio echa, se indican en un é uducida de Flores et al.	rentes especies y var ran los criterios de c (parte superior) con esquema de un cocoli (1999).	iedades comprendidas clasificación propuesto t clasificaciones preced ito los parámetros utili	en el s por entes ados	omixâm otiomâib	ángulo ángulo área central
res et al. (1999)	G.oceanica	G.muellerae	G.caribbeanica	"small" Gephyrocapsa	G.omega	<i>Gephyrocapsa</i> grande
gulo del puente	> 50°	< 25°	$< 25^{\circ}$ área central cerrada		~90°	
metro máximo	> 3µm	> 3 µm	>3 µm	< 3 µm	> 3 µm	> 5,5 µm área central cerrada
itor						
kry 1973					G.omega	
ierstein <i>et al.</i> 1977		G.caribbeanica				
śhéret 1978	G.oceanica	G.muellerae	G.caribbeanica	G. aperta G. ericsonii		
ntleben 1980	G.oceanica	G.muellerae	G.caribbeanica	varias especies		
tsuoka y Okada 1990	<i>Gephyrocapsa</i> sp. D (grande)	Gephyrocapsa sp. D	<i>Gephyrocapsa</i> sp. D (pequeña)	<i>Gephyrocapsa</i> spp. (pequeña)	<i>Gephyrocapsa</i> sp. C	Gephyrocapsa sp. B
o y Takayama 1992.					G. parallela	Gephyrocapsa
ffi <i>et al.</i> 1993	<i>Gephyrocapsa</i> mediana	Gephyrocapsa pequeña	Gephyrocapsa pequeña	Gephyrocapsa pequeña	G.omega	<i>Gephyrocapsa</i> grande
dan <i>et al</i> . 1996	G.oceanica	G.muellerae		G. aperta G. ericsonii		
llmann 1997	<i>Gephyrocapsa</i> grande + ecuatorial	<i>Gephyrocapsa</i> fría	Gephyrocapsa oligotrófica	<i>Gephyrocapsa</i> diminuta		

Syracosphaera está integrado por más de 20 especies (McIntyre y Bé, 1967; Okada y McIntyre, 1977; Kleijne, 1993; Cros, 2002; Young *et al.*, 2003). De entre ellas, *Syracosphaera pulchra* es la más común en las trampas de sedimentos, testigos y sedimentos recientes de la zona del Mediterráneo occidental (Knappertsbusch, 1993; Flores *et al.*, 1997; Cros, 2002). Debido también a su baja birrefringencia, no se ha podido efectuar la diferenciación específica del género *Umbellosphaera* durante los recuentos, y los distintos ejemplares han sido agrupados bajo el nombre de *Umbellosphaera* spp.

10.2.- DISTRIBUCIÓN ESTRATIGRÁFICA DE LAS ASOCIACIONES DE COCOLITOFÓRIDOS EN EL TESTIGO M39029-7

El testigo M39029-7 (golfo de Cádiz, Fig. 8.1) ha sido dividido en tres grandes tramos en función de la cronoestratigrafía definida en su modelo de edad (Fig. 8.2). El Holoceno (estadio isotópico marino 1 (MIS 1)) ocupa los primeros 71 cm y abarca desde la actualidad hasta los 10 ka cal. BP. La deglaciación (10 a 16 ka cal. BP) ha quedado registrada entre los 71 y los 140 cm y comprende las Terminaciones Ia y Ib (TIa y TIb) y los eventos Younger-Dryas (YD) y Bølling-Allerød (BA). El intervalo glacial se extiende desde los 140 cm hasta el final del testigo (16 a 40 ka cal. BP) y comprende el MIS 2 (estadio glacial) y el MIS 3 (estadio interglacial frío) (Fig. 10.1).

La preservación de los cocolitos en el testigo M39029-7 es de moderada a buena. Es frecuente la disolución parcial de algunos elementos de los escudos distales y áreas centrales de algunos ejemplares, pero este hecho no imposibilita la identificación de los taxones. En todas las muestras son comunes cocolitos fácilmente alterables y solubles, como los pertenecientes a *Syracosphaera* spp. y al grupo de los pequeños placolitos ("small" *Gephyrocapsa* y *E. huxleyi* (<4 µm)), confirmando la buena preservación general de estos elementos carbonatados.

10.2.1.- Estadios glaciales

Este periodo (502 a 140 cm; 40 a 16 ka cal. BP, aproximadamente) se caracteriza por el dominio del grupo de "small" *Gephyrocapsa* (entre el 30 y el 50 % de la asociación) sobre los taxones de mayor tamaño *-E. huxleyi* (>4 μ m) y *Gephyrocapsa* (>3 μ m)-, que oscilan entre el 5 y el 20 %. *E. huxleyi* (<4 μ m) muestra en este intervalo proporciones frecuentemente inferiores al 15 % (Fig. 10.1). El grupo de los taxones cálidos y oligotróficos (*C. leptoporus, Umbellosphaera* spp., *Umbilicosphaera* spp. y *Oolithotus* spp.) presenta con frecuencia abundancias inferiores al 2 % e incluso al 1 % del total de la asociación aunque tienden a aumentar hacia el techo del tramo. *F. profunda*, único taxón representante de la zona fótica inferior (ZFI) en el testigo, muestra proporciones superiores al 10 % durante todo el intervalo.

Sin embargo, en ciertos horizontes (en torno a 496 cm - 39,2 ka cal. BP; 345 cm - 30,5 ka cal. BP; 276 cm - 24 ka cal. BP y 154 cm - 16,5 ka cal. BP) determinados taxones de la asociación muestran un comportamiento peculiar. Tal y como ha sido indicado con anterioridad, el registro de IRD y el modelo de edad permiten identificar estos horizontes (marcados con bandas grises en la Fig. 10.1) como los eventos Heinrich H4 a H1 (Capítulo 8). En estos intervalos se registran máximos de abundancia de *E. huxleyi* (>4 μ m) y de *F. profunda* (que llega a proporciones cercanas al 50 % a muro del testigo), en contraposición a los





mínimos mostrados por "small" *Gephyrocapsa* (que disminuyen a valores cercanos al 20 %) y *E. huxleyi* (<4 µm) (que apenas sobrepasa el 10 %). Los taxones cálidos también disminuyen y no sobrepasan el 1 % de la asociación en estos momentos. Por otro lado, hay que resaltar el comportamiento en estos horizontes de *H. carteri, Syracosphaera* spp., *C. pelagicus* y los cocolitos retrabajados, que suelen aumentar sus proporciones. No obstante, estos taxones no muestran máximos simultáneos, sino que las abundancias de *H. carteri* y de *Syracosphaera* spp. se incrementan antes del máximo de *C. pelagicus*. Los taxones retrabajados muestran un máximo absoluto en el tercero de los horizontes (H2), en el que llegan a alcanzar proporciones superiores al 6 %.

Otros intervalos de menor entidad se caracterizan por los sucesivos cambios de comportamiento de los distintos grupos de taxones, especialmente entre los 30 y los 40 ka cal. BP. En torno a los cm 476, 429, 392 y en el intervalo entre los 200 y los 220 cm (identificados todos como interestadiales o momentos cálidos de los ciclos Dansgaard-Oeschger (DO)) *F. profunda, H. carteri* y *E. huxleyi* (>4 μ m) disminuyen a la vez que aumentan *C. leptoporus* y "small" *Gephyrocapsa*; sin embargo, alrededor de los cm 448, 403 y en el intervalo entre los 240 y los 220 cm (estadiales de los ciclos Dansgaard-Oeschger) las tendencias se invierten. *E. huxleyi* (>4 μ m) no experimenta cambios entre los 240 y los 220 cm, pero a partir de este último horizonte empieza a incrementar su abundancia hacia el techo del testigo.

El Último Máximo Glacial (evento isotópico 2.0 de Martinson *et al.* (1987)) queda registrado en torno a los 172 cm, aunque se puede considerar todo el intervalo entre los 200 y los 170 cm como representativo de "máximo glacial". En este tramo se registran porcentajes altos de *E. huxleyi* (>4 µm) y de *Gephyrocapsa* (>3 µm). Tanto *C. leptoporus* como *Umbellosphaera* spp. y *Umbilicosphaera* spp. muestran máximos relativos, al igual que las "small" *Gephyrocapsa*. Por el contrario, disminuyen los cocolitos retrabajados, *H. carteri* y *Syracosphaera* spp. mientras que *F. profunda* y *E. huxleyi* (<4 µm) se mantienen estables en valores en torno al 10 %.

10.2.2.- La deglaciación

El final del periodo glacial queda registrado en torno a los 140 cm (Fig. 10.1). A partir de este momento y hasta los 120 cm (TIa) los taxones cálidos, "small" *Gephyrocapsa* y *E. huxleyi* (<4 μ m) aumentan paulatinamente, mientras que *Gephyrocapsa* (>3 μ m), *E. huxleyi* (>4 μ m), *F. profunda* y la cantidad de cocolitos retrabajados descienden. El intervalo cálido BA (interestadial DO 1) se refleja en los incrementos de *E. huxleyi* (<4 μ m) y de los taxones cálidos *C. leptoporus, Oolithotus* spp. y *Umbilicosphaera* spp. Sin embargo, inmediatamente después (en torno a los 110-90 cm, 12,4 ka) todos estos taxones disminuyen marcando el YD. Este evento frío no queda bien reflejado en la distribución de "small" *Gephyrocapsa*, que se mantiene constante dominando la asociación con porcentajes superiores al 40 %.

A partir de los 90 cm se produce un nuevo incremento de *C. leptoporus, Umbellosphaera* spp., *Umbilicosphaera* spp., *Oolithotus* spp. y del número de cocolitos retrabajados. Por el contrario, tanto *H. carteri* como *C. pelagicus* y *Gephyrocapsa* (>3 µm) tienden a disminuir. Este tramo, identificado como la TIb, está marcado por el descenso de *E. huxleyi* (>4 µm) a valores inferiores al 2,5 % e incrementos de *E. huxleyi* (<4 µm) por encima del 20 %. Los taxones cálidos y los pequeños placolitos presentan nuevos máximos relativos a partir de los 80 cm. Por el contrario, *E. huxleyi* (>4 μ m) y *Gephyrocapsa* (<3 μ m) disminuyen, y el primero prácticamente desaparece. La cantidad de cocolitos retrabajados experimenta un breve y pequeño máximo, mientras que *F. profunda* no muestra grandes cambios y continúa presentando proporciones en torno al 10 %.

10.2.3.- El Holoceno

El Holoceno (71-0 cm, de los 10 ka cal. BP a la actualidad) se caracteriza por el claro dominio de la asociación por los pequeños placolitos ("small" *Gephyrocapsa* superior al 40 % y *E. huxleyi* (<4 µm) entre el 20 y el 25 %) (Fig. 10.1). Los taxones cálidos también presentan proporciones máximas. El porcentaje de cocolitos retrabajados es escaso (1 %) y *F. profunda* se mantiene durante todo este periodo en valores alrededor del 10 % de la asociación. Destaca, en torno a los 40 cm, un incremento de *C. leptoporus*, *Umbilicosphaera* spp., *Umbellosphaera* spp. y *C. pelagicus* en contraposición a descensos de *Oolithotus* spp., *Syracosphaera* spp. y de "small" *Gephyrocapsa*.

10.3.- LAS ASOCIACIONES DE COCOLITOFÓRIDOS EN EL TESTIGO MD95-2043

Al igual que el M39029-7, los registros de cocolitofóridos del testigo MD95-2043 (mar de Alborán, Fig. 8.3) pueden dividirse en tres tramos principales (Fig. 10.2). El periodo glacial cubre desde el muro del testigo (1640 cm - 52,5 ka) hasta alrededor de los 720 cm (15 ka) y comprende el MIS 2 y parte del 3. La deglaciación queda registrada entre los 720 y los 360 cm (10 ka), mientras que el Holoceno cubre desde los 360 cm hasta el techo del testigo.

El grado de preservación de los cocolitos en el testigo MD95-2043 es de moderado a bueno. Se ha observado -confirmado posteriormente en el microscopio electrónico- que es frecuente la disolución parcial de algunos elementos de los escudos distales y áreas centrales de taxones de estructura delicada, como *Syracosphaera* spp. y *E. huxleyi*. Sin embargo, tanto estos taxones como los más robustos (*C. leptoporus*) pueden ser encontrados fácilmente en las mismas muestras, indicando con ello que la preservación no ha modificado sustancialmente el registro de las asociaciones de cocolitofóridos.

10.3.1.- Estadios glaciales

Las asociaciones de cocolitofóridos del periodo glacial están dominadas -en general- por los pequeños placolitos, que representan entre el 20 y el 70 % de los taxones (Fig. 10.2). De ellos, "small" *Gephyrocapsa* varía entre un porcentaje medio del 30 % a muro a poco más del 15 % al comienzo de la deglaciación, mientras que *E. huxleyi* (<4 µm) oscila entre el 20 y el 10 %. *E. huxleyi* (>4 µm) y *G. muellerae* constituyen en conjunto alrededor del 25 % de la asociación. En cambio, *G. oceanica* representa normalmente menos del 5 %. El grupo de aguas cálidas está presente en bajas cantidades (normalmente es inferior al 2,5 %), aunque *C. leptoporus* supone en determinados momentos cerca del 10 % de la asociación. La cantidad de cocolitos retrabajados varía entre el 1 y el 2 %, mientras que *H. carteri* y *Syracosphaera* spp. no superan el 5 % y *C. pelagicus* apenas rebasa el 1 %. Finalmente, *F. profunda* oscila alrededor del 5 % durante todo el intervalo



aunque aumenta bruscamente hasta el 15 % a techo de este tramo.

Sin embargo, y al igual que ocurre en el golfo de Cádiz, algunos de estos taxones presentan máximos en los horizontes correspondientes a las edades de 16-17, 23-24, 29-30, 38,5-40 y 44,5-45,5 ka cal. BP, identificados como los eventos Heinrich H1 a H5. Tanto *H. carteri* como *Syracosphaera* spp. sobrepasan el 5 % e incluso el 10 % en alguno de estos intervalos (a los 30 ka (H3) en el caso del primero y a los 24 y 40 ka (H2 y H4) en el del segundo), mientras que los cocolitos retrabajados dan máximos alrededor de estos intervalos y superan el 5 % durante el H2. También *E. huxleyi* (>4 µm) incrementa su proporción durante esos intervalos, superando el 30-40 % y presentando además máximos de menor entidad (entre el 20 y 25 %) en horizontes intermedios (identificados como los estadiales de los ciclos DO). Por el contrario, "small" *Gephyrocapsa* cae hasta proporciones que rondan el 16 % durante los eventos Heinrich y el 20 % durante los estadiales DO, mientras que *G. muellerae* presenta mínimos en torno al 10 %.

Por otro lado, durante los tramos intermedios (interestadiales), "small" *Gephyrocapsa* es el grupo dominante (llega a superar el 50 %) y *C. leptoporus* aumenta por encima del 3-4 % entre el H3 y H5, alcanzando en algunos momentos proporciones cercanas al 10 %.

10.3.2.- La deglaciación

Durante la deglaciación, la asociación de cocolitofóridos es dominada por los pequeños placolitos, en especial por "small" *Gephyrocapsa* -que pasa del 15 % a suponer más del 50 % al comienzo de la TIa (Fig. 10.2). Además, este periodo se caracteriza por un descenso general de las proporciones de *E. huxleyi* (>4 μ m) y de *G. muellerae* (brusco en un caso y gradual en el otro), y por un incremento paulatino de los taxones cálidos *Umbellosphaera* spp., *Umbilicosphaera* spp. y *Oolithotus* spp. El YD queda reflejado como un pequeño descenso de "small" *Gephyrocapsa* y un incremento de *H. carteri*. También se puede observar un pequeño máximo de los cocolitos retrabajados.

F. profunda exhibe un comportamiento peculiar, puesto que se incrementa bruscamente al comienzo de la deglaciación (coincidiendo con el final del H1) y presenta dos máximos superiores al 10 % durante las dos fases de la Terminación I (TIa y TIb), disminuyendo de nuevo hasta el 5 % e incluso menos durante el BA y la mayor parte del YD. Tras la TIb, sus proporciones caen de nuevo y son mínimas al comienzo del Holoceno.

10.3.3.- El Holoceno

Se caracteriza por una asociación de cocolitofóridos dominada mayoritariamente por los pequeños placolitos, ya que "small" *Gephyrocapsa* oscila entre el 50 y el 60 % y *E. huxleyi* supera el 20 %. Tanto *G. muellerae* como *E. huxleyi* (>4 µm) apenas alcanzan el 2-3 %, mientras que *G. oceanica* oscila en torno al 10 %. Los taxones *Umbellosphaera* spp., *Umbilicosphaera* spp. y *Oolithotus* spp. muestran en estos momentos sus abundancias máximas, aunque en conjunto no sobrepasan el 5 % en ningún momento. Tampoco *H. carteri*, *Syracosphaera* spp. ni los cocolitos retrabajados superan este porcentaje por separado. En cuanto a *F. profunda*, este taxón presenta un mínimo al comienzo de este periodo y posteriormente aumenta para estabilizarse en torno al 5 % de la asociación.

10.4.- DISTRIBUCIÓN DE LAS ASOCIACIONES DE COCOLITOFÓRIDOS EN EL TESTIGO MD99-2343

El testigo MD99-2343 (mar Catalano-Balear, Fig. 8.4) cubre un intervalo de tiempo similar al del testigo MD95-2043 (mar de Alborán), ya que llega también hasta los 52 ka cal. BP (Fig. 8.5). El registro isotópico muestra claramente el intervalo glacial y el Holoceno, separados por las dos fases de deglaciación. Los taxones de cocolitofóridos varían de acuerdo con estos y con otros cambios de menor rango (Fig. 10.3).

La preservación de los cocolitos es buena a lo largo de todo el testigo. No existen indicios de que el grado de disolución haya sido elevado en ningún momento. Al igual que en los testigos M39029-7 y MD95-2043, la coexistencia de taxones delicados y robustos en los mismos horizontes permite inferir que el estado de conservación de las asociaciones de cocolitofóridos es bueno.

10.4.1.- Episodio glacial

Durante el intervalo glacial (52 a 15 ka cal. BP; de 1740 a 510 cm corregidos) (Fig. 10.3) los pequeños placolitos son el grupo dominante en la mayoría de las muestras, oscilando entre el 30 y el 70 % del total. De ellos, "small" *Gephyrocapsa* varía entre el 10 y el 50 %, mientras que *E. huxleyi* ($<4 \mu$ m) presenta valores comprendidos entre el 5 y el 30 % del total. El registro de "small" *Gephyrocapsa* es muy similar al de isótopos de oxígeno (Fig. 8.5), al igual que ocurre entre los mismos registros en el testigo MD95-2043. Por otra parte, *G. muellerae* presenta valores en torno al 10 % de la asociación (que superan el 20 % a muro del testigo), mientras que *G. oceanica* representa el 5 %.

Sin embargo, al igual que ocurre en los dos testigos anteriores, el dominio de los pequeños placolitos sobre la asociación se interrumpe en determinados intervalos (Fig. 10.3). La correlación isotópica (Fig. 8.5) y la comparación con los testigos anteriores indican que estos horizontes se corresponden con los eventos Heinrich 1 a 5 (560-640, 820-860, 940-1050, 1270-1320 y 1530-1600 cm corregidos) y con algunos de los estadiales o periodos fríos de los ciclos DO. En estos intervalos la asociación de cocolitos se modifica, con descensos de "small" *Gephyrocapsa, G. muellerae* y *G. oceanica* y claros incrementos de *E. huxleyi* (>4 µm), que llega a suponer cerca del 40 % del total. Además, *Syracosphaera* spp. supera el 10 % (e incluso el 15 % en el H1 y H4), mientras que *H. carteri* pasa de valores cercanos a 0 a superar en estos intervalos el 5 %, y llegar hasta el 10 % durante el H3. Los incrementos máximos de estos taxones se producen durante los eventos Heinrich, aunque es destacable su aumento durante los estadiales de algunos de los ciclos DO (fundamentalmente entre el H3 y H5), en los que sus proporciones superan en ocasiones a las presentadas durante los eventos Heinrich. Otra característica de estos horizontes es la fuerte subida en los porcentajes de cocolitos retrabajados, especialmente durante el tramo correspondiente al H2.

Por el contrario, durante los interestadiales de los ciclos DO la asociación de cocolitofóridos se caracteriza por el dominio de "small" *Gephyrocapsa*. Merece la pena resaltar los incrementos de algunos de los taxones cálidos/oligotróficos (*C. leptoporus, Oolithotus* spp. y *Umbilicosphaera* spp.) en estos momentos, especialmente entre el H3 y el muro del testigo. Estos taxones pasan de no aparecer a representar cada uno de ellos en torno al 1,5 % de la asociación (*Oolithotus* spp. y *Umbilicosphaera* spp.) o al 5 % (*C. leptoporus*) durante estos momentos.





En cuanto a *F. profunda*, este taxón de la ZFI no muestra un comportamiento claro, y oscila entre el 1 y el 5 % de la asociación durante todo el episodio glacial salvo en el tramo correspondiente al H2 (en el que aumenta por encima del 5 %).

10.4.2.- La deglaciación

Este periodo cubre los 5 ka (entre los 15 y los 10 ka cal. BP, de 510 a 350 cm, profundidad corregida) que dura el paso de condiciones plenamente glaciales a interglaciales en el testigo MD99-2343. Esta transición consiste en dos etapas de calentamiento (TIa y TIb) separadas por un breve episodio cálido (BA o DO 1) y otro frío (YD). La TIa y el BA causan drásticos cambios en la asociación de cocolitofóridos, entre los que destaca el brusco aumento de "small" *Gephyrocapsa* -que pasa de representar el 17 % a aumentar hasta el 63 % en un corto intervalo de tiempo. Por el contrario, en ese mismo intervalo las proporciones de *E. huxleyi* (>4 µm) bajan del 30 al 2 %, al igual que ocurre con las abundancias de retrabajados (que pasan a ser inferiores al 2,5 %) y de *H. carteri* y *Syracosphaera* spp. -que tras el máximo del H1 caen a proporciones inferiores al 2,5 % y no vuelven a subir por encima del 5 % de la asociación.

El YD se caracteriza por un pequeño descenso en las proporciones de "small" *Gephyrocapsa* y de *C*. *leptoporus*, que pasan del 60 al 40 % y del 1,5 al 0,5 % de la asociación, respectivamente. Por el contrario, hay que destacar el incremento de *E. huxleyi* (<4 μ m) durante el final del BA y el YD.

Finalmente, durante la TIb se recuperan los niveles de "small" *Gephyrocapsa*, mientras que *G. muellerae* desciende a proporciones en torno al 2 %, que se mantienen durante todo el Holoceno. Destaca también la subida paulatina de los taxones cálidos, *F. profunda* y de *G. oceanica*.

10.4.3.- El Holoceno

El presente periodo interglacial comprende en este testigo los últimos 3,5 m (desde los 350 cm hasta los 20 cm; de 10 a 0 ka cal. BP). La asociación de cocolitos está dominada por los pequeños placolitos, que superan en ocasiones el 80 % de la muestra. De ellos, "small" *Gephyrocapsa* representa el 60 % del grupo. Los taxones cálidos suman alrededor del 7 % de la asociación (de los que *C. leptoporus* representa algo menos de la mitad). *G. oceanica* se sitúa en torno al 5 % y supera el 10 % de la asociación en muestras puntuales, mientras que *G. muellerae* oscila en torno al 4 %. Taxones como *E. huxleyi* (>4 µm), *Syracosphaera* spp., *H. carteri* y los cocolitos retrabajados son escasos.

11. LAS ASOCIACIONES DE COCOLITOFÓRIDOS DEL GOLFO DE CÁDIZ Y MAR DE ALBORÁN DURANTE LOS ÚLTIMOS 52.000 AÑOS

11.1.- INTRODUCCIÓN

En este capítulo se abordan las cuestiones relativas a la mayor parte de la investigación llevada a cabo en los testigos M39029-7 (golfo de Cádiz) y MD95-2043 (mar de Alborán). Este estudio se centró básicamente en aportar nueva información paleoecológica y paleoambiental que sirviera para realizar una reconstrucción de los cambios climáticos de media y corta duración acaecidos en el área de estudio, incorporar nuevos elementos que ayudaran a precisar la bioestratigrafía de cocolitofóridos de la zona para los últimos 52.000 años localizando horizontes fácilmente identificables, y comparar los registros de cocolitofóridos de estos dos testigos con otros indicadores geoquímicos, sedimentológicos y micropalentológicos. Conviene destacar que, al elegir un testigo de cada lado del estrecho de Gibraltar, ha sido posible comparar y hallar las similitudes y diferencias entre ambas zonas, limítrofes entre sí pero de características oceanográficas distintas.

11.2.- LOS COCOLITOFÓRIDOS Y LAS TEMPERATURAS SUPERFICIALES MARINAS

Las asociaciones de cocolitofóridos de los testigos M39029-7 y MD95-2043 están compuestas por taxones con diferentes requerimientos ecológicos. Sus variaciones ayudan a obtener información acerca de las características y evolución de las masas de agua del área de estudio durante la última glaciación y el presente periodo interglacial. Uno de los condicionantes ecológicos que más ha podido influir en la composición de las asociaciones es la temperatura superficial de las masas de agua (TSM), ya que muchos de los taxones de cocolitofóridos son sensibles a las variaciones de TSM y se desarrollan más fácilmente dentro de un determinado rango de TSM, si bien en muchos casos es difícil desligar el grado de influencia de las TSM del de otros parámetros de la columna de agua que afectan también al fitoplancton, como el contenido en nutrientes. Éste es posiblemente el caso del grupo de los taxones de aguas cálidas y/o oligotróficas (Calcidiscus leptoporus, Umbellosphaera spp., Umbilicosphaera spp. y Oolithotus spp.) que, en esta zona de aguas transicionales, parece estar controlado en gran medida por las variaciones de TSM de las masas de agua, fácilmente influenciables por la llegada de corrientes de otras latitudes. Así, estos taxones son escasos en los estadios glaciales y aumentan únicamente durante la deglaciación y el Holoceno (Fig. 11.1), haciéndolo de manera simultánea al incremento de TSM de la zona -tal y como indican los registros de funciones de transferencia de foraminíferos (Pérez-Folgado et al., 2003) y de alquenonas (Cacho et al., 1999; 2001; Bard et al., 2000). Igualmente, durante el tramo glacial este grupo es algo más abundante en el golfo de Cádiz, apuntando a una posible diferencia térmica entre ambas zonas -que es corroborada por los resultados de las técnicas enumeradas anteriormente. Sin embargo, y a pesar de que estos estudios indican que durante el Holoceno las TSM fueron tan sólo ligeramente menores en el mar de Alborán, los taxones cálidos siguen siendo más abundantes en el golfo de Cádiz, evidenciando una posible influencia de otros condicionantes ecológicos en su comportamiento, como podrían ser las posibles diferencias en la productividad de las aguas de ambos lados del Estrecho en este intervalo. Weaver y Pujol (1988) señalan que estos taxones nunca suponen más del 2 % de las asociaciones de cocolitofóridos en sus testigos del mar de Alborán, mientras que Knappertsbusch (1993) indica que todos



Fig. 11.1- Porcentajes (en negro) y abundancias absolutas de E. huxleyi (> 4 μ m) (en azul) y del grupo de taxones oligotróficos (en naranja) de los testigos M39029-7 y MD95-2043 en relación con el registro de TSM de alquenonas del testigo MD95-2043 (Cacho et al., 1999). Los eventos Heinrich (H1 a H5) y el Younger-Dryas (YD) aparecen marcados por bandas grises, mientras que las Terminaciones Ia y Ib (TIa y TIb) y el Bølling-Allerød (BA) están señalados en la curva de alquenonas por flechas negras.

excepto *Umbellosphaera* spp. son escasos en muestras de agua y de sedimentos superficiales de todo el Mediterráneo. Por lo tanto, es posible también que estos taxones alcancen un mayor desarrollo en las masas de agua atlánticas.

Por otro lado, el descenso brusco durante la deglaciación de las abundancias de algunos taxones (Emiliania huxleyi (>4 µm) y Gephyrocapsa muellerae), y su escasa presencia durante el Holoceno ha de interpretarse como la señal de que estos taxones también están controlados parcial o totalmente por las TSM, prefiriendo las masas de agua frías (Fig. 11.1). Por ejemplo, durante el Holoceno más reciente, E. huxlevi (>4 µm) no supera el 1-2 % de la asociación de cocolitofóridos en ninguno de los testigos, mientras que en el periodo glacial los máximos de este taxón caracterizan la respuesta de la asociación de cocolitofóridos a los eventos Heinrich, que son los intervalos de TSM más bajas, de acuerdo con los registros de alguenonas y de foraminíferos planctónicos (Cacho et al., 1999; 2001; Bard et al., 2000; Boessenkool et al., 2001; de Abreu et al., 2003; Pérez-Folgado et al., 2003). Las abundancias de este taxón durante el periodo glacial en general -y en estos intervalos en particular- son mayores en el mar de Alborán, hecho que puede ser interpretado como una evidencia más de que durante estos eventos fríos el Mediterráneo occidental sufrió una caída de TSM mayor que la registrada en el golfo de Cádiz. Otras evidencias micropaleontológicas de esta diferencia entre ambos lados del Estrecho son las mayores proporciones de foraminíferos planctónicos de aguas polares y subpolares (Neogloboquadrina pachyderma (sinistrorsa) y Turborotalita quinqueloba) en el testigo MD95-2043 (Reguera, 2001; Pérez-Folgado et al., 2003; Reguera et al., enviado, 2003). Además, los perfiles de alquenonas muestran que las TSM de las masas de agua del golfo de Cádiz fueron, al menos, 4 °C superiores a las del mar de Alborán durante los eventos Heinrich, y que las diferencias debieron de ser incluso mayores en el H1 (Cacho et al., 2001; 2002).

11.3.- PRODUCCIÓN DE COCOLITOFÓRIDOS Y PALEOPRODUCTIVIDAD

Los cocolitofóridos son considerados como uno de los grupos de productores primarios más numerosos e importantes en los océanos actuales. No son indicadores de altísima productividad ni de fenómenos de surgencia de aguas como las diatomeas, sino que suelen eclosionar en momentos en los que los nutrientes y la turbulencia de las masas de agua son intermedias y el rango de TSM es el adecuado. Además, y tal y como se ha indicado con anterioridad (Capítulo 3), dentro de los cocolitofóridos algunos taxones presentan comportamientos típicos de especies eutróficas y protagonizan frecuentes eclosiones mientras que otros son netamente oligotróficos, de tal manera que se puede establecer una gradación dentro del propio grupo. En el mar de Alborán actual, los datos de trampas de sedimentos (Bárcena *et al.*, 2003) muestran que los máximos de producción de cocolitofóridos se dan -al igual que los de foraminíferos planctónicos y diatomeas- a finales de la primavera (desarrollo pleno de los giros anticiclónicos) y durante el otoño/invierno (incremento del aporte eólico y fluvial sin giro definido), respondiendo en ambos casos a incrementos de nutrientes. En estos momentos la asociación recogida en las trampas es dominada por *E. huxleyi* (variedad pequeña), *Gephyrocapsa oceanica*, "small" *Gephyrocapsa y G. muellerae*, que -tal y como ha sido indicado con anterioridad (Capítulo 3)- son taxones característicos de ambientes eutróficos.

11.3.1.- Indicadores y tendencias generales de producción de cocolitofóridos en los últimos 52.000 años

Las abundancias absolutas totales de los testigos M39029-7 y MD95-2043 (Fig. 11.2) concuerdan de manera general con los registros de TSM derivados de alguenonas (Cacho et al., 1999; 2001) y de funciones de transferencia de foraminíferos planctónicos (Pérez-Folgado et al., 2003), además de coincidir de manera aproximada con los datos de otros estudios de cocolitofóridos en la misma área (Flores et al., 1997, Sierro et al., 1999). Los valores mínimos de abundancias absolutas, registrados en estos testigos durante los eventos Heinrich y los estadiales de los ciclos DO, estarían provocados en su mayor parte por la fuerte bajada de TSM asociada a estas oscilaciones climáticas, mientras que los incrementos que se suceden a partir de la Terminación Ia (TIa) se deberían a las subidas de TSM experimentadas al comienzo de la deglaciación. En este sentido, en el golfo de Cádiz los valores más altos de abundancias absolutas se registran entre los 9 y los 10 ka cal. BP, de manera simultánea al máximo de TSM de alquenonas de la zona (Cacho et al., 2001), mientras que este pico de abundancias absolutas es registrado más tarde -sobre los 8,5 ka cal. BP- en el mar de Alborán (Fig. 11.2) y es sincrónico con un descenso de TSM relacionado con el evento frío que se produce en el Atlántico norte a los 8,2 ka cal. BP (Alley et al., 1997; Cacho et al., 2001), indicando así que, en este caso, las variaciones térmicas no parecen ser decisivas en la productividad de cocolitofóridos. Este máximo de abundancias absolutas no tiene equivalente en el golfo de Cádiz y además es simultáneo con eventos de foraminíferos planctónicos y bentónicos en el área (Caralp, 1988; Pujol y Vergnaud Grazzini, 1989; Rohling et al., 1995; Sierro et al., 1998; Pérez-Folgado et al., 2003). Es posible, por lo tanto, que se trate de un incremento en la producción de cocolitofóridos (y del resto de plancton calcáreo) causado por el establecimiento del modelo de circulación actual en el mar de Alborán (Fig. 4.4), caracterizado por los giros anticiclónicos de la MAW y los fenómenos de surgencia frente a las costas de Málaga y en el frente Almería-Orán (Rohling et al., 1995; Pérez-Folgado et al., 2003) (Capítulo 4). Este drástico cambio hidrológico explicaría las grandes diferencias entre los valores de abundancias absolutas de ambos testigos durante el resto del Holoceno (entre 4 y 5 veces más en el mar de Alborán (Fig. 11.2)), y también el hecho de que se registren proporciones más altas de los taxones oligotróficos/cálidos en el testigo M39029-7 (golfo de Cádiz) (Fig. 11.1). Esta diferencia de productividad entre ambas zonas también ha sido observada en registros de diatomeas (Abrantes, 1988). Por lo tanto, durante el Holoceno es probable que el golfo de Cádiz se caracterizase por una columna de agua más estable que la presente en el mar de Alborán, en donde el desarrollo de un ambiente más eutrófico a causa de las surgencias y de los giros anticiclónicos habría provocado un aumento de nutrientes en las capas superficiales, favoreciendo el incremento de productividad y el dominio de la asociación por taxones eutróficos (principalmente pequeños placolitos).

Por otra parte, la Relación N (Flores *et al.*, 2000; fundamento en el Capítulo 7) de ambos testigos (Fig. 11.2) se caracteriza por presentar valores cercanos a 1 durante la mayor parte del tiempo, indicando que, en general, la producción de cocolitofóridos de *E. huxleyi* (<4 μ m) y de "small" *Gephyrocapsa* -los taxones dominantes de la zona fótica superior (ZFS)- ha sido alta en ambos testigos. En el golfo de Cádiz, los eventos Heinrich y los estadiales de los ciclos DO más fuertes están marcados por caídas de la Relación N, implicando cambios drásticos en la columna de agua que provocan el incremento de *Florisphaera profunda* y el descenso de las proporciones de los taxones de la ZFS. Sin embargo, en el testigo MD95-2043 la Relación N -a pesar de mostrar una cierta tendencia a disminuir, siguiendo la bajada de TSM- no varía significativamente durante estos intervalos. Este hecho podría estar causado principalmente por las bajas temperaturas que se alcanzaron



Fig. 11.2- Curvas de las abundancias absolutas totales y de la Relación N de los testigos M39029-7 (línea naranja) y MD95-2043. Los registros de TSM de alquenonas y de TOC del testigo MD95-2043 (Sierro et al., 1998; Cacho et al., 1999; 2000) son incluidos como referencia. Las abundancias absolutas totales del periodo glacial del testigo MD95-2043 son mostradas aparte en una nueva gráfica a distinta escala para apreciar mejor sus variaciones. Las bandas grises marcan los eventos Heinrich (H1 a H5) y el Younger-Dryas (YD), mientras que las Terminaciones Ia y Ib (TIa y TIb) y el Bølling-Allerød (BA) están señalados por flechas negras en la curva de alquenonas.

en la zona fótica inferior (ZFI) durante todo el episodio glacial, impidiendo el desarrollo óptimo de las poblaciones de *F. profunda*.

11.3.2.- Florisphaera profunda y la productividad de cocolitofóridos

Este taxón, único representante de la ZFI en la asociación de cocolitofóridos que ha quedado preservada en los sedimentos del margen ibérico, es muy interesante desde el punto de vista del establecimiento de la productividad de los cocolitofóridos ya que, con frecuencia, su comportamiento es inverso al de taxones más eutróficos que viven a menores profundidades. Este hecho es la base de la Relación N (Flores *et al.*, 2000) y de otros índices (*e.g.*, Beaufort, 1996; Okada y Matsuoka, 1996; Beaufort *et al.*, 1997; 2001), cuya variación permite determinar en la mayoría de los casos la posición de la nutriclina en la columna de agua. Por otro lado, conviene indicar que uno de los principales factores limitantes de este taxón es la temperatura de las masas de agua donde vive (entre los 80 y los 120 m de profundidad) ya que no puede ser inferior a los 10-12 °C, por lo que se le considera característico de las asociaciones de cocolitofóridos de aguas tropicales y subtropicales (Okada y Honjo, 1973).

Precisamente, este hecho es el que ha llevado a investigar con mayor detenimiento la señal de este taxón en el golfo de Cádiz y mar de Alborán. Su presencia en estos sedimentos durante la época glacial es indicativa de que las temperaturas de las masas de agua que circulaban a una profundidad de 100 m no fueron muy inferiores al umbral térmico inferior de este taxón; por otro lado, su escasa abundancia durante la mayor parte del intervalo (sobre el 10 % en el testigo M39029-7 y alrededor del 5 % en el testigo MD95-2043) evidencia que estas temperaturas tampoco fueron mucho mayores, especialmente en el mar de Alborán. Sin embargo, el hecho de que en el golfo de Cádiz las mayores abundancias de este taxón sean registradas precisamente durante los intervalos más fríos significa posiblemente que factores como la posición de la nutriclina y la productividad superficial influyen tanto o más que la temperatura en su distribución en la columna de agua. En esta zona, la señal de *F. profunda* presenta los valores más altos en todos los eventos Heinrich y en los estadiales de los ciclos DO más severos, llegando a representar el 40 % de la asociación durante el H4. Este comportamiento es opuesto al de los pequeños placolitos -como indican los bajos valores de la Relación N (Fig. 11.2)- y está, por lo tanto, relacionado con un descenso de la productividad de la ZFS. Dos hipótesis diferentes pueden explicar las altas proporciones de *F. profunda* en el golfo de Cádiz durante estos eventos:

- alto grado de turbidez en la ZFS, que disminuiría la cantidad de luz llegada a la ZFI y forzaría a ascender a *F. profunda* a menores profundidades, en donde habría más nutrientes. Este proceso ha sido observado por Ahagon *et al.* (1993) en la zona de la fosa de Okinawa, en las proximidades de Japón

- fenómeno de **estratificación** en la parte superior de la columna de agua, que afectaría a la ZFS y provocaría el hundimiento de la nutriclina, favoreciendo el desarrollo de *F. profunda* en la ZFI. Molfino y McIntyre (1990a, b) se basaron en este mecanismo para explicar los máximos de este taxón en el Atlántico ecuatorial durante los eventos Heinrich, que han sido interpretados como intervalos de menor circulación oceánica e intensidad de vientos alisios en la zona

Tanto el incremento de la turbidez en la ZFS como la estratificación de la columna de agua son mecanismos que provocarían la caída de la productividad de cocolitofóridos de la ZFS, que es evidenciada

por los datos de la Relación N y de los taxones más eutróficos (Fig. 11.2). Además, el incremento de *F. profunda* es mayor -y la productividad de la ZFS es menor- cuanto mayor es la magnitud de estos eventos fríos y la caída de TSM. Un posible escenario que dé cabida a todos estos factores será discutido en un apartado posterior.

Al contrario que en el golfo de Cádiz, en el mar de Alborán el registro de *F. profunda* se caracteriza por presentar escasas variaciones a lo largo del testigo, presentando proporciones que oscilan en torno al 5 % sin mostrar cambios de importancia, o incluso tendiendo a disminuir durante los eventos fríos. Este diferente comportamiento entre ambos lados del Estrecho es causado posiblemente por varios factores, que pueden ser considerados de manera individual o en conjunto.

F. profunda no es un taxón demasiado común en el Mediterráneo occidental -incluso durante el Holoceno y en sedimentos actuales- y su abundancia parece rondar siempre el 5 % (Flores *et al.*, 1997; Sbaffi *et al.*, 2001)

- en el mar de Alborán, las temperaturas de la ZFI durante los eventos Heinrich pudieron ser demasiado bajas para que este taxón alcanzase su óptimo desarrollo. Las estimaciones de las TSM por medio de alquenonas y de análogos modernos de foraminíferos planctónicos (Cacho *et al.*, 1999; Pérez-Folgado *et al.*, 2003) indican que, durante el H2 y el H4, éstas fueron inferiores a los 10 °C. Aunque por el momento no existen indicadores fiables de las temperaturas de las masas de agua intermedias (LIW) y profundas (WMDW) -que actualmente son 13,2 y 12,9 °C, repectivamente (Parrilla y Kinder, 1987)- éstas debieron de ser con toda probabilidad inferiores a las de las masas de agua superficial. Unas temperaturas tan bajas en la ZFI representarían una severa barrera para el desarrollo de *F. profunda*. Incluso en el caso de que este taxón ascendiera a profundidades cercanas a la ZFS a causa de la caída de los niveles de luz, las temperaturas seguirían siendo desfavorables

- estudios previos (Cacho *et al.*, 2000; Voelker *et al.*, 2002b; Pérez Folgado *et al.*, 2003) y los datos de esta investigación indican que la circulación de la MAW y de la MOW y el intercambio de aguas en el Estrecho se intensificaron durante los intervalos más fríos de manera simultánea a la deceleración e incluso parada general de la circulación termohalina en el Atlántico norte. El aumento de la circulación superficial y, por lo tanto, de la turbulencia de la zona fótica sería desfavorable para el desarrollo de *F. profunda* en el mar de Alborán

Sin embargo -y de manera excepcional- este taxón presenta dos intervalos de valores máximos durante la deglaciación, entre el H1 y la TIa y entre el YD y la TIb (Relación N -Fig. 11.2). En ambos casos, el escenario hidrodinámico parece ser similar al de los demás intervalos fríos, con un reforzamiento de la circulación en la zona (Caralp, 1988; Cacho *et al.*, 2000; Voelker *et al.*, 2002b). La diferencia puede estribar en el incremento de las TSM tras el máximo glacial (Cacho *et al.*, 1999), que habría favorecido un mejor desarrollo de las poblaciones de la ZFI. Por otra parte, se ha especulado con la hipótesis de que los mínimos niveles del mar de estos momentos habrían provocado una disminución de la sección del Estrecho, lo que conllevaría un menor flujo de la NASW hacia el interior del Mediterráneo; además, el enfriamiento tanto de las masas de agua superficiales (MAW) como de las profundas (LIW y MWDW) habría disminuido el gradiente térmico entre ellas. Ambos factores habrían causado la somerización y el debilitamiento del horizonte que las separa (picnoclina, actualmente a 150-200 m de profundidad (Parrilla y Kinder, 1987)), favoreciendo el

ascenso de nutrientes hacia la parte inferior de la zona eufótica (Pujol y Vergnaud Grazzini, 1989; Rohling *et al.*, 1995), donde vive *F. profunda* (Fig. 11.3). Este cambio en la profundidad y solidez de la picnoclina del mar de Alborán es el mecanismo que explica de manera más fácil la distribución del foraminífero planctónico *Neogloboquadrina pachyderma* (dextrorsa). Este taxón es el componente principal de la asociación de foraminíferos planctónicos de la zona durante el periodo glacial (Pujol y Vergnaud Grazzini, 1989; Rohling *et al.*, 1995; Pérez-Folgado *et al.*, 2003), con la particularidad de que decrece durante todos los eventos Heinrich y estadiales de los ciclos DO a excepción del Último Máximo Glacial (UMG), H1 y YD. *N. pachyderma* (dex.) tiene su hábitat a profundidades similares a las de *F. profunda*, aunque su rango térmico óptimo se sitúa por debajo de los 12 °C (Pérez-Folgado *et al.*, 2003), rondando el límite inferior de temperaturas de *F. profunda* (Okada y Honjo, 1973). Es posible, por lo tanto, que una combinación de suaves incrementos de temperaturas (a causa del comienzo de la deglaciación) y de nutrientes en la ZFI (por ascenso y debilitamiento de la picnoclina) causase el incremento de este cocolitofórido durante el H1 y el YD en el mar de Alborán. Durante el resto de eventos fríos (incluyendo el intervalo del máximo glacial, donde también se incrementa *N. pachyderma* (dex.)) las temperaturas serían demasiado bajas como para permitir el desarrollo favorable de *F. profunda* a pesar de la somerización de la nutriclina.





11.3.3.- Producción y preservación de cocolitofóridos

Uno de los factores a tener en cuenta al considerar la abundancia de cocolitofóridos es el grado de preservación de los restos carbonatados. Salvo en casos en los que las temperaturas son muy bajas, la preservación de las conchas carbonatadas es mejor cuanto mayor sea el contenido en oxígeno de la columna de agua y/o de la interfase sedimento/agua; por ello, los ambientes anóxicos son perjudiciales para la conservación de restos carbonatados. De esta manera, una alta productividad en la parte superior de la columna de agua puede dar lugar a una gran acumulación de materia orgánica en el sedimento; la degradación de estos restos orgánicos en condiciones de mala ventilación propiciaría la aparición de un ambiente reductor en el que los restos carbonatados tenderían a disolverse y desaparecerían del registro sedimentario, quedando los contenidos elevados en carbono orgánico total (TOC *-Total Organic Carbon*) como la única constancia de esta fase de alta productividad. Por lo tanto, altos valores de TOC unidos a bajas abundancias de organismos carbonatados indicarían un periodo de alta productividad superficial unido a una baja ventilación del fondo. Por otra parte, altos contenidos de TOC y de organismos carbonatados marcarían un periodo de especial producción que permitiría la preservación de gran parte de la materia orgánica. Finalmente, unos altos contenidos de material carbonatado unidos a bajas proporciones de TOC indicarían seguramente una alta producción superficial y una buena ventilación del fondo oceánico.

Algunos grupos de organismos carbonatados son mucho más resistentes a la disolución que otros, y dentro de cada grupo la estructura de cada organismo determina su resistencia. Por ejemplo, los cocolitofóridos son mucho más resistentes que los foraminíferos a causa de su menor tamaño, y dentro de ellos taxones robustos como *C. leptoporus* o con estructura monocristalina como *F. profunda* son mucho más resistentes a la disolución que otros como el género *Syracosphaera* y el grupo de las "small" *Gephyrocapsa* (Roth, 1994).

11.3.4.- Productividad de cocolitofóridos durante la deglaciación

Tanto en el golfo de Cádiz como en el mar de Alborán las asociaciones de cocolitofóridos y sus abundancias sufren cambios drásticos durante la deglaciación. Por un lado, entre los 18 y los 15 y entre los 12 y los 9 ka cal. BP la Relación N cae bruscamente (Fig. 11.2), asociada a descensos de pequeños placolitos (principalmente, "small" Gephyrocapsa) e incrementos de F. profunda (Figs. 11.4 y 11.5); estas oscilaciones pueden ser correlacionadas con bajas abundancias absolutas de cocolitofóridos en ambos testigos. Por otro, este periodo (16 a 9 ka cal. BP) se caracteriza en el mar de Alborán por la existencia de altas abundancias de TOC en los sedimentos (Fig. 11.5), que han llevado a identificar a este horizonte como una de las "Organic-Rich Layer" (ORL - capas ricas en materia orgánica) (Sierro et al., 1998; Bárcena et al., 2001). Las ORL están presentes en todo el Mediterráneo occidental (Comas et al., 1996) y son, mayoritariamente, el resultado de la manifestación -atenuada en la cuenca occidental- de los procesos que condujeron al depósito de sapropeles en el Mediterráneo oriental. Sin embargo, en este caso concreto la asincronía existente entre esta ORL y el último de los sapropeles (S1, entre los 9 y los 5 ka cal. BP - Vergnaud Grazzini et al. (1986)) parece señalar el distinto origen de estas dos capas. Así, la ORL del mar de Alborán (Fig. 11.5) es interpretada como la evidencia sedimentaria de un periodo de reducción de la ventilación del fondo oceánico (Sierro et al., 1998; Bárcena et al., 2001) a consecuencia de la deglaciación y la subida del nivel del mar, aunque también se puede señalar como causa un incremento de la productividad superficial. En cualquier caso, este horizonte no es visible en el registro de TOC del testigo M39029-7 (Löwemark, 2001) (Fig. 11.4) ni en otros puntos del golfo de Cádiz



Fig. 11.4- Curvas de abundancias absolutas totales y de porcentajes de F. profunda y de "small" Gephyrocapsa correspondientes al intervalo de la deglaciación del testigo M39029-7 (golfo de Cádiz). Los valores de TOC de este testigo (Löwemark, 2001) sirven como referencia. Los principales intervalos han sido marcados por bandas grises: Bølling-Allerød (BA), gris más claro; Terminaciones Ia y Ib (TIa y TIb), gris intermedio; Younger-Dryas (YD), gris oscuro.

(*e.g.*, Voelker *et al.*, 2002b), evidenciando que la dinámica de la columna de agua a ambos lados del Estrecho durante la deglaciación fue diferente en muchos momentos. Al igual que ocurre con otros grupos de microfósiles (Abrantes, 1988; Caralp, 1988), los registros de cocolitos de ambos testigos señalan estas divergencias.

11.3.4.A- El comienzo de la deglaciación (TIa) está marcado a ambos lados del Estrecho por la subida del nivel del mar y de las TSM (Cacho *et al.*, 2001). Los picos de *F. profunda* y los mínimos de abundancias absolutas totales de cocolitos y de "small" *Gephyrocapsa* (Tabla 11.1, Figs. 11.4 y 11.5) indican, posiblemente, la estratificación de la parte superior de la columna de agua a causa de la llegada de aguas de deshielo y baja salinidad a la zona, que provocan la caída de la productividad de cocolitofóridos de la ZFS.



Fig. 11.5- Abundancias absolutas totales (línea discontinuas, valores logarítmicos) y porcentajes de F. profunda y de "small" Gephyrocapsa correspondientes al intervalo de la deglaciación del testigo MD95-2043 (mar de Alborán). Los valores de TOC de este testigo (Sierro et al., 1998; Bárcena et al., 2001) son usados como referencia. Se han incluido también los registros del foraminífero planctónico N. pachyderma (dex.) (Pérez Folgado et al., 2003) y de las abundancias absolutas de diatomeas (Bárcena et al., 2001) de este testigo. Los principales intervalos han sido marcados por bandas grises: Bølling-Allerød (BA), gris más claro; Terminaciones Ia y Ib (TIa y TIb), gris intermedio; Younger-Dryas (YD), gris oscuro.

Los picos de TOC en ambos testigos (Bárcena et al., 2001; Löwemark, 2001) (Figs. 11.4 y 11.5) evidencian la pobre oxigenación del sedimento, hecho que es corroborado por las asociaciones de foraminíferos bentónicos, características de ambientes escasos en oxígeno y en nutrientes (Caralp, 1988; Reguera et al., enviado, 2003). Estos factores señalan la posible existencia de una cierta disolución de carbonato en este intervalo, sostenida además por el incremento de los índices de fragmentación de foraminíferos planctónicos del testigo M39029-7 (Reguera, 2001) y de los testigos MD95-2043 y ODP 977 en el mar de Alborán (Sierro et al., 1998; Pérez-Folgado, 2003). Por otro lado, los máximos de abundancia de diatomeas durante este periodo en el testigo MD95-2043 (Fig. 11.5) han sido interpretados como pruebas del incremento de la productividad y no como efecto de una mayor preservación de la sílice (Bárcena et al., 2001); sin embargo, los picos de TOC y de F. profunda son anteriores al máximo de diatomeas. Es posible, por lo tanto, que en el mar de Alborán el comienzo de la deglaciación se caracterizase por una cierta estratificación inicial seguida de un periodo de alta productividad de diatomeas (que inhibirían el desarrollo del resto de grupos) y un incremento paulatino de las abundancias de cocolitofóridos de la ZFS hacia el final de la TIa, al tiempo que decrecen F. profunda, el TOC y las diatomeas. La caída de *F. profunda* habría sido provocada por la profundización de la picnoclina a causa de la subida del nivel del mar y del incremento del espesor de la masa de agua atlántica; además, la subida de las TSM habría dado lugar también a un reforzamiento de este horizonte e impedido el ascenso de nutrientes por encima de él. Por otro lado, en el golfo de Cádiz también es visible el incremento de abundancias absolutas totales hacia el Bølling-Allerød (BA) (Fig. 11.4), y se ha especulado con el restablecimiento de la circulación termohalina en estos momentos (Caralp, 1988). Al contrario que en el mar de Alborán, el TOC de este testigo no desciende bruscamente en estos momentos finales, probablemente a causa del incremento de la producción de cocolitofóridos en la ZFS, que compensa casi totalmente la degradación de la materia orgánica en el fondo.

11.3.4.B- El Bølling-Allerød se caracteriza, por lo tanto, por el incremento -tanto en el mar de Alborán como en el golfo de Cádiz- de las abundancias absolutas de cocolitofóridos y de las proporciones de "small" *Gephyrocapsa*, que pasa a dominar las asociaciones (Figs. 11.4 y 11.5). Este cambio es parejo a la caída de *F. profunda* y a la recuperación de altos niveles de la Relación N (Fig. 11.2) marcando, por lo tanto, un incremento de la productividad de cocolitofóridos de la ZFS. Este hecho contrasta con los bajos valores de diatomeas en el testigo MD95-2043, que han sido interpretados como pruebas de la baja productividad de los organismos silíceos en este intervalo (Bárcena *et al.*, 2001); la disparidad entre cocolitofóridos y diatomeas podría deberse a dos causas:

- la estabilización y el calentamiento de la columna de agua habría creado un hábitat idóneo para el desarrollo de los cocolitofóridos (y otros grupos carbonatados), que suceden a las diatomeas en el dominio del nicho ecológico

- la señal de las diatomeas puede estar siendo afectada seriamente por procesos de disolución durante su transporte hasta el fondo de la cuenca a causa de un posible empobrecimiento en sílice de la parte superior de la columna de agua por la subida del nivel del mar (desaparece la fuente de sedimentos) y el menor transporte eólico desde el continente (al tratarse de un periodo más húmedo; Bárcena *et al.*, 2001)

En este mismo periodo, el descenso de las abundancias de los taxones de la ZFI en el mar de Alborán puede haber sido causado por una fase de profundización de la picnoclina y el establecimiento de un máximo de clorofila (nivel de nutrientes) muy profundo debido a la subida del nivel del mar y a las altas TSM de la

	COLFO DI	cádiz	MAR DE AL	BORÁN
intervalos (ka cal. BP)	datos asociaciones cocolitofóridos	escenario paleoceanográfico	datos asociaciones cocolitofóridos	escenario paleoceanográfico
HI	 Bajos valores de la relación N Caída de "small" <i>Gephyrocapsa</i> Bajas abundancias absolutas totales Picos de <i>F. profunda</i>, <i>H. carteri</i>, Syracosphaera spp., <i>C. pelagicus</i> 	Estratificación de la parte superior de la columna de agua Bajas TSM Pocos nutrientes	 Bajos valores de la Relación N Descenso paulatino de "small" <i>Gephyrocapsa</i> Bajas abundancias absolutas totales Incremento progresivo de <i>F. profunda</i> Picos de <i>H. carteri, Syracosphaera</i> spp. 	Llegada de aguas de menor salinidad, flujo más turbulento Bajas TSM (más altas que otros HE) Menor productividad en la ZFS
Tla	 Bajos valores de la relación N, "small" Gephyrocapsa y abundancias absolutas, que aumentan a techo Pico de F. profunda y descenso a techo 	Estratificación de la parte superior de la columna de agua, posible ambiente subóxico en el fondo de la cuenca Incremento de la productividad en la ZFS a techo	 Bajos valores de la Relación N. "small" Gephyrocapsa y abundancias absolutas, que se incrementan a techo Pico de F. profunda y descenso a techo 	Estratificación de la parte superior de la columna de agua, posible ambiente subóxico en el fondo de la cuenca A techo, incremento de la productividad en la ZFS
BA	 - Altos valores de la relación N, "small" <i>Gephyrocapsa</i> y abundancias absolutas, - Descenso de <i>F. profunda</i> 	Alta productividad de cocolitofóridos en la ZFS Situación similar a la actual	 Altos valores de la Relación N, "small" <i>Gephyrocapsa</i> y abundancias absolutas, Mínimos de <i>F profunda</i> 	Alta productividad de cocolitofóridos en ZFS: escasa oxigenación del fondo, nutriclina profunda Situación similar a interestadiales
T T T	 Ligero descenso de "small" <i>Gepliyrocapsa</i> y abundancias absolutas, recuperación a techo Caída de <i>F. profunda</i> 	Se mantiene la productividad de cocolitofóridos en ZFS La llegada de aguas superficiales frías no produce estratificación	 Ligera caída de "small" <i>Gephyrocapsa</i> y abundancias absolutas, recuperación a techo Incremento de <i>F. profunda</i> hacia techo 	Alta productividad de cocolitofóridos en ZFS, incremento de la circulación, ascenso de la nutriclina, mayor oxigenación del fondo
TIb	-"Small" <i>Gephyrocapsa</i> y las abundancias absolutas mantienen sus valores - Incremento de <i>F. profunda</i> hacia techo	Productividad de cocolitofóridos similar en ZFS No hay estratificación	 Ligera caída y recuperación de "small" <i>Gephyrocapsa</i> Caída de las abundancias absolutas Máximo de <i>F. profunda</i> en la base y descenso hacia techo 	Bajada de productividad en la ZFS Descenso de la nutriclina Menor oxigenación del fondo
Ópt. Clim.	 -"Small" <i>Gephyrocapsa</i> se mantiene Máximo de abundancias absolutas Pico de <i>F. profunda</i> a muro y descenso 	Máximo de productividad de cocolitofóridos en la ZFS No hay estratificación	 Incremento de "small" <i>Gephyrocapsa</i> Bajas abundancias absolutas Caída de <i>F. profunda</i> 	Baja productividad en ZFS Descenso de la nutriclina Corrientes profundas pobres en oxígeno
Holoceno	 Asoc.dominada por "small" Gephyrocapsa Altas abundancias absolutas F. profunda se mantiene en torno al 12% 	Situación similar a la actual	 Máximo de abundancias absolutas "Small" <i>Gephyrocapsa</i> se mantiene Bajas proporciones de <i>F. profunda</i> 	Establecimiento de la circulación actual y de las células de surgencia
4				

MAW, que aumentan el gradiente de temperaturas entre las masas de agua superiores e inferiores y refuerzan el horizonte de la picnoclina (Fig. 11.3). Este escenario es respaldado por la bajada simultánea de las proporciones del foraminífero planctónico *N. pachyderma* (dex.) (Pérez Folgado *et al.*, 2003) (Fig. 11.5). Por otro lado, en el golfo de Cádiz el restablecimiento de la circulación oceánica normal habría impedido la estratificación de la columna de agua, como evidencian los registros de foraminíferos bentónicos (Caralp, 1988). En ambos casos, los altos valores de TOC durante este intervalo estarían causados por una alta productividad superficial (Bárcena *et al.*, 2001) a la que, en el caso del testigo MD95-2043, se añadiría una baja oxigenación del fondo de la cuenca, extremo expuesto con anterioridad por Caralp (1988).

11.3.4.C- El Younger-Dryas ha sido caracterizado como un periodo de retorno a las condiciones glaciales, con caída de las TSM (Cacho *et al.*, 1999; 2001), intensificación de los vientos y mayor aridez en la zona (Bárcena *et al.*, 2001) y un nuevo incremento en el intercambio de masas de agua en el Estrecho (Caralp, 1988). Sin embargo, los registros de abundancias absolutas de cocolitos y de "small" *Gephyrocapsa* tan sólo descienden -muy suavemente- al comienzo de este intervalo y aumentan nuevamente a continuación (Figs. 11.4 y 11.5), mostrando que la productividad de cocolitofóridos no disminuye a pesar del empeoramiento de las condiciones ambientales; por el contrario, en el golfo de Cádiz (Fig. 11.4) la productividad se incrementa, y lo hace de manera simultánea a la disminución de las proporciones de *F. profunda*. En estos momentos, el TOC de esta zona (Löwemark, 2001) también aumenta, presumiblemente a causa de la mayor producción - ya que la oxigenación del fondo del golfo de Cádiz es alta (Caralp, 1988).

Por el contrario, en el mar de Alborán la proporción de *F. profunda* sube al final del YD, al igual que lo hace la de *N. pachyderma* (dex.) (Pérez Folgado *et al.*, 2003), mostrando que, al igual que durante el H1, el menor espesor de la masa de agua entrante y la caída de las TSM causaron probablemente un ascenso y un debilitamiento de la picnoclina, enriqueciendo en nutrientes a la ZFI (Fig. 11.3). Este incremento de *F. profunda* es ligeramente posterior al máximo de abundancias de diatomeas, interpretado como pico de producción causado por la caída de la salinidad debido a la mayor entrada de la MAW en el Mediterráneo (Bárcena *et al.*, 2001). La productividad de cocolitos de la ZFS es alta también en este momento, mientras que el TOC disminuye paulatinamente. Por lo tanto, en el mar de Alborán la alta productividad de la ZFS (cocolitofóridos y diatomeas) se correspondió con un aumento de la oxigenación del fondo a causa del incremento de la circulación durante el YD, que tuvo como posible consecuencia la degradación de gran parte de la materia orgánica (descenso del TOC). De igual manera, esta gran producción primaria en la ZFS pudo ayudar al incremento del número de *F. profunda*.

11.3.4.D- La Terminación Ib se caracteriza, sin embargo, por la existencia de diferencias en la productividad de cocolitos entre los dos testigos. Mientras que las abundancias absolutas se mantienen en el golfo de Cádiz, en el mar de Alborán se registra un nuevo descenso hasta alcanzar niveles cercanos a los del periodo glacial; por el contrario, la cantidad de *F. profunda* se incrementa ligeramente en el Atlántico a la vez que tiende a descender del lado mediterráneo tras presentar valores máximos al final del YD. Este nuevo pulso de deshielo trae consigo un incremento del nivel del mar y un mayor flujo de la MAW hacia el Mediterráneo (profundización de la picnoclina), lo que provoca una parada de la circulación y la consiguiente reducción en la oxigenación del fondo (Caralp, 1988; Reguera *et al.*, enviado, 2003). A pesar de ello, los valores de TOC disminuyen durante este intervalo (Sierro *et al.*, 1998; Bárcena *et al.*, 2001), posiblemente a causa de la bajada de la productividad, tanto de diatomeas (Bárcena *et al.*, 2001) como de cocolitofóridos (Fig. 11.5).

11.3.4.E- Óptimo Climático. La escasa productividad primaria se mantiene en el mar de Alborán entre los 10 y los 9 ka cal. BP, en donde las bajas abundancias absolutas contrastan con las altas proporciones de TOC. De igual manera, las productividades de foraminíferos planctónicos (Pérez Folgado *et al.*, 2003) y de diatomeas (Bárcena et al., 2001) son bajas, por lo que se deduce que la señal del TOC en este intervalo - desde el final del YD- se debe principalmente a la preservación de la materia orgánica, favorecida por la baja oxigenación de las masas de agua profundas, extremo éste indicado también por las asociaciones de foraminíferos bentónicos (Caralp, 1988; Reguera *et al.*, enviado, 2003). La subida del nivel del mar alcanza casi el 80 % de la subida total al final de este intervalo (Rohling *et al.*, 1995), aumentando el flujo entrante de la MAW y provocando la profundización de la picnoclina; este hecho es la causa más probable de la reducción de las proporciones de *F. profunda* a pesar de la subida de las temperaturas.

Por el contrario, en el golfo de Cádiz este intervalo se caracteriza -como se indicó en un apartado anterior- por el incremento de las abundancias absolutas, que alcanzan su máximo valor. Este pico es simultáneo con máximos de TOC (Fig. 11.4), por lo que cabe esperar que el incremento de materia orgánica está reflejando el aumento de la productividad superficial. Por el contrario, en el mar de Alborán, la ORL termina al mismo tiempo que se incrementan las abundancias absolutas -que alcanzan su valor máximo sobre los 8,5 ka cal. BP.

11.4.- LAS ASOCIACIONES DE COCOLITOFÓRIDOS Y LOS EVENTOS HEINRICH

11.4.1.- Los eventos Heinrich en el golfo de Cádiz

Como se ha indicado con anterioridad (apartado 11.2.2), los incrementos de *F. profunda* durante estos episodios fríos marcan una caída de la productividad de la ZFS que podría ser explicada mediante dos hipótesis diferentes no excluyentes entre sí (un alto grado de turbidez y/o un fenómeno de estratificación en la parte superior de la columna de agua). La interpretación del comportamiento de otros taxones de cocolitofóridos apoya estas dos posibles reconstrucciones de la dinámica de la columna de agua en el golfo de Cádiz durante los eventos Heinrich.

En primer lugar, los máximos que *Helicosphaera carteri* y *Syracosphaera* spp. presentan en estos intervalos (Fig. 11.6) podrían haber sido causados por la existencia de una capa superficial de agua más turbia y de menor salinidad. *H. carteri* ha sido citada normalmente como un taxón costero, indicador de cantidades moderadas de nutrientes y de cierta turbidez (Giraudeau, 1992; Ziveri *et al.*, 1995) y ha sido registrada en los sedimentos proximales plio/pleistocenos del delta del Nilo (Lottaroli, 2000), y también en relación con el sapropel S1 (8 ka cal. BP) del Mediterráneo oriental (Negri *et al.*, 2000; Negri y Giunta, 2001; Principato *et al.*, 2003). Respecto a *Syracosphaera* spp., este género ha sido relacionado con la llegada a la cuenca de materiales de origen detrítico y con descensos de la salinidad en el mar de Alborán durante la TI (Weaver y Pujol, 1988). A este respecto, Flores *et al.* (1997) señalan que las variaciones en la salinidad y en el contenido en nutrientes pueden ser los factores más influyentes en su distribución, aunque también es posible que la subida de TSM sea la causa principal de su aumento en los sedimentos holocenos de otros testigos del golfo de Cádiz (Sierro *et al.*, 1999). Además, se han de destacar los incrementos de las proporciones de cocolitos retrabajados -la mayoría de ellos de edad cretácica- que se observan en prácticamente todos los eventos Heinrich, y que son máximos durante el H2 (Fig. 11.6). La cantidad de especímenes retrabajados a lo largo de un testigo ha sido considerada en el Mediterráneo occidental como un indicador del aporte de



Fig. 11.6- Gráficos de porcentajes (líneas negras) y de abundancias absolutas (líneas naranjas) de los registros de los taxones más representativos de las asociaciones de cocolitofóridos del periodo glacial del testigo M39029-7 (golfo de Cádiz). Las TSM de alquenonas del testigo MD95-2043 (Cacho et al., 1999) han sido incluidas como referencia. Los eventos Heinrich 2 a 4 (H2-H4) y los estadiales de los ciclos DO están señalados por bandas grises oscuras y claras, respectivamente. (Ist.: interstadial DO).

materiales continentales a la cuenca (Flores *et al.*, 1997); este dato es concordante con las similitudes entre su abundancia y las de *H. carteri* y *Syracosphaera* spp. Los estudios palinológicos indican que el clima de Iberia durante estos eventos fue frío y árido (Sánchez-Goñi *et al.*, 2002), mientras que los análisis de perfiles sísmicos demuestran que cada uno de ellos fue además un intervalo en el que el nivel del mar bajó (Hernández-Molina *et al.*, 1994; 2000). El incremento de la aridez y el descenso del nivel de base pudieron causar mayor erosión y contribuir a la formación de corrientes nefeloides que transportaran los sedimentos desde la costa hacia mar abierto. Otro mecanismo de transporte podría consistir en su arrastre por la NASW a lo largo de la plataforma continental del golfo de Cádiz hacia el Mediterráneo, su descenso por la columna de agua del mar de Alborán y su recogida por la MOW a mayor profundidad, fluyendo con esta corriente de nuevo hacia el Atlántico, en donde circularía por el talud continental. Este mecanismo de transporte de partículas ha sido sugerido previamente (Grousset *et al.*, 1988; Abrantes, 1988); se ha de tener en cuenta, además, que las diversas evidencias indican que el intercambio de aguas a través del Estrecho y el flujo de la MOW fueron mayores durante estos eventos fríos (Caralp, 1988; Cacho *et al.*, 2000).

En segundo lugar, la presencia de IRD en el testigo M39029-7 (Löwemark, 2001) y en otros testigos cercanos (Lebreiro *et al.*, 1996; Zahn *et al.*, 1997; Cacho *et al.*, 2001) implica la llegada al golfo de Cádiz de aguas polares y subpolares procedentes del Atlántico norte en estos momentos. Estas masas de agua se caracterizarían por su baja temperatura y salinidad y por transportar icebergs a lo largo del margen ibérico (a excepción de las asociadas al H3). Además, la presencia de taxones fríos (*E. huxleyi* (>4 μ m)) (Fig. 11.6) y cálidos (*F. profunda*) (Fig. 11.2) a diferentes profundidades de la columna de agua invita a plantear la hipótesis de la posible coexistencia en la zona de dos masas de agua a estratificarse. Este modelo ha sido propuesto con anterioridad para el testigo MD95-2042 al sudoeste de Portugal (Bouldoire *et al.*, 1996), en donde se señaló que, durante los eventos Heinrich, las aguas frías del Atlántico norte se distribuyeron únicamente en las capas superiores provocando la caída de la producción de cocolitos de la ZFS. Estos autores indicaron además que la disminución de la cantidad de luz a causa del material en suspensión habría de ser tenida en cuenta también. La salinidad en este mismo testigo podría haber bajado durante estos eventos entre un 1 y un 2 ‰ (Bard *et al.*, 2000).

Ambas hipótesis pueden ser unidas, configurando un único escenario que explica las variaciones de los registros de cocolitofóridos del testigo M39029-7. La acción combinada del flujo de la NASW -más fuerte y fría de lo habitual- a lo largo del margen ibérico y de la presencia de terrígenos a causa de la bajada del nivel del mar y el aumento de la aridez en el continente habría causado el emplazamiento en los metros superiores de una masa de agua caracterizada por sus bajas temperaturas y salinidades. A la vez, el incremento del flujo de la MOW hacia el Atlántico (con su salinidad y densidad características y, probablemente, mayor temperatura que la NASW) y su posición por debajo de las aguas atlánticas daría lugar a una situación de termoclina inversa. Las características de las aguas superficiales -compuestas por una NASW acentuada y con material continental- explicaría los máximos de *E. huxleyi* (>4 µm), *H. carteri, Syracosphaera* spp. y de los cocolitos retrabajados (Fig. 11.6). Estas aguas superficiales más frías, de baja salinidad y probablemente más turbias provocarían un empeoramiento del hábitat y una caída del número de pequeños placolitos (mínimos de la Relación N) (Fig. 11.2). La existencia de máximos de *F. profunda* indica que, bajo estas aguas superficiales frías, debieron de existir masas de agua caracterizadas por temperaturas iguales o superiores a 10-12 °C. Sin

embargo, es imposible conocer con exactitud la posición de la nutriclina, ya que tanto su hundimiento debido a la estratificación de la columna de agua como el ascenso de *F. profunda* a menores profundidades debido a la caída de los niveles de luz podrían servir para explicar el incremento de este taxón.

11.4.2.- El mar de Alborán

Los registros de cocolitofóridos muestran un escenario similar en el mar de Alborán durante estos eventos fríos, con máximos de H. carteri, Syracosphaera spp. y de cocolitos retrabajados, que parecen estar señalando de nuevo la existencia de una masa de agua superficial turbia y de baja salinidad (Fig. 11.7). En esta zona, los incrementos de cocolitos retrabajados y de Syracosphaera spp. en horizontes de la misma edad que los eventos Heinrich ya han sido observados previamente (Weaver y Pujol, 1988). Además, Pérez-Folgado et al. (2003) indican que en el mar de Alborán estos eventos se caracterizan por la aparición del foraminífero planctónico subpolar N. pachyderma sin. y por máximos del foraminífero planctónico T. quinqueloba, que se ve favorecido por aguas superficiales turbias y frías. Estas masas de agua fría habrían causado el incremento de E. huxleyi (>4 µm) (Fig. 11.7). Al igual que en el golfo de Cádiz, todos estos factores -bajas TSM, baja salinidad y cierta turbidez- fueron probablemente la causa de la caída de los taxones eutróficos (especialmente, "small" Gephyrocapsa) y del descenso de las abundancias absolutas totales (Fig. 11.8). En este mismo testigo, los estudios previos de polen y granulométricos han mostrado que, durante los eventos Heinrich, el área se caracterizó por aridez (Sánchez-Goñi et al., 2002) y por un incremento del aporte de materiales terrígenos de origen eólico procedentes del desierto del Sáhara (Moreno, 2002; Moreno et al., 2002); estos extremos han sido corroborados por Bárcena et al. (2001) para el H1 y el H2. Por otro lado, parte del material terrígeno y retrabajado habría entrado al mar de Alborán transportado por la NASW-MAW desde la plataforma continental del golfo de Cádiz (Weaver y Pujol, 1988), como indica la existencia en la zona de diatomeas retrabajadas procedentes de la cuenca del Guadalquivir (Abrantes, 1988; Bárcena et al., 2001). El flujo de la MAW y el intercambio de aguas entre ambos lados de Estrecho se intensificaron al final del periodo glacial (Caralp, 1988; Grousset et al., 1988), durante los eventos Heinrich y en los estadiales de los ciclos DO (Cacho et al., 2000). Como se ha discutido anteriormente para el caso del H1 (apartado 11.2.2), la picnoclina, ya de por sí más somera a causa del descenso del nivel del mar, se habría debilitado en estos momentos debido a la disminución del gradiente térmico entre las masas de agua superiores e inferiores, permitiendo el paso de nutrientes hacia la zona oligofótica (Pérez Folgado et al., 2003). Sin embargo, las bajas temperaturas alcanzadas en estos momentos, evidenciadas tanto por los registros de alquenonas (Cacho et al., 1999) como por las TSM dadas por la técnica de análogos modernos de foraminíferos planctónicos y por las abundancias de N. pachyderma sin. (Pérez Folgado et al., 2003) serían inferiores a las mínimas necesarias para un correcto desarrollo de F. profunda (Fig. 11.2 -Relación N).

El efecto limitante de las bajas TSM y/o de la turbidez en la asociación de cocolitofóridos puede ser también reconocido en los mínimos de los pequeños placolitos y de las abundancias absolutas totales en estos periodos (Fig. 11.8).



Fig. 11.7- Porcentajes (líneas negras) y abundancias absolutas (líneas naranjas) de algunos de los taxones representativos de las asociaciones de cocolitofóridos del periodo glacial del testigo MD95-2043, en el mar de Alborán. Las TSM de alquenonas de este testigo (Cacho et al., 1999) son utilizadas como referencia. Los eventos Heinrich 2 a 5 (H2-H5) y los estadiales de los ciclos DO están señalados por bandas grises oscuras y claras, respectivamente. (Ist.: interstadiales DO).


11.5.- RESPUESTA DE LOS COCOLITOFÓRIDOS A LOS CICLOS DANSGAARD-OESCHGER

Los ciclos Dansgaard-Oeschger (DO) (Dansgaard et al., 1993; Meese et al., 1997) han sido reconocidos en diversos estudios llevados a cabo en varios registros sedimentarios del Mediterráneo occidental (e.g., Allen et al., 1999; Cacho et al., 1999; Pérez-Folgado et al., 2003). Ninguno de estos estudios comprende el análisis de las asociaciones de cocolitofóridos de los sedimentos ni, por otra parte, estos ciclos han sido identificados en los registros de cocolitofóridos ya existentes en la zona (Weaver y Pujol, 1988; Flores et al., 1997), posiblemente a causa de la baja resolución de estos estudios. Por lo tanto, una de las novedades de la presente Tesis Doctoral es poder observar el efecto de estas oscilaciones climáticas de menor amplitud en la composición de las asociaciones de cocolitofóridos de los testigos M39029-7 y MD95-2043. La señal dejada por estos ciclos es especialmente visible en el mar de Alborán a causa de su mayor resolución. Sin embargo, hay que destacar que en ambos testigos las variaciones son de menor entidad que las registradas durante los eventos Heinrich (Figs. 11.6 a 11.8), indicando con ello que los cambios climáticos asociados a los ciclos DO no fueron tan extremos. Esta diferencia ha sido observada también en otros indicadores (Cacho et al., 1999; Bárcena et al., 2001; Moreno, 2002; Moreno et al., 2002; Pérez-Folgado et al., 2003), y se ha postulado con que la causa de este hecho estriba en que la conexión que une las altas latitudes del hemisferio norte con el Mediterráneo es únicamente atmosférica durante los ciclos DO sencillos mientras que, en el caso de los DO asociados a los eventos Heinrich, el sistema oceánico participa también del cambio climático (Cacho et al., 1999).

Los máximos de "small" Gephyrocapsa y de las abundancias totales de cocolitofóridos en los interestadiales de los ciclos DO son interpretados como una evidencia del incremento de la productividad de cocolitofóridos de la ZFS durante esos periodos más cálidos (Fig. 11.8). Los indicadores orgánicos del testigo MD95-2043 (TOC, concentración de alquenonas C₃₇ e índice de hexacosanol) presentan también valores altos en esos intervalos (Cacho et al., 2000). Estos autores indican que la señal de la materia orgánica puede estar seriamente influida por procesos de degradación durante los eventos Heinrich y los estadiales de los ciclos DO a causa del incremento de la ventilación del fondo del mar de Alborán, y concluyen que el factor preservación tiene mayor peso que el factor producción en el depósito y posterior preservación de la materia orgánica en el sedimento. Su hipótesis establece que, durante los estadiales de los DO, las masas de agua profundas -bien oxigenadas y pobres en CO₂- habrían oxidado y destruido gran parte de la materia orgánica; en este escenario la preservación del material carbonatado se vería altamente favorecida. Por otro lado, es necesario tener en cuenta también que el incremento de la cantidad de material terrígeno durante estos momentos pudo enmascarar y diluir las abundancias absolutas de cocolitos (Fig.11.8), creando mínimos "artificiales" en estos momentos. Aun así, las proporciones de individuos retrabajados oscilan entre el 1 y el 5 % respecto al total de la asociación (Fig. 11.7) y, aunque están presentes en mayor cantidad durante los estadiales de los DO, sus abundancias absolutas son bajas (de 5 a $15\cdot10^7$ cocolitos/g) (Fig. 11.7) en comparación con las de "small" Gephyrocapsa (de 4 a 20.10⁸ cocolitos/g) (Fig. 11.8). Por ello, se puede asumir una cierta

Fig. 11.8 (página anterior)- Abundancias absolutas totales de cocolitos (línea roja), de esporas de la diatomea L. danicus (Bárcena, datos no publicados, 2003) y registros de porcentajes (en negro) y de abundancias absolutas (en naranja) de los taxones que componen el grupo de los pequeños placolitos ("small" Gephyrocapsa y E. huxleyi (<4 μ m)) del testigo MD95-2043, en comparación con los registros de TOC y de la concentración de alquenonas (Cacho et al., 2000). Las abundancias absolutas totales de cocolitos han sido superpuestas sobre la gráfica que representa los valores de concentración de alquenonas, con el fin de facilitar su comparación. Los eventos Heinrich 2 a 5 (H2-H5) y los estadiales de los ciclos DO están señalados por bandas grises oscuras y claras, respectivamente. (Ist.: interstadiales DO).

dilución de estas señales de productividad de cocolitofóridos a causa del mayor aporte de terrígenos durante los estadiales de los DO, pero se ha de considerar que esta cantidad no es lo suficientemente grande como para reforzar en gran medida la tendencia de los pequeños placolitos a disminuir en abundancia. Por lo tanto, se ha de considerar entonces que las variaciones presentes en los registros de abundancias absolutas totales y de "small" Gephyrocapsa (como el grupo más abundante) están reflejando cambios reales en la producción de carbonato (cocolitofóridos) en la ZFS, y que estos registros de material carbonatado son muy similares a los de la concentración de alquenonas C₃₇ (Cacho et al., 2000) (Fig. 11.8). Unas TSM más altas y una mayor estabilidad de la columna de agua durante los interestadiales de los ciclos DO habrían favorecido un incremento de la producción de cocolitofóridos y de concentración de alquenonas C₃₇, mientras que, durante los estadiales de los ciclos DO, las TSM más frías reducirían la productividad de cocolitofóridos y de alquenonas C₃₇. Esta hipótesis de cambios en la oxigenación del fondo del mar de Alborán de acuerdo con las variaciones climáticas concuerda con los datos de foraminíferos bentónicos de este testigo (Reguera et al., enviado, 2003). Además, los picos de abundancia de esporas de la diatomea Leptocylindrus danicus, sincrónicos con la mayoría de los máximos de abundancia de "small" Gephyrocapsa (por ejemplo, en los interstadiales de los DO 7, 8, 11 y 14) (Fig. 11.8) son otra señal de posible incremento de la productividad primaria en esos periodos (Bárcena, com. pers., 2003). Los picos de abundancia de estas esporas durante el YD y el UMG (Fig. 11.5) han sido interpretados como los intervalos finales de periodos de alta productividad de diatomeas, asociados con una caída de nutrientes y aguas de menor salinidad como resultado de una mayor influencia fluvial (Bárcena et al., 2001). Este hecho también está de acuerdo con incrementos de pluviosidad durante los interestadiales de los DO, tal y como indican los registros polínicos (Sánchez-Goñi et al., 2002).

Por el contrario, los estadiales de los DO se caracterizan por incrementos de abundancia de H. carteri, Syracosphaera spp., cocolitos retrabajados y E. huxleyi (>4 µm), aunque no de manera tan clara y en menores proporciones que durante los eventos Heinrich (Fig. 11.7). Las abundancias de estos taxones son mayores en el mar de Alborán que en el golfo de Cádiz (Figs. 11.6 y 11.7), apoyando de nuevo la hipótesis de que las condiciones ambientales fueron más severas en el Mediterráneo occidental. Los análisis palinológicos, biogeoquímicos, sedimentológicos y micropaleontológicos indican que los estadiales de los DO se caracterizaron por aridez, bajas temperaturas y por un incremento del transporte eólico (Cacho et al., 2000; Sánchez-Goñi et al., 2002; Moreno, 2002; Moreno et al., 2002; Pérez Folgado et al., 2003). Las TSM en el mar de Alborán oscilaron entre los 11 y los 12,5 °C (Cacho et al., 1999), con una temperatura media mínima del mes más frío de alrededor de -1°C en el continente (Sánchez-Goñi et al., 2002); E. huxleyi (>4 µm) se vio favorecida por esas bajas TSM (Fig. 11.7). Al igual que durante los eventos Heinrich, los incremento de terrígenos -y de retrabajados- y un reforzamiento de la circulación de la MOW y de la MAW (Cacho et al., 2000) habrían producido una mayor turbidez y una caída de la salinidad de las masas de agua superficiales, favoreciendo el desarrollo de H. carteri y Syracosphaera spp. Las menores abundancias absolutas de los taxones de retrabajados y la menor respuesta de H. carteri y de Syracosphaera spp. en el golfo de Cádiz durante los estadiales de los DO (Fig. 11.6) podría estar evidenciando que la mayoría del material procedente del Guadalquivir es desviado hacia el Mediterráneo por una NASW-MAW más fuerte. Además, en el golfo de Cádiz los incrementos de F. profunda y la caída de la Relación N en los estadiales más severos (Fig. 11.2) están indicando posiblemente que, de nuevo en estos momentos, la circulación superficial se ralentizó en el lado atlántico dando lugar a una situación similar a la de los eventos Heinrich (termoclina inversa y bajada de la productividad superficial).

12.- VARIABILIDAD CLIMÁTICA EN EL MEDITERRÁNEO NOROCCIDENTAL: EVIDENCIAS EN LOS REGISTROS DE COCOLITOFÓRIDOS DEL TESTIGO MD99-2343

12.1.- PRESERVACIÓN Y DISOLUCIÓN DE LOS COCOLITOFÓRIDOS

Los principales criterios seguidos para caracterizar el grado de preservación de los cocolitos presentes en los materiales estudiados han sido expuestos con anterioridad (Capítulo 6). En el caso del testigo MD99-2343, el estado de las asociaciones parece ser bueno, de tal manera que, a pesar de la disolución de elementos de algunos ejemplares en determinados intervalos, no existen dificultades especiales que impidan la identificación de los distintos taxones (Capítulo 10). Actualmente, el pH relativamente básico y el alto contenido en carbonato de las aguas mediterráneas evitan la disolución a gran escala de los esqueletos carbonatados, aunque se ha detectado una disminución en el número de individuos de los taxones más frágiles durante el descenso a través de la columna de agua en la zona (Cros, 2002). Otros estudios indican que la disolución es diagenética y ocurre en los primeros centímetros de sedimento (Vázquez y Zamarreño, 1993). Sin embargo, a la vista de las similitudes entre la composición de las masas de agua actuales (Knappertsbusch, 1993; Cros, 2002), se puede asumir que la estructura general y composición de las comunidades de cocolitofóridos en las masas de agua han quedado -en general- reflejadas en las asociaciones preservadas en los sedimentos.

Diversos estudios han puesto de manifiesto un incremento en el grado de disolución de los cocolitos durante los últimos estadios isotópicos glaciales (Vázquez et al., 1991; Flores et al., 1997), a pesar del supuesto incremento de la oxigenación de las aguas profundas de la zona por el aumento del volumen de agua que se hunde en el golfo de León durante estos periodos (Rohling et al., 1998; Cacho et al., 2000). En el testigo MD99-2343, la asociación de cocolitos no parece estar afectada por la disolución ni durante el Holoceno ni en los intervalos más fríos, y es común la aparición de ejemplares pertenecientes a taxones que presentan estructuras delicadas, como Syracosphaera spp. y Emiliania huxleyi, a lo largo de todo el tramo estudiado. La oxigenación del fondo de esta cuenca durante los eventos Heinrich y los estadiales de los ciclos Dansgaard-Oeschger (DO) es corroborada por datos de foraminíferos bentónicos de este testigo (Reguera, datos no publicados, 2003). Por otro lado, durante los interestadiales DO y a comienzos del Holoceno, la disolución de cocolitos es también baja a pesar del posible estancamiento de la circulación profunda, tanto durante estos intervalos del periodo glacial (Cacho et al., 2000) como durante el desarrollo del sapropel S1 en el Mediterráneo entre los 9.000 y los 6.000 años (Rossignol-Strick, 1985; Vergnaud Grazzini et al., 1986; Rohling, 1994). La coexistencia en estos momentos de taxones con distinto grado de resistencia a la disolución es indicativo de ello: algunos de estos taxones (por ejemplo, Calcidiscus leptoporus) son especialmente resistentes a causa de su forma compacta, mientras que otros (como Umbellosphaera spp., que presenta una estructura típica de formas tropicales) son sumamente frágiles. Es posible también que el incremento de la disolución se compense con el aumento de la cantidad de cocolitos que se produce en estos momentos.

12.2.- PRODUCTIVIDAD PRIMARIA EN EL MAR CATALANO-BALEAR

12.2.1.- Variaciones de abundancias absolutas

En líneas generales, las mayores productividades de cocolitofóridos son registradas en masas de agua con un contenido alto a moderado de nutrientes y tras la eclosión de diatomeas y de otros organismos silíceos (Capítulo 3). De esta manera, la abundancia de cocolitos refleja de manera aproximada la productividad general de las aguas (Flores et al., 1997) en las regiones en las que la disolución del material carbonatado no es elevada -como el Mediterráneo occidental- y siempre y cuando el efecto de la dilución sobre la señal biogénica sea conocido y controlado. Teniendo en cuenta estas premisas, la observación del registro de abundancias absolutas totales de cocolitofóridos del testigo MD99-2343 -que cubre los últimos 52.000 añospermite identificar tres tramos caracterizados por distintos valores de abundancias absolutas; estas diferencias están provocadas probablemente por variaciones en las TSM y en la dinámica de las masas de agua, aunque tampoco puede descartarse el efecto de la dilución. El tramo inferior cubre el periodo glacial (entre los 52 y los 20 ka cal. BP) (Fig. 12.1). En él, los valores de abundancias absolutas oscilan entre los 0,5 y los $5 \cdot 10^9$ cocolitos/gramo y tienden a disminuir hacia techo. El tramo intermedio comienza hacia los 15 ka cal. BP (Terminación Ia) con un súbito aumento de las abundancias absolutas hasta los 5.10⁹ cocolitos/gramo, valores en los que se mantiene por espacio de 10 ka. Hacia los 5,5 ka cal. BP se produce otro incremento brusco comienzo del tercer tramo- en el que las abundancias absolutas superan los 10¹⁰ cocolitos/gramo; los valores observados en este tramo (que llega hasta el techo del testigo) oscilan entre 10^{10} y $1,5\cdot10^{10}$ cocolitos/gramo (Fig. 12.2).

Así pues, todo parece indicar que el primero de los tramos -el periodo glacial (Fig. 12.1)- se caracteriza por las productividades de cocolitofóridos más bajas de todo el testigo, causadas probablemente por una combinación de factores entre los que las bajas temperaturas de la superfície del mar (TSM) y el incremento de la turbulencia en las aguas superfíciales han debido de jugar un papel importante. Otro factor a destacar es el efecto de la dilución de la señal por incrementos en la tasa de sedimentación, que presenta los mayores valores en este intervalo. El segundo tramo (Fig. 12.2) se corresponde con la deglaciación y el Holoceno inferior y presenta valores intermedios; la tasa de sedimentación de este intervalo es moderada (Fig. 8.5). Todo parece indicar que la productividad de cocolitofóridos de este tramo es mayor que durante el periodo glacial pero mucho menor que la obtenida en el tercer tramo (Fig. 12.2), correspondiente al Holoceno superior (que es el periodo en el que se registran los valores más altos). Es posible que la causa de esta diferencia tan grande entre el Holoceno inferior y el superior estribe en variaciones de las características de las masas de agua, que podrían estar en relación con los mecanismos que condujeron a la formación del sapropel S1 en el Mediterráneo entre los 9 y los 6 ka cal. BP. Tampoco puede descartarse tampoco la dilución y/o disolución parcial del registro.

12.2.2.- El intervalo glacial: cambios en la productividad asociados a las oscilaciones milenarias

El registro de abundancias absolutas totales del testigo MD99-2343 se caracteriza entre los 20 y los 52 ka cal. BP por presentar una buena correlación con el registro de isótopos de oxígeno de foraminíferos planctónicos -a pesar de la diferente resolución de ambas señales- incrementándose las abundancias totales en los intervalos de δ^{18} O bajos (interestadiales DO) y descendiendo -en general- en los de valor más alto (estadiales DO y eventos Heinrich) (Fig. 12.1). A primera vista, esta señal indica que la producción de



Fig. 12.1- Registro de isótopos de oxígeno, abundancias absolutas totales y abundancias (líneas negras: porcentajes; líneas naranjas: absolutas) de "small" Gephyrocapsa, Emiliania huxleyi (<4 µm) y especímenes retrabajados del testigo MD99-2343 entre los 20 y los 53 ka cal. BP. Las bandas gris claro indican los estadiales Dansgaard-Oeschger, mientras que las oscuras marcan los eventos Heinrich. Ist. : interestadial DO; H: evento Heinrich.

cocolitofóridos fue mayor durante los tramos más cálidos del periodo glacial que durante los eventos fríos; estos valores son especialmente altos en el interestadial DO7 y durante el interestadial DO14. Estas fluctuaciones coinciden con diferencias en la composición de las asociaciones de cocolitofóridos características de cada uno de estos periodos, ya que durante los eventos fríos se registran descensos de los pequeños placolitos (especialmente de "small" *Gephyrocapsa*) que son, por el contrario, el grupo que domina las asociaciones durante los interestadiales DO (Fig. 12.1). Actualmente, "small" *Gephyrocapsa* es asociada a las aguas atlánticas que entran en el Mediterráneo (MAW), más ricas en nutrientes (Knappertsbusch, 1993; Cros, 2002), además de ser un grupo interpretado como indicativo de alta productividad (Capítulo 3). Por lo tanto, todo parece indicar que los incrementos de las abundancias absolutas totales y de "small" *Gephyrocapsa* durante los interestadiales DO estarían marcando el aumento de la productividad de cocolitofóridos en estos intervalos, mientras que los eventos fríos se caracterizarían por descensos de la productividad, que serían más acentuados durante los eventos Heinrich.

Sin embargo, es necesario tener en cuenta los efectos que los posibles incrementos puntuales de la tasa de sedimentación hayan podido causar en los registros de cocolitofóridos. El modelo de edad de este testigo (Fig. 8.5) muestra que los mayores aportes de material se producen especialmente en determinados intervalos del periodo glacial, cuando el nivel del mar (nivel de base de los procesos erosivos) es bajo. Este hecho pudo provocar el aumento de la carga de terrígenos en la columna de agua, alimentado por inestabilidades y deslizamientos en masa desde la plataforma y el talud continental. El incremento de la cantidad de materiales terrígenos pudo causar la dilución de la fracción biogénica y enmascarar su señal al disminuir la concentración relativa de cocolitos, por lo que se hace necesario evaluar -al menos, de manera aproximada- la cantidad de aportes de origen externo. En este sentido, Weaver y Pujol (1988) y Flores et al. (1997) destacaron que, en el Mediterráneo, el registro de cocolitos retrabajados podía ser utilizado como marcador de aporte continental (discutido anteriormente en el Capítulo 11). Aplicando esta hipótesis, el registro de taxones retrabajados del testigo MD99-2343 para el periodo glacial (Fig. 12.1) muestra que los incrementos de terrígenos se produjeron mayoritariamente durante los eventos fríos, caracterizados por una mayor aridez y aumento del transporte eólico (Sánchez-Goñi et al., 2002); este aumento es especialmente notable durante el H2, intervalo en el que el nivel del mar en la zona fue mínimo (Hernández-Molina et al., 1994) y tuvo lugar un gran depósito turbidítico en la llanura abisal balear (Rothwell et al., 2000). Todas estas consideraciones arrojan dudas sobre el grado de dilución de la señal de los cocolitofóridos en el periodo glacial. Sin embargo, los valores de abundancias absolutas de retrabajados son un orden de magnitud menores que los de las abundancias absolutas totales y de "small" Gephyrocapsa y, además, la señal de las abundancias absolutas totales es similar a la de los porcentajes de "small" Gephyrocapsa (esta última señal no es influida por la dilución puesto que se trata de una relación relativa respecto a la composición total de la asociación). Por lo tanto, parece que la hipótesis de mayor producción de cocolitofóridos durante los interestadiales es más válida, aunque no se puede descartar que, durante los estadiales, el aumento de la cantidad de terrígenos ayude a disminuir el valor de las abundancias absolutas.

12.2.3.- La deglaciación y el Holoceno inferior

Los cambios registrados en las abundancias absolutas totales y en la composición de la asociación de cocolitofóridos a los 15 ka cal. BP marcan el inicio de la deglaciación (Fig. 12.2). Las asociaciones pasan a ser dominadas totalmente por los pequeños placolitos; de ellos, "small" *Gephyrocapsa* representa por sí solo

alrededor del 50 % de la asociación. Al mismo tiempo, las abundancias absolutas totales superan los $5 \cdot 10^9$ cocolitos/gramo en esta primera subida inicial y rondan los $8 \cdot 10^9$ cocolitos/gramo durante el Bølling-Allerød (BA) y el Óptimo Climático, marcando el Younger-Dryas (YD) con una caída de los valores de abundancias absolutas hasta los $4 \cdot 10^9$ cocolitos/gramo. Es conveniente destacar que estos resultados de abundancias absolutas totales parecen extrañamente bajos, ya que representan aproximadamente algo menos de la mitad del valor medio que se alcanza durante el Holoceno superior y son tan sólo ligeramente más elevados que los obtenidos a muro del testigo (interestadial DO14, en el periodo glacial -Fig. 12.1). Por otro lado, la escasa magnitud del incremento a los 15 ka cal. BP contrasta con el cambio experimentado en la composición de la asociación de cocolitofóridos en ese mismo intervalo, ya que los taxones alcanzan en estos momentos la distribución porcentual que mantendrán durante el resto del Holoceno.

Descartada la disolución (discutido en un apartado anterior) como mecanismo que explique estos relativamente bajos valores de abundancias absolutas totales, se plantea a continuación una hipótesis alternativa que relaciona las variaciones en las abundancias absolutas con la incursión hacia el Mediterráneo noroccidental de un mayor o menor volumen de aguas de origen atlántico (MAW). Como se ha indicado anteriormente, esta corriente es más rica en nutrientes que el resto de masas de agua del Mediterráneo occidental (Knappertsbusch, 1993; Cros, 2002) y su influencia sobre el área en torno a las islas Baleares parece haber sido mayor durante los periodos interglaciales (Flores et al., 1997). De acuerdo con esta idea, durante el intervalo entre la TIa y el Óptimo Climático, se habría incrementado paulatinamente el volumen de agua atlántica entrante a través del Estrecho como efecto de la deglaciación y la subida del nivel del mar al aumentar la sección sumergida del umbral de Gibraltar (Rohling et al., 1995); todos estos eventos irían acompañados por el aumento sincrónico de las TSM (Cacho et al., 1999; 2001), reflejado en la caída abrupta de los porcentajes de *E. huxleyi* (>4 µm) a los 15 ka cal. BP (Fig.12.2). Este incremento combinado del flujo de aguas más ricas en nutrientes y de TSM (representado esto último por la caída de los porcentajes de E. huxleyi (>4 µm)) en la parte superior de la columna de agua pudo favorecer el aumento brusco de los valores de abundancias absolutas y el cambio de la asociación de cocolitofóridos hacia los 15 ka cal. BP. Sin embargo, el incremento del flujo de la MAW parece haber sido escaso en estas etapas iniciales, ya que Rohling et al. (1995) señalan que hasta el Óptimo Climático la subida del nivel del mar no alcanzó el 80 % del nivel actual. Cabría esperar que los valores de abundancias absolutas se hubieran mantenido bajos hasta el momento en el que el volumen de agua entrante (nutrientes) fuese suficiente como para permitir el aumento de la producción de cocolitofóridos, al igual que ocurre en el mar de Alborán (Capítulo 11), donde este umbral es rebasado hacia los 8 ka cal. BP. Por lo tanto, lo más normal habría sido que el salto de bajos a altos valores de abundancias en el mar Catalano-Balear hubiera sido sincrónico o ligeramente posterior a los 8 ka cal. BP.

Sin embargo, el registro de abundancias absolutas totales del testigo MD99-2343 no solo no refleja este posible cambio, sino que presenta valores cercanos a los $5 \cdot 10^9$ cocolitos/gramo entre los 9 y los 5,5 ka cal. BP (Fig. 12.2). Estas abundancias son incluso inferiores a las alcanzadas durante el BA y el Óptimo Climático, se mantienen constantes en todo este intervalo y no se corresponden con cambios significativos de la composición de las asociaciones de cocolitofóridos. Una posible explicación a esta alteración podría tener relación con su sincronía con el depósito del sapropel S1, que tiene lugar en el mar Mediterráneo entre los 9.000 y los 6.000 años (Rossignol-Strick, 1985; Vergnaud Grazzini *et al.*, 1986; Rohling, 1994). Este evento alcanza su máxima expresión en el Mediterráneo oriental (Rohling, 1994; Negri y Giunta, 2001; Principato *et al.*, 2003), en donde se produce una fuerte estratificación de la columna de agua que impide la



Fig. 12.2- Isótopos de oxígeno (que sirven como referencia), abundancias absolutas totales y abundancias de "small" Gephyrocapsa (línea negra: porcentajes; línea naranja: abundancias absolutas), especímenes retrabajados (gráfico inferior, línea negra) y Emiliania huxleyi (<4 µm) (gráfico inferior, línea naranja) del testigo MD99-2343 de los 20 ka cal. BP al presente. Las bandas gris oscuro indican los eventos fríos Heinrich 1 (H1) y Younger-Dryas (YD), mientras que la banda clara señala el periodo Bølling-Allerød (BA); también se señalan las Terminaciones Ia (TIa) y Ib (TIb) y el Óptimo Climático (Ópt. Clim.). El recuadro bandeado señala el periodo entre los 6 y los 9 ka cal. BP sincroinco con el depósito del S1 en el Mediterráneo oriental.

En la figura se destaca el aumento escalonado de las abundancias absolutas totales y el cambio de la composición de la asociación de cocolitofóridos a los 15 ka cal. BP.

formación de las aguas profundas del Mediterráneo oriental (EMDW) y reduce el volumen de las aguas intermedias levantinas (LIW), produce anoxia en el fondo de esta cuenca y causa la preservación de grandes cantidades de materia orgánica en el sedimento. En el Mediterráneo occidental, el sapropel S1 ha sido identificado -aunque sus señal es mucho menos patente- en materiales recuperados en el centro de esta cuenca (Martínez-Ruiz et al., 2003) y cerca de las costas italianas (Ariztegui et al., 2000), mientras que en el mar de Alborán es característica la presencia de una ORL de cronología y origen diferente (Sierro et al., 1998; Bárcena et al., 2001) que sí se manifiesta por cambios de las asociaciones de cocolitofóridos (Capítulo 11). Es posible, por lo tanto, que los bajos valores de abundancias absolutas totales registrados en el testigo MD99-2343 entre los 9 y los 5,5 ka cal. BP (Fig. 12.2) hayan sido causados por la extensión al Mediterráneo occidental de los fenómenos de estratificación de la columna de agua y de cese de la formación de aguas profundas, que habrían provocado en esta zona una menor convección y una disminución de nutrientes en la superficie. La inexistencia de cambios en la asociación de cocolitofóridos -en el testigo MD99-2343 no se observan incrementos de los taxones típicos de este intervalo (Florisphaera profunda, Helicosphaera carteri y Braarudosphaera bigelowii -ver Fig. 10.3), como en otros puntos del Mediterráneo (Negri y Giunta, 2001; Giunta et al., 2003; Principato et al., 2003)- podría significar que las condiciones ambientales de este periodo no habrían sido excesivamente adversas, sino que este empeoramiento se traduciría únicamente en una menor abundancia numérica de cocolitofóridos. Tal y como se ha discutido con anterioridad, la existencia en este intervalo de problemas de preservación que pudieran haber causado una disolución parcial de la señal de los cocolitofóridos ha de ser descartada, a pesar de la desaparición de los pterópodos en estos momentos en este y otros testigos (Sbaffi et al., 2001; Reguera, datos no publicados, 2003). Sin embargo, no se puede descartar que la señal de cocolitofóridos haya sido diluida parcialmente durante este intervalo, puesto que la mayor pluviosidad registrada durante el desarrollo del S1 pudo incrementar la escorrentía y la cantidad de material arcilloso en el área, diluyendo al material biogénico. El paso a un clima más árido al final del S1 pudo ser la razón del brusco aumento de las abundancias absolutas de cocolitos, al desaparecer el transporte de material terrígeno. Por otro lado, la tasa de sedimentación obtenida en este tramo es moderada (Capítulo 8, Fig. 8.5) y la cantidad de cocolitos retrabajados no aumenta significativamente; ambos hechos no proporcionan pruebas a favor del incremento de la dilución aunque tampoco son definitivos, ya que el aumento del nivel del mar pudo hacer más difícil la llegada de material retrabajado a las zonas profundas. Por lo tanto, y con los datos disponibles, es imposible decantarse por una de estas dos hipótesis, siendo necesario la obtención de más datos para confirmar la presencia del S1 en este intervalo.

12.2.4.- El Holoceno más reciente

El comienzo de este intervalo se caracteriza por el súbito aumento de las abundancias absolutas totales desde los $5 \cdot 10^9$ a los $1,3 \cdot 10^{10}$ cocolitos/gramo a los 5,5 ka cal. BP (Fig. 12.2). Este momento coincide con la finalización del sapropel S1 en el Mediterráneo oriental (Rossignol-Strick, 1985; Vergnaud Grazzini *et al.*, 1986; Rohling, 1994), por lo que -y tal y como se ha discutido anteriormente- es posible que ambos eventos estén estrechamente ligados. La desaparición de los efectos de estratificación de la columna de agua y el alto nivel del mar -que, al contrario que durante el Holoceno inferior, pudo favorecer la llegada de un mayor volumen de MAW a la zona- pudieron causar este repentino aumento. Los altos valores de las abundancias absolutas totales y el dominio de la asociación por parte de los pequeños placolitos (el conjunto de *E. huxleyi* y "small" *Gephyrocapsa* representa alrededor del 75 % de la asociación) indican que la producción de cocolitos

en este intervalo es alta -es el periodo de mayor producción de todo el testigo (Fig. 12.2). En estos momentos, la circulación del Mediterráneo es similar a la actual, ya que la existencia de máximos de *G. oceanica* (ver Fig. 10.3), que ha sido asociada a la entrada de aguas atlánticas al Mediterráneo occidental (Knappertsbusch, 1993), parece evidenciar la presencia de estas masas de agua en el mar Catalano-Balear. La mayor producción de cocolitofóridos y el mayor flujo de la MAW parece ser el denominador común de todos los estadios isotópicos cálidos (Flores *et al.*, 1997). Todas estas evidencias indican que esta hipótesis es aplicable también al Holoceno superior.

Sin embargo, los mayores incrementos de productividad son registrados en un momento de altas TSM (Cacho et al., 1999; Pérez-Folgado et al., 2003), lo que hace necesario reflexionar acerca del posible efecto de éstas sobre los valores de abundancias absolutas. Las TSM parecen ser importantes para el desarrollo de determinados taxones de cocolitofóridos, como Oolithotus spp., Umbilicosphaera spp., Umbellosphaera spp. y C. leptoporus, que incrementan sus proporciones durante el Holoceno (Fig. 10.3) y considerados oligotróficos y propios de ambientes tropicales y mares cálidos (Capítulo 3). Sin embargo, en este intervalo la oligotrofía no parece concordar con las altísimas proporciones de los pequeños placolitos y de abundancias absolutas, por lo que lo más probable es que las altas TSM de este periodo tengan más peso entre los factores controladores de la distribución de estos cuatro taxones. No obstante, el hecho de que gran parte de estos mismos taxones (excepto Umbilicosphaera spp.) se incrementen también durante los interestadiales de algunos ciclos DO (interestadiales DO5 a 12) (Fig. 12.3) parece indicar que en estos momentos las TSM no son importantes (ya que debieron de ser bajas) y que estos taxones están respondiendo a un incremento de nutrientes y/o a una mayor estabilidad de la columna de agua -aun descartando un ambiente oligotrófico- en estos intervalos más templados. Es posible también que la respuesta de los distintos grupos de taxones sea estacional, al igual que lo es la dinámica oceánica de la zona en la actualidad, en la que la columna de agua presenta grandes diferencias entre el verano (estratificación) y el resto del año (mezcla).

12.3.- EL ÚLTIMO PERIODO GLACIAL EN EL MEDITERRÁNEO NOROCCIDENTAL

12.3.1.- Conocimientos paleoceanográficos previos

Tal y como se ha descrito anteriormente (Capítulo 4), la zona del mar Catalano-Balear/golfo de León presenta hoy en día una dinámica superficial (Fig. 4.5) caracterizada por el flujo de tres masas de agua diferentes que interaccionan entre sí: las aguas costeras, la corriente del Norte (NC) y las aguas de origen atlántico (MAW). Por otro lado, la dinámica profunda se caracteriza por la formación y hundimiento estacional de las aguas profundas del Mediterráneo occidental (WMDW) o de las aguas intermedias de invierno (WIW), y por la circulación de la LIW a profundidades intermedias (Millot, 1999). Distintos estudios paleoceanográficos (Flores *et al.*, 1997; Rohling *et al.*, 1998) indican que la oceanografía del área durante el último periodo glacial fue básicamente similar a la actual, aunque la formación de aguas profundas y el flujo superficial de la NC hacia el sur habrían cobrado mayor importancia. Por otro lado, el bajo nivel del mar durante este periodo (entre -100 y -120 m globales (Fairbanks *et al.*, 1989), localmente inferior a -130 m (Hernández-Molina *et al.*, 1994)) causó la exposición subaérea de gran parte del golfo de León y la reducción de la sección del estrecho de Gibraltar. La disminución del volumen de aguas atlánticas entrantes, las bajas temperaturas, los fuertes vientos y la mayor aridez de las áreas emergidas aumentaron la salinidad de las aguas mediterráneas alrededor de un 1,7 ‰ (Bethoux, 1984), incrementando su densidad y su capacidad de

hundimiento. Este hecho provocó un mayor flujo de salida de aguas profundas mediterráneas a través del Estrecho durante este periodo (Abrantes, 1988; Grousset *et al.*, 1988).

Todos estos factores debieron de recrudecerse especialmente durante los momentos de temperaturas más bajas de este periodo glacial. Recientes investigaciones (Rohling *et al.*, 1998; Cacho *et al.*, 2000) han indicado que durante los eventos Heinrich y los estadiales de los ciclos DO, la mayor intensidad y menores temperaturas de los vientos del norte y del oeste en esta zona habría acentuado la formación de agua profunda e incrementado su flujo por el fondo de la cuenca. Por otra parte, la circulación superficial de la NC hacia el sur se habría visto reforzada por el aumento de la fuerza de estos vientos, y es posible que supusiera una barrera al paso de las aguas de la MAW hacia el norte. Así, las variaciones en la extensión de estas masas de agua tan diferentes han tenido que condicionar la composición de las asociaciones de cocolitofóridos como respuesta ante las mismas.

12.3.2.- Eventos Heinrich y estadiales de ciclos Dansgaard-Oeschger

Los incrementos de las proporciones de *E. huxleyi* (>4 µm), *H. carteri, Syracosphaera* spp. y de los ejemplares retrabajados, y las caídas de "small" *Gephyrocapsa*, de los valores de abundancias absolutas totales y de algunos taxones del grupo cálido/oligotrófico (*Calcidiscus leptoporus, Oolithotus* spp. y *Umbellosphaera* spp.) son las variaciones más significativas que se registran en las asociaciones de cocolitofóridos durante estos intervalos fríos (Fig. 12.1 y 12.3). Tanto el registro de abundancias absolutas totales como el de "small" *Gephyrocapsa* presentan una clara tendencia a la disminución hacia el final del periodo glacial y pueden ser correlacionados fácilmente con el aumento de los valores isotópicos (Fig. 12.1). Este descenso del número de cocolitofóridos puede estar reflejando un empeoramiento de las condiciones ambientales, que sería especialmente severo alrededor del H2.

El hecho de que en el mar de Alborán el registro de "small" Gephyrocapsa sea similar a la señal de TSM de alquenonas (Cacho et al., 1999), y que este grupo de cocolitofóridos presente distribuciones parecidas en los testigos MD95-2043 y MD99-2343 (Figs. 11.8 y 12.1), permite aventurar que tanto los eventos Heinrich como los estadiales de los ciclos DO debieron de caracterizarse en el mar Catalano-Balear por una disminución de las TSM, que sería de menor magnitud durante los estadiales DO. Tal y como se ha discutido con anterioridad en otras partes de esta Tesis Doctoral (Capítulos 9 y 11), la presencia de E. huxleyi (>4 µm) en proporciones que superan frecuentemente el 25 % -y que incluso se acercan al 40 % de la asociación durante los eventos Heinrich (Figs. 12.2 y 12.3)- es indicativa de la caída de TSM que se produce en la ZFS en estos intervalos. A favor de esta afirmación hay que señalar que en esta misma zona la forma equivalente "Large" Emiliania (Tabla 9.1) se registra únicamente durante el intervalo glacial (Flores et al., 1997; Esposito, 1999). La llegada durante estos intervalos de vientos del norte más fríos y durante más tiempo (Rohling et al., 1998; Cacho et al., 2000) habría causado el enfriamiento de las aguas superficiales de la zona. Además, el reforzamiento de la convección y mezcla de gran parte de la columna de agua y la formación de aguas profundas, habrían provocado la caída entre 8 y 5 °C de las TSM estivales de este área (Rohling et al., 1998). Esta bajada de TSM hubo de ser mayor durante los eventos Heinrich que durante los estadiales DO, ya que las proporciones de E. huxlevi (>4 µm) son entre 1/3 y 1/2 mayores en estos intervalos (Fig. 12.3); de manera excepcional, el estadial DO12 debió de presentar características similares a las de los eventos Heinrich.



Fig. 12.3- Representación gráfica de las abundancias (porcentajes: negro; abundancias absolutas: naranja) de los taxones Emiliania huxleyi (>4 µm), Syracosphaera spp., Helicosphaera carteri y del grupo de los taxones cálidos del testigo MD99-2343 entre los 20 y los 53 ka cal. BP. El registro de isótopos de oxígeno del testigo (gráfica superior) ha sido incluido como referencia. Las bandas gris claro indican los estadiales Dansgaard-Oeschger, mientras que las oscuras marcan los eventos Heinrich. Ist. : interestadial DO; H: evento Heinrich. En este caso, es patente el diferente comportamiento del grupo cálido ante los eventos fríos. En todos ellos, la respuesta ante la ciclicidad DO queda bien marcada.

Por otro lado, los incrementos de H. carteri, Syracosphaera spp. (Fig. 12.3) y los cocolitos retrabajados (Fig. 12.1) durante la mayoría de estos eventos apoyan la hipótesis de la existencia de una masa de agua superficial relativamente turbia. La llegada a la cuenca de individuos de taxones retrabajados pudo producirse mediante su transporte por corrientes de fondo (el testigo MD99-2343 fue recuperado en un depósito contornítico (Velasco et al., 1996; J.-A. Flores, com. pers., 2003)), o bien pudieron ser transportados y distribuidos superficialmente por la NC a lo largo de su giro ciclónico por el mar Catalano-Balear (Fig. 12.4). El registro de máximos de H. carteri y/o de Svracosphaera spp. simultáneos a estos picos de retrabajados apoya la idea de un origen superficial, puesto que estos dos taxones han sido citados en ocasiones como propios de ambientes costeros (Giraudeau, 1992; Cros, 2002). Así, es posible que durante cada uno de estos periodos especialmente fríos se hubiera producido una mayor removilización y/o llegada de material terrígeno (incluyendo taxones retrabajados) a la plataforma continental -que la bajada del nivel del mar habría hecho más estrecha- y al talud. En esta zona, la confluencia de las aguas costeras con la NC -el frente Catalán (Capítulo 4)- sería especialmente activa en estos periodos debido al incremento del flujo de la NC (Flores et al., 1997), y es posible que se caracterizase por la presencia de masas de agua de baja salinidad debido a la influencia costera. Además, el ambiente turbulento del frente habría favorecido la aparición de nutrientes en la zona fótica. Todos estos factores podrían haber beneficiado a H. carteri y Syracosphaera spp. Posteriormente, tanto estos taxones como los retrabajados habrían sido transportados por la NC hacia el área al norte de la isla de Menorca.

De igual manera, el descenso durante estos intervalos de las proporciones de "small" *Gephyrocapsa* y de las abundancias absolutas totales (Fig. 12.1) puede ser atribuido a las bajas TSM y al aumento del espesor de la capa de mezcla como consecuencia del reforzamiento de los vientos y de los procesos de convección y de formación de agua profunda. Estos mismos factores habrían fortalecido a la NC y favorecido su expansión hacia el sur, impidiendo posiblemente el paso hacia la región al norte de las islas Baleares de las aguas de la MAW, originarias del Atlántico y más ricas en nutrientes (Fig. 12.4). Las condiciones ambientales habrían sido extremas durante los eventos Heinrich, en los que este grupo aportó únicamente el 15 % de la asociación. Flores *et al.* (1997) han señalado previamente que la llegada de un menor volumen de MAW a este área fue la causa más probable del descenso de la productividad de cocolitofóridos en la zona durante los estadios isotópicos glaciales. Los datos de asociaciones de cocolitofóridos actuales muestran que "small" *Gephyrocapsa* es común en el Mediterráneo noroccidental a lo largo del flujo de la MAW (Knappertsbusch, 1993), mientras que en el mar Catalano-Balear abunda más en las aguas que rodean las islas Baleares, de mayor influencia atlántica (Cros, 2002). Por lo tanto, es muy probable que los avances y retrocesos de la productividad de los controladores de la productividad de los controladores de la productividad de los avances y retrocesos de la productividad de los controladores de la productividad de los controladores de la productividad de los sex y retrocesos de la NC y de la MAW

12.3.3.- Interestadiales de los ciclos Dansgaard-Oeschger

Por el contrario, los incrementos de "small" *Gephyrocapsa* y de otros taxones aparentemente relacionados con la MAW -como *G. oceanica* (Knappertsbusch, 1993)- durante los interestadiales de los ciclos DO (Fig. 12.1) podrían estar indicando, de acuerdo con la idea anterior, el debilitamiento del frente que separa estas aguas de la NC, que habría favorecido la expansión superficial hacia el norte de un mayor volumen de estas aguas más ricas en nutrientes (Fig. 12.4). La ligera retirada hacia el norte de las masas de



Fig. 12.4- Propuesta de reconstrucción de la circulación oceánica del mar Catalano-Balear durante los eventos Heinrich y los estadiales DO (izquierda) y los interestadiales DO (derecha). Sobre los mapas se ha marcado la localización del testigo MD99-2343, la zona de formación y hundimiento de la WMDW (área punteada), los frentes Catalán y Balear (líneas discontinuas), las direcciones de los vientos en la zona (flechas gris oscuro) y las principales corrientes superficiales -la corriente del norte (NC, flechas negras) y las nuevas aguas atlánticas modificadas (MAW, flechas grises). Se indica también de manera aproximada la situación de la línea de costa glacial y la extensión de fondo marino emergido (áreas gris claro).

Se propone que, durante los eventos fríos, la circulación superficial de la zona estuvo dominada por el fuerte flujo de la NC hacia el sur a lo largo del margen continental y de manera ciclónica a lo largo del talud septentrional de las islas Baleares, impidiendo el paso de la MAW hacia el norte. En los interestadiales DO, la mejora de las condiciones atmosféricas (disminución de la fuerza de los vientos del norte), debilitó la NC y permitió el flujo de la MAW hacia el norte de las Baleares.

aire polar -el frente Polar no se retira a su actual posición hasta la deglaciación (Ruddiman y McIntyre, 1981)- limitaría también el proceso de formación de aguas profundas (Rohling *et al.*, 1998; Cacho *et al.*, 2000) y permitiría el aumento de las TSM, ya que se incrementan las proporciones de los taxones cálidos y disminuyen las de *E. huxleyi* (>4 µm) a valores inferiores al 20 % de la asociación (Fig. 12.3). Los taxones cálidos también debieron de beneficiarse de la mayor estabilidad de la ZFS. Además, *Emiliania huxleyi* (<4 µm) presenta proporciones superiores al 15 % (Fig. 12.1), pero su comportamiento es confuso y no parece responder a factores concretos. La ausencia de datos de marcadores orgánicos de este testigo impide realizar una comparación entre éstos y los de carbono inorgánico (en este caso, representado por las abundancias absolutas de cocolitos) y observar posibles diferencias entre los registros, que señalarían el mayor o menor peso de la productividad superficial en estos momentos. Sin embargo, y en base a los datos disponibles, se estima que la productividad de cocolitofóridos fue superior en los interestadiales DO respecto a los estadiales y a los eventos Heinrich, en especial durante los interestadiales DO7 y DO14.

13. PALEOCEANOGRAFÍA DEL MARGEN IBÉRICO

En apartados anteriores (Capítulos 11 y 12) se ha analizado y discutido la respuesta de las asociaciones de cocolitofóridos a los cambios climáticos de distinto orden (glacial/interglacial, milenario,...) en cada una de las zonas comprendidas en este estudio. En líneas generales, se puede decir que su comportamiento ha sido muy parecido, aunque la existencia de algunas diferencias entre los registros de los tres testigos permite introducir variaciones locales en la reconstrucción de un escenario paleoceanográfico general para el margen ibérico que explique satisfactoriamente las variaciones de estos organismos durante los últimos 52.000 años.

13.1.- CICLICIDAD MILENARIA EN EL ÚLTIMO PERIODO GLACIAL

13.1.1.- Variaciones de temperaturas, gradiente térmico e influencia de la conexión marina y atmosférica

De las numerosas características del clima de la Península Ibérica durante el último periodo glacial, una de las más sobresalientes es la sucesión de cortos intervalos de tiempo limitados por variaciones bruscas de temperaturas, registrados tanto en el continente (Sánchez-Goñi et al., 2002) como en las masas de agua que bañan el margen ibérico (Rohling et al., 1998; Cacho et al., 1999; 2001; Boessenkool et al., 2001; Pérez Folgado et al., 2003). Estos cambios bruscos de temperatura son consecuencia de la ciclicidad milenaria asociada a los eventos Heinrich y los ciclos Dansgaard-Oeschger (DO) (Capítulo 1), que condicionan las propiedades de las masas de agua que rodean la Península a causa de la llegada de aguas de origen polar y subpolar a estas latitudes (Lebreiro et al., 1996; Zahn et al., 1997; Cacho et al., 2001; Löwemark, 2001) y del desplazamiento de las masas de aire polar a zonas más meridionales (Rohling et al., 1998; Cacho et al., 2000) durante los momentos más fríos (eventos Heinrich y estadiales DO). Las grandes variaciones porcentuales de Emiliania huxlevi (>4 um) durante este periodo glacial -incrementando su abundancia en los tres testigos durante los eventos fríos- y su abrupto descenso al comienzo de la deglaciación (Fig. 13.1), permiten, junto a las pruebas presentadas por el estudio biométrico (Capítulo 9), interpretar el comportamiento de este taxón como indicativo de variaciones de las temperaturas de la superficie del mar (TSM). La comparación de los registros de abundancia de *E. huxlevi* (>4 μ m) en los tres testigos estudiados permite destacar varios hechos. Por un lado, las mayores proporciones de este morfotipo en los dos testigos mediterráneos (MD95-2043 y MD99-2343) en relación con el testigo atlántico (M39029-7) durante el periodo glacial en general y los eventos fríos en particular, ponen de relieve la existencia de un gradiente térmico entre el golfo de Cádiz y el Mediterráneo occidental favorable al sector atlántico. Este dato corrobora los resultados de la comparación entre registros de TSM de alquenonas de ambos lados del Estrecho (Cacho et al., 2001; 2002); además, presenta una nueva evidencia de la amplificación mediterránea del fenómeno de bajada de las TSM globales durante los periodos glaciales (Vázquez et al., 1991; Cacho et al., 2001). Asociado a esta idea, los porcentajes ligeramente mayores -en conjunto- de este taxón en el mar Catalano-Balear respecto al mar de Alborán parecen indicar que la caída de TSM durante estos eventos es mayor en el primero. Esta reconstrucción es compatible con la posición más septentrional e interior del testigo MD99-2343 en el Mediterráneo, y con su mayor exposición a los vientos polares que llegan a la cuenca canalizados por el valle del Ródano y la vertiente septentrional de los Pirineos (Rohling et al., 1998; Cacho et al., 2000) (Fig. 12.4).



Fig. 13.1- En esta gráfica se comparan los registros de abundancias relativas de E. huxleyi (>4 µm) de los tres testigos estudiados (línea negra: MD99-2343; línea morada: MD95-2043; línea naranja: M39029-7) para los últimos 53 ka cal. BP. La curva de isótopos de oxígeno del testigo MD99-2343 es presentada como referencia. Se indican también las Terminaciones Ia (TIa) y Ib (TIb). Las bandas gris claro señalan los estadiales Dansgaard-Oeschger, mientras que las oscuras marcan los eventos Heinrich (H) y Younger Dryas (YD). Los interestadiales DO están numerados sobre el registro isotópico.

Se puede observar la mayor respuesta de este taxón a los eventos fríos en el Mediterráneo; se destaca la caída brusca de porcentajes que tiene lugar durante la TIa. Las pequeñas asincronías entre picos entre los H2 y H4 son debidas principalmente a desajustes entre los modelos de edad de los testigos.

Es posible también que la posición del testigo sea la causa de que la ciclicidad DO sea más notable en el registro de *E. huxleyi* (>4 μ m) del mar Catalano-Balear. Cacho *et al.* (1999) señalaron que, en el área del margen ibérico, la ciclicidad DO habría de estar controlada únicamente por una conexión atmosférica con las regiones de altas latitudes, hecho que concordaría con la mayor respuesta de este taxón en el testigo MD99-2343, recuperado en una zona más influida por los vientos. La falta de registros de TSM de alquenonas en este testigo impide comprobar la veracidad de esta hipótesis.

13.1.2.- Productividad, preservación y variabilidad milenaria

Las variaciones de productividad son también un factor importante a la hora de efectuar una reconstrucción paleoceanográfica de la zona. Los recuentos de cocolitofóridos permiten realizar una aproximación a este parámetro a través de la obtención de las abundancias absolutas totales, que pueden ser consideradas como el registro de la producción de carbonato biogénico. Por otro lado, y tal y como se ha indicado con anterioridad (Capítulo 3), determinados taxones son característicos de ambientes más eutróficos que otros, como ocurre con los pequeños placolitos. En ambos casos, es necesario conocer el grado de preservación de la señal carbonatada en el registro, o bien el grado de dilución de esta señal en determinados

intervalos a causa del incremento en el aporte de terrígenos. Sin embargo, y tal y como se ha discutido con anterioridad para cada testigo (Capítulos 11 y 12), la influencia de estos dos factores en los registros de cocolitofóridos no parece ser grande, por lo que se debe descartar que sus efectos enmascaren las variaciones de abundancia de los distintos taxones de manera determinante.

Los registros de abundancias absolutas totales (Fig. 13.2) muestran que los valores obtenidos en los tres testigos durante el tramo glacial son de magnitud similar (algo que no ocurre en el Holoceno, como se discutirá posteriormente). Se observan cambios en los tres casos, que pueden ser asociados a las variaciones suborbitales (ciclicidad DO), características de este periodo. De estos datos se pueden extraer varias hipótesis. Por un lado, y descartada la influencia decisiva de dilución y disolución (Capítulos 11 y 12), muestran que en el margen ibérico la mayor productividad de cocolitofóridos se produce durante los interestadiales de los ciclos DO, y que tanto en Alborán como en el mar Catalano-Balear las abundancias máximas de cocolitofóridos se registran durante los interestadiales DO7 y DO14. Además, la confrontación de los tres registros muestra que la producción de cocolitofóridos es mayor en Alborán que en el mar Catalano-Balear, presentando el golfo de Cádiz valores intermedios. La diferencia entre los dos testigos más meridionales y el mar Catalano-Balear puede deberse a las (posibles) menores TSM de esta última zona que, además, es la más alejada del área de influencia de las masas de agua atlánticas. Esta explicación reforzaría la hipótesis de que es la entrada de aguas atlánticas durante los interestadiales la que genera mayores productividades. Por otra parte, el mar de Alborán es, actualmente y durante el Holoceno, más productivo que el golfo de Cádiz (Abrantes, 1988; Capítulo 12), además de ser el área de mayor productividad del Mediterráneo. Es posible que, aunque en menor medida, estos gradientes de productividad hayan existido también durante la época glacial.

Por otro lado, las proporciones de "small" Gephyrocapsa descienden en todo el margen ibérico durante los eventos Heinrich, lo hacen también en todos los estadiales DO en los testigos mediterráneos, y tan sólo en los más intensos en el golfo de Cádiz (Fig. 13.2). "Small" Gephyrocapsa es el grupo de cocolitofóridos más abundante de los tres testigos durante el periodo glacial a excepción de estos eventos fríos (Capítulo 10); su presencia parece estar ligada en el Mediterráneo actual a la MAW (Knappertsbusch, 1993; Cros, 2002), que es más rica en nutrientes que el resto de aguas mediterráneas. Ésta podría ser la principal razón de que sus porcentajes, tanto durante el periodo glacial en general como en estos eventos más fríos en particular, sean mayores en el testigo M39029-7. Este gradiente hacia mayores abundancias del lado atlántico no se correlaciona con el mostrado por las abundancias absolutas totales, por lo que se especula con que la distribución de este grupo puede haber sido influida por las TSM, supuestamente mayores en el golfo de Cádiz (Cacho et al., 2001; diferencias en los registros de E. huxleyi (>4 µm)). Además, las distribuciones de "small" Gephyrocapsa de los testigos MD95-2043 y MD99-2343 son muy similares a la señal de TSM de alquenonas del testigo MD95-2043 (Cacho et al., 1999), y presentan incluso la misma tendencia de disminución de valores hacia el H2 -en oposición al registro de este grupo en el golfo de Cádiz, donde los valores son estables y similares a los del Holoceno. Todos estos factores pueden estar indicando una mayor influencia de las TSM en las poblaciones de cocolitofóridos del Mediterráneo. Sin embargo, también es posible que esta tendencia esté marcando la caída del nivel del mar -en pulsos simultáneos a los eventos fríos (Hernández-Molina et al., 1994; 2000)- y la consecuente disminución del volumen de aguas atlánticas entrantes en el Mediterráneo.

Otro indicador de productividad de cocolitofóridos a tener en cuenta es la Relación N, aunque su uso durante el periodo glacial es limitado a causa del rango térmico de *Florisphaera profunda* (Capítulo 3), que



Fig. 13.2- Comparación entre los registros de abundancias absolutas totales, porcentajes de "small" Gephyrocapsa y la Relación N de los tres testigos estudiados (línea negra: MD99-2343; línea azul: MD95-2043; línea naranja: M39029-7) para los últimos 53 ka cal. BP. La curva de isótopos de oxígeno del testigo MD99-2343 es presentada como referencia. Se indican también las Terminaciones Ia (TIa) y Ib (TIb). Las bandas gris claro indican los estadiales Dansgaard-Oeschger, mientras que las oscuras marcan los eventos Heinrich (H) y Younger Dryas (YD). Los interestadiales DO han sido numerados en la curva isotópica. Para facilitar la comparación, se ha realizado una nueva gráfica de abundancias absolutas totales con ampliación de escala para el periodo glacial. Se pueden observar diferencias claras entre las Relaciones N de los tres testigos, así como grandes similitudes entre los registros de "small" Gephyrocapsa de los dos testigos mediterráneos. Asimismo, se identifican fácilmente las diferencias entre los valores de abundancias absolutas durante el Holoceno. Las pequeñas asincronías entre picos entre los H2 y H4 son debidas principalmente a desajustes entre los modelos de edad de los testigos.

impide que este taxón responda adecuadamente a las variaciones de productividad en los testigos del Mediterráneo (Fig. 13.2). Sin embargo, el registro de la Relación N en el golfo de Cádiz da una idea muy clara de la dinámica de la columna de agua y revela que los eventos Heinrich y determinados estadiales DO se caracterizaron por una caída de la productividad en la ZFS (Fig. 13.2; Capítulo 11). La señal de la Relación N en el mar de Alborán no muestra estas variaciones tan claramente -posiblemente a causa de los problemas de *F. profunda* para desarrollarse por las bajas TSM- pero sí tiende a disminuir hacia el máximo glacial siguiendo a las TSM. En el testigo MD99-2343, la falta de respuesta de *F. profunda* es aún más evidente.

En síntesis, los datos de este estudio muestran que la producción de cocolitofóridos parece caer abruptamente durante los eventos fríos en el margen ibérico. La distinta escala de estas variaciones permite establecer diferencias entre eventos Heinrich y estadiales DO, de tal manera que los descensos de producción de cocolitofóridos serían menores durante los estadiales DO que durante los eventos Heinrich, poniendo de manifiesto que los efectos de los ciclos DO sobre el clima de la Península Ibérica fueron más suaves.

13.1.3.- Respuesta de Helicosphaera carteri y de Syracosphaera spp. a la ciclicidad milenaria

Otra de las características de las asociaciones de cocolitofóridos de estos eventos es el aumento en todo el margen peninsular de las proporciones de *H. carteri, Syracosphaera* spp. y *Coccolithus pelagicus* (este último únicamente en el golfo de Cádiz) (Fig. 13.3). Estos taxones son comunes en ambientes costeros y zonas cercanas a la desembocadura de ríos (Giraudeau, 1992; Cachão y Moita, 2000; Cros, 2002) (Capítulo 3) por lo que, este caso, pueden estar mostrando la posible existencia durante los periodos más fríos de una masa de agua superficial de menor salinidad y con una cierta turbidez. En el margen ibérico, *Syracosphaera* spp. ha sido asociada a incrementos de terrígenos (Weaver y Pujol, 1988; Flores *et al.*, 1997), hipótesis que es corroborada por la sincronía de su registro en los tres testigos con los picos de cocolitos retrabajados (Fig. 13.3). Este aporte de materiales externos evidencia un incremento de la erosión continental y/o una mayor facilidad para la llegada de estos materiales a la cuenca (mayor intensidad de las corrientes,...), que está en consonancia con la aridez continental durante estos episodios (Sánchez Goñi *et al.*, 2002). No ha de descartarse tampoco que el bajo nivel del periodo glacial disminuyese aún más en sincronía con estos eventos (Hernández Molina *et al.*, 1994; 2000), aunque otras evidencias (Chappell, 2002) indican lo contrario y aconsejan tomar esta posibilidad con precaución.

Sin embargo, las proporciones de *H. carteri* y *Syracosphaera* spp. aumentan del golfo de Cádiz al Mediterráneo durante este periodo glacial. Por un lado, este hecho puede ser debido a la existencia de condiciones más favorables para el desarrollo de estos taxones en el mar de Alborán y mar Catalano-Balear (influencia de aguas más costeras, mayor turbulencia en la columna de agua). Por otro lado, puede estar causado en parte por la distinta efectividad de los mecanismos de transporte en cada área, de manera que -tal y como se ha discutido con anterioridad (Capítulo 11)- los valores más altos del mar de Alborán con respecto al golfo de Cádiz pueden deberse a la acción de la NASW, que habría trasladado preferentemente a estos taxones desde la plataforma continental del golfo de Cádiz hacia el Mediterráneo, estorbando su transporte hacia mar abierto (situación del testigo M39029-7). Por otro lado, las mayores proporciones de *H. carteri, Syracosphaera* spp. y de los cocolitos retrabajados han sido registradas en el mar Catalano-Balear. Se deben, probablemente, a la cercanía del testigo MD99-2343 a la desembocadura de los ríos Ebro y Ródano, así



Fig. 13.3- Comparación entre las curvas de abundancia relativa de H. carteri, Syracosphaera spp. y los cocolitos retrabajados de los tres testigos estudiados durante el periodo glacial (línea negra: MD99-2343; línea azul: MD95-2043; línea naranja: M39029-7). El registro de isótopos de oxígeno del testigo MD99-2343 (gráfica superior) ha sido incluido como referencia. Las bandas gris claro indican los estadiales Dansgaard-Oeschger, mientras que las oscuras marcan los eventos Heinrich. Ist. : interestadial DO; H: evento Heinrich. Las pequeñas asincronías entre picos en el intervalo entre los H2 y H4 son debidas principalmente a desajustes entre los modelos de edad de los testigos.

como a la existencia de una amplia zona -la plataforma del golfo de León- totalmente emergida en estos momentos a causa de la bajada del nivel del mar (Fig. 12.4). Las poblaciones de estos taxones pudieron haberse desarrollado en zonas cercanas a la costa, para posteriormente ser transportados por la NC hacia la zona de recuperación del testigo. Además, el posible aumento de la actividad del frente Catalán en el talud peninsular a causa del aumento de la intensidad de la NC pudo favorecer este incremento.

13.1.4.- Propuesta de reconstrucción paleoceanográfica de las masas de agua del margen ibérico durante el periodo glacial

La llegada a la latitud de la Península Ibérica de aguas atlánticas subpolares (Lebreiro et al., 1996; Zahn et al., 1997) y de masas de aire polar durante los eventos Heinrich y los estadiales DO (Rohling et al., 1998; Cacho et al., 2000) fue la causa de la caída de TSM (Cacho et al., 1999; 2001; Pérez-Folgado et al., 2003), del incremento de la formación de aguas profundas (WMDW) y de la intensificación de la circulación superficial en el Mediterráneo occidental (Cacho et al., 2000). Estos factores favorecieron el engrosamiento de la capa de mezcla en el mar Catalano-Balear y la turbulencia de la ZFS que, a su vez, contribuyeron a la propagación de las bajas TSM en la columna de agua (Rohling et al., 1998). Sin embargo, la llegada de aguas subpolares durante los eventos Heinrich y los estadiales DO más severos es sincrónica con máximos de F. profunda en el lado atlántico (Fig. 13.2, Tabla 13.1, Capítulo 11). Las altas proporciones de este taxón en estos momentos señalan la inversión térmica de la columna de agua de esa zona, que es simultánea al debilitamiento y/o parada de la circulación termohalina en el Atlántico norte (Zahn et al., 1997). De esta manera, mientras en el mar Catalano-Balear se incrementó la formación de aguas profundas y el flujo de la NC hacia el sur, en el mar de Alborán aumentó la oxigenación de las aguas profundas y se intensificó la circulación superficial. Del lado atlántico, la columna de agua del golfo de Cádiz debió de estratificarse a causa de las bajas TSM superficiales en relación con las de las masas de agua intermedias, cuya temperatura debió ser superior a los 10-12 °C (límite inferior del rango térmico de F. profunda; Okada y Honjo, 1973).

En comparación con los otros dos testigos, los ciclos DO están mejor reflejados en el registro de cocolitofóridos del mar Catalano-Balear (Figs. 13.1 y 13.3). Cacho *et al.* (1999) propusieron que, durante

	EVENTOS HEINRICH Y ESTADIALES DO			
	golfo de Cádiz (M39029-7)	mar de Alborán (MD95-2043)	mar Catalano-Balear (MD99-2343)	
	menor producción de cocolitofóridos incrementos de los taxones fríos (<i>E. huxleyi</i> (>4 µm))			
respuesta de los cocolitofóridos	mayores cantidades de <i>H. a</i> incremento de <i>F. profunda</i> (principalmente durante los eventos Heinrich)	<i>carteri, Syracosphaera</i> spp. y de	e los cocolitos retrabajados	
escenario paleoceanográfico propuesto	menor ma estratificación de la columna de agua termoclina inversa	es temperaturas superficiales m yor aporte de material continen aguas menos salinas y/o r fótica superior mayor circulación superfi	arinas tal más turbulentas en la zona cial y profunda	

Tabla 13.1- En esta tabla se presentan, a modo de resumen, las principales características de las asociaciones de cocolitofóridos de los tres testigos estudiados, y los posibles escenarios paleoceanográficos que han podido causar esta respuesta durante los eventos Heinrich y los estadiales de los ciclos Dansgaard-Oeschger.

estos ciclos (que en latitudes medias son de menor entidad que los eventos Heinrich), la conexión con las altas latitudes fue esencialmente atmosférica -sin participación de corrientes oceánicas como en los eventos Heinrich- y, por tanto, menos efectiva. Considerando esta idea, se podría plantear la hipótesis de que la situación de este testigo más al norte y en una zona totalmente expuesta a la acción eólica (a causa del encauzamiento de las masas de aire polar por el valle del Ródano y el margen septentrional de los Pirineos), habría permitido registrar más eficazmente esta variabilidad climática.

Por el contrario, el incremento de las abundancias absolutas totales, los taxones eutróficos (especialmente "small" *Gephyrocapsa*) y el grupo de taxones cálidos durante los interestadiales DO (Figs. 11.1 y 12.3, Tabla 13.2), señala el aumento de TSM y de la productividad de cocolitofóridos a lo largo del margen ibérico en estos intervalos. En el Mediterráneo, la mayor productividad de cocolitofóridos fue causada probablemente por el aumento de las TSM y la mayor estabilidad de la parte superior de la columna de agua. A pesar de que las proporciones de "small" *Gephyrocapsa* son similares en el mar de Alborán y en el mar Catalano-Balear, los valores más altos de abundancias absolutas en el primero señalan que esta zona fue más productiva (Fig. 13.2). A falta de datos de TSM en el testigo MD99-2343, la causa más probable de esta diferencia es la mayor presencia de la MAW en el mar de Alborán, en donde se recibió directamente la influencia de esta corriente atlántica. Durante los interestadiales DO, el flujo de la MAW hacia el mar Catalano-Balear no debió de verse dificultado por la NC, ya que la intensidad de esta segunda corriente habría sido menor que durante los eventos fríos, e insuficiente para mantener a la MAW al sur de las Baleares. Este mismo mecanismo ha sido propuesto para explicar las variaciones de productividad entre estadios glaciales e interglaciales en la zona (Vázquez *et al.*, 1991; Flores *et al.*, 1997). Por otro lado, en el golfo de Cádiz, y a juzgar por las escasas

	INTERESTADIALES DO			
	golfo de Cádiz (M39029-7)	mar de Alborán (MD95-2043)	mar Catalano-Balear (MD99-2343)	
respuesta de los cocolitofóridos	mayor producción de cocolitofóridos incrementos de las abundancias absolutas totales y de small <i>Gephyrocapsa</i> (normalmente, también <i>E. huxleyi</i> (<4 µm)) mayores cantidades de taxones cálidos			
escenario	mayores temperaturas superficiales marinas			
propuesto	circulación oceánica habitual (funcionamiento de la circulación termohalina)	zona fótica superior más estable		

Tabla 13.2- Resumen de las características más sobresalientes de las asociaciones de cocolitofóridos de los tres testigos y del escenario paleoceanográfico que se propone en este estudio para los interestadiales de los ciclos Dansgaard-Oeschger.

diferencias entre el registro del Holoceno y el periodo glacial, los interestadiales DO estuvieron caracterizados posiblemente por una dinámica oceánica similar a la actual.

En los tres testigos, los registros del grupo de los taxones cálidos son inversos a los de *E. huxleyi* (>4 µm), reforzando la interpretación paleoecológica de este taxón (Figs. 11.1 y 12.3). La similitud entre las distribuciones del grupo de taxones cálidos durante el intervalo comprendido entre el H3 y el H5 en Alborán y el mar Catalano-Balear implica la misma respuesta a unos condicionantes determinados, aún sin identificar con exactitud.

13.2.- EL CAMBIO DE ESCENARIO PALEOCEANOGRÁFICO: EL HOLOCENO Y LA DEGLACIACIÓN

13.2.1.- Cambios en la productividad de las aguas ¿Influencia de las TSM o del nivel del mar?

Los registros de cocolitofóridos (abundancias relativas de taxones y abundancias absolutas totales; Capítulos 11 y 12) parecen indicar que, mientras que la circulación en el golfo de Cádiz durante el periodo glacial -a excepción de los eventos Heinrich y determinados estadiales DO- es similar a la actual y se rige por la dinámica general atlántica, las grandes diferencias que se registran en el Mediterráneo entre ambos periodos (entre ellas, una drástica variación en la composición de las asociaciones de cocolitofóridos) apuntan a distintos modelos de circulación y al establecimiento del modelo actual durante la deglaciación y el Holoceno inferior. El aumento de las abundancias absolutas totales de los tres testigos (alcanzando un rango de valores similar) hacia los 15 ka obedece posiblemente al incremento de TSM correspondiente a la TIa. Sin embargo, los posteriores aumentos bruscos observados en los registros de los testigos mediterráneos (aproximadamente a los 8 ka cal. BP (Alborán) y 5,5 ka cal. BP (mar Catalano-Balear)) no son sincrónicos con ningún aumento de TSM y han de obedecer a otro causa (Fig. 13.2). Ésta ha de estar vinculada exclusivamente a la dinámica mediterránea, puesto que el registro de abundancias absolutas del golfo de Cádiz no presenta variaciones. Además, es necesario contar con las interferencias provocadas por las especiales condiciones oceanográficas existentes durante la formación del sapropel S1 y de la última de las ORL. La subida del nivel del mar durante la deglaciación pudo ser, posiblemente, el segundo de los factores controladores de las abundancias de cocolitofóridos, tal y como se ha expuesto en los Capítulos 11 y 12. En el mar de Alborán, todo parece indicar que el volumen mínimo de agua necesaria para el comienzo de los giros -que caracterizan la circulación superficial actual (Capítulo 4)- no es alcanzado hasta los 8,5 ka (Rohling et al., 1995). Además, el propio proceso de relleno del Mediterráneo pudo intensificar la estabilidad de la columna de agua, causar estratificación y provocar la formación de la ORL (Capítulo 11) entre los 15 y los 8,5 ka cal. BP. En el mar Catalano-Balear, la ausencia de grandes volúmenes de aguas atlánticas podría haber sido la causa de los valores moderados de las abundancias absolutas entre los 15 y los 9 ka cal. BP mientras que, a partir de este momento, las condiciones que rodean al desarrollo del sapropel S1 en el Mediterráneo oriental parecen ser más importantes (Fig. 12.2). Es posible que los efectos del desarrollo del S1 no hayan sido excesivamente grandes en el mar Catalano-Balear, aunque sí lo suficiente como para afectar a la distribución de las aguas de superficie e impedir la expansión de las aguas atlánticas más modernas (al contrario de lo que ocurre en el mar de Alborán, que no parece ser afectado por este evento) (Capítulo 12). Todas estas consideraciones explicarían la señal de las abundancias absolutas en estos tres puntos del margen ibérico.

13.2.2.- Diferencias en la productividad de cocolitofóridos durante el Holoceno

Durante el Holoceno, los indicadores de productividad de cocolitofóridos de los tres testigos son muy diferentes (Fig. 13.2). Los máximos valores son alcanzados tras el Óptimo Climático en el mar de Alborán y, a pesar de que descienden paulatinamente hacia el techo del testigo, siguen resultando los mayores valores de abundancias absolutas de los tres testigos, ya que suponen aproximadamente el doble de las abundancias registradas en el mar Catalano-Balear y entre 4 y 5 veces más que las del golfo de Cádiz. Las altas abundancias absolutas registradas en el mar de Alborán son debidas probablemente al funcionamiento de surgencias estacionales y a la acción de los giros de la MAW, tal y como ocurre en las poblaciones actuales (Bárcena et al., 2003), que hacen de esta cuenca la más productiva del Mediterráneo. La mayor producción de cocolitofóridos en el mar de Alborán respecto al golfo de Cádiz (a pesar de enclavarse este último en el Atlántico y presentar mayores TSM (Cacho et al., 2001)) ha sido observado también en otros grupos de organismos, como las diatomeas (Abrantes, 1988). La mayor productividad del mar de Alborán respecto al golfo de Cádiz es marcada también por mayores porcentajes de los taxones cálidos/oligotróficos en este último, que puede ser debida a la mayor estabilidad de la columna de agua del lado atlántico (Fig. 11.1). Las proporciones de estos taxones son también mayores en el mar Catalano-Balear respecto al mar de Alborán, lo que podría estar indicando de nuevo el desarrollo de un ambiente más eutrófico en esta cuenca que en el resto del Mediterráneo.

13.2.3.- Ciclicidad milenaria y submilenaria durante el Holoceno

La ciclicidad mostrada por otro tipo de indicadores en estos mismos materiales (Cacho *et al.*, 2001) no es reflejada de manera evidente en los registros de cocolitofóridos de estos tres testigos, posiblemente a causa de una resolución de recuento insuficiente para reflejar este tipo de variabilidad, más suave en sus efectos que la glacial.

COMPORTAMIENTO DE LAS ASOCIACIONES DE COCOLITOFÓRIDOS ANTE LA DINÁMICA MONZONAL

14. RESULTADOS DEL ESTUDIO DE LAS ASOCIACIONES DE COCOLITOFÓRIDOS DE LOS TESTIGOS ODP 723A-B Y ODP 722B

14.1.- CONSIDERACIONES TAXONÓMICAS PREVIAS

A pesar de que la zona objeto de esta investigación presenta una dinámica y características oceanográficas y climatológicas netamente distintas a las del área atlántico-mediterránea, la gran mayoría de los taxones de cocolitofóridos son comunes a ambas, facilitando la aplicación de los mismos criterios sistemáticos. Sin embargo, la clasificación de reticulofenéstridos elegida en esta ocasión (Tabla 14.1) es diferente de la seguida en el estudio de los testigos del margen ibérico (Capítulo 10), y se basa principalmente en los criterios de Bollmann (1997) (Capítulo 3). Así, el grupo de los pequeños placolitos (placolitos menores de 3 µm) ha sido dividido en tres categorías en base a su tamaño y a la existencia o no de puente: los individuos menores de 2 µm han sido agrupados en placolitos muy pequeños (*very small placoliths*), los placolitos con puente y entre 2 y 3 µm han sido denominados "small" *Gephyrocapsa*, y todos los pequeños placolitos sin puente y mayores de 2 µm se agrupan bajo el nombre de *Emiliania huxleyi*. Por encima de los 3 µm, los reticulofenéstridos han sido divididos en *Gephyrocapsa caribbeanica* (3-5 µm), *Gephyrocapsa muellerae* (3-5 µm), *Gephyrocapsa*

GRUPOS		CRITERIO	CLASIFICACIÓN			
			<2 μm sin puente	placolitos muy pequeños		
pequeños placolitos (<3 μm)		2-3 μm con puente	"small" Gephyrocapsa			
			2-3 μm* sin puente	Emiliania huxleyi		
RETICULOFENÉSTRIDO	placolitos (>3 µm)	con puente	3-5 μm puente ancho	Gephyrocapsa caribbeanica		
			3-5 μm puente <30°	Gephyrocapsa muellerae	upsa muellerae	
			3-5 μm puente +/- 90°	<i>Gephyrocapsa</i> mediana (ecuatorial)		
			3-5 μm puente 30-90°	otras Gephyrocapsa mediana	Gephyrocapsa oceanica s.1.	
			>5 μm puente 30-90°	<i>Gephyrocapsa oceanica</i> extra grande		
		sin puente	2-5 μm área central abierta	Reticulofenestra mediana		
			2-5 μm área central cerrada	Reticulofenestra cerrada		

Tabla 14.1- Criterios y categorías de clasificación del grupo de los reticulofenéstridos adoptados en el estudio de los materiales del mar de Arabia.

* Emiliania huxleyi puede presentar tamaños mayores de 3 μm. No obstante, no se ha observado ningún individuo mayor de 4 μm mediana (ecuatorial), otras *Gephyrocapsa* medianas (3-5 μ m) y *Gephyrocapsa oceanica* extra grande (>5 μ m). A pesar de estas divisiones, *Gephyrocapsa* mediana (ecuatorial), *G. oceanica* extra grande (>5 μ m) y otras *Gephyrocapsa* medianas (3-5 μ m) son consideradas como diferentes tipos de la especie *Gephyrocapsa oceanica* Bréhéret (1978) identificada en otros estudios y, por lo tanto, agrupadas bajo la denominación de *G. oceanica sensu lato* (s. l.) por cuestiones prácticas. Finalmente, los reticulofenéstridos mayores de 3 μ m y sin puente han sido divididos en *Reticulofenestra* mediana (2-5 μ m) y *Reticulofenestra* cerrada (2-5 μ m) en función de la abertura de su área central.

El grupo de taxones de la zona fótica inferior (ZFI) está integrado principalmente por *Florisphaera profunda*, con aportaciones mínimas de *Gladiolithus flabellatus* y de *Algirosphaera robusta* en el testigo ODP 722B. *A. robusta* es un taxón común en trampas de sedimento y sedimentos superficiales del mar de Arabia (Broerse *et al.*, 2000; Andruleit y Rogalla, 2002), pero su presencia en testigos oceánicos profundos sólo ha sido observada en el testigo ODP 716 en la dorsal de las Maldivas (Okada y Matsuoka, 1996).

Calciosolenia murrayi, Pontosphaera spp., *Neosphaera coccolithomorpha, Helicosphaera carteri, Helicosphaera pavimentum, Syracosphaera* spp., *Acanthoica* spp., *Discosphaera tubifera* y los reticulofenéstridos medianos y grandes han sido agrupados en un conjunto de taxones subordinados debido a su escasa abundancia a lo largo de todo el intervalo estudiado.

El uso del microscopio óptico para los recuentos ha impedido llegar a la determinación de la especie y/ o variedad en géneros como *Syracosphaera*, *Pontosphaera* y *Acanthoica*, ya que las estructuras que permiten la diferenciación de categorías inferiores al género son de pequeño tamaño o poco robustas y muy difíciles de observar con microscopía óptica y, además, estos géneros presentan una amplia variabilidad morfológica de la que se tiene escaso conocimiento.

14.2.- EL TESTIGO ODP 723A-B

14.2.1- Localización y descripción

La campaña ODP 117 fue diseñada para perforar el fondo marino en varios puntos del margen de Omán (mar de Arabia) con el objeto de reconstruir el registro de las surgencias estacionales de aguas profundas y ricas en nutrientes asociadas a la actividad del monzón de verano en este área. El testigo ODP 723 (18°03,079' N, 57°36,561' E, 816 m de profundidad) fue recuperado en 1987 por el buque oceanográfico *Joides Resolution* en el centro de la pequeña cuenca situada en la parte intermedia del talud continental frente a las costas de Omán (península de Arabia) (Fig. 14.1). Se trata de un testigo compuesto, lo que quiere decir que -como ocurre con muchos de los registros del programa ODP- en cada posición elegida se ha perforado y recuperado más de un testigo (en ocasiones hasta 5 ó 6), que son nombrados con letras (A, B,...) y correlacionados entre sí con el fin de conseguir secciones compuestas y garantizar una recuperación completa del registro estratigráfico.

Tanto el testigo ODP 723A como el ODP 723B consisten en fangos margosos con nanofósiles, intercalados con fangos laminados margosos y silíceos y concreciones calcáreas y dolomíticas (Niitsuma *et al.*, 1991) (para más información acerca de este testigo, ver Apéndice II). El punto de recuperación del testigo está situado hacia la mitad de la termoclina, en la zona del nivel mínimo de oxígeno (Prell *et al.*, 1989).



testigos ODP 723A-B v ODP 722B en el mar de Arabia. Isobatas en metros.

13.2.2.- Cronoestratigrafía

El registro isotópico del testigo ODP 723A-B ha sido descrito previamente por Niitsuma et al. (1991). Estos autores elaboraron un modelo de edad para el testigo correlacionando este registro con varias curvas estándar (Imbrie et al., 1984; Prell et al., 1986) aunque para los tramos superiores -estadios isotópicos (Marine Isotopic Stages -MIS) 1 a 8- se utilizó únicamente la curva isotópica SPECMAP (Imbrie et al., 1984). Sin embargo, en esta investigación se ha preferido realizar un nuevo modelo de edad para el intervalo estudiado, ya que se ha considerado que este cambio permitiría una mejor correlación con investigaciones posteriores que tienen como base de sus modelos de edad curvas-modelo más modernas. Para ello, se han asignado las edades de la curva SPECMAP propuestas por Martinson et al. (1987) a la mayoría de los eventos isotópicos identificados en el testigo ODP 723 por Niitsuma et al. (1991), ya que actualmente se considera que estas dataciones son más exactas para el intervalo de edad estudiado (Tabla 14.2). A continuación, las nuevas edades fueron utilizadas como puntos de control e introducidas en el programa Analyseries 1.1 (Paillard et al., 1996) con el fin de obtener la datación de toda la serie de muestras estudiada.

La tasa de sedimentación media del testigo ODP 723 es de 19,56 cm/ka. Estos valores tan altos se deben posiblemente a su situación próxima al continente y bajo la zona central de la surgencia estacional de aguas ricas en nutrientes. No obstante, las mayores tasas de sedimentación en esa zona son registradas durante los estadios glaciales a causa de la mayor cantidad de aporte de material continental (Emeis et al., 1995).

14.2.3.- Preservación de los cocolitos

La preservación de los cocolitos es de buena a moderada en la mayoría de las muestras, aunque en algunas de ellas se pueden ver los efectos de la disolución y el recrecimiento. Estas zonas más afectadas coinciden con los tramos glaciales. Sin embargo, taxones fácilmente solubles como los pequeños placolitos

Tabla 14.2- Puntos del modelo de edad del testigo ODP 723A-B. Las profundidades indicadas
se corresponden con eventos isotópicos localizados por Niitsuma et al. (1991) que, en este
estudio, han sido datados con las edades propuestas por Martinson et al. (1987). En la columna
de la derecha se detallan las tasas de sedimentación parciales.

profundidad (mbsf) ^a	evento isotópico b	edad (ka) ^c	Tasa sedimentación (cm/ka)
1,01	1.1	2,32	
8,91	3.1	25,42	34,20
10,41	3.3	50,21	6,05
14,61	5.0	73,91	17,72
16,71	5.1	79,25	39,33
17,61	5.2	90,95	7,69
20,46	5.4	110,79	14,36
21,46	5.5	123,82	7,67
25,46	6.2	135,1	35,46
29,56	6.3	142,28	57,10
31,31	6.4	152,58	16,99
33,31	6.5	175,05	8,90
35,56	6.6	183,3	27,27
37,31	7.1	193,07	17,91
37,91	7.2	200,57	8,00
38,89	7.3	215,54	6,55
41,39	7.4	224,89	26,74
42,61	7.5	240,19	7,97
45,75	8.4	265,67	12,32

a- metros por debajo del fondo marino (meters below sea floor)

b- tomado de Niitsuma et al. (1991)

c- edades propuestas por Martinson et al. (1987) para los eventos isotópicos citados

son dominantes a lo largo de todo el testigo, indicando que -en general- el grado de preservación de la asociación de cocolitofóridos es bueno incluso en estos intervalos más afectados.

14.2.4.- Índices de abundancia

Uno de los principales objetivos de este estudio consistió en conocer los periodos de mayor producción/ preservación de cocolitofóridos en la zona y su aplicación como medida de la intensidad del monzón de verano (Capítulo 4). Para ello, se han utilizado diversos indicadores de abundancia de cocolitos (abundancias absolutas totales, tasa de acumulación de cocolitos (TAC) y diversidad) (Fig. 14.2), obtenidos a través de procedimientos descritos con anterioridad (Capitulo 7).

Las abundancias absolutas totales de los cocolitos de la zona fótica superior (ZFS) son superiores a $1\cdot10^9$ cocolitos/g y en algunos momentos alcanzan valores cercanos a los $7,5\cdot10^9$ cocolitos/g. Los valores de abundancias absolutas son muy diferentes entre los estadios y subestadios interglaciales y glaciales. Las mayores abundancias absolutas son registradas durante los MIS 5 y 7, con máximos en los subestadios 5c y 7c e incrementos menores durante el 7a, el 7e y el 5e. También se producen incrementos durante algunos intervalos glaciales, como sucede entre los 170 y 180 ka cal. BP.



Fig. 14.2- Registro de isótopos de oxígeno (Niitsuma et al., 1991), abundancias absolutas totales (AA), índice de diversidad de Shannon y Tasa de acumulación de cocolitos (TAC) del testigo ODP 723A-B. Las bandas grises marcan los estadios isotópicos cálidos; dentro de ellos, los subestadios más cálidos están señalados por bandas más oscuras.

Por otra parte, la TAC presenta grandes variaciones (de 1 a $19 \cdot 10^4$ cocolitos/cm²·ka) entre los distintos intervalos. Las mayores TAC se registran durante los MIS 5 y 7 y coinciden con las mayores abundancias absolutas. Conviene destacar también los máximos de TAC que se pueden observan al final de los MIS 6 y 2 (Terminaciones II y I, respectivamente).

Por último, el Índice de Diversidad de Shannon (H) oscila entre 1,1 y 2,4. Los valores mínimos son registrados durante los subestadios interglaciales 5c, 7a y 7c, y a comienzos del MIS 6, mientras que los máximos son alcanzados durante los MIS 1-4 y 6, que ha sido catalogados como glaciales. Por otro lado, hay que resaltar que los menores valores de H han sido registrados durante el MIS 6 (glacial), en el intervalo comprendido entre los 170 y 180 ka cal. BP; como se ha indicado anteriormente, este periodo se caracteriza también por la existencia de altos valores de abundancias absolutas totales.

14.2.5.- Distribución estratigráfica de los taxones de cocolitofóridos

Los pequeños placolitos (placolitos muy pequeños, "small" *Gephyrocapsa* y *E. huxleyi*) son -a lo largo de todo el testigo- el grupo dominante de la ZFS (Fig. 14.3). Los placolitos muy pequeños y "small" *Gephyrocapsa* dominan las secciones inferiores y son reemplazados paulatinamente hacia techo por *E. huxleyi*. El dominio de este taxón sobre los otros dos es general a partir de los 75 ka cal. BP y concuerda con su acmé a escala global (Thierstein *et al.*, 1977).

Las proporciones del grupo de los pequeños placolitos son máximas en los estadios interglaciales 5 y 7 (especialmente durante los subestadios 5c, 7a, 7c y 7e), aunque también son altas en gran parte de los



Fig. 14.3- Abundancias relativas de los principales taxones y grupos de cocolitofóridos del testigo ODP 723A-B. Los estadios interglaciales (numeración a la derecha de las filas de gráficos) están marcados por bandas grises. Se ha efectuado un suavizado de la señal del grupo de taxones subordinados (línea discontinua).

estadios glaciales, especialmente durante el MIS 6. Entre los mayores de 3 µm, *G. oceanica* s.l. muestra mayores proporciones durante el intervalo entre los MIS 1 a 3 y en los subestadios 5d y 5e, a comienzos y al final del MIS 6, en los subestadios 7b y 7d y durante el MIS 8, mientras que *G. muellerae* aumenta en el MIS 4 y en parte del MIS 6.

Otro grupo de taxones de la ZFS -los taxones cálidos y oligotróficos- (*Calcidiscus leptoporus*, *Umbellosphaera tenuis*, *Umbilicosphaera hulburtiana*, *Umbilicosphaera sibogae* var. *foliosa*, *Umbilicosphaera sibogae* var. *sibogae*, *Oolithotus fragilis* y *Oolithotus antillarum*) suele estar presente en bajas cantidades a lo largo de todo el testigo, aunque sus proporciones son mayores durante los estadios glaciales (Fig. 14.3). Otros taxones que se registran en baja proporción son C. murrayi, Pontosphaera spp., *N. coccolithomorpha*, *H. carteri*, *H. pavimentum*, *Syracosphaera* spp., *Acanthoica* spp., *D. tubifera* y algunos reticulofenéstridos medianos y grandes. Todos estos taxones, reunidos en el grupo de taxones subordinados, incrementan sus proporciones durante los MIS 1 a 3, 6 y 8, y durante los subestadios 5e y 7e (Fig. 14.3).

F. profunda es el único taxón perteneciente a la ZFI que ha sido observado en el testigo ODP 723A-B (Fig. 14.3). Durante los MIS 5 y 7 (interglaciales), *F. profunda* presenta un comportamiento opuesto al de los pequeños placolitos, decreciendo en los subestadios cálidos 5c, 7a, 7c y 7e e incrementando su número durante los subestadios más fríos. Sin embargo, en algunos intervalos (Holoceno y subestadio 5e) es posible observar otro tipo de relación entre estos grupos de taxones ya que, en estos momentos, *F. profunda*, las abundancias absolutas totales y las proporciones de pequeños placolitos y de los taxones oligotróficos muestran tendencias similares. Los máximos de *F. profunda* durante estos intervalos cálidos son especialmente remarcables puesto que están asociados a valores bajos y moderados de pequeños placolitos y de abundancias absolutas totales.

14.3.- EL TESTIGO ODP 722B

14.3.1.- Localización y litología

El segundo de los testigos estudiados en el mar de Arabia es el testigo oceánico ODP 722B, recuperado también en el margen de Omán en 1987 por el *Joides Resolution* durante la campaña oceanográfica ODP 117. El punto de recuperación (16°37,5' N, 59°47,76' E, a 2.028 m de profundidad) está situado a unos 350 km de las costas de la península de Arabia en la zona más alta de la cordillera submarina Owen (Fig. 14.1). Esta cordillera discurre paralela al margen continental arábigo, elevándose entre .500 y 2.000 m por encima de los fondos marinos que la rodean.

A diferencia del testigo ODP 723A-B, el testigo ODP 722B fue recuperado por debajo del horizonte de la termoclina y de los niveles mínimos de oxígeno (Prell *et al.*, 1989). Sus principales características -así como el registro de las propiedades físicas del sedimento- han sido incluidos en el Apéndice II.

14.3.2.- Cronoestratigrafía

Al igual que en el testigo ODP 723A-B, el modelo de edad existente hasta la fecha (Clemens y Prell, 1991) se basa en la correlación de la curva de isótopos de oxígeno del testigo con varias curvas-modelo

profundidad (mbsf) ^a	evento isotópico ^b	edad (ka) ^c	Tasa sedimentación (cm/ka)
0,01	1.1	2,32	
3,81	5.1	79,25	4,93
4,21	5.3	99,38	1,98
4,71	5.5	123,28	2,09
5,54	6.2	135,1	7,02
7,61	6.5	175,05	5,18
8,11	6.6	183,3	6,06
9,91	7.5	240,19	3,16
11,71	8.2	265,67	7,06
12,11	8.5	288,54	1,75

Tabla 14.3- Puntos del modelo de edad del testigo ODP 722B. Las profundidades indicadas se corresponden con eventos isotópicos localizados por Clemens y Prell (1991) que, en este estudio, han sido datados con las edades propuestas por Martinson et al. (1987). En la columna de la derecha se detallan las tasas de sedimentación parciales.

a- metros por debajo del fondo marino (meters below sea floor)

b- tomado de Clemens y Prell (1991)

c- edades propuestas por Martinson et al. (1987) para los eventos isotópicos citados

estándar (Imbrie *et al.*, 1984; Ruddiman *et al.*, 1989) que, en el caso de las secciones más modernas (MIS 1 a 8), es con la curva isotópica SPECMAP (Imbrie *et al.*, 1984). Sin embargo, y por las mismas razones que en el testigo ODP 723A-B, se ha preparado un nuevo modelo de edad para el testigo ODP 722B, que consiste en la sustitución por las edades propuestas por Martinson *et al.* (1987) de las edades dadas por el modelo antiguo a la mayoría de los eventos isotópicos identificados (Clemens y Prell, 1991). Estos datos (Tabla 14.3) han sido utilizados como puntos de control en el programa Analyseries 1.1 (Paillard *et al.*, 1996), con el que se han obtenido edades para todas las muestras estudiadas.

La tasa de sedimentación media del testigo ODP 722B es de 4,35 cm/ka, aproximadamente cinco veces inferior a la calculada para el testigo ODP 723A-B. En este sentido, hay que destacar la posición más aislada y alejada de la costa del testigo ODP 722B (Fig. 14.1). La mayor tasa de sedimentación es registrada durante los estadios glaciales, probablemente a causa de una mayor cantidad de aporte de material continental (Clemens y Prell, 1991; Sirocko *et al.*, 1991).

14.3.3.- Preservación de los cocolitos

La existencia de taxones delicados y fácilmente solubles (por ejemplo, los pequeños placolitos) en todas las muestras indica que la preservación de las asociaciones de cocolitofóridos en el testigo ODP 722B es buena. A pesar de ello, en determinados horizontes hay indicios de disolución. Estos horizontes están localizados en los tramos correspondientes a los estadios glaciales.

14.3.4.- Índices de abundancia

Los índices de abundancia muestran, en general, un incremento del número de cocolitos durante los MIS 1, 5 y 7 (interglaciales) y en determinados horizontes de los estadios glaciales (determinados tramos de

los MIS 8 y 4, y la Terminación I) (Fig. 14.4). En el testigo ODP 722B, las abundancias absolutas totales de los cocolitos de la ZFS oscilan entre los 2,5 y los 15·10⁹ cocolitos/g, mostrando grandes variaciones entre los diferentes estadios y subestadios. Las mayores abundancias absolutas son registradas durante los MIS interglaciales 5 y 7, presentando máximos en los subestadios 5c y 7c y mostrando incrementos menores durante el 7a y el 7e, además de máximos destacados al final de los estadios glaciales 2, 4 y 8.

Por otro lado, la TAC muestra la misma tendencia que el registro de abundancias absolutas totales, aunque su rango de variación es inferior a la del testigo ODP 723A-B (que oscila entre los $2 \cdot 10^4$ y los 10^5 cocolitos/cm²·ka, frente a los 0 a aproximadamente $2 \cdot 10^5$ cocolitos/cm²·ka del testigo ODP 722B) y es baja o incluso disminuye durante los subestadios 5c y 7c, que son los periodos de máximas abundancias absolutas.



Fig. 14.4- Registro de isótopos de oxígeno (Clemens y Prell, 1991), abundancias absolutas totales (AA), índice de diversidad de Shannon y Tasa de acumulación de cocolitos (TAC) del testigo ODP 722B. Las bandas grises marcan los estadios isotópicos cálidos; dentro de ellos, los subestadios más cálidos están señalados por bandas más oscuras.

El Índice de Diversidad de Shannon (H) arroja un valor inferior a 2, oscilando entre 1,2 y 2,5. A pesar de la baja resolución de la curva, se observa que es similar a la del testigo ODP 723 (Fig. 14.2). La diversidad es mayor a techo del MIS 6 (Terminación II) y en el tramo que comprende los MIS 1 a 4, mientras que disminuye en los subestadios 5c, 7a, y 7c y en el intervalo entre los 160 y 190 ka cal. BP (MIS 6).

14.3.5.- Distribución de las asociaciones de cocolitofóridos en el registro

Al igual que ocurre en el testigo ODP 723A-B, las asociaciones de cocolitofóridos de la ZFS están dominadas durante todo el intervalo estudiado por el grupo de los pequeños placolitos (placolitos muy pequeños, "small" *Gephyrocapsa* y *E. huxleyi*) (Fig. 14.5). En la práctica, en las secciones inferiores este grupo está constituido básicamente por los placolitos muy pequeños y "small" *Gephyrocapsa* mientras que



Fig. 14.5- Abundancias relativas de los principales taxones y grupos de cocolitofóridos del testigo ODP 722B. Los estadios interglaciales están marcados por bandas grises. A la derecha se indican los diferentes estadios isotópicos (MIS).
la proporción de *E. huxleyi* aumenta significativamente a partir de los últimos 75-80 ka cal. BP; este incremento se produce en todos los océanos en estos momentos (Thierstein *et al.*, 1977). Sin embargo, la sustitución de los placolitos muy pequeños y de "small" *Gephyrocapsa* por *E. huxleyi* no es tan completa como en el testigo ODP 723A-B, sino que las proporciones de los tres taxones son prácticamente similares a techo del testigo.

Debido a la baja resolución a la que está muestreado este testigo no se pueden establecer tendencias muy claras. Sin embargo, parece que las proporciones de los pequeños placolitos son máximas en los MIS 5 y 7 (interglaciales), especialmente durante los subestadios 5c y 7c. Por el contrario, los mayores de 3 µm abundan más en los estadios glaciales y subestadios fríos. Así, *Gephyrocapsa muellerae* se incrementa durante los MIS 4 y 6 y en los subestadios 7a y 7d, mientras que *Gephyrocapsa oceanica* s.l. aumenta entre los MIS 1 y 3, en los subestadios 5d y 5e, al final del estadio 6, en los subestadios 7b y 7d y en el estadio 8 (Fig. 14.5).

El grupo de taxones cálidos y oligotróficos (*C. leptoporus*, *U. tenuis*, *U. hulburtiana*, *U. sibogae foliosa*, *U. sibogae sibogae*, *O. fragilis* y *O. antillarum*) puede llegar a representar más del 20 % de la asociación en el testigo ODP 722B durante los MIS 2-4, aunque en el resto del testigo no sobrepasa el 10 % (Fig. 14.5). Este grupo también incrementa su número durante los subestadios 5d, 5e y 7d, y al final de los MIS 6 y 8. El grupo de los taxones subordinados (*C. murrayi*, *Pontosphaera* spp., *N. coccolithomorpha*, *H. carteri*, *H. pavimentum*, *Syracosphaera* spp., *Acanthoica* spp., *D. tubifera* y los reticulofenéstridos medianos y grandes) incrementa su número durante los MIS 1 a 3, 6 y 8 y en los subestadios 5e y 7e.

El grupo de taxones de la ZFI, integrado en el testigo ODP 722B por *F. profunda, Gladiolithus flabellatus* spp. y *A. robusta*, no muestra un comportamiento claramente acorde con la ciclicidad glacial-interglacial (Fig. 14.5). En determinados momentos es opuesto al de los pequeños placolitos, pero también presenta máximos en subestadios en los que los pequeños placolitos son dominantes, como durante el MIS 4, a comienzos del MIS 6 y en los subestadios cálidos 5e, 7c y 7e. Hay que destacar que la relación ZFI/ZFS alcanza mayores valores en este testigo que en el ODP 723A-B.

15. RESPUESTA DE LAS ASOCIACIONES DE COCOLITOFÓRIDOS A LA DINÁMICA MONZONAL

15.1.- INTRODUCCIÓN

El resultado del recuento de los distintos taxones que componen las asociaciones de cocolitofóridos de dos testigos oceánicos del mar de Arabia (ODP 723A-B y ODP 722B), expuesto en el Capítulo 14, proporciona los datos necesarios para la consecución de otros objetivos de esta Tesis Doctoral -conocer la respuesta de las asociaciones de cocolitofóridos a las variadas condiciones oceanográficas que rigen en una zona controlada por la dinámica monzonal, y comprobar si el comportamiento de los diferentes taxones bajo la influencia de esta dinámica responde a las mismas premisas observadas en el área del margen ibérico, condicionado por otro tipo de régimen oceánico (Bloque III), para poder ofrecer una visión más global de su paleoecología. Como se ha indicado anteriormente (Capítulo 4), la zona meridional del continente asiático (tanto el mar de Arabia como el sudoeste asiático) se caracteriza en la actualidad por estar dominada por la dinámica monzonal, marcadamente estacional. A falta de estudios de la flora de cocolitofóridos del área del margen de la península arábiga durante los últimos 300.000 años, otros indicadores paleoceanográficos han señalado que los intervalos de intensificación del monzón de verano o del sudoeste controlan los periodos de mayor funcionamiento de las surgencias de aguas ricas en nutrientes que se producen en este área.

15.2.- PRODUCCIÓN DE COCOLITOS Y DINÁMICA MONZONAL

Los resultados de los análisis de abundancia realizados sobre los recuentos de las asociaciones de cocolitofóridos de los testigos ODP 723A-B y ODP 722B (Figs. 14.2 y 14.4) indican que los valores máximos de abundancias absolutas totales de los cocolitofóridos de la zona fótica superior (ZFS) coinciden, en general, con la mayoría de subestadios cálidos de los estadios isotópicos 5 y 7 (5c, 7c, 7a y 7e). Por otra parte, también son sincrónicos con los valores mínimos del índice de diversidad de Shannon de ambos testigos (Figs. 14.2 y 14.4). Esto implica que, durante esos periodos, tuvo lugar una mayor producción de cocolitofóridos, y que las asociaciones fueron dominadas por los taxones más eutróficos, que probablemente eclosionaron en grandes cantidades. Hoy en día, la mayor diversidad de cocolitofóridos en las aguas del mar de Arabia es registrada en otoño y primavera -en los periodos de intermonzón entre los monzones de invierno y de verano- mientras que, por el contrario, los mayores flujos de cocolitofóridos -principalmente de Emiliania huxleyi y Gephyrocapsa oceanica- se alcanzan a finales del verano durante el apogeo del monzón del sudoeste, a continuación de los máximos de nutrientes y de las eclosiones de diatomeas y de radiolarios (Broerse et al., 2000). Otros estudios (Shimmield et al., 1990; Anderson y Prell, 1991; Niitsuma et al., 1991; Steens et al., 1992; Emeis et al., 1995) coinciden en señalar que los estadios interglaciales fueron los periodos de mayor productividad. Todos los picos de abundancias absolutas son simultáneos a máximos de la curva de insolación media sobre la latitud de 30° N (Laskar, 1990), que controla la intensidad del monzón del sudoeste (Kutzbach, 1981).

Sin embargo, el subestadio 5e y el Holoceno no muestran la misma respuesta que los periodos ya mencionados (Figs. 14.2 y 14.4). Las altas diversidades y los valores moderados de abundancias absolutas

indican una producción media a baja de taxones eutróficos, a pesar de los valores máximos de carbonato registrados en estos momentos en ambos testigos (Shimmield *et al.*, 1990; Emeis *et al.*, 1995). Por lo tanto, aunque supuestamente estos dos periodos se caracterizan por estaciones monzónicas largas y bien desarrolladas con alta productividad superficial, todo parece indicar que las condiciones oceanográficas fueron desfavorables para el desarrollo de los taxones eutróficos. En la actualidad, la producción de taxones de la ZFS en las fases tempranas de desarrollo del monzón del sudoeste es mínima, y estos periodos son dominados por eclosiones de plancton silíceo (Broerse *et al.*, 2000). Es posible entonces que, durante el Holoceno y el subestadio 5e, las surgencias estacionales provocadas por los monzones del sudoeste se caracterizasen por una producción de plancton silíceo extremadamente alta, que podría haber diluido y/o inhibido eclosiones posteriores de taxones eutróficos. También cabe la posibilidad de que episodios de surgencias extremadamente fuertes causaran un gran engrosamiento de la capa de mezcla y provocaran el hundimiento de la termoclina/nutriclina, favoreciendo únicamente el desarrollo de algunos gefirocápsidos mayores de 3 µm y de los taxones de la zona fótica inferior (ZFI).

Los valores máximos de abundancias absolutas que se observan en los estadios glaciales (por ejemplo, a los 175 ka cal. BP en el testigo ODP 723A-B y a los 150 y 265 ka cal. BP en el testigo ODP 722B, Figs. 14.2 y 14.4) pueden ser también correlacionados con bajos valores de diversidad, mostrando entonces características similares a las que presentan los máximos que se producen durante los subestadios cálidos de los estadios interglaciales. Al igual que ellos, estos incrementos de productividad durante los estadios glaciales coinciden con máximos de la insolación media de verano sobre la latitud de 30° N (Laskar, 1990), y pueden ser considerados como periodos de alta productividad y de gran desarrollo del monzón de verano a pesar de registrarse durante los MIS glaciales 6 y 8.

Las mayores abundancias absolutas del testigo ODP 722B (Fig. 14.4) en relación con el testigo ODP 723A-B (Fig. 14.2) marcan, probablemente, el mejor desarrollo de las asociaciones de cocolitofóridos en el margen del área de surgencia en comparación con su centro, a pesar de que los valores de diversidad son ligeramente más altos en el testigo ODP 723A-B. Esta hipótesis es confirmada por los estudios de materiales actuales con trampas de sedimento, que permiten observar que las abundancias absolutas de cocolitofóridos descienden conforme se pasa del borde al centro del área de surgencia (Broerse *et al.*, 2000; Andruleit y Rogalla, 2002). Se podría argumentar que los menores valores de abundancias absolutas obtenidos en el testigo ODP 723A-B son debidos a una mayor influencia de la dilución por la llegada de materiales litogénicos desde el continente a la zona de recuperación de este testigo, mucho más cercano a la costa que el ODP 722B; sin embargo, las diferencias entre valores de abundancias absolutas de ambos testigos son constantes durante todo el intervalo estudiado, mientras que el aporte de material continental se produce principalmente durante los estadios glaciales (Clemens y Prell, 1991; Niitsuma *et al.*, 1991).

Las claras diferencias existentes entre las abundancias absolutas y la Tasa de Acumulación de Cocolitos (TAC) durante los estadios isotópicos 5 y 7 en el testigo ODP 722B (Fig. 14.4) están causadas probablemente por el fuerte incremento de la sedimentación litogénica en este testigo durante los estadios glaciales (Clemens y Prell, 1991). La influencia de las variaciones de las tasas de sedimentación de litogénicos entre estadios glaciales e interglaciales en datos de flujos de otros indicadores ya ha sido documentada previamente (Shimmield *et al.*, 1990; Emeis *et al.*, 1995). Todo parece indicar, por lo tanto, que los valores de la TAC son

consecuencia de variaciones en la tasa de sedimentación antes que el reflejo real de cambios en los flujos de cocolitofóridos, especialmente en el testigo ODP 722B. Además, el bajo número de puntos de control de los modelos de edad de ambos testigos en comparación con su alcance temporal (sobre todo en el ODP 722B, Tabla 14.3) impide la obtención de datos de tasas de sedimentación más precisos. Todos estos hechos llevan a considerar que la TAC es un parámetro influido enormemente por variaciones en la tasa de sedimentación que, a su vez, está dominada por cambios en la cantidad de litogénicos, lo que ha llevado a descartarla como un buen indicador paleoceanográfico en este estudio.

15.3.- LOS COCOLITOFÓRIDOS Y LA DINÁMICA MONZONAL

El grupo de los pequeños placolitos (*E. huxleyi*, "small" *Gephyrocapsa* y los placolitos muy pequeños) dominan las asociaciones de cocolitofóridos durante la mayor parte de los últimos 280.000 años, especialmente en los subestadios más cálidos de los estadios interglaciales (Figs. 15.1 y 15.2). Estos taxones son considerados normalmente como cocolitofóridos cosmopolitas, y son protagonistas de frecuentes eclosiones (Brand, 1994; Winter *et al.*, 1994; Wells y Okada, 1997). De acuerdo con estos datos y con los aportados por los índices de abundancias absolutas totales y de diversidad (Figs. 14.2 y 14.4), los subestadios más cálidos de los periodos interglaciales -además de algunos otros intervalos durante los estadios glaciales- han de ser considerados como los periodos de mayor productividad de cocolitofóridos de la ZFS en el margen de Omán. Estos periodos pueden ser correlacionados muy fácilmente con los máximos de insolación media de verano sobre la latitud de 30° N (Laskar, 1990), mostrando la influencia de las ciclicidades de la banda de Milankovitch (ciclos de 100, 41 y 23 ka) en la dinámica del monzón de verano.

Por el contrario, Gephyrocapsa oceanica s. l. presenta una distribución opuesta a la de los pequeños placolitos, señalando así su preferencia por ambientes más cálidos y oligotróficos (Figs. 15.1 y 15.2). Excepcionalmente, durante el Holoceno y el subestadio 5e se registran a la vez altas proporciones de G. oceanica s. l. y valores intermedios y bajos de abundancias absolutas totales y de proporciones de pequeños placolitos, además de incrementos en la diversidad. En ambos periodos (especialmente en el Holoceno), Gephyrocapsa mediana (ecuatorial) (Tabla 14.1) es el taxón predominante en el grupo de G. oceanica s. l.. Este taxón ha sido identificado en gran número en sedimentos recientes de las costas de Somalia (Bollmann, 1997), mientras que, por otra parte, G. oceanica sensu stricto (según la clasificación más tradicional) es registrada en trampas de sedimentos dominando la asociación junto a E. huxlevi en los momentos de mayor actividad del monzón (Zeltner, 1998; Andruleit et al., 2000; Broerse et al., 2000). Por lo tanto, la respuesta de este grupo en estos dos periodos anómalos puede deberse al distinto comportamiento de los diferentes taxones que lo integran, de tal manera que Gephyrocapsa mediana (ecuatorial) podría ser capaz de soportar condiciones mucho más eutróficas que otras Gephyrocapsa medianas (3-5 µm) y Gephyrocapsa oceanica extra grande (>5 µm). En este sentido, la coincidencia de los máximos de este taxón con los dos periodos anómalos (Holoceno y 5e) -que posiblemente se caracterizaron por una alta productividad- podría estar indicando que se trata en realidad de un taxón que necesite altos contenidos de nutrientes y soporte altos grados de turbulencia, y que sustituya a los pequeños placolitos en los momentos en los que se dan estos requisitos. Está interpretación concordaría con los datos de trampas de sedimento de la zona (Zeltner, 1998; Andruleit et al., 2000; Broerse et al., 2000).



Fig. 15.1- En esta gráfica se muestran los registros de isótopos de oxígeno (Niitsuma et al., 1991) y de abundancias relativas (líneas negras) y absolutas (líneas naranjas) de los cuatro grupos de cocolitofóridos más significativos del testigo ODP 723A-B. La curva de insolación media de verano a 30°N (Laskar, 1990) ha sido incluida como referencia (en azul). La relación Florisphaera profunda/taxones zona fótica superior (ZFS) es el resultado de dividir F. profunda entre el total de individuos de la ZFS. Las bandas grises marcan los estadios interglaciales (bandas gris oscuro: subestadios cálidos). MIS: estadio isotópico marino.



Fig. 15.2- Gráficas de abundancias relativas (en negro) y absolutas (en naranja) de los grupos de cocolitofóridos más significativos del testigo ODP 722B. El registro de isótopos de oxígeno del testigo (Clemens y Prell, 1991) y la curva de insolación media de verano a 30°N (Laskar, 1990) (curva azul) han sido incluidas como referencia. La relación entre el número de cocolitos de la zona fótica inferior (ZFI) y los de la zona fótica superior (ZFS) es ZFI/ZFS. Las bandas grises marcan los estadios interglaciales (bandas gris oscuro: subestadios cálidos). MIS: estadio isotópico marino.

Por otro lado, *Calcidiscus leptoporus*, *Umbellosphaera tenuis*, *Umbilicosphaera hulburtiana*, *Umbilicosphaera sibogae* var. *foliosa*, *Umbilicosphaera sibogae* var. *sibogae*, *Oolithotus fragilis* y *Oolithotus antillarum* están relacionados normalmente con aguas cálidas y oligotróficas de mares tropicales y subtropicales (Okada y Honjo, 1973; Okada y McIntyre, 1977; Brand, 1994) (Capítulo 3). Los estudios de trampas de sedimento indican que se trata de taxones típicos de los periodos entre monzones, caracterizados por una columna de agua estable y ausencia de surgencias (Broerse *et al.*, 2000). Por lo tanto, los incrementos de este grupo durante los estadios glaciales y los subestadios fríos de los estadios interglaciales (Figs. 15.1 y 15.2), unidos a altos valores de diversidad y bajas abundancias absolutas (Figs. 14.2 y 14.4), están reflejando posiblemente periodos de debilitamiento del monzón de verano. Este incremento de los taxones oligotróficos es más claro en el testigo ODP 722B, situado en una posición alejada de la zona más activa de la célula de surgencia y con mayor influencia de la dinámica oceánica general del mar de Arabia. Además, las abundancias de otros taxones no relacionados con las surgencias -y que han sido agrupados como subordinados, como Helicosphaera carteri, Syracosphaera spp. y Neosphaera coccolithomorpha- son también más altas durante los estadios glaciales.

En cuanto al grupo de la ZFI, la distribución de *Florisphaera profunda* (que se compara normalmente con la de los pequeños placolitos) ha sido usada con anterioridad como indicador de productividad (Beaufort *et al.*, 1997; 2001; Okada y Wells, 1997; Flores *et al.*, 2000). Las altas abundancias de este taxón implicarían periodos de baja productividad, bien a causa de una posición más profunda de la nutriclina y estratificación de las capas superiores (Molfino y McIntyre, 1990a, b), o bien por mayor turbidez y menores niveles de luz en la ZFS (Ahagon *et al.*, 1993). Las abundancias de *F. profunda* en testigos oceánicos profundos recuperados en la zona oriental del mar de Arabia se incrementan durante los estadios glaciales, marcando una menor mezcla de masas de agua y/o un debilitamiento de las surgencias (Okada y Matsuoka, 1996; Beaufort *et al.*, 1997; 2001). Ésta podría ser la causa del comportamiento de este taxón durante los MIS 5 y 7 en el testigo ODP 723A-B (Fig. 15.1), en donde desciende durante los subestadios cálidos indicando una mayor productividad superficial causada por el reforzamiento del monzón de verano. Además, los valores más altos de la relación ZFI/ZFS en el testigo ODP 722B (Fig. 15.2) concuerdan con el actual incremento de abundancias de este taxón hacia el este (Andruleit y Rogalla, 2002), y puede interpretarse como una señal del debilitamiento del monzón de verano hacia la zona oriental del margen de Omán.

Por lo tanto, la mayoría de los estadios glaciales y de los subestadios fríos se caracterizan por una menor producción total de cocolitofóridos y por mayores proporciones de los taxones cálidos y oligotróficos, apoyando la hipótesis de debilitamiento del monzón de verano durante estos periodos (Fig. 15.3). En estos intervalos, el reforzamiento de las células anticiclónicas del interior del continente asiático y mayores espesores de nieve en la meseta tibetana habrían creado una situación atmosférica invernal más fuerte y estable y retrasado la inversión de la circulación atmosférica. Esta situación habría causado monzones de invierno más fuertes y más largos, mientras que los de verano se acortarían y debilitarían. Sin embargo, las temperaturas superficiales marinas (TSM) glaciales (Emeis *et al.*, 1995) de los periodos entre monzones aún habrían sido favorables para el desarrollo de los taxones oligotróficos y de la ZFI.



Fig. 15.3-Estos mapas esquemáticos representan, junto con la localización de los testigos ODP 722B y ODP 723A-B, el régimen de vientos (modificado de Leuschner y Sirocko, 2000) reinante durante: A) los periodos de alta productividad de cocolitofóridos (subestadios cálidos de los estadios interglaciales y algunos intervalos glaciales), y B) los intervalos de baja productividad de cocolitofóridos (la mayor parte de los estadios glaciales y los subestadios fríos de los estadios interglaciales). Se indican las principales características de estos dos escenarios paleoceanográficos. Las áreas rayadas marcan las zonas de alta productividad.

15.4.- ¿REFLEJAN LOS COCOLITOFÓRIDOS LA ESTACIONALIDAD MONZONAL?

La estacionalidad debida a la dinámica monzonal es la principal característica de los registros de cocolitofóridos actuales en estudios de trampas de sedimentos. Estos registros se caracterizan por presentar una determinada asociación de taxones dependiendo de las fases del monzón (Andruleit *et al.*, 2000; Broerse *et al.*, 2000; Zeltner *et al.*, 2000). Por lo tanto, cabe preguntarse si esta sucesión anual puede quedar reflejada en los sedimentos del mar de Arabia mediante el registro sincrónico -a esta escala- de las señales estacionales de los diferentes grupos de taxones, cada uno de ellos representando una determinada fase oceanográfica dentro del mismo año. Durante los subestadios más cálidos, la sucesión de potentes monzones de verano

habrían favorecido el desarrollo de los taxones eutróficos durante su fase activa, mientras que las proporciones de los taxones oligotróficos y de la ZFI se habrían incrementado durante los periodos entre monzones debido a una mayor estratificación de las aguas y a altas TSM.

Sin embargo, la mayor parte del registro sedimentario del testigo ODP723A-B muestra un dominio claro de los taxones eutróficos u oligotróficos durante los periodos en los que el monzón de verano es más fuerte o más débil, respectivamente. No parece, por lo tanto, que la estacionalidad quede reflejada claramente en el registro sedimentario, al menos a esta resolución.

En el testigo ODP 722B es posible observar máximos simultáneos de la relación ZFI/ZFS y de los pequeños placolitos en el estadio glacial 4, a comienzos del 6 y durante los subestadios cálidos 7c y 7e, que podrían interpretarse como señal estacional. Sin embargo, la bajada de las abundancias de los pequeños placolitos y la mayor presencia de taxones de la ZFI en estos momentos pueden estar causadas por la situación del testigo en la periferia de la célula de surgencia y, por lo tanto, no obedecer a estacionalidad. Hay que avanzar también que los taxones de la ZFI no muestran un ciclicidad comparable a la glacial/interglacial -que sí es observada en los otros registros- de tal manera que es dudoso que ambos grupos sean controlados por los mismos factores o, al menos, con el mismo grado de influencia.

15.5.- ANÁLISIS ESPECTRAL

Los análisis espectrales (Fig. 15.4) indican que la producción de cocolitofóridos en el mar de Arabia ha estado asociada principalmente a ciclicidades del rango de Milankovitch (100, 41 y 23 ka) durante -al menos- los últimos 280.000 años. En el testigo ODP 723A-B los pequeños placolitos y las abundancias absolutas totales presentan máximos en las frecuencias correspondientes a los 100 y 23 ka, además de una fuerte correlación positiva con la curva de insolación media de verano sobre la latitud de 30° N (Laskar, 1990). La precesión (ciclos de 23 ka) parece ser el principal factor controlador de la dinámica del monzón de verano, mientras que la excentricidad (ciclos de 100 ka) controla la frecuencia de los ciclos glaciales/ interglaciales. Por todo ello, se puede decir que tanto las abundancias absolutas como los taxones eutróficos están controlados internamente por la dinámica monzonal y externamente por el tamaño de los casquetes polares, tal y como ha sido propuesto para otros indicadores (Clemens y Prell, 1991; Weedon y Shimmield, 1991; Murray y Prell, 1992), a pesar de que algunos de los picos de cocolitofóridos están retrasados algunos miles de años respecto al máximo de insolación. *F. profunda* presenta concentraciones alrededor de la frecuencia de los 41 ka además de los ciclos de excentricidad por los parámetros orbitales.

En el testigo ODP 722B (Fig. 15.4), los ciclos de 100 ka son observados únicamente en el registro de abundancias absolutas, mientras que los de 23 ka no están claramente definidos, especialmente en el caso de los pequeños placolitos (que presentan un máximo a los 17 ka). Esto es debido, posiblemente, a la escasa cantidad de muestras de este testigo, que impide obtener una gran resolución. Además, el rango temporal que comprende este estudio (280.000 años) puede no haber sido lo suficientemente amplio, ya que se encuentra alrededor del límite de resolución para los ciclos de 100 ka. En este testigo, la relación ZFI/ZFS muestra concentraciones alrededor de las frecuencias de 59 y de 30 ka, que son similares a las ciclicidades presentes en los análisis espectrales del registro del tamaño de grano del material litogénico (59, 33 y 28 ka, además de



Fig. 15.4- Análisis espectrales realizados mediante el método Blackman-Tukey (Capítulo 7) en los registros de cocolitofóridos de los testigos (A) ODP 723A-B, y (B) ODP 722B. Los anchos de banda respectivos son de 0,017857 y 0,016667. Las bandas grises en los gráficos espectrales marcan las ciclicidades orbitales de Milankovitch (100, 41 y 23 ka); para otras ciclicidades, se indica el valor del periodo que representan. En (A) ha sido incluido un gráfico en el que se representan los porcentajes de pequeños placolitos (línea negra), las abundancias absolutas totales (línea naranja) y la insolación media de verano a 30°N (Laskar, 1990) (curva azul) del intervalo entre los 280 y 150 ka del testigo ODP 723A-B, con el fin de mostrar la buena correlación entre ellos (banda gris: MIS 7; bandas gris oscuro: subestadios cálidos). En los gráficos de frecuencia de ambos testigos, las abundancias absolutas totales absolutas totales se representan mediante líneas naranjas.

las frecuencias de Milankovitch) (Clemens y Prell, 1991). La relación Si/Al y el registro de la fracción gruesa también están dominadas por periodos similares (Weedon y Shimmield, 1991; Bassinot *et al.*, 1994). Clemens y Prell (1991) han sugerido que esta ciclicidad puede estar relacionada con una respuesta no lineal del sistema climático de bajas latitudes al control de la insolación en las bandas de Milankovitch. Se han encontrado periodos similares en otros testigos de bajas latitudes (Pisias y Rea, 1988; Murray y Prell, 1992; Beaufort *et al.*, 2001) e incluso en registros de altas latitudes del océano Antártico (Becquey y Gersonde, 2002). La ciclicidad de 30 ka ha sido relacionada con la dinámica del fenómeno de El Niño y el control de la producción biológica en la región indo-pacífica (Beaufort *et al.*, 2001).

PALEOECOLOGÍA DE LOS COCOLITOFÓRIDOS

16. INTERPRETACIÓN PALEOECOLÓGICA DE LOS COCOLITOFÓRIDOS

16.1.- INDICADORES DE INFLUENCIA COSTERA Y DE APORTE CONTINENTAL

A lo largo de esta investigación se ha señalado en varias ocasiones el posible origen costero de determinados taxones de cocolitofóridos, que habrían sido transportados por las corrientes oceánicas hacia el lugar de recuperación de los testigos. Estos posibles indicadores costeros y otras evidencias de influencia continental están presentes especialmente en los testigos del margen ibérico (M39029-7, MD95-2043 y MD99-2343; Capítulos 11 y 12), mostrando con ello la proximidad de la costa, la existencia de un área continental calcárea que actúa de área madre de material retrabajado y la presencia de mecanismos de transporte (corrientes marinas y eólicas) que conectan ambos medios de forma eficiente. Las diferencias entre estos registros y los de los testigos del mar de Arabia (ODP 722B y ODP 723A-B; Capítulos 14 y 15) indican que éstas no son las condiciones dominantes en esta zona del mar de Arabia.

16.1.1.- Los cocolitos retrabajados como indicadores de aporte continental

Los cocolitos retrabajados pertenecen, por regla general, a taxones de edades anteriores a los que viven en el momento del depósito del horizonte que se está estudiando. Muchos de ellos se caracterizan por poseer una estructura más robusta que los actuales, lo que les dota de una gran resistencia al transporte y la disolución. En los sedimentos del margen ibérico, la mayor parte de estos ejemplares pertenecen a taxones cretácicos y jurásicos, siendo menos importantes los taxones terciarios; las áreas madres de estos materiales se localizan fácilmente entre las formaciones continentales que limitan el margen ibérico y el Mediterráneo occidental. Weaver y Pujol (1988) y Flores et al. (1997) han indicado con anterioridad que, en esta zona, el número de cocolitos retrabajados aumenta en determinados horizontes, caracterizados por tratarse de periodos fríos y de bajo nivel del mar. En estos momentos, se produce una disminución de las abundancias absolutas y un aumento de los componentes detríticos (que diluyen la señal del depósito biogénico autóctono), por lo que estos autores concluyen que los incrementos de retrabajados son indicadores de aporte de material continental. Los datos del presente estudio corroboran esta hipótesis ya que, en los tres testigos del margen ibérico, las mayores cantidades de retrabajados son registradas durante el periodo glacial, y son especialmente elevadas durante los eventos Heinrich y los estadiales de los ciclos Dansgaard-Oeschger (Fig. 13.3). Como se ha indicado con anterioridad, estos episodios se caracterizaron por un gran enfriamiento y aridez (Cacho et al., 1999; Sánchez Goñi et al., 2002) que pudo incrementar la tasa de erosión continental, además de ser aparentemente sincrónicos -al menos los eventos Heinrich- con niveles mínimos del mar (Hernández Molina et al., 1994; 2000), disminuyendo el nivel de base. Este hecho es especialmente claro alrededor del H2, que parece ser el intervalo de menor nivel del mar en la zona (Hernández Molina et al., 2000) y que se caracteriza en los tres testigos por presentar las máximas proporciones de retrabajados. Es presumible que el principal mecanismo de transporte de estos materiales a la cuenca haya sido fluvial -a través de alguno de los grandes ríos de la zona- siendo distribuidos posteriormente por las corrientes oceánicas. El hecho de que las mayores cantidades de retrabajados hayan sido registradas en el testigo MD99-2343 (Fig. 13.3) es indicativo de una mayor eficacia en el mecanismo de transporte y/o una mayor cercanía de posibles áreas fuente de retrabajados al mar Catalano-Balear. En este sentido, conviene recordar que la bajada del nivel del mar en más de 100 m causó la exposición subaérea del golfo de León y de la plataforma continental y aproximó al talud continental las desembocaduras del Ródano y del Ebro durante la época glacial.

Por el contrario, los testigos del mar de Arabia se caracterizan por contenidos despreciables de retrabajados, a pesar de la enorme importancia de los aportes continentales durante los periodos más fríos (Clemens y Prell, 1991; Emeis *et al.*, 1995). El hecho de que el mecanismo de transporte haya sido básicamente la acción eólica, la posición aislada del testigo ODP 722B, la inexistencia de cauces fluviales de importancia y, especialmente, la composición petrológica de las áreas madres (los aportes proceden fundamentalmente del interior desértico de la península de Arabia) son las posibles explicaciones de esta inexistencia de retrabajados en estos testigos.

16.1.2.- Significado de Helicosphaera carteri y Syracosphaera spp.

El significado ecológico de estos dos taxones es incierto para numerosos investigadores. Diversos autores han establecido que la temperatura óptima de *Helicosphaera carteri* es de 21 °C (McIntyre y Bé, 1967; Okada y McIntyre, 1979), y que las abundancias máximas de este taxón se registran en las aguas tropicales y subtropicales de ambos hemisferios (McIntyre, 1967; Geitznauer *et al.*, 1977; Winter *et al.*, 1979), mientras que *Syracosphaera* spp. es relacionada también con las temperaturas (Pujos, 1992; Flores *et al.*, 1999; Sierro *et al.*, 1999). Sin embargo, los resultados de esta Tesis Doctoral muestran que estos taxones no sólo no están influidos únicamente por las temperaturas superficiales marinas (TSM), sino que -al menos en el margen ibérico- los máximos de abundancia que presentan durante los eventos más fríos (Fig. 13.3) permite descartar que el factor térmico sea el controlador principal de estos organismos. Estas pruebas contradicen además a la hipótesis de Principato *et al.* (2003), quienes consideran que en el Mediterráneo central ambos taxones son indicadores de aguas cálidas al responder positivamente al desarrollo del sapropel S1, al comienzo del Holoceno.

Por el contrario, tanto estos máximos durante los periodos fríos como la similitud de sus registros con el de los cocolitos retrabajados en los tres testigos del margen ibérico (Figs. 13.3 y 16.1) permiten interpretar que estos dos taxones son controlados por los mismos o parecidos factores, entre los que las TSM no parecen tener especial relevancia. La respuesta de estos taxones a otros condicionantes, tanto en testigos sedimentarios como en sedimentos recientes y trampas de sedimento, ha sido observada con anterioridad por otros investigadores. Así, en el mar de Alborán, la presencia de *Syracosphaera* spp. en los horizontes más ricos en retrabajados durante la deglaciación fue observada ya por Weaver y Pujol (1988), quienes la relacionaron con aportes continentales, mientras que Bukry (1974) la incluyó en la asociación de cocolitos del mar Negro (de muy baja salinidad) y, por otro lado, Flores *et al.* (1997) no encuentran ninguna asociación con la temperatura. *H. carteri* ha sido relacionada con altos niveles de turbulencia y aguas de baja salinidad en el Mediterráneo (Negri *et al.*, 2000; Lottaroli, 2000), las costas de California (Ziveri *et al.*, 1995) y de Namibia (Giraudeau, 1992) y ha sido asociada a frentes de turbidez y de nutrientes en la desembocadura de ríos en las costas portuguesas (Cachão *et al.*, 2002). Actualmente, en el mar Catalano-Balear la presencia de estos dos taxones es mayor en las aguas cercanas a las costas (Cros, 2002).



Fig. 16.1- Comparación de los registros de Syracosphaera spp., H. carteri y los cocolitos retrabajados del testigo MD95-2043 (mar de Alborán) respecto a la curva de abundancias absolutas de las diatomeas de agua dulce del mismo testigo (M. A. Bárcena, datos no publicados, 2003). La curva de TSM de alquenonas (Cacho et al., 1999) ha sido incluida como referencia. Las bandas gris claro indican los estadiales Dansgaard-Oeschger, mientras que las oscuras marcan los eventos Heinrich. Ist. : interestadial DO; H: evento Heinrich.

Una posible interpretación del comportamiento de H. carteri y de Syracophaera spp. es que estos dos taxones procedan preferentemente de aguas costeras. Los incrementos en la carga de terrígenos (indicada por los retrabajados) en los intervalos más fríos habrían creado en las cercanías de las desembocaduras de los ríos y en la plataforma un hábitat favorable (baja salinidad y turbidez, nutrientes en la pluma de sedimentos) para el desarrollo de H. carteri y de Syracosphaera spp., que posteriormente habrían sido transportadas hacia zonas más externas por las mismas corrientes que los retrabajados. En el mar de Alborán, la ausencia de grandes ríos habría sido suplida por el sistema NASW-MAW, que habría transportado todo este material desde la plataforma continental del golfo de Cádiz. Este transporte lateral hacia el Mediterráneo ha sido puesto de manifiesto en otras investigaciones micropaleontológicas (Abrantes, 1988) y mineralógicas (Palanques et al., 1987; Grousset et al., 1988). Por otro lado, los registros de diatomeas de agua dulce del testigo MD95-2043 (M. A. Bárcena, datos no publicados, 2003) presentan una distribución similar a la de estos cocolitofóridos (Fig. 16.1) y podrían ser explicados como resultado de la erosión y transporte de materiales de la cuenca del Gualdaquivir, de acuerdo con la hipótesis de Abrantes (1988) y respaldando la procedencia costera de estos taxones. Sin embargo, el origen de estas diatomeas parece localizarse más bien en los lechos secos de lagos de la zona del Rif norteafricano -de donde habrían sido transportadas hacia el norte por el viento- de tal manera que, al descartar su uso como indicador de aporte de material costero se puede asumir que el incremento de la acción eólica en los intervalos más fríos del último periodo glacial (estos datos de diatomeas, Moreno et al., 2002) pudo haber causado el engrosamiento de la capa de mezcla en el mar de Alborán. Esta otra posible situación pudo favorecer de igual manera el desarrollo de las poblaciones de H. carteri y Syracosphaera spp. como consecuencia del incremento de la turbulencia.

Sin embargo, ninguno de estos dos taxones parece responder positivamente al incremento de la fuerza de los vientos en el mar de Arabia, ni tampoco al engrosamiento de la capa de mezcla que se produce durante el apogeo del monzón (Capítulos 4, 14 y 15), ya que ambos -dentro del grupo de los taxones subordinadosaumentan en los intervalos de menor fuerza del monzón del sudoeste (Figs. 14.3 y 14.5) y, actualmente, son taxones propios de los periodos de intermonzón (Broerse *et al.*, 2000). Este comportamiento puede ser debido entonces a que, en este caso, se ven favorecidos por situaciones de mayor oligotrofía; por otra parte, sus proporciones son mayores en el testigo ODP 723A-B, más cercano a la costa, reforzando la hipótesis de la influencia costera/baja salinidad en su desarrollo.

16.1.3.- El caso de Coccolithus pelagicus

La ausencia de *Coccolithus pelagicus* en el mar de Arabia es fácilmente atribuible a las altas TSM de las masas de agua de esta zona. Este taxón ha sido utilizado normalmente como marcador de masas de aguas frías en las latitudes altas y medias de ambos hemisferios (McIntyre y Bé, 1967; Flores *et al.*, 1999; Findlay y Flores, 2000) y ha sido observado también en zonas de surgencia de latitudes medias a altas del hemisferio sur (Okada y McIntyre, 1977; McIntyre *et al.*, 1970; Giraudeau *et al.*, 1993; Findlay y Giraudeau, 2000), de lo que se desprende que la causa de su ausencia es el elevado valor de las TSM en este área.

Por otro lado, tampoco es común en trampas de sedimento ni en los materiales que cubren los últimos 100.000 años del mar Mediterráneo (Knappertsbusch, 1993; Flores *et al.*, 1997); el presente estudio permite observar que su abundancia raras veces sobrepasa el 2 % en los testigos mediterráneos, mientras que es algo

mayor en el golfo de Cádiz (Capítulo 10, Figs. 10.1 a 10.3). Las mayores proporciones de este taxón en el mar de Alborán respecto al mar Catalano-Balear, y el hecho de que en Alborán aumente su número tanto en estadiales como en interestadiales mientras que en el testigo MD99-2343 tan sólo es observado durante los interestadiales podría ser indicativo de la relación de este taxón con la entrada de aguas atlánticas en el Mediterráneo.

Además, y a pesar de sus bajas proporciones, el registro de *C. pelagicus* en el golfo de Cádiz es similar al de los cocolitos retrabajados (Fig. 10.1). Es posible, por lo tanto, que en esta zona este taxón esté respondiendo -al igual que podrían estarlo *H. carteri* y *Syracosphaera* spp.- al desarrollo de frentes de turbidez en las zonas costeras, algo que ya ha sido comprobado en las costas de Namibia (Giraudeau, 1992) y portuguesas (Cachão y Moita, 1995; 2000). Beaufort y Heussner (2001) observaron en el golfo de Vizcaya que las mayores abundancias de este taxón durante el verano estaban ligadas a surgencias estacionales e indicaron que las poblaciones que se encuentran en este área son morfológicamente diferentes de las que suelen habitar en altas latitudes, por lo que es posible que los ejemplares de *C. pelagicus* que habitan en las costas peninsulares tenga requerimientos ecológicos diferentes de las poblaciones de altas latitudes, que son las que han sido estudiadas normalmente.

16.2.- RESPUESTA A LAS TEMPERATURAS SUPERFICIALES MARINAS

Tanto en la zona del margen ibérico como en el mar de Arabia determinados taxones de cocolitofóridos muestran distribuciones que permiten interpretar su comportamiento como controlado fundamentalmente por las TSM.

16.2.1.- Indicadores de temperaturas bajas

En la mayoría de estudios realizados sobre las asociaciones de cocolitofóridos, *C. pelagicus* y *Gephyrocapsa muellerae* son considerados generalmente como los principales taxones indicadores de bajas TSM (McIntyre y Bé, 1967; Weaver y Pujol, 1988; Roth, 1994; Bollmann, 1997; Flores *et al.*, 1999; Findlay y Flores, 2000). El uso en esta Tesis Doctoral de *C. pelagicus* como indicador térmico fue descartado a causa de su escasa o nula abundancia en todos los testigos estudiados y su posible significado ecológico alternativo (ver apartado anterior). Sin embargo, tanto *G. muellerae* como el morfotipo grande de *Emiliania huxleyi* (*E. huxleyi* (>4 µm)) parecen responder positivamente al descenso de TSM durante los periodos glaciales, puesto que en los testigos del margen ibérico ambos taxones son abundantes en el periodo glacial, disminuyen abruptamente durante la deglaciación y se mantienen en niveles cercanos a la desaparición durante el Holoceno (Figs. 10.1 a 10.3, 11.1 y 13.1), mientras que en el mar de Arabia *G. muellerae* aparece únicamente durante los estadios glaciales 4 y 6 (Figs. 14.3 y 14.5) y *E. huxleyi* (>4 µm) no ha sido observada.

Sin embargo, y a pesar de la clara preferencia por aguas frías que muestra en los registros del mar de Arabia, existen algunas discrepancias sobre el comportamiento de *G. muellerae* en el margen ibérico. A pesar de su mayor número durante la época glacial y a que -siguiendo el gradiente de TSM (Vázquez *et al.*, 1991; Cacho *et al.*, 2001)- abunda más en los testigos mediterráneos, este taxón suele disminuir durante los eventos Heinrich y algunos de los estadiales DO (salvo en el golfo de Cádiz). Este hecho podría deberse a

una bajada excesiva de las TSM en el Mediterráneo durante estos eventos, o bien a la influencia secundaria de algún otro factor en su distribución.

Por el contrario, las mayores abundancias de *E. huxleyi* (>4 µm) durante los eventos Heinrich y los estadiales DO en los testigos mediterráneos respecto a los máximos más moderados del golfo de Cádiz reflejan el gradiente térmico entre ambas zonas, mostrado por otros indicadores (Vázquez *et al.*, 1991; Cacho *et al.*, 2001) (Fig. 13.1). Además, la menor diferencia entre los máximos de estadiales y eventos Heinrich en el registro del mar Catalano-Balear respecto al mar de Alborán puede ser interpretado como una mayor influencia de los ciclos Daansgaard-Oeschger en el área más septentrional. Su registro es contrario a las TSM (Cacho *et al.*, 1999) en el mar de Alborán y a los taxones cálidos en el golfo de Cádiz (Fig. 11.1), apoyando la interpretación extraída del estudio biométrico de que esta variedad es propia de aguas frías (indicado con anterioridad para "Large" *Emiliania* por Flores *et al.* (1997) y Esposito (1999) -Capítulo 9).

Otra consideración a tener en cuenta es el origen autóctono o externo de E. huxleyi (>4 µm). Por un lado, podría tratarse de una variedad que viviera en masas de agua de altas latitudes que, durante las glaciaciones, habrían llegado al área del margen ibérico con la migración del frente Polar, pero tal posibilidad es contraria al hecho de que, en conjunto, las mayores proporciones de esta variedad hayan sido registradas en el mar Catalano-Balear, que es la zona más alejada de la influencia atlántica (Fig. 13.1), y a la hipótesis de que la llegada a este área de aguas de origen atlántico se reduce en los intervalos más fríos (Capítulos 12 y 13). Por todo ello, y al igual que indican Rohling et al. (1998) para el caso de las poblaciones del foraminífero planctónico polar Neogloboquadrina pachyderma sin., lo más probable es que se trate de poblaciones autóctonas que sobreviven en pequeñas cantidades en circunstancias adversas y que se incrementan en cuanto las condiciones les son favorables (en este caso, el descenso térmico). También podría proponerse la hipótesis de que parte de la población de E. huxleyi aumente de tamaño como estrategia ecológica ante las menores TSM -algo que parece ser normal en otras especies de seres unicelulares (Margalef, 1997). La solución a este problema está fuera de los objetivos y de las posibilidades de este estudio, aunque si se asume que esta variedad es en realidad la expresión fósil de E. huxleyi tipo B de Young y Westbroek (1991), estudios posteriores (Medlin et al., 1996) han encontrado suficientes diferencias biológicas y moleculares entre especímenes de distintos tamaños como para diferenciar entre variedades distintas (Capítulo 9).

16.2.2.-Indicadores de aguas cálidas

Dejando de lado taxones de muy baja abundancia y aparición ocasional (como *Pontosphaera* spp., *Neosphaera coccolithomorpha, Rhabdosphaera clavigera*, etc...), el grupo de *Calcidiscus leptoporus*, *Umbellosphaera* spp., *Umbilicosphaera* spp. y *Oolithotus* spp. ha sido interpretado en esta investigación como característico de aguas cálidas y/o oligotróficas. Calificados normalmente como propios de aguas tropicales o subtropicales, de centros de giros oceánicos y de carácter oligotrófico (Okada y Honjo, 1973; Okada y McIntyre, 1977; Brand, 1994), su comportamiento en los testigos del margen ibérico parece estar controlado principalmente por las TSM, ya que su número se incrementa en los periodos más cálidos -al igual que en otros estudios de la zona (Flores *et al.*, 1997; Sierro *et al.*, 1999)- y suele ser inverso al mostrado por las abundancias de *E. huxleyi* (>4 µm) (Figs. 11.1 y 12.3). En el mar de Arabia, el hecho de que estos taxones aumenten en ambos testigos durante los intervalos de menor productividad (Figs. 15.1 y 15.2) y las

altas TSM registradas en todo el periodo estudiado (Emeis *et al.*, 1995) son posibles indicadores de su comportamiento oligotrófico, que será tratado en otro apartado. Conviene señalar que, al menos en esta zona, unas condiciones más oligotróficas suelen conllevar ascensos de TSM al no implicar procesos de surgencia de aguas profundas, más frías.

Los súbitos aumentos de algunos de estos taxones en los dos testigos mediterráneos durante los interestadiales de los ciclos DO en el tramo entre el H3 y el H5 (Figs. 11.7 y 12.3) parecen obedecer a factores locales -puesto que no son registrados en el golfo de Cádiz (Fig. 11.6)- y no relacionados con las TSM, ya que éstas sufren variaciones similares a las registradas entre estos dos eventos antes y después (Cacho *et al.*, 1999). El hecho de que estos incrementos sean mayores en el mar de Alborán podría estar indicando alguna relación con las aguas atlánticas, más ricas en nutrientes. En este sentido, estudios previos (Finchan y Winter, 1989; Giraudeau, 1992; Pujos, 1992; Flores *et al.*, 1997) han observado el aumento de *C. leptoporus* en masas de agua ricas en nutrientes.

16.3.- LOS COCOLITOFÓRIDOS Y LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA

Como se ha ido señalando a lo largo de esta Tesis Doctoral, diversos taxones de cocolitofóridos parecen tener una estrecha relación -directa o inversa- con la productividad de las aguas donde viven. Este hecho ha permitido, tanto en el margen ibérico como en el mar de Arabia, realizar una aproximación a la evolución de la concentración de nutrientes en estas masas de agua.

16.3.1.- Indicadores de alta productividad primaria en la zona fótica superior

Tanto *E. huxleyi* como "small" *Gephyrocapsa*, otros pequeños placolitos (pequeños reticulofenéstridos) y, en menor medida, *Gephyrocapsa oceanica*, han sido caracterizados en la bibliografía como taxones de distribución cosmopolita, eutróficos, propios de aguas ricas en nutrientes y protagonistas de frecuentes eclosiones (Brand, 1994; Roth, 1994; Beaufort *et al.*, 1997; Okada y Wells, 1997; Flores *et al.*, 2000). La escisión de la población de *E. huxleyi* en dos grupos según su tamaño -tratada previamente en el Capítulo 9-permite proponer un significado paleoecológico distinto para cada uno. De ellos, el posible significado de *E. huxleyi* (>4 μ m) ha sido discutido con anterioridad, mientras que las diferentes hipótesis barajadas para explicar el comportamiento de *E. huxleyi* (<4 μ m) serán expuestas posteriormente.

De cualquier manera, la ausencia de *E. huxleyi* (>4 µm) en el mar de Arabia (a causa de las altas TSM, ver apartado anterior) señala la existencia en este área de una única población de este taxón, que ha sido incluida en el grupo de los pequeños placolitos. Éstos son considerados indicativos de alta productividad y de surgencia de aguas profundas con nutrientes (Beaufort *et al.*, 1997; Okada y Wells, 1997; Flores *et al.*, 2000). Este comportamiento es corroborado por los datos obtenidos en los testigos ODP 723A-B y ODP 722B, en los que este conjunto marca con incrementos los periodos de mayor actividad del monzón del sudoeste (Figs. 14.2 y 14.4). Por otro lado, las distintas distribuciones de cada uno de los grupos a lo largo del intervalo de tiempo estudiado reflejan la sustitución parcial de los placolitos pequeños por "small" *Gephyrocapsa* entre los MIS 5 a 7, y de ambos por *E. huxleyi* a partir de los últimos 70 ka (Figs. 14.3 y 14.5), de tal manera que el Holoceno se caracteriza por una asociación de cocolitofóridos dominada por este último

taxón y *G. oceanica*, tal y como ocurre actualmente en la zona durante los meses de actividad del monzón (Broerse *et al.*, 2000; Andruleit y Rogalla, 2002). La respuesta positiva de *G. oceanica* al incremento estacional de nutrientes podría ser, por lo tanto, relativamente actual. En el margen ibérico, este taxón ha sido ligado a las masas de agua atlánticas, más ricas en nutrientes (Knappertsbusch, 1993), aunque se ha constatado su disminución durante los intervalos fríos (Weaver y Pujol, 1988). Ambos hechos han quedado reflejados también en los resultados de esta Tesis Doctoral, en los cuales *G. oceanica* aumenta sus proporciones hacia el Holoceno (Figs. 10.2 y 10.3), mostrando su preferencia por aguas cálidas (este control térmico es reconocido también por Brand (1994) y Roth (1994)). Es posible que, de manera secundaria, la distribución de este taxón sea controlada además por la expansión y volumen de las aguas atlánticas en el Mediterráneo, ya que tanto sus incrementos durante el Holoceno como durante los interestadiales de los ciclos DO pueden ser interpretados también de esta manera.

Precisamente, en el margen ibérico, la ausencia de los pequeños reticulofenéstridos, las escasas proporciones de *G. oceanica* y el comportamiento aparentemente caótico de *E. huxleyi* (<4 µm) hacen de "small" *Gephyrocapsa* el mejor indicador de productividad de cocolitofóridos en la zona. Sin embargo, no puede descartarse la influencia de las TSM en su distribución, ya que, en los testigos mediterráneos, las proporciones de este grupo durante el periodo glacial son inferiores a las obtenidas durante el Holoceno, mientras que no sufren tanta variación en el golfo de Cádiz (Fig. 13.2). Este hecho puede haber sido causado por la existencia de un menor volumen de aguas atlánticas en la parte superior de la columna debido a la bajada del nivel del mar, o también a las bajas TSM -que explicarían la similitud entre los registros de TSM de alquenonas del testigo MD95-2043 (Cacho *et al.*, 1999) y los de este grupo (Fig. 11.8).

16.3.2.- Indicadores de descenso de la productividad primaria en la zona fótica superior

Por el contrario, el aumento de las proporciones de otros taxones o grupos de taxones puede aportar evidencias de baja productividad en la zona fótica superior (ZFS). Así, en el mar de Arabia actual es característica la presencia durante los periodos entre monzones de numerosos taxones, como *C. leptoporus, Umbilicosphaera* spp. *Umbellosphaera* spp., *Oolithotus* spp., *Syracosphaera* spp., *H. carteri.,...*(Broerse *et al.,* 2000; Andruleit y Rogalla, 2002). La distribución de estos mismos taxones en los testigos sedimentarios (Capítulo 14, Figs. 15.1 y 15.2), con incrementos de las proporciones, aumento de la diversidad de la asociación de cocolitofóridos y una caída de las abundancias absolutas totales (Figs. 14.2 y 14.4) durante los estadios glaciales y los periodos más fríos -en los que el debilitamiento del monzón del suroeste y de las células de surgencia costeras provocan la oligotrofía y la estabilidad de la columna de agua- indica que se han comportado de manera similar a la actual desde hace al menos 280.000 años. Al contrario que en el margen ibérico, las variaciones de TSM -que son mínimas (Emeis *et al.,* 1995)- no parecen influir en el comportamiento de estos taxones.

Otro dato que ha venido utilizándose para conocer la productividad de la ZFS es la abundancia de taxones de la zona fótica inferior (ZFI). De ellos, el más abundante es *Florisphaera profunda*, aunque en uno de los testigos del mar de Arabia han sido identificados también *Gladiolithus flabellatus* y *Algirosphaera robusta*. La ecología de estos taxones está relacionada con la dinámica de la nutriclina en la columna de agua (Okada y Honjo, 1973; Ahagon *et al.*, 1993; Molfino y McIntyre, 1990a, b). El hecho de que su comportamiento

sea generalmente contrario al de los taxones eutróficos de la ZFS ("small" *Gephyrocapsa* y *E. huxleyi*) ha servido para la formulación de diversos índices de productividad que relacionan las abundancias de los dos grupos (Okada y Matsuoka, 1996; Beaufort *et al.*, 1997; Flores *et al.*, 2000). En el mar de Arabia los taxones de la ZFI se incrementan en los periodos glaciales fríos (Figs. 15.1 y 15.2), en los que la menor actividad del monzón del sudoeste se ve reflejada en la estabilización y oligotrofización de la columna de agua. Sin embargo, *F. profunda* es un taxón de aguas tropicales y subtropicales (Capítulo 3), y su desarrollo puede verse limitado seriamente por la circulación de masas de agua a temperaturas inferiores a los 10-12 °C en la profundidad a la que vive (entre 80 y 120 m). Así, en el margen ibérico, únicamente en el golfo de Cádiz pueden interpretarse con seguridad sus variaciones como cambios en la productividad (Fig. 11.2 y 13.2) ya que, en el mar de Alborán, la picnoclina está fuertemente desarrollada en todo el intervalo glacial y solamente parece debilitarse durante los eventos fríos -en los que los grandes descensos térmicos que sufren las masas de agua previenen el correcto desarrollo de *F. profunda* (Capítulo 11). En el mar Catalano-Balear, la posible somerización de la picnoclina a causa de los fenómenos convectivos pudo haber sido contrarrestada fácilmente por las caídas de la temperatura en estos intervalos.

16.3.3.- Significado de Emiliania huxleyi/Emiliania huxleyi (<4 µm)

Numerosas investigaciones coinciden en señalar que Emiliania huxleyi es el cocolitofórido más importante y abundante desde hace 70.000 años, caracterizándose por su carácter eutrófico, un amplio rango térmico y una distribución global (e.g., McIntyre et al., 1970; Geitznauer et al., 1977; Brand, 1994 -ver Capítulo 3). Estas características se mantienen en la población de E. huxlevi en el mar de Arabia donde, tras su acmé, sustituye al resto de pequeños placolitos en el dominio de la asociación durante los periodos de mayor productividad (Figs. 14.3 y 14.5). Sin embargo, en los testigos del margen ibérico la existencia y separación del morfotipo de mayor tamaño E. huxlevi (>4 µm) -que permite aislar la mayor parte de la influencia de las TSM en la población de esta especie- ha hecho que E. huxleyi (<4 µm) (equivalente a la E. huxleyi de los testigos del mar de Arabia y al taxón así denominado en otros estudios paleoceanográficos) quede relegado a una segunda posición en abundancia detrás de "small" Gephyrocapsa. Además, los registros de E. huxlevi (<4 µm) de los testigos mediterráneos muestran un comportamiento dispar durante el periodo glacial y ante las variaciones climáticas, que podría ser interpretado como evidencia de un cierto acomodo a estas oscilaciones en determinados momentos, mientras que en otros esto no ocurre. En el mar de Alborán, el descenso brusco que experimenta este taxón a partir de los 18 ka cal. BP puede haber sido causado por el desarrollo de la "Organic Rich Layer" (ver capítulo 11), mientras que su incremento en el Holoceno obedecería a la mayor productividad de la aguas a causa del funcionamiento de los giros y de las surgencias estacionales (Capítulos 10 y 11, Fig. 10.2). Las menores diferencias de la dinámica oceánica del mar Catalano-Balear entre el periodo glacial y el Holoceno habrían provocado la escasez de variaciones registrada en el testigo MD99-2343 (Capítulo 11, Fig. 10.3). En el golfo de Cádiz, este taxón responde en el periodo glacial -al igual que "small" Gephyrocapsa- a las disminuciones de la productividad superficial por la estratificación de la columna de agua (Fig. 10.1).

CONCLUSIONES

17. CONCLUSIONES

- La presente Tesis Doctoral pone de manifiesto el potencial que tienen los estudios de las asociaciones de cocolitofóridos en la investigación paleoceanográfica. Tanto en la zona del margen ibérico como en el mar de Arabia ha sido probada la capacidad de estos estudios para aportar nuevos datos sobre la bioestratigrafía, paleoceanográfica y paleoecología de estas áreas. Estos datos han servido para conocer mejor los procesos oceanográficos y climáticos que las afectaron en el pasado.
- Los materiales estudiados comprenden dos rangos de edades bien diferentes: por un lado, los testigos ODP 722B y ODP 723A-B (margen de Omán, mar de Arabia) contienen los últimos 8 estadios isotópicos marinos (MIS) y se remontan hasta hace 280.000 años; por el otro, el registro sedimentario de los tres testigos del margen ibérico representa -aparentemente de manera continua- los MIS 1, 2 y parte del 3. El modelo de edad definido para el testigo M39029-7 (golfo de Cádiz) establece que en él están registrados los últimos 40.000 años, mientras que el modelo de edad elegido para el testigo MD99-2343 (mar Catalano-Balear) da a su muro una edad aproximada de 52.000 años.
- Se han identificado 22 especies y 20 géneros diferentes de cocolitofóridos. Muchos de ellos son buenos indicadores paleotérmicos, paleobatimétricos y paleoceanográficos. En general, las variaciones de las asociaciones de cocolitofóridos de todos los testigos están controladas por eventos climáticos globales de escala orbital y suborbital y por las repercusiones que estas variaciones climáticas tienen en las áreas emergidas cercanas y en las características de las masas de agua de la zona.

El margen ibérico

- En el margen ibérico, el estudio biométrico de la especie *Emiliania huxleyi* durante el intervalo Último Máximo Glacial-Presente en muestras de los testigos M39029-7, MD95-2043 y de un tercer testigo -el SU90/08- cercano a las islas Azores (Atlántico central), muestra que la población de *E. huxleyi* puede separarse en dos grupos en base al tamaño de los placolitos; para diferenciarlos, se propone establecer 4 μm como longitud límite del disco distal. Las formas grandes (*E. huxleyi* (>4 μm)) se presentan principalmente en sedimentos glaciales y desaparecen prácticamente tras la deglaciación, mientras que las formas pequeñas (*E. huxleyi* (<4 μm)) dominan las poblaciones del Holoceno. El análisis del grado de calcificación de ambos grupos no muestra grandes diferencias entre los dos tipos. Considerando que *E. huxleyi* (>4 μm) es un indicador de aguas frías, se ha interpretado que el fuerte descenso de su abundancia observado en los tres testigos durante la deglaciación puede ser tratado como un nivel bioestratigráfico que data la retirada del frente Polar tras el último periodo glacial, al menos en la zona de estudio. Este evento habría tenido lugar sobre los 11.000-12.000 años cal. BP en el golfo de Cádiz y en el mar de Alborán, y sobre los 8.400 años cal. BP en el Atlántico central.
- Los eventos Heinrich y los ciclos Dansgaard-Oeschger han sido observados e identificados en los registros de cocolitofóridos de los testigos M39029-7, MD95-2043 y MD99-2343. En líneas generales, los eventos

Heinrich y los estadiales de los ciclos Dansgaard-Oeschger se caracterizan por grandes abundancias de *E. huxleyi* (>4 µm), *Syracosphaera* spp., *Helicosphaera carteri*, cocolitos retrabajados y, en el golfo de Cádiz, de *Coccolithus pelagicus* y de *Florisphaera profunda*, mientras que en los interestadiales aumentan las abundancias totales, los taxones cálidos/oligotróficos y "small" *Gephyrocapsa*. Los eventos Heinrich y los ciclos Dansgaard-Oeschger se caracterizaron por la circulación -posiblemente algo turbulenta- de masas de agua superficiales de baja salinidad y temperatura. En el golfo de Cádiz, la estratificación de la columna de agua durante estos periodos produjo incrementos de *F. profunda*; en el mar de Alborán y mar Catalano-Balear, las condiciones paleoecológicas adversas (bajas temperaturas en profundidad, reforzamiento de la picnoclina,...) fueron la causa más probable de las escasas proporciones de este taxón. Durante los interstadiales Dansgaard-Oeschger, la mayor estabilidad y temperatura de la parte superior de la columna de agua -en el golfo de Cádiz, la recuperación de la circulación termohalina a escala global- causó una mayor productividad de cocolitofóridos en toda la zona, que en el lado mediterráneo puede haberse acentuado por la mayor expansión de las aguas de origen atlántico, más ricas en nutrientes. El registro de las abundancias absolutas ha podido ser diluido parcialmente por la llegada de material continental durante los eventos fríos, pero se considera que este aporte no llega a enmascarar la señal biogénica.

- La deglaciación se caracteriza por la existencia de varias fases, caracterizadas por cambios en la circulación oceánica a ambos lados del estrecho de Gibraltar; estos intervalos son reflejados mediante diferencias en la asociación de cocolitos, especialmente de *F. profunda*. La productividad primaria fue mayor en el Holoceno que en el periodo glacial, y varias veces mayor en el mar de Alborán que en el mar Catalano-Balear y en el golfo de Cádiz, tal y como muestran las abundancias absolutas totales y las proporciones de los taxones cálidos/oligotróficos. Estas diferencias fueron causadas muy probablemente por las altas TSM y el comienzo del funcionamiento de las células de surgencia de aguas en el mar de Alborán hacia los 8.200 años.
- Considerando todos los datos ofrecidos por las asociaciones de cocolitofóridos durante estos últimos 52.000
 años, se puede decir que las diferencias cuantitativas observadas entre los distintos testigos indican que el
 Mediterráneo responde a los cambios climáticos y oceanográficos con una mayor intensidad y amplitud
 que el golfo de Cádiz. Esta cuenca semi-aislada parece ser más sensible a las variaciones climáticas a pesar
 de la mejor conexión del golfo de Cádiz con el océano abierto.

La dinámica monzonal

• En el mar de Arabia, se ha observado que las asociaciones de cocolitofóridos de los testigos ODP 723A-B y ODP 722B son similares a pesar de su diferente posición respecto a las células de surgencia de aguas profundas; sin embargo, las abundancias absolutas totales de cocolitos de la zona fótica superior (ZFS) son normalmente mayores en el testigo ODP 722B, localizado en el margen del área de surgencia (aguas más "oceánicas"). Los valores de abundancias absolutas más altos, los valores de diversidad más bajos y una asociación de cocolitofóridos dominada por los taxones eutróficos y oportunistas (*E. huxleyi*, "small" *Gephyrocapsa* y los placolitos muy pequeños) en los subestadios más cálidos de los estadios interglaciales y en otros intervalos concretos durante los estadios glaciales apoyan la idea del incremento de la actividad del monzón del sudoeste durante estos periodos, que coinciden con los momentos de mayor insolación

media de verano sobre la latitud de 30° N. Los intervalos fríos se caracterizan por el debilitamiento del monzón del sudoeste y por la reducción de la estación de alta productividad, con predominio de *Gephyrocapsa oceanica* s. l., los taxones oligotróficos y los taxones de la zona fótica inferior (ZFI) (principalmente *F. profunda*). Los incrementos simultáneos de los taxones eutróficos y oligotróficos en algunos periodos pueden interpretarse como registro de la estacionalidad del monzón; la baja resolución de los muestreos impide aclarar esta cuestión. Tanto el subestadio 5e como el Holoceno se caracterizan por una escasa respuesta de los pequeños placolitos al reforzamiento del monzón del sudoeste en comparación con otros subestadios cálidos. Fuertes periodos de surgencia podrían haber causado eclosiones de plancton silíceo y/ o hundimiento de la nutriclina y engrosamiento de la capa de mezcla, favoreciendo el desarrollo de gefirocápsidos de mayor talla y de los taxones de la ZFI.

 Los análisis espectrales de algunos de los registros de cocolitofóridos muestran ciclicidades en las bandas de 100.000 y de 23.000 años -similares a las de otros indicadores- que se corresponden con las bandas orbitales de los ciclos de Milankovitch. Por lo tanto, la dinámica de las asociaciones de cocolitofóridos parece estar controlada por los parámetros orbitales. Este hecho no se ve claramente o no se observa en el caso de los ciclos de 100.000 años en el testigo ODP 722B a causa de la baja resolución del muestreo. En este testigo, la relación ZFI/ZFS presenta ciclicidades alrededor de los 56.000 y los 30.000 años, que han de ser explicadas por una respuesta no lineal al control orbital. Este hecho ha sido observado también en otros indicadores en el mismo testigo y en otros testigos de los océanos Índico, Pacífico y Antártico.

Interpretación paleoecológica de los cocolitofóridos

- E. huxleyi (>4 µm) y Gephyrocapsa muellerae han sido interpretados como indicadores de TSM relativamente bajas, y su respuesta es contraria -en el margen ibérico- a la del grupo de los taxones cálidos (*Calcidiscus leptoporus*, *Oolithotus* spp., *Umbilicosphaera* spp. y *Umbellosphaera* spp.). Este último grupo está fuertemente controlado por las TSM en el margen ibérico, mientras que en el mar de Arabia es indicador del predominio de las condiciones oligotróficas durante los periodos de menor actividad del monzón del sudoeste.
- *H. carteri, Syracosphaera* spp. y *C. pelagicus* están controlados principalmente por la llegada de aguas de baja salinidad, posiblemente cargadas de material en suspensión del continente. Los cocolitos retrabajados son indicadores del aporte continental; las abundancias de este grupo en el mar de Arabia son muy escasas.
- El grupo de los pequeños placolitos (*E. huxleyi* (<4 µm), "small" *Gephyrocapsa* y, en el mar de Arabia, los placolitos muy pequeños) es un claro indicador de condiciones eutróficas y alta productividad en la ZFS.
- La Relación N [(pequeños placolitos)/(pequeños placolitos + *F. profunda*)] se corresponde bien con otros indicadores de productividad en los casos -como en el golfo de Cádiz- en los que las condiciones ambientales permiten el desarrollo de *F. profunda*.

APÉNDICES

APÉNDICE I

LISTA GENERAL DE LOS TAXONES DE COCOLITOFÓRIDOS OBSERVADOS EN **ESTE ESTUDIO**

Esta lista sigue la clasificación definida por Young y Bown (1997a, b) -modificada por Young et al. (2003)- para las categorías de mayor entidad, mientras que para el rango de familia e inferiores se han tenido en cuenta las consideraciones efectuadas por Jordan y Kleijne (1994).

> Reino: Cromista Cavalier-Smith, 1981 División (phylum): Haptophyta Hibberd ex Cavalier-Smith, 1986 Clase: Prymnesiophyceae Hibberd, 1976 Subclase: Prymnesiophycidae Cavalier-Smith, 1986

A.- HETEROCOCOLITOS

Orden: Zygodiscales Young y Bown, 1997b
Familia: Helicosphaeraceae Black, 1971, emend. Jafar y Martini, 1975
Género: Helicosphaera Kamptner, 1954
Helicosphaera carteri (Wallich, 1877) Kamptner, 1954 var. carteri
Helicosphaera pavimentum Okada y McIntyre, 1977
Familia: Pontosphaeraceae Lemmermann, 1908
Género: Pontosphaera Lohmann, 1902
Orden: Syracosphaerales Ostenfeld, 1899
Familia: Syracosphaeraceae Hay, 1977
Género: Syracosphaera Lohmann, 1902
Familia: Calciosoleniaceae Kamptner, 1927
Género: Calciosolenia Gran, 1912
Calciosolenia murrayi Gran, 1912
Familia: Rhabdosphaeraceae Lemmermann, 1908
Género: Rhabdosphaera Haeckel, 1894
Rhabdosphaera clavigera Murray y Blackman, 1898
Género: Acanthoica Lohmann, 1903 emend. Kleijne, 1992
Género: Algirosphaera Schlauder, 1945 emend. Norris, 1984
Algirosphaera robusta (Lohmann, 1902) Norris, 1984

Género: *Discosphaera* Haeckel, 1894 *Discosphaera tubifera* (Murray y Blackman, 1898) Ostenfeld, 1900

Orden: Isochrysidales Pascher, 1910

Familia: Noelaerhabdaceae Jerkovic, 1970 emend. Young y Bown, 1997b

Género: Emiliania Hay y Molher, en Hay et al., 1967

Emiliania huxleyi (Lohmann, 1902) Hay y Mohler, en Hay et al., 1967

Género: Gephyrocapsa Kamptner, 1943

Gephyrocapsa ericsonii McIntyre y Bé, 1967

Gephyrocapsa muellerae Bréhéret, 1978

Gephyrocapsa oceanica Kamptner, 1943

Gephyrocapsa aperta Kamptner, 1963

Gephyrocapsa caribbeanica Boudreaux y Hay, en Hay et al., 1967

Género: Reticulofenestra Hay et al., 1966

Orden: Coccosphaerales Haeckel, 1894 emend. Young y Bown, 1997b

Familia: Coccolithaceae Poche, 1913 emend. Young y Bown, 1997b

Género: *Coccolithus* Schwarz, 1894 *Coccolithus pelagicus* (Wallich, 1877) Schiller, 1930

Familia: Calcidiscaceae Young y Bown, 1997b

Género: *Calcidiscus* Kamptner, 1950 *Calcidiscus leptoporus* (Murray y Blackman, 1898) Loeblich y Tappan, 1978

Género: *Oolithotus* Reinhardt, en Cohen y Reinhardt, 1968 *Oolithotus antillarum* (Cohen), Reinhardt, en Cohen y Reinhardt, 1968 *Oolithotus fragilis* (Lohmann, 1912) Martini y Müller, 1972

Género: Umbilicosphaera Lohmann, 1902

Umbilicosphaera hulburtiana Gaarder, 1970

Umbilicosphaera sibogae var. *foliosa* (Kamptner, 1963) Okada y McIntyre, 1977 *Umbilicosphaera sibogae* (Weber-van Bosse, 1901) Gaarder, 1970 var. *sibogae*

GENERA INCERTAE SEDIS

Familia: **Umbellosphaeraceae** Young y Kleijne, en Young *et al.*, 2003 Género: *Umbellosphaera* Paasche, en Markali y Paasche, 1955

B. NANOLITOS

Familia: Braarudosphaeraceae Deflandre, 1947	(1)
Género: Braarudosphaera Deflandre, 1947	
Braarudosphaera bigelowii (Gran y Braarud, 1935) Deflandre, 1947	
Familia: Ceratolithaceae Norris, 1965	
Género: Neosphaera Lecal-Schlauder, 1950	(2)
Neosphaera coccolithomorpha Lecal-Schlauder, 1950	

GENERA INCERTAE SEDIS

Género: Florisphaera Okada y Honjo, 1973	(3)
Florisphaera profunda Okada y Honjo, 1973 var. profunda Okada y McIntyre, 1977	
Género: Gladiolithus Jordan y Chamberlain, 1993	(4)
Gladiolithus flabellatus (Halldal y Markali, 1955) Jordan y Chamberlain, 1993	

OBSERVACIONES:

- (1) El género Neosphaera ha sido incluido dentro de los Genera Incertae Sedis del grupo de los nanolitos siguiendo la clasificación de Young et al. (2003), ya que nuevas observaciones (Alcober y Jordan, 1997; Cros et al., 2000; Sprengel y Young, 2000) la relacionan con el género Ceratolithus Kamptner y no con la familia Coccolithaceae Poche, como se venía haciendo anteriormente (Jordan y Kleijne, 1994). Las evidencias indican que se trata de un estadio del ciclo de vida de Ceratolithus, clasificado como nanolito. Sin embargo, y a pesar de que en la división de Young et al. (2003) Neosphaera no es tratado como taxón propio, se ha estimado conveniente hacerlo así en esta lista, ya que en los recuentos de esta Tesis Doctoral no se han identificado individuos de Ceratolithus y sí de Neosphaera.
- (2) La familia Braarudosphaeraceae Deflandre ha sido tratada generalmente como heterococolito (Jordan y Kleijne, 1994) a pesar de carecer de muchas de sus características, como la característica forma de anillo. Por ello, esta familia ha sido incluida dentro del grupo de los nanolitos, siguiendo la clasificación de Young y Bown (1997b) y de Young *et al.* (1999), tal y como ha sido descrito con anterioridad (Capítulo 3).
- (3) El género *Florisphaera* Okada y Honjo es tratado -al igual que el género *Braarudosphaera* como nanolito a causa de la estructura unicristalina de sus cocolitos (Young y Bown, 1997b, Young *et al.*, 1999). Esta clasificación ha sido descrita en el Capítulo 3.
- (4) De manera similar a los anteriores, el género *Gladiolithus* Jordan y Chamberlain, 1993 ha sido clasificado como nanolito (Young *et al.*, 2003) al estar formado por cocolitos de estructura unicristalina.
APÉNDICE II

DATOS ADICIONALES DE LOS TESTIGOS ESTUDIADOS

TESTIGO M39029-7

BUQUE/CAMPAÑA: R/V *Meteor* (Alemania) / campaña M39/1 (abril-mayo de 1997) TÉCNICA DE RECUPERACIÓN: testigo de gravedad SITUACIÓN: 36°2,5' N, 8°13,8' W (golfo de Cádiz, océano Atlántico) PROFUNDIDAD DE LA COLUMNA DE AGUA: 1.917 m LONGITUD RECUPERADA: 5,02 m DEPÓSITO DE LAS SECCIONES: GEOMAR (Kiel, Alemania) OTROS ESTUDIOS EN ESTE TESTIGO: Heilemann (2000), Löwemark (2001), Reguera (2001)



Propiedades físicas del testigo M39029-7

Fig. AII.1- Velocidades de las ondas P, densidades y susceptibilidades magnéticas del testigo M39029-7. Datos obtenidos de Schott et al. (1999) y Heilemann (2000) -disponibles en la base de datos Pangaea (http://www.pangaea.de/PangaVista).

Prof. (cm) Litolog	ía Estruct.	Color	Reflectividad	Descripción
1767676		10 YR 6/6		2 cm superiores perdidos o bioturbados arcilla ligeramente limosa, pequeños burrows;
		2.5 Y 7/3		fangos de foraminíferos y nanofósiles calcáreos; biot. intensa; manchas grises repartidas irregularmente; puntos marrones de oxidación en ciertos horizontes; base poco marcada fango de foraminíferos y nanofósiles calcáreos, bastante bioturbado; burrows de tamaño variado, distribución irregular; puntos marrones de oxidación, base bien definida, muy bioturbada
60		2.5 Y 6/2	~	arcillas ligeramente limosas; gran cantidad de burrows; bioturbación masiva; base bien definida, bioturbada
80		2.5 Y 6/2		arcillas ligeramente limosas; burrows abundantes, distribuídos irregularmente; base neta, bioturbada
120 - +++++		2.5 Y 6/2		arcillas limosas con foraminíferos; burrows abundantes, distribución irregular a techo; base neta, inclinada
140		5 Y 5/2		fango de foraminíferos y nanofósiles calcáreos, bastante bioturbado; burrows de tamaño variado; capa gris (cenizas?) en 151 cm; base bien definida, muy bioturbada
$160 \rightarrow 0 \diamond 0 \diamond 0 \\ 0 \rightarrow 0 \diamond 0 \\ 0 \\$		5 Y 6/3- 2.5 Y 6/2		fango de foraminíferos y nanofósiles calcáreos, burrows gris oscuro de tamaño variable y distribución a lo largo de todo el intervalo; lentes gris oscuro; capa gris (cenizas?) en 174, 179 cm; manchas de colores variados; nódulos de pirita negra, concentraciones en varios horizontes; tramo muy bioturbado; algunos pequeños bioclastos

Descripción estratigráfica del testigo M39029-7

Prof. (cm)	Litología	Estruct.	Color	Reflectividad	Descripción
340 -		•••			
360 -					
380 -		ſ	5 Y 6/3-	$\left \right\rangle$	
400 -		• • •	2.5 Y 6/2		
440 -		•••			
460 -		•••			
480 -		X		$\langle \rangle$	



Fig. AII.2- Descripción del testigo M39029-7, realizada durante su apertura en el transcurso de la campaña oceanográfica M39/1. Modificada de Schott et al. (1999).

TESTIGO MD95-2043

BUQUE/CAMPAÑA: R/V Marion Dufresne (Francia) / campaña IMAGES I (mayo-julio de 1995)

TÉCNICA DE RECUPERACIÓN: testigo de pistón Calypso

SITUACIÓN: 36º08'35" N, 2º37'16" W (mar de Alborán, Mediterráneo occidental)

PROFUNDIDAD DE LA COLUMNA DE AGUA: 1.841 m

LONGITUD RECUPERADA: 37,6 m

DEPÓSITO DE LAS SECCIONES: CNRS-CEREGE (Aix-en-Provence, Francia), CID-CSIC (Barcelona, España) OTROS ESTUDIOS EN ESTE TESTIGO: Sierro *et al.* (1998); Cacho (2000), Cacho *et al.* (1999, 2000, 2001), Bárcena *et al.* (2001), Plaza (2001), Moreno (2002), Moreno *et al.* (2002), Sánchez Goñi *et al.* (2002), Pérez Folgado (2003), Pérez Folgado *et al.* (2003), Reguera *et al.* (enviado, 2003)

Descripción y propiedades físicas del testigo MD95-2043



Fig. AII.3- Gráficas de velocidades de las ondas P, densidades, porosidades y susceptibilidades magnéticas del testigo MD95-2043, trazadas a partir de las medidas efectuadas tras su recuperación a bordo del Marion Dufresne (Bassinot et al., 1996) -datos disponibles en la base de datos Pangaea (http://www.pangaea.de/PangaVista). A la derecha se incluye la descripción estratigráfica elaborada por Plaza (2001) (t: turbiditas).

TESTIGO MD99-2343

BUQUE/CAMPAÑA: R/V Marion Dufresne (Francia) / campaña IMAGES V (septiembre de 1999)

TÉCNICA DE RECUPERACIÓN: testigo de pistón Calypso

SITUACIÓN: 40°29,84' N, 4°01,69' W (mar Catalano-Balear, Mediterráneo occidental)

PROFUNDIDAD DE LA COLUMNA DE AGUA: 2.391 m

LONGITUD RECUPERADA: 32 m

DEPÓSITO DE LAS SECCIONES: CNRS-CEREGE (Aix-en-Provence, Francia), CID-CSIC (Barcelona, España) ESTUDIOS EN MARCHA: biomarcadores (CID-CSIC, Barcelona), sedimentología (Universidad de Barcelona),

micropaleontología (Universidad de Salamanca)

Propiedades físicas del testigo MD99-2343



Fig. AII.4- Velocidades de las ondas P, densidades y susceptibilidades magnéticas del testigo MD99-2343, medidas a bordo del Marion Dufresne. Datos obtenidos de Thouveny et al. (1999) -aún no incluidos en la base de datos Pangaea.

Descripción estratigráfica del testigo MD99-2343







Fig. AII.5- Descripción del testigo MD99-2343, realizada durante su apertura. Modificada de Thouveny et al. (1999).

TESTIGO ODP 722B

BUQUE/CAMPAÑA: R/V *Joides Resolution* (EEUU) / campaña ODP Leg 117 (agosto-octubre de 1987) TÉCNICA DE RECUPERACIÓN: perforación SITUACIÓN: 16°37,31' N, 59°47,76' E (cordillera submarina Owen, mar de Arabia) PROFUNDIDAD DE LA COLUMNA DE AGUA: 2.033 m LONGITUD RECUPERADA: 385,8 m DEPÓSITO DE LAS SECCIONES: Depósito de ODP, Universidad de Texas A & M (Austin, Tejas, EEUU)

OTROS ESTUDIOS EN ESTE TESTIGO: Kroon *et al.* (1990), Clemens y Prell (1991), Clemens *et al.* (1991, 1996), Bassinot *et al.* (1994)



Propiedades físicas del testigo ODP 722B

Fig. AII.6- Gráficas de velocidades de las ondas P, densidades y susceptibilidades magnéticas del testigo ODP 722B. Datos disponibles en la base de datos Janus (http://www-odp.tamu.edu/database/).

TESTIGO ODP 723A

BUQUE/CAMPAÑA: R/V Joides Resolution (EEUU) / campaña ODP Leg 117 (agosto-octubre de 1987)

TÉCNICA DE RECUPERACIÓN: perforación

SITUACIÓN: 18°3,11' N, 57°36,54' E (margen continental de Omán, mar de Arabia)

PROFUNDIDAD DE LA COLUMNA DE AGUA: 816 m

LONGITUD RECUPERADA: 298,3 m

DEPÓSITO DE LAS SECCIONES: Depósito de ODP, Universidad de Texas A & M (Austin, Tejas, EEUU)

OTROS ESTUDIOS EN ESTE TESTIGO: Niitsuma *et al.* (1991), Anderson y Prell (1991), Emeis *et al.* (1995), Gupta *et al.* (2003)



Propiedades físicas del testigo ODP 723A

Fig. AII.7- Velocidades de las ondas P, densidades y susceptibilidades magnética del testigo ODP 723A. Datos obtenidos en la base de datos Janus (http://www-odp.tamu.edu/database/).

APÉNDICE III

GLOSARIO, ABREVIATURAS Y DIRECCIONES DE INTERNET

GLOSARIO

Recopilación de términos utilizados en esta Tesis Doctoral y -en su mayoría- poco o no explicados en el texto, basada en Gary *et al.* (eds.) (1972), Baretta-Bekker *et al.* (eds.) (1992), Young *et al.* (1997), Cacho (2000) y Ruddiman (2001), entre otras fuentes. Se escriben con **negrita** los términos utilizados en el texto y en *cursiva* sus equivalentes en inglés. En ocasiones excepcionales se ha utilizado el término en inglés de manera habitual.

- Actividades antrópicas (*anthropogenic activities*): actividades llevadas a cabo por los humanos. En este caso, se refiere a las actividades humanas o factores relacionados con actividades humanas que son susceptibles de influir en o causar los cambios climáticos.
- **Alquenonas** (*alkenones*): grupo de lípidos de cadena muy larga (37 a 39 carbonos con 2, 3 ó 4 enlaces dobles) derivados de las cetonas. Han sido identificadas en numerosos sedimentos marinos y continentales desde el Cretácico hasta hoy. En la actualidad, son sintetizadas mayoritariamente por *Emiliania huxleyi*, que las incorpora a su membrana celular. En la década de los 80 diferentes grupos de investigadores se dieron cuenta de que el grado de saturación de las alquenonas depende de la temperatura del medio en el que viven los cocolitofóridos, ya que éstos mantienen la fluidez de sus membranas cambiando el punto de fusión de los lípidos que las componen (cambiando la longitud de la cadena y el grado de saturación). Se ha definido un Índice de Saturación de Alquenonas (U^k_{37}), que se expresa como:

$$U_{37}^{k'} = \frac{[C_{37:2}] - [C_{37:4}]}{[C_{37:2}] + [C_{37:3}] + [C_{37:4}]}$$

donde las concentraciones se obtienen a partir de cromatogramas de cada muestra. Mediante cultivos de laboratorio de *E. huxleyi* a diferentes temperaturas se ha calculado la relación existente entre la temperatura y los valores de U^{k}_{37} . A lo largo de estos últimos años se ha comprobado la eficacia del uso de estos biomarcadores en la determinación de temperaturas superficiales marinas.

Análisis espectral (*spectral analysis*): técnica matemática que permite detectar y cuantificar la distribución del comportamiento regular (periódico) en una señal compleja.

Anoxia (anoxia): ausencia de oxígeno.

- Archivo climático (*climate archive*): fuente o material natural que proporciona información indirecta sobre el clima del pasado a través del estudio de los indicadores climáticos contenidos en él.
- Archivo histórico (*historical archive*): fuente de información sobre el clima basada en observaciones humanas de fenómenos naturales realizadas antes de la existencia de medidas instrumentales.

Área central (central area): parte interna de un cocolito, delimitada por el escudo.

Bioestratigrafía (biostratigraphy): estratigrafía basada en el contenido fósil de las rocas.

Bioevento (*bioevent*): acontecimiento biológico extraordinario detectado en el registro estratigráfico por cambios notables en los fósiles.

- **Biomarcador molecular** (*molecular biomarker*): compuesto orgánico de pequeño a mediano peso molecular que forma parte de la materia orgánica preservada en los sedimentos. Suelen ser lípidos y provienen de biomoléculas sintetizadas por los organismos durante su metabolismo. Ha de conocerse el organismo que lo genera (preferentemente una sola fuente) y ha de ser estable y resistente para ser preservado en el sedimento.
- Biometría (biometry): bioestadística, aplicación de métodos estadísticos a la solución de problemas biológicos.
- **Biozona** (*biozone*): zona abreviada y de uso común del término zona bioestratigráfica, que se aplica a cualquier tipo de unidad bioestratigráfica.
- **Circulación termohalina** (*thermohaline circulation*): dinámica oceánica causada por las diferencias de densidad debido a los gradientes de salinidad y temperatura entre las masas de agua que forman los océanos del planeta.
- Clima (*climate*): conjunto de las fluctuaciones en el aire, agua, hielo, vegetación y otras propiedades terrestres en una escala temporal superior a un año.
- Cocolito (coccolith): estructura calcárea simple sintetizada por los cocolitofóridos.
- Cocolitofórido (coccolithophorid): nanoplancton calcáreo perteneciente a la división Haptophyta
- **Cocosfera** (*coccosphere*): esqueleto completo de un cocolitofórido, compuesto por cocolitos (no es necesariamente esférica).
- **Corriente nefeloide** (*nepheloid current*): masa de agua en una plataforma o en el océano abierto, normalmente cerca del fondo, que contiene una concentración relativamente alta de material suspendido.
- **Cosmopolita** (*cosmopolitan*): organismo cuya distribución geográfica alcanza gran cantidad de provincias ecológicas distintas.
- Decenal (decadal): que sucede o se repite cada decenio. Que dura un decenio.
- **Dendrología** (*dendrology*): estudio de las plantas cuyos troncos y ramas se componen principalmente de fibras leñosas.
- **Diversidad** (*diversity*): término usado para expresar el grado en el que el número total de individuos de un ecosistema, área, comunidad o nivel trófico es dividido por igual entre diferentes especies. La diversidad es mínima cuando todos los individuos son de la misma especie, y es máxima en ambientes naturales y estables.
- **Eclosión** (*bloom*): incremento súbito en el número de individuos de una especie cuando los límites normales de los parámetros a los que esa especie está sometida (espacio, nutrientes, energía, depredadores,...) desaparecen.
- **Edad calendario (cal. BP)** (*calendar years BP*): edad resultante de la conversión y corrección de edades absolutas de ¹⁴C utilizando diversos métodos, como el programa Calib. 4.4. En muestras procedentes de sedimentos marinos se ha de corregir también el efecto reservorio.
- Edad ¹⁴C (*age* ¹⁴C): edad radiométrica (absoluta) expresada en años o en sus múltiplos y calculada a partir de la determinación cuantitativa de la cantidad de ¹⁴C que queda en la materia analizada.
- **Efecto reservorio** (*ocean surface reservoir effect*): corrección necesaria en el paso de edades absolutas ¹⁴C a calendario en muestras oceánicas debido a que el carbono atmosférico tarda un cierto tiempo en integrarse en las aguas superficiales oceánicas. Se ha calculado una media de 400 años, aunque depende del área geográfica.
- **Escudo distal** (*distal shield*): estructura subhorizontal amplia que forma parte de determinados cocolitos y que se orienta hacia el exterior de la célula.
- **Especialista** (*specialist*): organismo que sigue la estrategia biológica de la "k", que se basa en un hábitat estable con alta competitividad entre especies. La tasa de reproducción de estos taxones es baja, el tamaño y la longevidad de los individuos es grande. La población es muy sensible a los cambios ambientales y, por tanto, fácilmente extinguible.
- Espeleotema (*speleothem*): cualquier depósito mineral secundario que se forma en una cueva por la acción del agua.
- **Estadio isotópico marino** (*Marine Isotopic Stage*): periodo de tiempo caracterizado por un volumen de hielo global determinado, definido a partir de curvas isotópicas de oxígeno de foraminíferos bentónicos profundos del Pacífico ecuatorial.

Estratificación de la columna de agua (*stratification in the seawater column*): es la aparición de dos o varias capas horizontales de agua en el mar como consecuecia de diferencias en la densidad (temperatura y salinidad).

Euritermal (eurithermal): organismo capaz de tolerar amplios rangos de temperatura.

- Eutrófico (eutrophic): referente a altas cantidades de nutrientes y productividad.
- **Evento isotópico** (*isotopic event*): cambio brusco en los valores registrados en las curvas de isótopos de oxígeno de foraminíferos. Puntos máximos o mínimos de determinados subestadios isotópicos.
- Fitoplancton (*phytoplankton*): grupo de plantas flotantes, normalmente algas microscópicas. Son los organismos autótrofos que forman parte del plancton.
- Frente (*front*): o zona frontal. Es la superficie de contacto entre dos masas de agua que presentan propiedades diferentes.
- **Indicador paleoclimático/paleoceanográfico** (*paleoceanographic proxy*): indicador cuantificable de cambio climático, contenido en un archivo climático y que cubre un intervalo temporal anterior a la existencia de mediciones instrumentales del clima.
- **Insolación** (*insolation*): cantidad de radiación solar que alcanza la parte externa de la atmósfera terrestre. La insolación varía con la latitud, la estación, el momento del día y las condiciones atmosféricas.
- Loess: sedimentos de tamaño arcilla y limo, sin estructura, depositados por el viento en ambientes periglaciales.
- **Método de los Análogos Modernos** (*Modern Analog Technique -MAT*): método estadístico de estimación de paleotemperaturas, que da una analogía directa entre una asociación de foraminíferos planctónicos fósiles y una base de datos moderna. Da la medida de una distancia estadística que indica el grado de similitud entre la muestra fósil y los datos actuales. La media de las temperaturas de los análogos más cercanos a una muestra es tomada como temperatura de ésta.
- Milenario (millennial): que ha durado uno o varios milenios.
- **Modelo de predicción climática** (*climate prediction models*): Representación matemática de las propiedades y los procesos atmosféricos y oceánicos, que trata de describir el sistema climático terrestre y de predecir su evolución en el futuro, tanto a nivel global como en un área geográfica determinada.
- **Monzón** (*monsoon*): vientos periódicos que soplan en determinados lugares y que cambian de sentido según la estación a causa de diferencias en las tasas de calentamiento y enfriamiento de mares y zonas continentales.
- **Morfotipo** (*morphotype*): grupo dentro de un taxón cuyos individuos son diferenciados de los demás integrantes del taxón por características morfológicas especiales.
- Nutriclina (nutricline): rango de profundidades en el que el gradiente de concentración de nutrientes es máximo.
- Oligotrófico (oligotrophic): referido a baja productividad y contenido en nutrientes de las aguas.
- "*Ooze*": o fango pelágico, es el sedimento pelágico que consiste en, como mínimo, un 30 % de restos esqueléticos de organismos pelágicos, calcáreos o silíceos, siendo el resto minerales arcillosos.
- **Oportunista** (*opportunist*): organismo que sigue la estrategia biológica de la "r". Los taxones oportunistas se adaptan a los cambios de clima y de cantidad de nutrientes respondiendo a condiciones favorables mediante una alta tasa de reproducción. Además, colonizan continuamente hábitats efímeros.
- Óptimo Climático (*Climatic Optimum*): periodo tras la Terminación Ib, de aproximadamente 2.000 años de duración, en el que las temperaturas globales fueron hasta 2 °C superiores a las actuales.
- **Organismos bentónicos** (*benthic organisms*): son todos los organismos que viven sobre o en el interior del substrato que forma el lecho marino. Éste puede consistir en sedimentos disgregados, roca o madera. Los organismos bentónicos se presentan en gran número en las zonas costeras y disminuyen a mayor profundidad.
- **Organismos planctónicos** (*planktonic organisms*): organismos que viven flotando en el mar o en aguas dulces y cuyo movimiento está sujeto principalmente al de las masas de agua en las que viven.
- Paleoceanografía (Paleoceanography): ciencia que estudia la evolución de las condiciones ambientales de los

mares y océanos en el pasado, es decir, el cambio en los procesos físicos, químicos y biológicos que se producen en su seno y su interacción con las tierras emergidas.

- **Paleoclimatología** (*Paleoclimatology*): estudio de los cambios climáticos sucedidos en el pasado geológico y de sus causas.
- Paleoecología (Paleoecology): estudio de las interrelaciones entre los organismos fósiles y su medio.
- **Pequeña Edad del Hielo** (*Little Ice Age*): periodo histórico entre 1400 y 1900 (aproximadamente) en el que las temperaturas del hemisferio norte fueron más bajas que las actuales, especialmente en Europa.
- **Picnoclina** (*pycnocline*): horizonte de la columna de agua en el que se produce un incremento rápido de la densidad con la profundidad.
- **Productividad** (*productivity*): cantidad de materia orgánica sintetizada por los organismos marinos a partir de partículas inorgánicas por unidad de área y por unidad de tiempo.
- **Productores primarios** (*primary producers*): todos los organismos que son capaces de sintetizar materia orgánica a partir de compuestos inorgánicos sencillos. La fotosíntesis es el principal mecanismo de producción primaria.
- **Programa Analyseries 1.1** (*Analyseries 1.1 programme*): programa (ejecutable únicamente con el sistema operativo de Macintosh o por medio de simuladores en PC) diseñada para facilitar el estudio de registros paleoclimáticos. Las aplicaciones principales son la construcción de modelos de edad, el cálculo de las series de insolación y el análisis espectral, para el que ofrece varias posibilidades (Paillard *et al.*, 1996).
- Programa Calib 4.4 (*Calib. 4.4 programme*): programa de calibración de edades ¹⁴C a edades de calendario basado en la calibración INTCAL 98, a partir del estudio de corales, sedimentos laminados, testigos de hielo y correcciones del campo magnético. Se accede libremente a través de internet en las direcciones http://depts.washington.edu/qil (Calib 4.1) y http://radiocarbon.pa.qub.ac.uk/calib/calib.html (Calib. 4.4).
- **Puente** (*bridge*): en el grupo de *Gephyrocapsa*, barra elevada por encima del escudo distal que cruza el área central. El ángulo que forma con el eje mayor del cocolito sirve de criterio de clasificación.
- **Relación** δ^{18} **O** (δ^{18} **O** curve): este parámetro se obtiene del cálculo de la relación entre las dos formas isotópicas estables del oxígeno (18 **O** y 16 **O**) incluidas dentro de la composición química de los restos carbonatados biogénicos de los sedimentos. La relación δ^{18} **O** se halla mediante la expresión

$$\delta^{18}O = \frac{\left[{}^{18}O/{}^{16}O\right]_{M} - \left[{}^{18}O/{}^{16}O\right]_{P}}{\left[{}^{18}O/{}^{16}O\right]_{P}}$$

siendo M la muestra y P un patrón estándar internacional.

Secular (centennial): que sucede o se repite cada siglo. Que dura un siglo, o desde hace siglos.

- **Surgencia** (*upwelling*): ascensión o afloramiento de aguas profundas ricas en nutrientes hacia zonas superficiales, normalmente a causa de divergencia en las masas de aguas superficiales por la dirección de los vientos o incluso por la batimetría del fondo oceánico.
- **Taxón** (*taxon*): nivel o rango de las subdivisiones que se aplican en la sistemática biológica, desde la especie, que se toma como unidad, hasta el tronco o tipo de organización.
- **Teoría de Milankovitch** (*Milankovitch Theory*): teoría de las glaciaciones, formulada en 1941 por el matemático yugoslavo Milutin Milankovitch, y que se basa en que los cambios climáticos son el resultado de fluctuaciones geográficas y temporales en la distribución de la insolación. Estas fluctuaciones están determinadas por las oscilaciones orbitales de la Tierra.
- **Terminación** (*termination*): Intervalo de aproximadamente 10.000 años de derretimiento rápido de los casquetes de hielo con el que concluye un periodo más largo (aproximadamente, 90.000 años) de crecimiento lento de estos

mismos casquetes.

- **Termoclina** (*thermocline*): rango de profundidades por debajo de la superficie del agua en donde el gradiente de temperatura es máximo.
- **Transporte Ekman** (*Ekman transport*): en ciertas condiciones, dada una dirección de viento concreta, se produce como respuesta un transporte de las masas de agua más superficiales en ángulo recto al de la dirección del viento, causando divergencia en la superficie que es compensada por el ascenso de aguas profundas.
- **Zona eufótica** (*euphotic zone*) o **zona fótica superior** (*upper photic zone*): zona de la columna de agua, de espesor variable con la latitud. El límite inferior es la profundidad en la que la cantidad de luz desciende hasta el 10 %.
- **Zona fótica (eufótica)** (*photic zone*): parte del océano en la que hay suficiente penetración de la luz para que se pueda producir la fotosíntesis. El límite superior es la superficie del mar y el inferior es la profundidad en la que la cantidad de luz desciende hasta el 1 %.
- **Zooplancton** (*zooplankton*): término que agrupa a los organismos heterótrofos (herbívoros y predadores) que forman parte del plancton.

ABREVIATURAS UTILIZADAS

A continuación, se enumeran alfabéticamente las abreviaturas usadas en esta Tesis Doctoral. Los vocablos en **negrita** se utilizan en el texto. Si proceden de términos en inglés, se indica primero su significado en castellano y posteriormente -entre paréntesis y en *cursiva*- la versión inglesa. Los términos procedentes del latín se escriben en *cursiva*, y en *cursiva* si son los utilizados en el texto.

AA- abundancias absolutas de cocolitos AABW- agua profunda antártica (de Antarctic Bottom Water) ADN- ácido dexosirribonucleico AIW- agua antártica intermedia (de Antartic Intermediate Water) AMS- espectrómetro de masas por aceleración (de Accelerated Mass Spectrometer) años cal. BP- edad en años de calendario (de Before Present) BA- Bølling-Allerød Be- (símbolo químico) berilio **BW**- ancho de banda (de *Band Width*) C- (símbolo químico) carbono Ca- (símbolo químico) calcio CEREGE- Centro Europeo de Investigación y de Enseñanza de Geociencias del Medio Ambiente (de Centre Européen de Recherche et d'Enseignement de Géosciences de l'Environnement) **CI**- intervalo de confianza (de *Confidence Interval*) CLIVAR- Programa de Variabilidad Climática y Predicción (de Climate Variability and Predictability) cm- centímetros (unidad de longitud) cm/s- centímetros por segundo (unidad de velocidad) cm/ka- centímetros por kiloaño (unidad informal de tasa de sedimentación) CNRS- Centro Nacional francés de Investigación Científica (de Centre National de la Recherche Scientifique) **CSIC**- Consejo Superior de Investigaciones Científicas cocolitos/g- cocolitos por gramo (unidad informal de abundancia de cocolitos) cocolitos/cm²·ka- cocolitos por centímetro cuadrado por kiloaño (unidad informal de flujo de cocolitos) com. pers.- comentario personal dC- después de Cristo (sistema de edad actual)

dex.- dextrorsa DMS- sulfuro de dimetilo (de Dimethyl Sulphide) **DO-** evento Dansgaard-Oeschger DSDP- Programa de Perforación en Océanos Profundos (de Deep-Sea Drilling Program) E- este (punto cardinal) ed(s).- editor(es) EMDW- agua profunda del Mediterráneo oriental (de Eastern Mediterranean Deep Water) ENSO- fenómeno de El Niño y oscilación del Pacífico (de El Niño-Southern Oscillation) et al.- y colaboradores (del latín, et alter) e.g.- por ejemplo (del latín, exempli gratia) Fig(s).- figura(s) GISP2- proyecto de perforación en el casquete de Groenlandia (de Greenland Ice Sheet Project 2) GRIP- proyecto de perforación en el casquete de Groenlandia (de Greenland Ice Core Project) g- gramos (unidad de masa) g/cm³- gramos por centímetro cúbico (unidad de densidad) °- grados (de longitud y latitud, unidad de medida de un ángulo) °C- grados centígrados (unidad de medida de la temperatura) H- (símbolo químico) hidrógeno H- evento Heinrich IGBP- Programa Internacional Geosfera-Biosfera (de International Geosphere-Biosphere Programme) IMAGES- Programa Internacional de Estudio de los Cambios Climáticos Globales en Sedimentos Marinos (de International Marine Past Global Changes Study) IRD- detritus arrastrados por icebegs (de Ice Rafted Detritus) Ist.- Interestadial Dansgaard-Oeschger ka- kilo años (mil años) km- kilómetro (unidad de longitud) LIW- agua intermedia levantina (de Levantine Intermediate Water) M- Meteor (barco oceanográfico alemán) m- metro (unidad de longitud) mbsf- metros por debajo de la superficie del mar (de meters below sea floor) m/s- metros por segundo (unidad de velocidad) mm- milímetro (unidad de longitud) MAW- agua atlántica modificada (de Modified Atlantic Water) MD- Marion Dufresne (barco oceanográfico francés) MAT- método de los análogos modernos (de Modern Analog Method) Mg- (símbolo químico) magnesio μm- micrómetros ("micras") (unidad de longitud) ml- mililitros (unidad de capacidad) MIS- estadio isotópico marino (de Marine Isotopic Stage) MIW- aguas intermedias mediterráneas (de Mediterranean Intermediate Water) MO- microscopio óptico MOW- corriente de salida mediterránea (de Mediterranean Outflow Water) N- norte (punto cardinal) N- (símbolo químico) nitrógeno n- célula haploide Na- (símbolo químico) sodio NADW- agua profunda noratlántica (de North Atlantic Deep Water) NAIW- agua intermedia noratlántica (de North Atlantic Intermediate Water) NASW- agua superficial del Atlántico norte (de North Atlantic Surface Water) NC- corriente del norte (de Northern Current) ng/g- nanogramos por gramo (unidad informal de concentración)

O- (símbolo químico) oxígeno **ODP-** Programa de Perforación Oceánica (de Ocean Drilling Program) ONU- Organización de las Naciones Unidas ORL- capa rica en materia orgánica (de Organic Rich Layer) PAGES- Cambios Globales Pasados (de Past Global Changes) PDB- estándar isotópico de belemnites de la Fm. Pee Dee (Cretácico de los EEUU) (de Pee Dee Belemnite) pH- expresión de la concentración de iones de hidrógeno PVC- policloruro de vinilo (de polyvinyl chloride) S- sur (punto cardinal) S1- sapropel 1 SEM- microscopio electrónico de barrido (de Scanning Electron Microscope) Si- (símbolo químico) silicio sin.- sinistrorsa (enrollamiento hacia la izquierda, levógira) s.l.- sensu lato (latín, sentido amplio) SPECMAP- curva modelo de isótopos de oxígeno (de Mapping Species Variability in Global Climate Project) **sp.**- especie (sin determinar) spp.- varias especies Sr- (símbolo químico) estroncio s.s.- sensu strictu (latín, sentido estricto del término) Sv- Sverdrup $(10^6 \text{m}^3/\text{s})$ (unidad de caudal) SU- Suroît (barco oceanográfico francés) TAC- tasa de acumulación de cocolitos T1a- Terminación 1a T1b- Terminación 1b TSM- temperatura superficial marina TOC- carbono orgánico total (de Total Organic Carbon) U- (símbolo químico) uranio UMG- Último Máximo Glacial unid. SI- unidades del Sistema Internacional var.- variedad vol.- volumen W- oeste (punto cardinal) WCRP- Programa Mundial de Investigaciones Climáticas (de World Climatic Research Programme) WIW- aguas intermedias de invierno (de Winter Intermediate Waters) W/m²- watios por metro cuadrado (unidad de insolación) WMDW- agua profunda del Mediterráneo occidental (de Western Mediterranean Deep Water) **YD**- Younger-Dryas ZFI- Zona Fótica Inferior ZFM- Zona Fótica Media **ZFS**- Zona Fótica Superior %- por ciento, por centaje ‰- por mil >- mayor <- menor 2n- célula diploide

ÍNDICE DE PÁGINAS DE INTERNET

Las direcciones de internet que se detallan a continuación han sido consultadas durante la realización de esta Tesis Doctoral

CLIVAR http://www.clivar.org/ IGBP http://www.igbp.kva.se/cgi-bin/php/frameset.php PAGES http://www.pages.unibe.ch/ WCRP http://www.mo.ch/web/wcrp/wcrp-home.html IMAGES http://www.images-pages.org INA (International Nannoplankton Association) http://www.nhm.ac.uk/hosted_sites/ina/ EMIDAS (Electronic Microfossil Image Database System) http://www.emidas.ethz.ch/ NASA (Visible Earth) http://www.visibleearth.nasa.gov/ ODP (Ocean Drilling Program) http://www-odp.tamu.edu/ PANGAEA (base de datos alemana) http://www.pangaea.de/ Programa Calib 4.4 http://radiocarbon.pa.qub.ac.uk/calib/calib.html Diccionario electrónico de la Real Academia de la Lengua http://buscon.rae.es/diccionario/drae.htm Otras:

http://www.co2science.org/dictionary/define.htm

APÉNDICE IV

ARCHIVOS ELECTRÓNICOS ADJUNTOS A ESTA MEMORIA

El CD-ROM adosado a la cubierta de esta Memoria de Tesis Doctoral contiene los archivos de datos obtenidos durante este trabajo de investigación. Además, se adjunta una versión electrónica de esta Memoria. Todos los archivos se presentan en formato pdf.

- Memoria Tesis Doctoral Elena Colmenero Hidalgo

- Datos de este estudio

Biometría de Emiliania huxleyi

- Testigo SU90-08 (norte de las Islas Azores, océano Atlántico)
- Testigo M39029-7 (golfo de Cádiz, océano Atlántico)
- Testigo MD95-2043 (mar de Alborán, Mediterráneo occidental)

Recuento de cocolitos de los testigos estudiados

Margen ibérico

- Testigo M39029-7 (golfo de Cádiz, océano Atlántico)
 Pres 29/7 nos: recuentos generales, estimación de cocolitos por campo visual
 Pres 29/7 %: abundancias relativas y Relación N
 - Pres 29/7 AA: abundancias absolutas totales y para cada taxón identificado
- Testigo MD95-2043 (mar de Alborán, Mediterráneo occidental)
 Pres 2043 nos: recuentos generales, estimación de cocolitos por campo visual
 Pres 2043 %: abundancias relativas y Relación N

Pres 2043 AA: abundancias absolutas totales y para cada taxón identificado

- Testigo MD99-2343 (mar Catalano-Balear, Mediterráneo occidental)

Pres 2343 nos: recuentos generales, estimación de cocolitos por campo visual Pres 2343 %: abundancias relativas y Relación N

Pres 2343 AA: abundancias absolutas totales y para cada taxón identificado

Mar de Arabia

- Testigo ODP722B (cordillera submarina Owens)
 - Pres 722 nos: estimaciones de abundancia/preservación y de disolución/recrecimento, recuentos generales, relación taxones zona fótica inferior/zona fótica superior

Pres 722 %: abundancias relativas

Pres 722 AA: abundancias relativas y absolutas de los grupos de taxones más significativos, abundancias absolutas totales, flujos totales, índice de diversidad

- Testigo ODP723A-B (margen continental de Omán)

Pres 723 nos: estimaciones de abundancia/preservación y de disolución/recrecimento, recuentos generales, relación taxones zona fótica inferior/zona fótica superior

Pres 723 %: abundancias relativas

Pres 723 AA: abundancias relativas y absolutas de los grupos de taxones más significativos, abundancias absolutas totales, flujos totales, índice de diversidad

BIBLIOGRAFÍA

BIBLIOGRAFÍA

- Abrantes, F. (1988). Diatom productivity peak and increased circulation during latest Quaternary: Alboran Basin (western Mediterranean). *Marine Micropaleontology*, **13**, 79-96.
- Abrantes, F., Meggers, H., Nave, S., Bollman, J., Palma, S., Sprengel, C., Henderiks, J., Spies, A., Salgueiro,
 E., Moita, T. y Neuer, S. (2002). Fluxes of micro-organisms along a productivity gradient in the Canary
 Islands region (29°N): implications for paleoreconstructions. *Deep-Sea Research II*, 49, 3599-3629.
- Ahagon, N., Tanaka, Y. y Ujiié, H. (1993). Florisphaera profunda, a possible nannoplankton indicator of late Quaternary changes in sea-water turbidity at the northwestern margin of the Pacific. Marine Micropaleontology, 22 (3), 255-273.
- Alcober, J. y Jordan, R.W. (1997). An interesting association between *Neosphaera coccolithomorpha* and *Ceratolithus cristatus* (Haptophyta). *European Journal of Phycology*, **32**, 91-93.
- Allen, J.R., Brandt, U., Brauer, A., Hubberten, H.-W., Huntley, B., Keller, J., Kraml, M., Mackensen, A., Mingram, J., Negendank, J., Nowaczyk, N.R., Oberhänsli, H., Watts, W.A., Wulf, S. y Zolitschka, B. (1999). Rapid environmental changes in southern Europe during the last glacial period. *Nature*, 400, 740-743.
- Alley, R.B., Mayewsky, P.A., Sowers, T., Stuiver, M., Taylor, K.C. y Clark, P.U. (1997). Holocene climatic instability: A prominent, widespread event 8,200 yr ago. *Geology*, 25, 483-486.
- Almogi-Labin, A., Schmiedl, G., Hemleben, C., Siman-Tov, R., Segl, M. y Meischner, D. (2000). The influence of the NE winter monsoon on productivity changes in the Gulf of Aden, NW Arabian Sea, during the last 530 ka as recorded by foraminifera. *Marine Micropaleontology*, **40**, 295-319.
- Altabet, M.A., Higginson, M.J. y Murray, D.W. (2002). The effect of millennial-scale changes in Arabian Sea denitrification on atmospheric CO₂. *Nature*, **415**, 159-162.
- Álvarez, M.C., Flores, J.-A., Sierro, F.J., Diz, P., Francés, G., Pelejero, C. y Grimalt, J.O. (2002). Dinámica superficial en la Ría de Vigo durante los últimos 3000 años puesta de manifiesto a través de los cocolitofóridos y biomarcadores. *Geogaceta*, **32**, 207-210.
- Ambar, I. y Howe, M.R. (1979a). Observations of the Mediterranean Outflow-I. Mixing in the Mediterranean Outflow. *Deep-Sea Research*, **26** (A), 535-554.
- Ambar, I. y Howe, M.R. (1979b). Observations of the Mediterranean Outflow-II. The deep circulation in the vicinity of the Gulf of Cadiz. *Deep-Sea Research*, **26** (A), 555-568.
- An, Z., Kutzbach, J.E., Prell, W.L. y Porter, S.C. (2001). Evolution of Asian monsoons and phased uplift of the Himalaya-Tibetan plateau since late Miocene times. *Nature*, **411**, 62-66.
- Anderson, D.M. y Prell, W.L. (1991). Coastal upwelling gradient during the late Pleistocene. En: Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results, 117 (W.L. Prell, N. Niitsuma et al., eds.), College Station, Tejas, 265-281.
- Anderson, D.M., Brock, J.C. y Prell, W.L. (1992). Physical upwelling processes, upper ocean environment and the sediment record of the southwest monsoon. En: *Upwelling Systems: Evolution Since the Early Miocene* (C.P. Summerhayes, W.L. Prell y K.-C. Emeis, eds.), *Geological Society Special Publication*, Londres, 64, 121-129.
- Andrews, J.T. y Giraudeau, J. (2003). Multi-proxy records showing significant Holocene environmental

variability: the inner N. Iceland shelf (Húnaflói). Quaternary Science Reviews, 22, 175-193

- Andruleit, H.A. y Rogalla, U. (2002). Coccolithophores in surface sediments of the Arabian Sea in relation to environmental gradients in surface waters. *Marine Geology*, **186** (3-4), 505-526.
- Andruleit, H.A., von Rad, U., Bruns, A. e Ittekkot, V. (2000). Coccolithophore fluxes from sediment traps in the northeastern Arabian Sea off Pakistan. *Marine Micropaleontology*, **38**, 285-308.
- Ariztegui, D., Asioli, A., Lowe, J.J., Trincardi, F., Vigliotti, L., Tamburini, F., Chondrogianni, C., Accorsi, C.A., Bandini Mazzanti, M., Mercuri, A.M., van der Kaars, S., McKenzie, J.A. y Oldfield, F. (2000).
 Palaeoclimate and the formation of sapropel S1: inferences from Late Quaternary lacustrine and marine sequences in the central Mediterranean region. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 158, 215-240.
- Baas, J.H., Mienert, J., Abrantes, F. y Prins, A. (1997). Late Quaternary sedimentation on the Portuguese continental margin: climate-related processes and products. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 130, 1-23.
- Backman, J. y Shackleton, N.J. (1983). Quantitative biochronology of Pliocene and Early Pleistocene calcareous nannofossils from the Atlantic, Indian and Pacific Oceans. *Marine Micropaleontology*, 8, 141-170.
- Baker, P.A., Seltzer, G.O., Fritz, S.C., Dunbar, R.B., Grove, M.J., Tapia, P.M., Cross, S.L., Rowe, H.D. y Broda, J.P. (2001). The history of South America tropical precipitation for the past 25,000 years. *Science*, 291, 640-643
- Baldini, J.U.L., McDermott, F. y Fairchild, I.J. (2002). Structure of the 8200-year cold event revealed by a speleothem trace element record. *Science*, **296**, 2203-2206.
- Baraza, J. y Nelson, C.H. (1992). Clasificaciones y dinámica de formas de fondo en el golfo de Cádiz: implicaciones de la corriente profunda mediterránea en los procesos sedimentarios durante el Pliocuaternario. III Congreso Geológico de España, VIII Congreso Latinoamericano de Geología, Salamanca - Simposios, Ed. Univ. de Salamanca, 2, 477-486.
- Baraza, J., Nelson, C.H. y Maldonado, A. (1990). Factors controlling Pliocene-Quaternary sedimentation on the Gulf of Cadiz continental slope, Spain. *AAPG Bulletin*, **74** (5), 604-605.
- Baraza, J., Ercilla, G. y Nelson, C.H. (1999). Potential geological hazards on the eastern Gulf of Cadiz slope (SW Spain). *Marine Geology*, **155** (1-2), 191-215.
- Bárcena, M.A., Cacho, I., Abrantes, F., Sierro, F.J., Grimalt, J.O. y Flores, J.-A. (2001). Paleoproductivity variations related to climatic conditions in the Alboran Sea (Western Mediterranean) during the last glacial-interglacial transition: the diatom record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 167, 337-357.
- Bárcena, M.A., Fabrés, J., Flores, J.-A. y Sierro, F.J. (2003). Atlantic influence on the Alboran Sea surface productivity. One year of sediment trap record. En: *Volumen especial del 4° Simposio sobre el Margen Continental Ibérico Atlántico* (F. Vilas, B. Rubio, J.B. Diez, G. Francés, M.A. Bernabeu, E. Fernández, D. Rey y G. Rosón, eds.), *Thalassas*, 19 (2a), 87-88.
- Bard, E., Hamelin, B., Fairbanks, R.G. y Zindler, A. (1990). Calibration of ¹⁴C timescale over the past 30,000 years using mass spectrometric U-Th ages from Barbados corals. *Nature*, **345**, 405–409.
- Bard, E., Rostek, F., Turon, J.-L. y Gendreau, S. (2000). Hydrological impact of Heinrich Events in the subtropical Northeast Atlantic. *Science*, **289**, 1321-1324.

- Baretta-Bekker, J.G., Duursma, E.K. y Kuipers, B.R. (eds.) (1992). *Encyclopedia of Marine Sciences. Springer-Verlag*, Berlin, 1-311.
- Bassinot, F.C., Beaufort, L., Vincent, E., Labeyrie, L.D., Rostek, F., Müller, P.J., Quidelleur, X. y Lancelot, Y. (1994). Coarse fraction fluctuations in pelagic carbonate sediments from the tropical Indian Ocean: a 1500-kyr record of carbonate dissolution. *Paleoceanography*, 9 (4), 579-600.
- Bassinot, F.C., Labeyrie, L.D. y la tripulación científica a bordo (1996). A coring cruise of the R/V Marion Dufresne in the North Atlantic Ocean and Norwegian Sea. Informe no publicado. LSCE, laboratorio mixto CNRS-CEA, Francia. Datos disponibles en la base de datos Pangea (ver direcciones de internet, Apéndice III).
- Baumann, K.-H., Andruleit, H.A. y Su, X. (1998). Comparison of different preparation techniques for quantitative nannofossil studies. *Journal of Nannoplankton Research*, **20** (2), 75-80.
- Beaufort, L. (1991). Adaptation of the random settling method for quantitative studies of calcareous nannofossils. *Micropaleontology*, **37**, 415-418.
- Beaufort, L. (1996). Dynamics of the monsoon in the equatorial Indian Ocean over the last 260,000 years. *Quaternary International*, **31**, 13-18.
- Beaufort, L. y Heussner, S. (2001). Seasonal dynamics of calcareous nannoplankton on a West European continental margin: the Bay of Biscay. *Marine Micropaleontology*, **43**, 27-55.
- Beaufort, L., Lancelot, Y., Camberlin, P., Cayre, O., Vincent, E., Bassinot, F. y Labeyrie, L. (1997). Insolation cycles as major control of Equatorial Indian Ocean primary production. *Science*, **278**, 1451-1454.
- Beaufort, L., de Garidel-Thoron, T., Mix, A.C. y Pisias, N.G. (2001). ENSO-like forcing on oceanic primary production during the late Pleistocene. *Science*, **293**, 2440-2444.
- Beaufort, L., de Garidel-Thoron, T., Linsley, B., Oppo, D. y Buchet, N. (2003). Biomass burning and oceanic primary production estimates in the Sulu Sea area over the last 380 kyr and the East Asian monsoon dynamics. *Marine Geology*, **201**, 53-65.
- Becquey, S. y Gersonde, R. (2002). Past hydrographic and climatic changes in the Subantartic Zone of the South Atlantic - The Pleistocene record from ODP Site 1090. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **182** (3-4), 221-239.
- Bethoux, J.P. (1980). Mean water fluxes across sections in the Mediterranean Sea, evaluated on the basis of water and salt budgets and of observed salinities. *Oceanologica Acta*, **3**, 79-88.
- Bethoux, J.P. (1984). Paléo-hydrologie de la Mediterranée au cours des derniers 20.000 ans. *Oceanologica Acta*, **7** (1), 43-48.
- Bigg, G.R. y Jiang, D. (1993). Modeling the Late Quaternary Indian Ocean circulation. *Paleoceanography*, 8 (1), 23-46.
- Black, M. (1971). The systematics of coccoliths in relation to the paleontological record. En: The Micropaleontology of the Oceans (B.M. Funnell y W.R. Riedel, eds.), Cambridge University Press, Cambridge, 611-624.
- Blunier, T. Chappellaz, J., Schwander, J., Daellenbach, A., Stauffer, B., Stocker, T.F., Raynaud, D., Jouzel, J., Clausen, H.B., Hammer, C.U. y Johnson, S.J. (1998). Asynchrony of Antarctic and Greenland climate change during the last glacial period. *Nature*, **394**, 739-743.
- Boessenkool, K.P., Brinkhuis, H., Schönfeld, J. y Targarona, J. (2001). North Atlantic sea-surface temperature changes and the climate of Western Iberia during the last deglaciation; a marine palynological approach. *Global and Planetary Change*, **30**, 33–39.

- Bollmann, J. (1997). Morphology and biogeography of the genus *Gephyrocapsa* coccoliths in Holocene sediments. *Marine Micropaleontology*, **29**, 319-350.
- Bollmann, J., Baumann, K.-H. y Thierstein, H.R. (1998). Global dominance of *Gephyrocapsa* coccoliths in the Late Pleistocene: selective dissolution, evolution, or global environmental change? *Paleoceanography*, 13 (5), 517-529.
- Bond, G.C. y Lotti, R. (1995). Iceberg discharges into the North Atlantic on millennial time scales during the Last Deglaciation. *Science*, **267**, 1005-1010.
- Bond, G., Broecker, W., Johnsen, S., McManus, J., Labeyrie, L., Jouzel, J. y Bonani, G. (1993). Correlations between climate records from North Atlantic sediments and Greenland ice. *Nature*, **365**, 143-147.
- Bond. G., Showers, W., Cheseby, M., Lotti, R., Almasi, P., deMenocal, P., Priore, P., Cullen, H., Hajdas, I. y Bonani, G. (1997). A pervasive millennial-scale cycle in North Atlantic Holocene and glacial climates. *Science*, 278, 1257-1266.
- Bond, G.C., Showers, W., Elliot, M., Evans, M., Lotti, R., Hajdas, I., Bonani, G. y Johnson, S. (2000). The North Atlantic's 1-2 kyr climate rhythm: relation to Heinrich Events, Dansgaard/Oeschger Cycles and the Little Ice Age. En: *Mechanisms of global climate change at millennial time scales* (P.U. Clark, R.S. Webb y L.D. Keigwin, eds.), *Geophysical Monograph series, American Geophysical Union*, Washington D.C., **112**, 35-58.
- Bond, G., Kromer, B., Beer, J., Muscheler, R., Evans, M.N., Showers, W., Hoffmann, S., Lotti-Bond, R., Hajdas, I. y Bonani, G. (2001). Persistent solar influence on North Atlantic climate during the Holocene. *Science*, 294, 2130-2136.
- Bormans, M., Garret, C. y Thompson, K.R. (1986). Seasonal variability of the surface inflow through the Strait of Gibraltar. *Oceanologica Acta*, **9** (4), 403-414.
- Bornemann, A., Aschwer, U. y Mutterlose, J. (2003). The impact of calcareous nannofossils on the pelagic carbonate accumulation across the Jurassic-Cretaceous boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **199**, 187-228.
- Bouldoire, X., Beaufort, L., Cayre, O., Vincent, E., Lancelot, Y. y Shackleton, N.J. (1996). Stratification of the photic zone in the North Atlantic during Heinrich Events recorded by planktonic microfossils. *EOS*, *Transactions, American Geophysical Union, Fall Meeting Supplement*, 77 (46), F21.
- Bout-Roumazeilles, V., Cortijo, E., Labeyrie, L. y Debrabant, P. (1999). Clay mineral evidence of nepheloid layer contributions to the Heinrich layers in the northwest Atlantic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **146**, 211-228.
- Bown, P.R. y Young, J.R. (1998a). Introduction. En: *Calcareous nannofossil biostratigraphy* (P.R. Bown, ed.), *Chapman & Hall*, Londres, 1-15.
- Bown, P.R. y Young, J.R. (1998b). Techniques. En: *Calcareous nannofossil biostratigraphy* (P.R. Bown, ed.), *Chapman & Hall*, Londres, 16-28.
- Boyle, E.A. y Keigwin, L. (1987). North Atlantic thermohaline circulation during the past 20,000 years linked to high-latitude surface temperature. *Nature*, **330**, 35-40.
- Bralower, T.J., Bown, P.R. y Siesser, W. (1991). Significance of Upper Triasic nannofossils from the Southern Hemisphere (ODP Leg 122, Wombat Plateau, NW Australia). *Marine Micropaleontology*, **17**, 119-154.
- Brand, L.E. (1984). The salinity tolerance of forty-six marine phytoplankton isolates. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **18**, 543-556.

- Brand, L.E. (1994). Physiological ecology of marine coccolithophores. En: *Coccolithophores* (A. Winter y W.G. Siesser, eds.), *Cambridge University Press*, Cambridge, 39-49.
- Bréhéret, J. (1978). Formes nouvelles quaternaires et actuelles de la famille des Gephyrocapsaceae (Coccolithophorides). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Serie D*, **287**, 599-601.
- Broecker, W.S. y Denton, G.H. (1989). The role of ocean-atmosphere reorganizations in glacial cycles. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **53**, 2465-2501.
- Broecker, W., Bond, G., Klas, M., Clark, E. y McManus, J. (1992). Origin of the Northern Atlantic's Heinrich Events. *Climate Dynamics*, **6**, 265-273.
- Broerse, A.T.C., Brummer, G.-J.A. y van Hinte, J.E. (2000). Coccolithophore export production in response to monsoonal upwelling off Somalia (northwestern Indian Ocean). *Deep-Sea Research II*, **47**, 2179-2205.
- Bukry, D. (1973). Coccolith stratigraphy, Eastern Equatorial Pacific, Leg 116 Deep Sea Drilling Project. En: Initial Reports of the Deep-Sea Drilling Project, 16 (T.H. van Andel, G. R. Heat et al., eds.), U. S. Government Printing Office, Washington, 653-712.
- Bukry, D. (1974). Coccoliths as paleosalinity indicators -evidence from the Black Sea. *Memoirs of the American Association of Petroleum Geologists*, **20**, 353-363.
- Cachão, M. y Moita, M.T. (1995). *Coccolithus pelagicus*, a sort of productivity proxy? *Abstracts of the 6*th *International Nannoplankton Conference*, Copenhague, 33-34.
- Cachão, M. y Moita, M.T. (2000). *Coccolithus pelagicus*, a productivity proxy related to moderate fronts off Western Iberia. *Marine Micropaleontology*, **39**, 131-155.
- Cachão, M., Drago, T., Silva, A.D., Moita, M.T., Oliveira, A. y Naughton, F. (2002). The secret (estuarine?) life of *Helicosphaera carteri*: preliminary results. *Journal of Nannoplankton Research*, **24** (2), 76-77.
- Cacho Larscoz, I. (2000). Respuesta del mediterráneo Occidental a los cambios climáticos rápidos de los últimos 50.000 años. Análisis de biomarcadores moleculares. Tesis Doctoral, Universitat de Barcelona, Barcelona, 1-147.
- Cacho, I., Grimalt, J.O., Pelejero, C., Canals, M., Sierro, F.J., Flores, J.-A. y Shackleton, N. (1999). Dansgaard-Oeschger and Heinrich event imprints in the Alboran Sea paleotemperatures. *Paleoceanography*, 14 (6), 698-705.
- Cacho, I., Grimalt, J.O., Sierro, F.J., Shackleton, N. y Canals, M. (2000). Evidence for enhanced thermohaline circulation during rapid climatic coolings. *Earth and Planetary Science Letters*, **183**, 417-429.
- Cacho, I., Grimalt, J.O., Canals, M., Sbaffi, L., Shackleton, N., Schönfeld, J. y Zahn, R. (2001). Variability of the western Mediterranean Sea surface temperature during the last 30,000 years and its connection with the northern hemisphere climatic changes. *Paleoceanography*, **16** (1), 40-52.
- Cacho, I., Grimalt, J.O. y Canals, M. (2002). Response of the Western Mediterranean Sea to rapid climatic variability during the last 50,000 years: a molecular biomarker approach. *Journal of Marine Systems*, 33-34, 253-272.
- Calvo, E., Villanueva, J., Grimalt, J.O., Boelaert, A. y Labeyrie, L. (2001). New insights into the glacial latitudinal temperature gradients in the North Atlantic. Results from U^{K'}₃₇ sea surface temperatures and terrigenous inputs. *Earth and Planetary Science Letters*, **188**, 509-519.
- Caralp, M.-H. (1988). Late Glacial to recent deep-sea benthic foraminifera from the Northeastern Atlantic (Cadiz Gulf) and Western Mediterranean (Alboran Sea): paleoceanographic results. *Marine Micropaleontology*, **13**, 265-289.

- Cavalier-Smith, T. (1981). Eucaryote kingdoms, seven or nine? BioSystems, 14, 461-481.
- Cavalier-Smith, T. (1986). The Kingdom Chromista: origins and systematics. En: *Progress in Phycological Reseach* (F.E. Round y D.J. Chapman, eds.), *Biopress Ltd.*, Bristol, **4**, 309-347.
- Chappell, J. (2002). Sea level changes forced ice breakouts in the Last Glacial cycle: new results from coral terraces. *Quaternary Science Reviews*, **21**, 1229-1240.
- Chen, F.H., Bloemendal, J., Wang, J.M., Li, J.J. y Oldfield, F. (1997). High-resolution multi-proxy climate records from Chinese loess: evidence for rapid climatic changes over the last 75 kyr. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **130**, 323-335.
- Chen, F.H., Qiang, M.R., Feng, Z.D., Wang, H.B. y Bloemendal, J. (2003). Stable East Asia monsoon climate during the Last Interglacial (Eemian) indicated by paleosol S1 in the western part of the Chinese Loess Plateau. *Global and Planetary Change*, 36, 171-179.
- Clemens, S.C. y Prell, W.L. (1991). One million year record of summer monsoon winds and continental aridity from the Owen Ridge (Site 722), northwest Arabian Sea. En: *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*, **117** (W.L. Prell, N. Niitsuma *et al.*, eds.), College Station, Tejas, 365-388.
- Clemens, S.C. y Prell, W.L. (2003). A 350,000 year summer-monsoon multi-proxy stack from the Owen Ridge, Northern Arabian Sea. *Marine Geology*, **201**, 35-51.
- Clemens, S., Prell, W., Murray, D., Shimmield, G. y Weedon, G. (1991). Forcing mechanisms of the Indian Ocean monsoon. *Nature*, **353**, 720-725.
- Clemens, S.C., Murray, D.W. y Prell, W.L. (1996). Nonstationary phase of the Plio-Pleistocene Asian monsoon. *Science*, **274**, 943-948.
- Cohen, C.L.D. y Reinhardt, P. (1968). Coccolithophorids from the Pleistocene Caribbean deep-sea core CP-28. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, **131**, 289-304.
- Comas, M.C., Platt, J.P., Soto, J.I. y Watts, A.B. (1999). The origin and tectonic history of the Alboran basin: insights from Leg 161 results. En: *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*, 161 (R. Zahn, M.C. Comas y A. Klaus, eds.), College Station, Tejas, 555-580.
- Cramp, A. y O'Sullivan, G. (1999). Neogene sapropels in the Mediterranean: a review. *Marine Geology*, **153**, 11-28.
- Cros, L., Kleijne, A., Zeltner, A., Billard, C. y Young, J.R. (2000). New examples of holococcolithheterococcolith combination coccospheres and their implications for coccolithophorid biology. *Marine Micropaleontology*, **39**, 1-34.
- Cros, M.L. (2002). *Planktonic coccolithophores of the NW Mediterranean* (Tesis Doctoral, Universidad de Barcelona). *Publicacions de la Universitat de Barcelona*, Barcelona, 1-181.
- Currie, R.I., Fisher, A.E. y Hargreaves, P.M. (1973). Arabian Sea upwelling. En: *The Biology of the Indian Ocean* (B. Zeitscher y S.A. Gerlach, eds.), *Springer-Verlag*, Nueva York, 18-36.
- Dabrio, C.J., Zazo, C., Goy, J.L., Sierro, F.J., Borja, F., Lario, J., González, J.A. y Flores, J.-A. (2000). Depositional history of estuarine infill during the late postglacial transgression (Gulf of Cadiz, Southern Spain). *Marine Geology*, **162**, 381-404.
- Dansgaard, W., Johnsen, S.J., Clausen, H.B., Dahl-Jensen, N.S., Hammer, C.U., Hvidberg, C.S., Steffensen, J.P., Sveinbjörnsdottir, A.E., Jouzel, J. y Bond, G. (1993). Evidence for general instability of past climate from a 250-kyr ice-core record. *Nature*, **364**, 218-220.
- D'Arrigo, R., Buckley, B., Kaplan, S. y Woollett, J. (2003). Interannual to multidecadal modes of Labrador

climate variability inferred from tree rings. Climate Dynamics, 20, 219-228

- Davies, R., Cartwright, J., Pike, J. y Line, C. (2001). Early Oligocene initiation of North Atlantic Deep Water formation. *Nature*, **410**, 917-920.
- de Abreu, L., Shackleton, N.J., Schönfeld, J., Hall, M. y Chapman, M. (2003). Millennial-scale oceanic climate variability of the Western Iberian margin during the last two glacial periods. *Marine Geology*, 196, 1-20.
- Deflandre, G. (1947). *Braarudosphaera* nov. gen., type d'une famille nouvelle de Coccolithophorides actuels a elements composites. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*, **225**, 439-441.
- de Garidel-Thoron, T., Beaufort, L., Linsley, B.K. y Dannenmann, S. (2001). Millennial-scale dynamics of the East Asian winter monsoon during the last 200,000 years. *Paleoceanography*, **16**, 1-12.
- Dennison, J.M. y Hay, W.W. (1967). Estimating the needed sampling area for subaquatic ecological studies. *Journal of Paleontology*, **4** (3), 706-708.
- Dowdeswell, J.A., Elverhoi, A., Andrews, J.T. y Hebbeln, D. (1999). Asynchronous deposition of ice-rafted layers in the Nordic Seas and North Atlantic Ocean. *Nature*, **400**, 348-351.
- Emeis, K.-C., Anderson, D.M., Doose, H. y Schulz-Bull, D. (1995). Sea-surface temperatures and the history of monsoon upwelling in the Northwest Arabian Sea during the last 500,000 years. *Quaternary Research*, 43, 355-361.
- Emiliani, C. (1955). Pleistocene temperatures. Journal of Geology, 63, 538-578.
- Esposito, P. (1999). Le associazioni a nannofossili calcarei del Pleistocene superiore-Olocene dei Golfi di Gaeta, Pozzuoli e Salerno (Mar Tirreno). Biocronologia e Ricostruzione paleoclimatica. Tesis Doctoral, Universita' degli studi di Napoli "Federico II", Nápoles, 1-153.
- Fairbanks, R.G. (1989). 17,000-year glacio-eustatic sea level record: influence of glacial melting rates on the Younger-Dryas event and deep-ocean circulation. *Nature*, **342**, 637-642.
- Fatela, F. y Taborda, R. (2003). Confidence limits of species proportions in microfossil assemblages. *Marine Micropaleontology*, **45**, 169-174.
- Faugères, J.-C., Gonthier, E. y Stow, D.A.V. (1984). Contourite drift molded by Mediterranean outflow. *Geology*, **12**, 296-300.
- Faugères, J.-C., Gonthier, E., Peypouquet, J.-P., Pujol, C. y Vergnaud-Grazzini, C. (1986). Distribution et variations des courants de fond sur la ride de Faro (golfe de Cadix); témoins des modifications des échanges Méditerranée-Atlantique au Quaternaire récent. *Bulletin de la Société Géologique de France*, II (3), 423-432.
- Fincham, M.J. y Winter, A. (1989). Paleoceanographic interpretations of coccoliths and oxygen-isotopes from the sediment surface of the southwest Indian Ocean. *Marine Micropaleontology*, **13**, 325-351.
- Findlay, C.S. y Flores, J.-A. (2000). Subtropical Front fluctuations south of Australia (45°09'S, 146°17'E) for the last 130 ka years based on calcareous nannoplankton. *Marine Micropaleontology*, **40**, 403-416.
- Findlay, C.S. y Giraudeau, J. (2000). Extant calcareous nannoplankton in the Australian Sector of the Southern Ocean (austral summers 1994 and 1995). *Marine Micropaleontology*, **40**, 417-439.
- Flores, J.-A. y Sierro, F.J. (1997). Revised technique for calculation of calcareous nannofossil accumulation rates. *Micropaleontology*, **43** (3), 321-324.
- Flores, J.-A., Gersonde, R. y Sierro, F.J. (1999). Pleistocene fluctuations in the Agulhas Current Retroflection

based on the calcareous plankton record. Marine Micropaleontology, 37, 1-22.

- Flores, J.-A., Bárcena, M.A. y Sierro, F.J. (2000). Ocean-surface and wind dynamics in the Atlantic Ocean off Northwest Africa during the last 140 000 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 161, 459-478.
- Flores, J.-A., Therón, R. y Sierro, F.J. (2001). Reconstruction of surface water dynamics in the China Sea during the last 130,000 yrs using coccolithophores and biomarkers: application of data mining and visualization techniques. En: *Abstracts of the 7th International Conference on Paleoceanography* (H. Okada, ed.), Sapporo, 102-103.
- Flores, J.-A., Sierro, F.J., Vázquez, A. y Zamarreño, I. (1993). Late Quaternary coccoliths from a western Mediterranean core: paleoceanographic and paleoenvironmental implications. *INA Newsletter*, **13** (5), 63.
- Flores, J.-A., Sierro, F.J., Francés, G., Vázquez, A. y Zamarreño, I. (1997). The last 100,000 years in the Western Mediterranean: sea surface water and frontal dynamics as revealed by coccolithophores. *Marine Micropaleontology*, 29, 351-366.
- Flores, J.-A., Marino, M., Sierro, F.J., Hodell, D.A. y Charles, C.D. (2003). Calcareous plankton dissolution pattern and coccolithophore assemblages during the last 600 kyr at ODP Site 1089 (Cape Basin, South Atlantic): paleoceanographic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **196**, 409-426.
- Font, J. (1990). A comparison of seasonal winds with currents on the continental slope of the Catalan Sea (Northwestern Mediterranean). *Journal of Geophysical Reseach*, **95** (C2), 1537-1545.
- Font, J., Salat, J. y Tintoré, J. (1988). Permanent features of the circulation in the Catalan Sea. *Oceanologica Acta*, **9**, 51-57.
- Gaarder, K.R. (1970). Three new taxa of Coccolithineae. Nytt Magasin for Botanikk, 17 (2), 113-126.
- Gary, M., McAfee, R. y Wolf, C.L. (eds.) (1972). *Glossary of Geology. American Geological Institute*, Washington D.C., 1-805.
- Gartner, S. (1977). Calcareous nannofossil biostratigraphy and revised zonation of the Pleistocene. *Marine Micropaleontology*, **2**, 1-25.
- Geitznauer, K.R., Roche, M.B. y McIntyre, A. (1977). Coccolith biogeography from North Atlantic and Pacific surface sediments. En: *Oceanic Micropaleontology*, 2 (A.T.S. Ramsay, ed.), *Academic Press*, Nueva York, 973-1008.
- Giraudeau, J. (1992). Distribution of recent nannofossils beneath the Benguela system: southwest African continental margin. *Marine Geology*, **108**, 219-237.
- Giraudeau, J., Monteiro, P.M.S. y Nikodemus, K. (1993). Distribution and malformation of living coccolithophores in the northern Benguela upwelling system off Namibia. *Marine Micropaleontology*, 22, 93-110.
- Giunta, S., Negri, A., Morigi, C., Capotondi, L., Combourieu-Nebout, N., Emeis, K.C., Sangiorgi, F. y Vigliotti, L. (2003). Coccolithophorid ecostratigraphy and multi-proxy paleoceanographic reconstruction in the Southern Adriatic Sea during the last deglacial time (Core AD91-17). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **190**, 39-59.
- Gonthier, E., Faugères, J.C. y Stow, D.A.V. (1984). Contourite facies of the Faro Drift, Gulf of Cadiz. En: *Fine-Grained sediments; deep-water processes and facies* (D.A.V. Stow y D.J.W. Piper, eds.), *Geological Society Special Publications*, Londres, 15, 275-292.

- Gran, H.H. (1912). Pelagic plant life. En: *The Depths of the Ocean* (J. Murray y J. Hjort, eds.), *MacMillan*, Londres, 307-386.
- Gran, H.H. y Braarud, T. (1935). A quantitative study of the phytoplankton in the Bay of Fundy and the Gulf of Maine (including observations on hydrography, chemistry and turbidity). *Journal of the Biological Board of Canada*, **1**, 279-467.
- Green, J.C., Course, P.A. y Tarran, G.A. (1996). The life-cycle of *Emiliania huxleyi*: a brief review and a study of relative ploidy levels analysed by flow cytology. *Journal of Marine Sciences*, **9**, 33-44.
- Grousset, F.E., Joron, J.L., Biscaye, P.E., Latouche, C., Treuill, M., Maillet, N., Faugères, J.-C. y Gonthier, E. (1988). Mediterranean Outflow through the Strait of Gibraltar since 18,000 years B. P.: mineralogical and geochemical arguments. *Geo-Marine Letters*, **8**, 25-34.
- Grousset, F.E., Labeyrie, L., Sinko, J.A., Cremer, M., Bond, G., Duprat, J., Cortijo, E. y Huon, S. (1993). Patterns of the ice-rafted detritus in the glacial North Atlantic (40-55°N). *Paleoceanography*, **8** (2), 175-192.
- Grousset, F.E., Pujol, C., Labeyrie, L., Auffret, G. y Boelaert, A. (2000). Were the North Atlantic Heinrich events triggered by the behaviour of the European ice sheets? *Geology*, **28** (2), 123-126.
- Grousset, F.E., Cortijo, E., Huon, S., Hervé, L., Richter, T., Burdloff, D., Duprat, J. y Weber, O. (2001). Zooming in on Heinrich layers. *Paleoceanography*, **16** (3), 240-259.
- Gupta, A.K., Anderson, D.M. y Overpeck, J.T. (2003). Abrupt changes in the Asian southwest monsoon during the Holocene and their links to the North Atlantic Ocean. *Nature*, **421**, 354-357.
- Haeckel, E. (1894). Systematische Phylogenie der Protisten und Pflanzen. Reimer, Berlín.
- Halldal, P. y Markali, J. (1955). Electron microscope studies on coccolithophorids from the Norwegian Sea, the Gulf Stream and the Mediterranean. *Avhandlinger utgitt av det Norske Videnskapsakademi i Oslo I. Mat,-Naturvid. Klasse*, **1**, 1-30.
- Haug, G.H., Günther, D., Peterson, L.C., Sigman, D.M., Hughen, K.A. y Aeschlimann, B. (2003). Climate and the collapse of Maya civilization. *Science*, **299**, 1731-1735.
- Hay, W.W. (1977). Calcareous nannofossils. En: *Oceanic Micropaleontology*, **2** (A.T.S. Ramsay, ed.), *Academic Press*, Nueva York, 1055-1200.
- Hay, W.W., Mohler, H.P. y Wade, M.E. (1966). Calcareous nannofossils from Nal'chick (northwest Caucasus). *Eclogae Geologicae Helvetiae*, **59**, 379-399.
- Hay, W.W., Mohler, H.P., Roth, P.H., Schmidt, R.R. y Boudreaux, J.E. (1967). Calcareous nannoplankton zonation of the Cenozoic of the Gulf Coast and Caribbean-Antillean area, and transoceanic correlation. *Transactions of the Gulf Coast Association of Geological Societies*, **17**, 428-480.
- Heburn, G.W. y La Violette, P.E. (1990). Variations in the structure of the anticyclonic gyres found in the Alboran Sea. *Journal of Geophysical Research*, **95** (C2), 1599-1613.
- Heezen, B.C. y Johnson, G.L. (1969). Mediterranean Undercurrent and microphysiography west of Gibraltar. *Bulletin de l'Institut Oceanographique de Monaco*, **67**, 1382-1477.
- Heilemann, K (2000). Hydrodynamische Änderungen des Mittelmeerausstromwassers und deren Abbildung in den Sedimenten des Iberischen Kontinentalhangs. Tesis Doctoral, Christian-Albrechts-Universität, Kiel, 1-116.
- Heinrich, H. (1988). Origin and consequences of cyclic ice rafting in the Northeast Atlantic Ocean during the past 130,000 years. *Quaternary Research*, **29**, 142-152.

- Hernández-Molina, F.J., Somoza, L. y Lobo, F. (2000). Seismic stratigraphy of the Gulf of Cadiz continental shelf: a model for Late Quaternary very high-resolution sequence stratigraphy and response to sea-level fall. In: *Sedimentary Responses to Forced Regressions* (D. Hunt y R.L. Gawthorpe, eds.). *Geological Society of London Special Publications*, Londres, **172**, 329-362.
- Hernández-Molina, F.J., Somoza, L., Rey, J. y Pomar, L. (1994). Late Pleistocene-Holocene sediments on the Spanish continental shelves: model for very high resolution sequence stratigraphy. *Marine Geology*, 120, 129-174.
- Hibberd, D.J. (1976). The ultrastructure and taxonomy of the Chrysophyceae and Prymnesiophyceae (Haptophyceae): a survey with some new observations on the ultrastructure of the Crysophyceae. *Botanical Journal of the Linnaean Society*, **72**, 55-80.
- Hinnov, L.A., Schulz, M. y Yiou, P. (2002). Interhemispheric space-time attributes of the Dansgaard-Oeschger oscillations between 100 and 0 ka. *Quaternary Science Reviews*, **21**, 1213–1228.
- Hong, Y.T., Hong, B., Lin, Q.H., Zhu, Y.X., Shibata, Y., Hirota, M., Uchida, M., Leng, X.T., Jiang, H.B., Xu,
 H., Wang, H. y Yi, L. (2003). Correlation between Indian Ocean summer monsoon and North Atlantic climate during the Holocene. *Earth and Planetary Science Letters*, 211, 371-380.
- Honjo, S. (1976). Coccoliths: production, transportation and sedimentation. *Marine Micropaleontology*, 1 (1), 65-79.
- Honjo, S. (1977). Biogeography and provincialism of living coccolithophorids in the Pacific Ocean. En: Oceanic Micropaleontology, 2 (A.T.S. Ramsay, ed.), Academic Press, Nueva York, 951-972.
- Hu, F.S., Kaufman, D., Yoneji, S., Nelson, D., Shemesh, A., Huang, Y., Tian, J., Bond, G., Clegg, B. y Brown, T. (2003). Cyclic variation and solar forcing of Holocene climate in the alaskan subartic. *Science*, **301**, 1890-1893.
- Imbrie, J., Hays, J.D., Martinson, D.G., McIntyre, A., Mix, A.C., Morley, J.J., Pisias, N.G., Prell, W.L. y Shackleton, N.J. (1984). The orbital theory of Pleistocene climate: support from a revised chronology of the marine δ¹⁸O record. En: *Milankovitch and Climate*, I (A. Berger, J. Imbrie, J. Hays, G. Kukla y B. Saltzman, eds.), *D. Reidel*, Massachussets, 269-305.
- Ivanova, E., Schiebel, R., Singh, A.D., Schmiedl, G., Niebler, H.S. y Hemleben, C. (2003). Primary production in the Arabian Sea during the last 135 000 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 197, 61-82.
- Jafar, S.A. y Martini, E. (1975). On the validity of the calcareous nannoplankton genus *Helicosphaera*. *Senckenbergiana Lethaea*, **56**, 381-397.
- Janofske, D. (1992). Calcareous nannofossils of the Alpine Upper Triasic. En: Nannoplankton Research, 1 (B. Hamrsmîd y J.R. Young, eds.), Knihovnicka ZPZ, 14a, 87-109.
- Jerkovic, L. (1970). *Noëlaerhabdus* nov. gen. type d'une nouvelle famille de Coccolithophoridés fossiles: Noëlaerhabdaceae du Miocène supérieur de Yougoslavie. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences de Paris. Serie D - Sciences Naturelles*, **270**, 468-470.
- Johnsen, S.J., Clausen, H.B., Dansgaard, W., Fuhrer, N., Gundestrup, N.S., Hammer, C.U., Iverson, P., Jouzel, J., Stauffer, B. y Steffensen, J.P. (1992). Irregular glacial interestadials recorded in a new Greenland ice core. *Nature*, **359**, 311-313.
- Johnson, R.G. (1997). Climate control requires a dam at the Strait of Gibraltar. *EOS, Transactions, American Geophysical Union*, **78** (27), 277-281.

- Jordan, R.W. y Chamberlain, A.H.L. (1993). *Vexillarius cancellifer* gen. et sp. nov. and its possible affinities with other living coccolithophorids. En: *Nannoplankton Research*, **2** (B. Hamrsmîd y J.R. Young, eds.), *Knihovnicka ZPZ*, *14a*, 305-325.
- Jordan, R.W. y Kleijne, A. (1994). A classification system for living coccolithophores. En: *Coccolithophores* (A. Winter y W.G. Siesser, eds.), *Cambridge University Press*, Cambridge, 83-105.
- Jordan, R.W., Zhao, M., Elington, G. y Weaver, P.P.E. (1996). Coccolith and alkenone stratigraphy and paleoceanography at an upwelling site off NW Africa (ODP 658C) during the last 130,000 years. En: *Microfossils and Oceanic Environments* (R. Whatley y A. Moguilevsky, eds.), *Univ. Wales, Aberystwyth Press*, Aberystwyth, 111-130.
- Kamptner, E. (1927). Beitrag zur Kenntnis adriatischer Coccolithophoriden. *Archiv für Protistenkunde*, **58**, 173-184.
- Kamptner, E. (1943). Zur Revision der Coccolithineen-Spezies Pontosphaera huxleyi Lohm. Anzeiger der (Kaiserlichen) Akademie der Wissenschaften. Mathematische-Naturwissenschaftliche Klasse. Wien, 80, 43-49.
- Kamptner, E. (1950). Über den submikroscopischen Aufbau der Coccolithen. *Anzeiger der Österreichische Akademie der Wissenschaften. Mathematische-Naturwissenschaftliche Klasse. Wien*, **87**, 152-158.
- Kamptner, E. (1954). Untersuchunger über den Feinbau der Coccolithen. *Archiv für Protistenkunde*, **100**, 1-90.
- Kamptner, E. (1963). Coccolithineen-Skelettreste aus Tiefseeablagerungen des Pazifischen Ozeans. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien*, **66**, 139-204.
- Kaufmann, G. (2003). Stalagmite growth and palaeo-climate: the numerical perspective. *Earth and Planetary Science Letters*, **214**, 251-266.
- Keeling, C.D. y Whorf, T.P. (2000). The 1,800-year oceanic tidal cycle; a possible cause of rapid climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **97** (8), 3814-3819.
- Kelly, D.C., Norris, R.D. y Zachos, J.C. (2003). Deciphering the paleoceanographic significance of Early Oligocene *Braarudosphaera* chalks in the South Atlantic. *Marine Micropaleontology*, **49**, 49-63.
- Kleijne, A. (1992). Extant Rhabdosphaeraceae (coccolithophorids, class Prymnesiophyceae) from the Indian Ocean, Red Sea, Mediterranean Sea and North Atlantic Ocean. *Scripta Geologica*, **100**, 1-63.
- Kleijne, A. (1993). Morphology, taxonomy and distribution of extant coccolithophores (calcareous nannoplankton). Tesis Doctoral. Vrije Universiteit, Amsterdam, 1-321.
- Knappertsbusch, M. (1993). Geographic distribution of living and Holocene coccolithophores in the Mediterranean Sea. *Marine Micropaleontology*, **21**, 219-247.
- Knappertsbusch, M., Cortes, M.Y. y Thierstein, H.R. (1997). Morphologic variability of the coccolithophorid *Calcidiscus leptoporus* in the plankton, surface sediments and from the early Pleistocene. *Marine Micropaleontology*, **30** (4), 293-317.
- Krishna Kumar, K. y Kleeman, R. (1999). Epochal changes in Indian monsoon-ENSO precursors. *Geophysical Research Letters*, **26** (1), 75-78.
- Kroon, D., Beets, K., Mowbray, S., Shimmield, G. y Steens, T. (1990). Changes in northern Indian Ocean monsoonal wind activity during the last 500 ka. *Memorie della Società Geologica Italiana*, 44, 189-207.

- Kutzbach, J.E. (1981). Monsoon climate of the early Holocene: climate experiment with Earths's orbital parameters for 9 000 years ago. *Science*, **214**, 59-61.
- Lancis Sáez, C. (1998). *El nanoplancton calcáreo de las cuencas neógenas orientales de la Cordillera Bética*. Tesis doctoral, Universidad de Alicante, Alicante, 1-841.
- Laskar, J. (1990). The chaotic motion of the solar system. A numerical estimate of the chaotic zones. *Icarus*, **88**, 266-291.
- Lascaratos, A., Wolfgang Roether, W., Nittis, K. y Klein, B. (1999). Recent changes in deep water formation and spreading in the eastern Mediterranean Sea: a review. *Progress in Oceanography*, **44**, 5–36.
- Lauritzen, S.-E. (1995). High-resolution paleotemperature proxy record for the Last Interglaciation based in Norwegian speleothems. *Quaternary Reseach*, **43**, 133-146.
- La Violette, P.E. (1990). The Western Mediterranean Circulation Experiment (WMCE): Introduction. *Journal of Geophysical Research*, **95** (C2), 1511-1514.
- La Violette, P.E., Tintoré, J. y Font, J. (1990). The surface circulation of the Balearic Sea. *Journal of Geophysical Research*, **95** (C2), 1559-1568.
- Lear, C.H., Elderfield, H. y Wilson, P.A. (2003). A Cenozoic seawater Sr/Ca record from benthic foraminiferal calcite and its application in determining global weathering fluxes. *Earth and Planetary Science Letters*, 208, 69-84.
- Lebreiro, S.M., Moreno, J.C., McCave, I.N. y Weaver, P.P.E. (1996). Evidence for Heinrich layers off Portugal (Tore Seamount: 39°N, 12°W). *Marine Geology*, **131**, 47-56.
- Lecal-Schlauder, J. (1950). Notes preliminaires sur les Coccolithophorides d'Afrique du Nord. *Bulletin de la Societe d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord*, **40**, 160-167.
- Lemmermann, E. (1908). Flagellatae, Chlorophyceae, Coccosphaerales und Silicoflagellatae. *Nordisches Plankton. Botanischer Teil* (K. Brandt y C. Apstein, eds.), *Lipsius & Tischer*, Kiel y Leizpig, 1-40.
- Leuschner, D.R. y Sirocko, F. (2000). The low-latitude monsoon climate during Dansgaard-Oeschger cycles and Heinrich Events. *Quaternary Science Reviews*, **19**, 243-254.
- Leuschner, D.R. y Sirocko, F. (2003). Orbital insolation forcing of the Indian Monsoon -a motor for global climate changes? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **197**, 83-95.
- Loeblich, A.R. y Tappan, H. (1978). The coccolithophorid genus *Calcidiscus* Kamptner and its synonyms. *Journal of Paleontology*, **52**, 1390-1392.
- Lohmann, H. (1902). Die Coccolithophoridae, eine Monographie der Coccolithen bildenden Flagellaten, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis des Mittelmeerauftriebs. *Archiv für Protistenkunde*, **1**, 89-165.
- Lohmann, H. (1903). Neue Untersuchungen über den Reichthum des Meeres an Plankton und über die Brauchbartkeit der verschiedenen Fangmethoden. Zugleich auch ein Beitrag zur Kenntnis des Mittelmeerauftriebs. *Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen Abteilung Kiel, N. S.*, **7**, 1-87.
- Lohmann, H. (1912). Untersuchungen über das Pflanzen- und Tierleben deer Hochsee, zugleich ein Bericht über die biologischen Arbeiten auf den Fahrt der "Deutschland" von Bremerhaven nach Buenos-Aires in der Zeit vom 7 Mai bis 7 September 1911. *Veröffentlichungen des Instituts für Meereskunde an der Universität Berlin. Neue Folge. A. Geographisch-naturwissenschaftliche Reihe*, **1**, 1-92.
- Lottaroli, F. (2000). The stratigraphic framework of the Plio/Pleistocene sequence of the offshore Eastern Nile delta (Eastern Mediterranean Egypt). *Journal of Nannoplankton Research*, **22** (2), 119-120.

- Löwemark, L. (2001). Biogenic traces as paleoceanographic indicators in Late Quaternary sediments from the SW Iberian margin (Tesis Doctoral, Universität Kiel, Kiel). *Berichte-Reports Institut für Geowissenschaften*, **14**, 1-138.
- Löwemark, L. y Werner, F. (2001). Dating errors in high-resolution stratigraphy; a detailed X-ray radiograph and AMS-¹⁴C study of *Zoophycos* burrows. *Marine Geology*, **177**, 191-198.
- Löwemark, L. y Schäfer, P. (2003). Ethological implications from a detailed X-ray radiograph and ¹⁴C study of the modern deep-sea *Zoophycos*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **192**, 101-121
- MacAyeal, D.R. (1993a). A low-order model of the Heinrich event cycle. Paleoceanography, 8 (6), 767-773.
- MacAyeal, D.R. (1993b). Binge/purge oscillations of the Laurentide Ice Sheet as a cause of the North Atlantic's Heinrich events. *Paleoceanography*, **8** (6), 775-784.
- Maldonado, A. y Nelson, C.H. (1999). Interaction of tectonic and depositional processes that control the evolution of the Iberian Gulf of Cadiz margin. *Marine Geology*, **155** (1-2), 217-242.
- Margalef, R. (1997). *Our Biosphere*. En: *Excellence in ecology* (O. Kinne, ed.), *Ecology Institute*, Oldendorf/ Luhe (Alemania), **10**, 1-176.
- Manzella, G.M.R. y La Violette, P.E. (1990). The seasonal variation of water mass content in the Western Mediterranean and its relationship with the inflows through the Straits of Gibraltar and Sicily. *Journal of Geophysical Research*, **95** (C2), 1623-1626.
- Markali, J. y Paasche, E. (1955). On two species of *Umbellosphaera*, a new marine coccolithophid genus. *Nytt Magasin for Botanikk*, **4**, 95-100.
- Martínez-Ruiz, F., Paytan, A., Kastner, M., González-Donoso, J.M., Linares, D., Bernasconi, S.M. y Jiménez-Espejo, F.J. (2003). A comparative study of the geochemical and mineralogical characteristics of the S1 sapropel in the western and eastern Mediterranean. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 190, 23-27.
- Martini, E. (1971). Standard Tertiary and Quaternary calcareous nannoplankton zonation. En: Proceedings of the Second Planktonic Conference, Roma 1970, 2 (A. Farinacci, ed.), Edizioni Tecnosciencia, Roma, 739-785.
- Martini, E. y Müller, C. (1972). Nannoplankton aus dem nördlichen Arabischen Meer. "Meteor" Forschungsergebnisse. Reihe C, Geologie und Geophysik, **10**, 63-74.
- Martinson, D.G., Pisias, N., Hays, J.D., Imbrie, J., Moore, T.C. y Shackleton, N.J. (1987). Age dating and the orbital theory of the ice ages: development of a high-resolution 0 to 300,000-years chronostratigraphy. *Quaternary Research*, **27**, 1-29.
- Maslin, M.A., Shackleton, N.J. y Pflaumann, U. (1995). Surface water temperature, salinity, and density changes in the northeast Atlantic during the last 45,000 years: Heinrich events, deep water formation, and climatic rebounds. *Paleoceanography*, **10** (3), 527-544.
- Matsuoka, H. y Okada, H. (1990). Time-progressive morphometric changes of the genus *Gephyrocapsa* in the Quaternary sequence of the tropical Indian Ocean, Site 709. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*, **115** (R.A. Duncan, J. Backman, L.C. Peterson *et al.*, eds.), College Station, Tejas, 255-270.
- Mayer, L., Pisias, N., Janecek, T. y la tripulación científica a bordo (1992). Explanatory notes. En: *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Initial Reports*, **138** (L. Mayer, N. Pisias, T. Janecek *et al.*, eds.), College Station, Tejas, 13-42.

- McIntyre, A. (1967). Coccoliths as paleoclimatic indicators of Pleistocene glaciation. *Science*, **158**, 1314-1317.
- McIntyre, A. y Bé, A.W.H. (1967). Modern Coccolithophoridae of the Atlantic Ocean I. Placoliths and Cyrtoliths. *Deep-Sea Research*, **14**, 561-597.
- McIntyre, A. y Molfino, B. (1996). Forcing of atlantic equatorial and subpolar millennial cycles by precession. *Science*, **274**, 1867-1870.
- McIntyre, A., Bé, A.W.H. y Roche, M.B. (1970). Modern Pacific Coccolithophorida: a paleontological thermometer. *Transactions of the New York Academy of Sciences Series II*, **32** (6), 720-731.
- Medlin, L.K., Barker, G.L.A., Campbell, L., Green, J.C., Hayes, P.K., Marie, D., Wrieden, S. y Vaulot, D. (1996). Genetic characterisation of *Emiliania huxleyi* (Haptophyta). *Journal of Marine Systems*, 9, 13-31.
- Meese, D.A., Gow, A.J., Alley, R.B., Zielinski, G.A., Grootes, P.M., Ram., M., Taylor., K.C., Mayewski.,
 P.A. y Bolzan., J.F. (1997). The Greenland Ice Sheet Project 2 depth-age scale: methods and results. *Journal of Geophysical Reseach*, **102** (C12), 26411-26423.
- Millot, C. (1987). Circulation in the Western Mediterranean Sea. Oceanologica Acta, 10, 143-149.
- Millot, C. (1999). Circulation in the Western Mediterranean Sea. Journal of Marine Systems, 20, 423-442.
- Molfino, B. y McIntyre, A. (1990a). Precessional forcing of nutricline dynamics in the Equatorial Atlantic. *Science*, **249**, 766-769.
- Molfino, B. y McIntyre, A. (1990b). Nutricline variations in the Equatorial Atlantic coincident with the Younger-Dryas. *Paleoceanography*, **5** (6), 997-1008.
- Moreno Caballud, A. (2002). *Registro del aporte de polvo de origen sahariano y de la productividad oceánica en la cuenca del norte de Canarias y en el mar de Alborán*. Tesis Doctoral, Universitat de Barcelona, Barcelona, 1-230.
- Moreno, A., Cacho, I., Canals, M., Prins, M.A., Sánchez-Goñi, M.F., Grimalt, J.O. y Weltje, G.J. (2002). Saharan dust transport and high-latitude glacial climatic variability: the Alboran Sea record. *Quaternary Research*, **58**, 318-328.
- Moros, M., Endler, R., Lackschewitz, K.S., Wallrabe-Adams, H.J., Mienert, J. y Lemke, W. (1997). Physical properties of Reykjanes Ridge sediments and their linkage to high-resolution Greenland Ice Sheet Project 2 ice core data. *Paleoceanography*, **12** (5), 687-695.
- Müller, C. (1976). Tertiary and Quaternary calcareous nannoplankton in the Norwegian-Greenland Sea, DSDP,
 Leg 38. En: *Initial Reports of the Deep-Sea Drilling Project*, 38 (M. Talwani, G. Udintsev *et al.*, eds.),
 U. S. Government Printing Office, Washington, 823-841.
- Müller, P.J., Kirst, G., Ruhland, G., von Storch, I. y Rosell-Melé, A. (1998). Calibration of the alkenone paleotemperature index U^{K'}₃₇ based on core-tops from the eastern South Atlantic and the global ocean (60°N-60°S). *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **62**, 1752-1772.
- Murray, G. y Blackman, V.H. (1898). On the nature of the Coccospheres and Rhabdospheres. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)*, **190**, 427-441.
- Murray, D.W. y Prell, W.L. (1992). Late Pliocene and Pleistocene climatic oscillations and monsoonal upwelling recorded in sediments from the Owen Ridge, northwestern Arabian Sea. En: *Upwelling Systems: Evolution since the Early Miocene* (C.P. Summerhayes, W.L. Prell y K.C. Emeis, eds.), *Geological Society Special Publication*, Londres, 64, 301-321.
- Nagymarosy, A. (2000). Lower Oligocene nannoplankton in anoxic deposits of the central Paratethys. *Journal* of Nannoplankton Research, **22** (2), 128-129.
- Nair, R.R., Ittekkot, V., Manganini, S.J., Ramaswamy, V., Haake, B., Degens, A.T., Desai, B.N. y Honjo, S. (1989). Increased particle flux to the deep ocean related to monsoon. *Nature*, **338**, 749-751.
- Negri, A. y Giunta, S. (2001). Calcareous nannofossil paleoecology in the sapropel S1 of the Eastern Ionian Sea: paleoceanographic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **169**, 101-112.
- Negri, A., Giunta, S., Morigi, C., Capotondi, L. y Emeis, K.C. (2000). A multiproxy approach to understand the Last Deglacial in the Adriatic Sea: the core AD17/91. *Journal of Nannoplankton Research*, **22** (2), 129.
- Nelson, C.H., Baraza, J., Maldonado, A., Rodero, J., Escutia, C. y Barber, J.H. Jr. (1999). Influence of the Atlantic inflow and the Mediterranean outflow currents on late Quaternary sedimentary facies of the Gulf of Cádiz continental margin. *Marine Geology*, **155** (1-2), 99-129.
- Niitsuma, N., Oba, T. y Okada, M. (1991). Oxygen and carbon isotope stratigraphy at Site 723, Oman Margin. En: *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*, **117** (W.L. Prell, N. Niitsuma *et al.*, eds.), College Station, Tejas, 321-341.
- Norris, R.E. (1965). Living cells of Ceratolithus cristatus (Coccolithophorineae). *Archiv für Protistenkunde*, **108**, 19-21.
- Norris, R.E. (1984). Indian Ocean nannoplankton. I. Rhabdosphaeraceae (Prymnesiophyceae) with a review of extant taxa. *Journal of Phycology*, **20**, 27-41.
- Okada, H. (1983). Modern nannofossil assemblages in sediments from coastal and marginal seas along the Western Pacific Ocean. *Utrecht Micropaleontological Bulletin*, **30**, 171-187.
- Okada, H. (2000). An improved filtering technique for calculation of calcareous nannofossil accumulation rates. *Journal of Nannoplankton Research*, **22** (3), 203-204.
- Okada, H. y Honjo, S. (1973). The distribution of oceanic coccolithophores in the Pacific. *Deep-Sea Research*, **20**, 355-374.
- Okada, H. y McIntyre, A. (1977). Modern coccolithophores of the Pacific and North Atlantic Oceans. *Micropaleontology*, **23** (1), 1-55.
- Okada, H. y McIntyre, A. (1979). Seasonal distribution of modern coccolithophores in the western North Atlantic Ocean. *Marine Biology*, **54**, 319-328.
- Okada, H. y Matsuoka, M. (1996). Lower-photic nannoflora as indicator of the late Quaternary monsoonal palaeo-record in the tropical Indian Ocean. En: *Microfossils and Oceanic Environments* (A. Moguilevsky y R. Whatley, eds.), *University of Wales*, Aberystwyth, 231-245.
- Okada, H. y Wells, P. (1997). Late Quaternary nannofossil indicators of climate change in two deep-sea cores associated with the Leeuwin Current off Western Australia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **131** (3-4), 413-432.
- O'Neill-Baringer, M. y Price, J.M. (1999). A review of the physical oceanography of the Mediterranean outflow. *Marine Geology*, **155** (1-2), 63-82.
- Oppo, D.W., Keigwin, L.D., McManus, J.F. y Cullen, J.L. (2001). Persistent suborbital climate variability in marine isotope stage 5 and Termination II. *Paleoceanography*, **16** (3), 280-292.
- Oppo, D.W., McManus, J.F. y Cullen, J.L. (2003). Deep water variability in the Holocene epoch. *Nature*, **422**, 277-278.

- Ostenfeld, C.H. (1899). Über Coccosphaera und einige neue Tintinniden im Plankton des nördlichen Atlantischen Oceans. *Zoologischer Anzeiger*, **22**, 433-439.
- Ostenfeld, C.H. (1900). Über Coccosphaera. Zoologischer Anzeiger, 23, 198-200.
- Parrenin, F. y Paillard, D. (2003). Amplitude and phase of glacial cycles from a conceptual model. *Earth and Planetary Science Letters*, **214**, 243-250.
- Paillard, D.L., Labeyrie, L. y Yiou, P. (1996). Macintosh program performs time-series analyses. *EOS, Transactions, American Geophysical Union*, **77** (39), 379.
- Palanques, A., Plana, F. y Maldonado, A. (1987). Estudio de la material en suspension en el golfo de Cádiz. *Acta Geológica Hispánica*, **21-22**, 491-497.
- Parrilla, G. (1984). Situación del giro anticiclónico en el Mar de Alborán en abril de 1980. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, **1** (2), 106-113.
- Parrilla, G. y Kinder, T.H. (1987). Oceanografía física del mar de Alborán. *Boletín del Instituto Español de Oceanografía*, **4** (1), 133-165.
- Pascher, A. (1910). Chrysomonaden aus dem Hirschberger Grossteiche. *Monographien und Abhandlungen* zur Internationalen Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie, **1**, 66.
- Pelejero, C. (2000). La utilitat dels biomarcadors moleculars per a l'estudi dels canvis climàtics: el cas de la mar de la Xina meridional. Tesis Doctoral, Universitat de Barcelona, Barcelona, 1-326.
- Pelejero, C., Grimalt, J.O., Sarnthein, M., Wang, L. y Flores, J.-A. (1999). Molecular biomarker record of sea surface temperature and climatic change in the South China Sea during the last 140,000 years. *Marine Geology*, **156**, 109-121.
- Peleo-Alampay, A.M., Mead, G.A. y Wei, W. (1999). Unusual Oligocene *Braarudosphaera*-rich layers of the South Atlantic and their paleoceanographic implications. *Journal of Nannoplankton Research*, 21 (1), 17-26.
- Perch-Nielsen, K. (1972). Remarks on Late Cretaceous to Pleistocene coccoliths from the North Atlantic. En: *Initial Reports of the Deep-Sea Drilling Project*, **12** (A.S. Laughton, W.A. Berggren *et al.*, eds.), U. S. Government Printing Office, Washington, 1003-1069.
- Perch-Nielsen, K. (1985a). Mesozoic calcareous nannofossils. En: *Plankton Stratigraphy* (H.M. Bolli, J.B. Saunders y K. Perch-Nielsen, eds.), *Cambridge University Press*, Cambridge, 329-426.
- Perch-Nielsen, K. (1985b). Cenozoic calcareous nannofossils. En: *Plankton Stratigraphy* (H.M. Bolli, J.B. Saunders y K. Perch-Nielsen, eds.), *Cambridge University Press*, Cambridge, 427-555.
- Pérez Folgado, M. (2003). Variabilidad climática orbital y suborbital en el Mediterráneo occidental: análisis de alta resolución del registro micropaleontológico. Tesis Doctoral, Universidad de Salamanca, Salamanca, 1-231.
- Pérez-Folgado, M., Sierro, F.J., Flores, J.-A., Cacho, I., Grimalt, J.O., Zahn, R. y Shackleton, N. (2003). Western Mediterranean planktic foraminifera events and millennial climatic variability during the last 70 kiloyears. *Marine Micropaleontology*, **48**, 49-70.
- Perkins, H., Kinder, T. y La Violette, P. (1990). The Atlantic inflow in the Western Alboran Sea. *Journal of Physical Oceanography*, **20**, 242-263.
- Petit, J.R., Jouzel, J., Raynaud, D., Barkov, N.I., Barnola, J.-M., Basile, I., Bender, M., Chappellaz, J., Davis, M., Delaygue, G., Delmotte, M., Kotlyakov, V.M., Legrand, M., Lipenkov, V.Y., Lorius, C., Pépin, L., Ritz, C., Saltzman, E. y Stievenard, M. (1999). Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature*, **399**, 429 436.

- Piennar, R.N. (1994). Ultrastructure and calcification of coccolithophores. En: *Coccolithophores* (A. Winter y W.G. Siesser, eds.), *Cambridge University Press*, Cambridge, 13-37.
- Pisias, N.G. y Rea, D.K. (1988). Late Pleistocene paleoclimatology of the central equatorial Pacific: sea surface response to the southeast trade winds. *Paleoceanography*, **3**, 21-37.
- Plaza, A.M. (2001). Estudio paleoceanográfico de los testigos TG-7 (dorsal de Nazca-Pacífico) y MD95-2043 (mar de Alborán-Mediterráneo). Tesis Doctoral, Universidad Politécnica de Cataluña, Barcelona, 1-285.
- Poche, F. (1913). Das System der Protozoa. Archiv für Protistenkunde, 30, 125-321.
- Prell., W.L., Imbrie, J., Martinson, D.G., Morley, J.J., Pisias, N.G., Shackleton, N.J. y Streeter, H.F. (1986).
 Graphic correlation of oxygen isotope stratigraphy application to the Late Quaternary. *Paleoceanography*, 1, 137-162.
- Prell, W.L., Niitsuma, N. y la tripulación científica a bordo (1989). Proceedings of the Ocean Drilling Program, Initial Reports, 117 (W.L. Prell, N. Niitsuma et al., eds.), College Station, Tejas, 265-281.
- Principato, M.S., Giunta, S. Corselli, C. y Negri, A. (2003). Late Pleistocene-Holocene planktonic assemblages in three box-cores from the Mediterranean Ridge area (west-southwest of Crete): palaeoecological and palaeoceanographic reconstruction of sapropel S1 interval. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **190**, 61-77.
- Pujol, C. y Vergnaud-Grazzini, C. (1989). Paleoceanography of the Last Deglaciation in the Alboran Sea (Western Mediterranean). Stable isotopes and planktonic foraminiferal records. *Marine Micropaleontology*, **15**, 153-179.
- Pujos-Lamy, A. (1977). Emiliania et Gephyrocapsa (nannoplancton calcaire): biométrie et intérêt biostratigraphique dans le Pleistocène Supérieur marin des Açores. Revista Española de Micropaleontología, 9, 69-84.
- Pujos, A. (1985). Quaternary nannofossils from Goban Spur, Eastern North Atlantic Ocean, Deep Sea Drilling Project Holes 548 and 549A. En: *Initial Reports of the Deep-Sea Drilling Project*, 80 (P.C. Graciansky, C.W. de Poag *et al.*, eds.), U. S. Government Printing Office, Washington, 767-792.
- Pujos, A. (1992). Calcareous nannofossils of Plio-Pleistocene sediments from the northwestern margin of tropical Africa. En: *Upwelling Systems: Evolution since the Early Miocene* (C.P. Summerhayes, W.L. Prell y K.C. Emeis, eds), *Geological Society Special Publication*, Londres, 64, 343-359.
- Raffi, I. y Flores, J.-A. (1995). Pleistocene through Miocene calcareous nannofossils from Eastern Equatorial Pacific Ocean (Leg 138). En: *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*, **138** (N.G. Pisias, L.A. Mayer, T.R. Janecek, A. Palmer-Julson y T.H. van Andel, eds.), College Station, Tejas, 233-286.
- Raffi, I., Backman, J., Rio, D. y Shackleton, N.J. (1993). Plio-Pleistocene nannofossil biostratigraphy and calibration to Oxygen Isotope stratigraphies from Deep Sea Drilling Project Site 607 and Ocean Drilling Program Site 677. *Paleoceanography*, 8, 387-408.
- Rahmstorf, S. (2002). Ocean circulation and climate during the past 120,000 years. Nature, 419, 207-214.
- Rashid, H., Hesse, R. y Piper, D.J.W. (2003). Origin of unusually thick Heinrich layers in ice-proximal regions of the northwest Labrador Sea. *Earth and Planetary Science Letters*, **208**, 319-336.
- Reguera, M.I. (2001). Paleoceanografía y estratigrafía de alta resolución en el golfo de Cádiz en los últimos 40.000 años mediante el estudio de foraminíferos planctónicos. Tesis de Licenciatura, Universidad de Salamanca, Salamanca, 1-188.

- Reguera, M.I., Sierro, F.J., Flores, J.-A., Van der Zwaan, G.J., Francés, G., Cacho, I., Grimalt, J.O. y Shackleton, N.J. Variability of Western Mediterranean deep-water circulation during the last 52 ky: a study of the benthic foraminiferal assemblages in the Alboran Sea. Enviado a *Marine Micropaleontology*.
- Reichart, G.J. y Brinkhuis, H. (2003). Late Quaternary *Protoperidinium* cysts as indicators of paleoproductivity in the northern Arabian Sea. *Marine Micropaleontology*, **49** (4), 303-315.
- Riaux-Gobin, C., Chrétiennot-Dinet, M.-J. y Descolas-Gros, C. (1995). Undamaged sedimented coccolithophorids in a deep environment (continental slope of the Gulf of Lions). *Marine Geology*, **123**, 239-252.
- Rodbell, D.T., Seltzer, G.O., Anderson, D.M., Abbott, M.B., Enfield, D.B. y Newman, J.H. (1999). An ~15,000year record of El Niño-driven alluviation in Southwestern Ecuador. *Science*, **283**, 516-520.
- Rohling, E.J. (1994). Review and new aspects concerning the formation of eastern Mediterranean sapropels. *Marine Geology*, **122**, 1-28.
- Rohling, E.J. y De Rijk, S. (1999). Holocene Climate Optimum and Last Glacial Maximum in the Mediterranean: the marine oxygen isotope record. *Marine Geology*, **153**, 57-75.
- Rohling, E.J., Den Dulk, M., Pujol, C. y Vergnaud-Grazzini, C. (1995). Abrupt hydrographic change in the Alboran Sea (western Mediterranean) around 8000 yrs BP. *Deep-Sea Research I*, **42** (9), 1609-1619.
- Rohling, E.J., Hayes, A., De Rijk, S., Kroon, D., Zachariasse, W.J. y Eisma, D. (1998). Abrupt cold spells in the northwest Mediterranean. *Paleoceanography*, **13** (4), 316-322.
- Rohling, E.J., Mayewski, P.A., Abu-Zied, R.H., Casford, J.S.L. y Hayes, A. (2002). Holocene atmosphereocean interactions: records from Greenland and the Aegean Sea. *Climate Dynamics*, **18**, 587–593.
- Rossignol-Strick, M. (1985) Mediterranean Quaternary sapropels, an inmediate response of the African monsoon to variation of insolation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **49**, 237-263.
- Rostek, F., Bard, E., Beaufort, L., Sonzogni, C. y Ganssen, G. (1997). Sea surface temperature and productivity records for the past 240 kyr in the Arabian Sea. *Deep-Sea Research II*, **44** (6-7), 1461-1480.
- Roth, P.H. (1974). Calcareous Nannoplancton from the Northwestern Indian Ocean, Leg 24, Deep Sea Drilling Program. En: *Initial Reports of the Deep-Sea Drilling Project*, 24 (R.L. Fisher, E.T. Bunce *et al.*, eds.), U. S. Government Printing Office, Washington, 969-994.
- Roth, P.H. (1983). Jurassic and Lower Cretaceous calcareous nannofossils in the western North Atlantic (Site 534): biostratigraphy, preservation, and some observations on biogeography and paleoceanography. En: *Initial Reports of the Deep-Sea Drilling Project*, **76**, (R.E. Sheridan, F.M. Gradstein *et al.*, eds.) *U. S. Government Printing Office*, Washington, 587-621.
- Roth, P.H. (1994). Distribution of coccoliths in oceanic sediments. En: *Coccolithophores* (A. Winter y W.G. Siesser, eds.), *Cambridge University Press*, Cambridge, 199-218.
- Roth, P.H. y Thierstein, H.R. (1972). Calcareous Nannoplakton: Leg 14 of the Deep Sea Drilling Program.
 En: *Initial Reports of the Deep-Sea Drilling Project*, 14 (D.E. Hayes, A.C. Pimm *et al.*, eds.), U. S. Government Printing Office, Washington, 421-486.
- Roth, P.H. y Berger, W.H. (1975). Distribution and dissolution of coccoliths in the south and central Pacific.
 En: *Dissolution of Deep-Sea Carbonates* (W.V. Sliter, A.W.H. Bé y W.H. Berger, eds.), *Cushman Foundation for Foraminiferal Research Special Publication*, Nueva York, 13, 87-113.
- Rothwell, R.G., Reeder, M.S., Anastasakis, G., Stow, D.A.V., Thomson, J. y Kähler, G. (2000). Low sealevel stand emplacement of megaturbidites in the western and eastern Mediterranean Sea. *Sedimentary Geology*, **135**, 75-88

Ruddiman, W.F. (2001). Earths's climate: past and future. W.H. Freeman & Company, Nueva York, 1-465.

- Ruddiman, W.F. y McIntyre, A. (1981). The North Atlantic Ocean during the last deglaciation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **35** (2-4), 145-214.
- Ruddiman, W.F., Raymo, M.E., Martinson, D.G., Clement, B.M. y Backman, J. (1989). Pleistocene evolution: Northern Hemisphere ice sheets and North Atlantic Ocean. *Paleoceanography*, **4**, 353-412.
- Rühlemann, C., Mulitza, S., Müller, P., Wefer, G. y Zahn, R. (1999). Warming of the tropical Atlantic Ocean and slowdown of thermohaline circulation during the last deglaciation. *Nature*, **402**, 511-514.
- Samtleben, C. (1980). Die Evolution der Coccolithophoriden-Gattung *Gephyrocapsa* nach Befunden im Atlantik. *Paläontologische Zeitschrift*, **54**, 91-127.
- Sancetta, C. (1992). Primary production in the glacial North Atlantic and North Pacific Oceans. *Nature*, **360**, 249-251.
- Sánchez-Goñi, M.F., Cacho, I., Turon, J.-L., Guiot, J., Sierro, F.J., Peypouquet, J.-P., Grimalt, J. y Shackleton, N.J. (2002). Synchroneity between marine and terrestrial responses to millennial scale climatic variability during the last glacial period in the Mediterranean region. *Climate Dynamics*, **19**, 95-105.
- Sato, T. y Takayama, T. (1992). A stratigraphical significant new species of the calcareous nannofossil *Reticulofenestra asanoi*. En: *Centenary of Japanese Micropaleontology* (K. Ishizaki y T. Saito, eds.), *Terra Scientific Publications*, Tokio, 457-460.
- Sbaffi, L., Wezel, F.C., Kallel, N., Paterne, M., Cacho, I., Ziveri, P. y Shackleton, N. (2001). Response of the pelagic environment to paleoclimatic changes in the central Mediterranean Sea during the Late Quaternary. *Marine Geology*, **178**, 39-62.
- Schiller, J. (1930). Coccolithineae. En: *Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz* (L. Rabenhorst, ed.), *Akademische Verlagsgesellschaft*, Leizpig, 89-267.
- Schlauder, J. (1945). *Recherches sur les flagellés calcaires de la Baie d'Alger*. Tesis Doctoral, Université d'Alger, Argel, 1-51.
- Schneidermann, N. (1977). Selective dissolution of recent coccoliths in the Atlantic Ocean. En: Oceanic Micropaleontology, 2 (A.T.S. Ramsay, ed.), Academic Press, Nueva York, 1009-1053.
- Schönfeld, J. y Zahn, R. (2000). Late Glacial to Holocene history of the Mediterranean Outflow. Evidence from benthic foraminiferal assemblages and stable isotopes at the Portuguese margin. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology,* **159**, 85-111.
- Schönfeld, J. (2002). A new benthic foraminiferal proxy for near-bottom current velocities in the Gulf of Cadiz, northeastern Atlantic Ocean. *Deep-Sea Reseach I*, **49**, 1853-1875.
- Schott, F., Koltermann, K.P., Stramma, L., Sy, A., Zahn, R., Zenk, W. (1999). North Atlantic 1997, cruise No. 39, 18 April 14 September 1997. *METEOR-Berichte*, **99** (1), 1-197.
- Schubert, C.J., Villanueva, J., Calvert, S.E., Cowie, G.L., von Rad, U., Schulz, H., Berner, U. y Erlenkeuser, H. (1998). Stable phytoplankton community structure in the Arabian Sea over the past 200,000 years. *Nature*, 394, 563-566.
- Schulz, H., von Rad, U. y Erlenkeuser, H. (1998). Correlation between Arabian Sea and Greenland climate oscillations of the past 110,000 years. *Nature*, **393**, 54-57.
- Schwarz, E.H.L. (1894). Coccoliths. Annals and Magazine of Natural History, 14, 341-346.
- Shackleton, N.J. (1967). Oxygen isotope analysis and Pleistocene temperatures re-assessed. *Nature*, **215**, 15-17.

- Shimmield, G.B., Mowbray, S.R. y Weedon, G.P. (1990). A 350-ka history of the Indian Southwest monsoon -evidence from deep-sea cores, Northwest Arabian Sea. *Transactions of the Royal Society of Edinbourgh: Earth Sciences*, **81**, 289-299.
- Shotyk, W., Krachler, M., Martínez-Cortizas, A., Cheburkin, A.K., Emons, H. (2002). A peat bog record of natural, pre-anthropogenic enrichments of trace elements in atmospheric aerosols since 12370 ¹⁴C yr BP, and their variation with Holocene climate change. *Earth and Planetary Science Letters*, **199**, 21-37.
- Sierro, F.J., Bárcena, M.A., Flores, J.-A., Cacho, I., Pelejero, C., Grimalt, J.O. y Shackleton, N.J. (1998). Origin of the youngest western Mediterranean organic-rich layer: productivity or stagnation. En: *Abstracts of the 6th International Conference on Paleoceanography* (F. Abrantes, ed.), Lisboa, 211.
- Sierro, F.J., Flores, J.-A. y Baraza, J. (1999). Late glacial to recent paleoenvironmental changes in the Gulf of Cadiz and formation of sandy contourite layers. *Marine Geology*, **155** (1-2), 157-172.
- Sirocko, F., Sarnthein, M., Lange, H. y Erlenkeuser, H. (1991). Atmospheric summer circulation and coastal upwelling in the Arabian Sea during the Holocene and the last glaciation. *Quaternary Research*, 36, 72-93.
- Sirocko, F., Garbe-Schönberg, D., McIntyre, A. y Molfino, B. (1996). Teleconnections between the subtropical monsoons and high-latitude climates during the last deglaciation. *Science*, **272**, 526-529.
- Sprengel, C. y Young, J.R. (2000). First direct documentation of associations of *Ceratolithus cristatus* ceratoliths, hoop-coccoliths and *Neosphaera coccolithomorpha* planoliths. *Marine Micropaleontology*, **39** (1-4), 39-41.
- Steens, T.N.F., Ganssen, G. y Kroon, D. (1992). Oxygen and carbon isotopes in planktonic foraminifera as indicators of upwelling intensity and upwelling-induced high productivity in sediments from the northwestern Arabian Sea. En: *Upwelling Systems: Evolution since the Early Miocene* (C.P. Summerhayes, W.L. Prell y K.C. Emeis, eds), *Geological Society Special Publication*, Londres, 64, 107-119.
- Steinmetz, J.C. (1994). Sedimentation of coccolithophores. En: *Coccolithophores* (A. Winter y W.G. Siesser, eds.), *Cambridge University Press*, Cambridge, 179-197.
- Stokstad, E. (2001). Myriad ways to reconstruct past climate. Science, 292, 658-659.
- Stow, D.A.V. y Holbrook, J.A. (1984). North Atlantic contourites: an overview. En: *Fine-Grained sediments;* deep-water processes and facies (D.A.V. Stow y D.J.W. Piper, eds.), Geological Society Special Publications, Londres, 15, 245-256.
- Stuiver, M. y Reimer, P.J. (1993). Extended ¹⁴C database and revised Calib. 3.0 ¹⁴C age calibration program. *Radiocarbon*, **35**, 215-230.
- Stuiver, M., Reimer, P.J., Bard, E., Beck, W., Burr, G.S., Hughen, K.A., Kromer, B., McCormac, F.G., van der Plicht, J. y Spurk, M. (1998). INTCAL98 radiocarbon age calibration, 24,000-0 cal BP. *Radiocarbon*, 40, 1041-1083.
- Takahashi, K. y Okada, H. (2001). Paleoceanography for the last 195,000 years in the Solomon Sea (ODP Site 1109) by means of calcareous nannofossils. *Marine Micropaleontology*, **42**, 45-59.
- Thierstein, H.R., Geitznauer, K.R., Molfino, B. y Shackleton, N.J. (1977). Global synchroneity of late Quaternary coccolith datum levels: validation by oxygen isotopes. *Geology*, **5**, 400-404.
- Thouveny, N., Grousset, F., Berné, S., Flores, J.-A., Schönfeld, J. y la tripulación científica a bordo (1999). *Campagne INTERPOLE MD 114 / IMAGES V à bord du Marion Dufresne TOME 3: Leg 5.* Informe de campaña, no publicado. *Les publications de l'Institut Français pour la Recherche et la Technologie Polaires, Les rapports de campagnes à la mer.*

- Tintoré, J., Wang, D.-P. y La Violette, P.E. (1990). Eddies and thermohaline intrusions of the shelf/slope front off the Northeast Spanish coast. *Journal of Geophysical Reseach*, **95** (C2), 1627-1633.
- Tintoré, J., Gomis, D., Alonso, S. y Parrilla, G. (1991). Mesoscale dynamics and vertical motion in the Alboran Sea. *Journal of Physical Oceanography*, **21** (6), 811-823.
- Tuenter, E., Weber, S.L., Hilgen, F.J. y Lourens, L.J. (2003). The response of the African summer monsoon to remote and local forcing due to precession and obliquity. *Global and Planetary Change*, **36**, 219-235.
- van Bleijswijk, J., Van der Wal, P., Kempers, R., Veldhuis, M., Young, J., Muyzer, G., de Vrind-de Jong, E. y Westbroek, P. (1991). Distribution of two types of *Emiliania huxleyi* (Prymnesiophyceae) in the Northeast Atlantic region as determined by immunofluorescence and coccolith morphology. *Journal of Phycology*, 27, 566-570.
- van Kreveld, S.A., Knappertsbusch, M., Ottens, J., Ganssen, G.M. y van Hinte, J.E. (1996). Biogenic carbonate and ice-rafted debris (Heinrich layer) accumulation in deep-sea sediments from a Northeast Atlantic piston core. *Marine Geology*, **131**, 21-46.
- van Kreveld, S., Sarnthein, M., Erlenkeuser, H., Grootes, P., Jung, S., Nadeau, M.J., Pflaumann, U. y Voelker, A. (2000). Potential links between surging ice sheets, circulation changes, and the Dansgaard-Oeschger cycles in the Irminger Sea, 60-18 kyr. *Paleoceanography*, **15** (4), 425-442.
- Vázquez, A. y Zamarreño, I. (1993). Late Quaternary hemipelagic carbonate oozes on the southwestern Balearic slope (Western Mediterranean). *Marine Geology*, **112**, 71-87.
- Vázquez, A., Zamarreño, I., Reyes, E. y Linares, J. (1991). Late Quaternary climatic changes on the southwestern Balearic slope (Western Mediterranean): isotopic, faunal, and mineralogical relationships. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **81**, 215-227.
- Velasco, J.P.B., Baraza, J., Canals, M. y Balón, J. (1996). La depresión periférica y el lomo contourítico de Menorca: evidencias de la actividad de corrientes de fondo al N del Talud Balear. *Geogaceta*, **20** (2), 359-366.
- Vénec-Peyré, M.-T. y Caulet, J.-P. (2000). Paleoproductivity changes in the upwelling system of Socotra (Somali Basin, NW Indian Ocean) during the last 72,000 years: evidence from biological signatures. *Marine Micropaleontology*, 40, 321-344.
- Verbeek, J.W. (1990). Late Quaternary calcareous nannoplankton biostratigraphy for the northern Atlantic Ocean. *Mededelingen Rijks Geologische Dienst*, **44**, 13-43.
- Vergnaud-Grazzini, C., Devaux, M. y Znaidi, J. (1986). Stable isotope "anomalies" in Mediterranean Plistocene records. *Marine Micropaleontology*, **10** (1-3), 35-69.
- Vergnaud-Grazzini, C., Caralp, M., Faugères, J.-C., Gonthier, É., Grousset, F., Pujol, C. y Saliège, J.-F. (1989). Mediterranean outflow through the Strait of Gibraltar since 18,000 years B.P. Oceanologica Acta, 12 (4), 305-324.
- Vink, A., Rühlemann, C., Zonneveld, K., Mulitza, S., Hüls, M. y Willems, H. (2000). Calcareous dinoflagellate cyst as sensitive indicators of rapid climate change: Reflection of Heinrich Events in the western subtropical Atlantic Ocean. *Journal of Nannoplankton Research*, **22** (2), 149-150.
- Vink, A, Brune, A., Höll, C., Zonneveld, K.A.F. y Willems, H. (2002). On the response of calcareous dinoflagellates to oligotrophy and stratification of the upper water column in the equatorial Atlantic Ocean. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **178**, 53-66.
- Voelker, A.H.L. y demás participantes en la reunión científica (2002a). Global distribution of centennial-

scale records for Marine Isotope Stage (MIS) 3: a database. *Quaternary Science Reviews*, **21**, 1185-1212.

- Voelker, A.H.L., Lebreiro, S. Schönfeld, J., Abrantes, F. y Erlenkeuser, H. (2002b). Dansgaard-Oeschger cyclicity in the Eastern Gulf of Cadiz: Synchroneity between surface and deep water response and Greenland temperature? *EOS, Transactions, American Geophysical Union, Fall Meeting Supplement*, 83 (47), OS21A-0183.
- Wallich, G.C. (1877). Observations on the coccosphere. *Annals and Magazine of Natural History*, **19**, 342-350.
- Wang, B. y Lin, H. (2002). Rainy season of the Asian-Pacific summer monsoon. *Journal of Climate*, **15**, 386-398.
- Wang, B., Clemens, S.C. y Liu, P. (2003). Contrasting the Indian and East Asian monsoons: implications on geologic timescales. *Marine Geology*, **201**, 5-21.
- Wang Y.J., Cheng, H., Edwards, R.L., An, Z.S., Wu, J.Y., Shen, C.-C. y Dorale, J.A. (2001). A high-resolution absolute-dated Late Pleistocene monsoon record from Hulu Cave, China. *Science*, **294**, 2345-2348.
- Weaver, P.P.E. y Pujol, C. (1988). History of the last deglaciation in the Alboran Sea (Western Mediterranean) and adjacent North Atlantic as revealed by coccolith floras. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 64, 35-42.
- Weaver, P.P.E., Chapman, M.R., Eglinton, G., Zhao, M., Rutledge, D. y Read, G. (1999). Combined coccolith, foraminiferal and biomarker reconstruction of paleoceanographic conditions over the past 120 kyr in the northern North Atlantic (59°N, 23°W). *Paleoceanography*, **14** (3), 336-349.
- Weber-van Bosse, A. (1901). Études sur les algues de l'Archipel Malaisien III. Note Préliminaire sur les resultats algologíques de l'expédition du Siboga. *Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg*, **17** (2), 126-141.
- Weedon, G.P. y Shimmield, G.B. (1991). Late Pleistocene upwelling and productivity variations in the northwest Indian Ocean deduced from spectral analyses of geochemical data from Sites 722 and 724. En: *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*, **117** (W.L. Prell., N. Niitsuma *et al.*, eds.), College Station, Tejas, 431-443.
- Wei, W. (1988). A new technique for preparing quantitative nannofossil slides. *Journal of Paleontology*, **62** (3), 472-473.
- Wells, P. y Okada, H. (1997). Response of nannoplankton to major changes in sea-surface temperature and movements of hydrological fronts over Site DSDP 594 (south Chatham Rise, southeast New Zealand), during the last 130 ky. *Marine Micropaleontology*, **32**, 341-363.
- Westbroek, P., Brown, C.W., van Bleijswijk, J., Brownlee, C., Brummer, G.C., Conte, M., Egge, J., Fernandez, E., Jordan, R., Knappersbusch, M., Stefels, J., Veldhuis, M., van der Wal., P. y Young J. (1993). A model system approach to biological climate forcing: the example of *Emiliania huxleyi*. *Global and Planetary Change*, **8**, 27-46.
- Winter, A. (1982). Paleoenvironmental interpretation of Quaternary coccolith assemblages from the Gulf of Aqaba (Elat), Red Sea. *Revista de la Sociedad Española de Micropaleontología*, 14, 291-314.
- Winter, A. (1985). Distribution of living coccolithophores in the California Current system, southern California Borderland. *Marine Micropaleontology*, **9**, 385-393.
- Winter, A. y Siesser, W.G. (1994). Atlas of living coccolithophores. En: *Coccolithophores* (A. Winter y W.G. Siesser, eds.), *Cambridge University Press*, Cambridge, 107-159.

- Winter, A., Reiss, Z. y Luz, B. (1979). Distribution of living coccolithophore assemblages in the Gulf of Elat (Aqaba). *Marine Micropaleontology*, **4**, 197-223.
- Winter, A., Jordan, R.W. y Roth, P.H. (1994). Biogeography of living coccolithophores in ocean waters. En: Coccolithophores (A. Winter y W.G. Siesser, eds.), Cambridge University Press, Cambridge, 161-177.
- Wüst, G. (1961). On the vertical circulation of the Mediterranean Sea. *Journal of Gephysical Research*, **66**, 3261-3271.
- Wyrtki, K. (1973). Physical oceanography of the Indian Ocean. En: *The Biology of the Indian Ocean* (B. Zeitscher y S.A. Gerlach, eds.), *Springer-Verlag*, Nueva York, 18-36.
- Young, J.R. (1994). Functions of coccoliths. En: *Coccolithophores* (A. Winter y W.G. Siesser, eds.), *Cambridge University Press*, Cambridge, 63-82.
- Young, J.R. y Westbroek, P. (1991). Genotypic variation in the coccolithophorid species *Emiliania huxleyi*. *Marine Micropaleontology*, **18** (1-2), 5-23.
- Young, J.R. y Bown, P.R. (1997a). Higher classification of calcareous nannofossils. *Journal of Nannoplankton Reseach*, **19** (1), 15-20.
- Young, J.R. y Bown, P.R. (1997b). Cenozoic calcareous nannoplankton classification. *Journal of* Nannoplankton Reseach, **19** (1), 36-47.
- Young, J.R., Bergen, J.A., Bown, P.R., Burnett, J.A., Fiorentino, A., Jordan, R.W., Kleijne, A., Niel, B.E. van, Romein, A.J.T. y von Salis, K. (1997). Guidelines for coccolith and Calcareous nannofossil terminology. *Palaeontology*, **40** (4), 875-912.
- Young, J.R., Davis, S.A., Bown, P.R. y Mann, S. (1999). Coccolith ultrastructure and biomineralisation. *Journal of Structural Biology*, **126**, 195-215.
- Young, J.R., Geisen, M., Cros, L., Kleijne, A., Sprengel, C., Probert, I. y Østengaard, J. (2003). A guide to extant coccolithophore taxonomy. *Journal of Nannoplankton Reseach, Special Issue* 1, 1-125.
- Zahn, R. (2003). Monsoon linkages. Nature, 421, 324-325.
- Zahn, R., Schönfeld, J., Kudrass, H.R., Park, M.H., Erlenkeuser, H. y Grootes, P. (1997). Thermohaline instability in the North Atlantic during meltwater events: Stable isotope and ice-rafted detritus records from core SO75-26KL, Portuguese margin. *Paleoceanography*, **12** (5), 696-710.
- Zazo, C., Goy, J.L., Hillaire-Marcel, C., Gillot, P.Y., Soler, V., González-Delgado, J.-A., Dabrio, C.J. y Ghaleb, B. (2002). Raised marine sequences of Lanzarote and Fuerteventura revisited -a reappraisal of relative sea-level changes and vertical movements in the eastern Canary Islands during the Quaternary. *Quaternary Science Reviews*, 21, 2019-2046.
- Zazo, C., Goy, J.L., Dabrio, C.J., Bardají, T. Hillaire-Marcel, C., Ghaleb, B., González-Delgado, J.-A. y Soler, V. (2003). Pleistocene raised marine terraces of the Spanish Mediterranean and Atlantic coasts: records of coastal uplift, sea-level highstands and climate changes. *Marine Geology*, **194**, 103-133.
- Zeltner, A. (1998). Coccolith fluxes in the central Arabian Sea. *Abstracts of the 7th International Nannoplankton Association Conference*, Puerto Rico.
- Zeltner, A., Schiebel, R. y Hemleben, C. (2000). A comparison of coccolith fluxes from the western, central and eastern Arabian Sea. *Journal of Nannoplankton Research*, **22** (2), 156.
- Ziveri, P. Thunell, R.C. y Rio, D. (1995). Export production of coccolithophores in an upwelling region: Results from San Pedro Basin, Southern California Borderlands. *Marine Micropaleontology*, 24, 335-358.

LÁMINAS FOTOGRÁFICAS

Lámina 1. Emiliania huxleyi (Lohmann) Hay y Mohler, en Hay et al.

Barra de escala = 1 μm

1-6, imágenes digitales de microscopio óptico, nícoles cruzados; 7-15, microfotografías de microscopio electrónico de barrido

- 1. Cocolito de E. huxleyi (>4 µm). Testigo SU90-08, 92 cm (18 ka cal. BP).
- 2. Cocolitos de E. huxleyi (>4 µm). Testigo M39029-7, 223 cm (21,28 ka cal. BP).
- 3. Cocolito de *E. huxleyi* (>4 µm). Testigo MD95-2043, 760 cm (16,6 ka cal. BP).
- 4. Cocolito de *E. huxleyi* (<4 µm). Testigo MD95-2043, 120 cm (4,9 ka cal. BP).
- 5. Cocolito de *E. huxleyi* (<4 µm). Testigo M39029-7, 223 cm (21,28 ka cal. BP).
- 6. Cocolito de E. huxleyi (>4 µm). Testigo MD99-2343, 530 cm (15,43 ka cal. BP).
- 7-8. Vistas distales, cocolitos sub- y sobrecalcificado -respectivamente- de *E. huxleyi* (<4 μm). Testigo M39029-7, 118 cm (12,8 ka cal. BP).
- 9-10. Cocolitos de *E. huxleyi* (<4 μm), presentando sobrecalcificación y calcificación normal, respectivamente. Muestra 324 cm (9,4 ka cal. BP), testigo MD95-2043.
- 11-13. Cocolitos de *E. huxleyi* con calcificación normal, sobrecalcificación y subcalcificación/ disolución parcial en sus escudos distales (>4 μm). Muestra 1140 cm (32,5 ka cal. BP), testigo MD95-2043.
- 14-15. Vistas distales de cocolitos de E. huxleyi (>4 µm). Testigo M39029-7, 162,8 cm (17,13 ka cal. BP).



Lámina 2.

Barra de escala = 1 μ m

1-2, 5-6, imágenes digitales de microscopio óptico, nícoles cruzados; 3-4, 7-8, microfotografías de microscopio electrónico de barrido

1-4. Gephyrocapsa oceanica Kamptner

- 1. Cocolito. Testigo M39029-7, 223 cm (21,28 ka cal. BP).
- 2. Cocolito. Testigo MD95-2043, 1380 cm (40,52 ka cal. BP).
- 3. Vista distal de cocolito de *G. oceanica*. Se aprecia la robustez característica del puente en esta especie. Testigo MD95-2043, 324 cm (9,4 ka cal. BP).
- 4. Vista ligeramente lateral del escudo distal de un cocolito de *G. oceanica*. Se aprecia la estructura de placas superpuestas del anillo exterior. Testigo M39029-7, 118 cm (12,8 ka cal. BP).

5-8. Grupo de "small" Gephyrocapsa

- 5. Cocolitos. Testigo M39029-7, 223 cm (21,28 ka cal. BP).
- 6. Cocolito. Testigo MD95-2043, 1380 cm (40,52 ka cal. BP).
- Cocolito en vista distal. Se observa la estructura en enrejado del área central y la ligereza del puente, mientras que las placas del anillo exterior están totalmente soldadas entre sí. Testigo M39029-7, 118 cm (12,8 ka cal. BP).
- 8. Vista distal de cocolito, en la que se aprecia la estructura del puente, que tapa casi por completo el área central. Testigo MD95-2043, 324 cm (9,4 ka cal. BP).



Lámina 3.

Barra de escala = 1 μ m

1-2, 5-7, imágenes digitales de microscopio óptico (1-2 y 5, nícoles cruzados; 6-7, fases); 3-4, 8, microfotografías de microscopio electrónico de barrido

1-4. Gephyrocapsa muellerae Bréhéret

- 1. Cocolito. Testigo M39029-7, 223 cm (21,28 ka cal. BP).
- 2. Cocolito. Tanto en esta imagen como en la anterior se observa que el ángulo que forma el puente con el eje mayor del placolito es inferior a 30°. Testigo MD95-2043, 1380 cm (40,52 ka cal. BP).
- Cocolito en vista distal. A diferencia de *G. oceanica*, *G. muellerae* presenta un puente y un anillo central relativamente ligeros. Se aprecia también la estructura en enrejado del área central. Testigo MD95-2043, 324 cm (9,4 ka cal. BP).
- 4. Vista distal de cocolito. Testigo M39029-7, 118 cm (12,8 ka cal. BP).

5-8. Coccolithus pelagicus (Wallich) Schiller

- 5. Cocolitos de diferente tamaño. Testigo MD95-2043, 1380 cm (40,52 ka cal. BP).
- 6-7. Vistas distales en fases de cocolitos de tamaño pequeño (6) y grande (7). Se aprecia la disposición de las placas de los anillos exteriores y las diferencias en las áreas centrales ya que, en el caso del grande, se observa un puente central. Testigo M39029-7, 223 cm (21,28 ka cal. BP).
- 8. Cocolito en vista distal. Se aprecia la disposición de las placas del anillo exterior. Testigo MD95-2043, 324 cm (9,4 ka cal. BP).



Lámina 4.

Barra de escala = 1 μ m

1-2, 5-6, imágenes digitales de microscopio óptico (1-2 y 5, nícoles cruzados; 6, fases); 3-4, 7-8, microfotografías de microscopio electrónico de barrido

1-4. Syracosphaera Lohmann

- 1. Cocolito. Tanto el de esta imagen como el de la siguiente han conservado la estructura del área central, que es sumamente frágil y no suele ser observada. Testigo M39029-7, 223 cm (21,28 ka cal. BP).
- 2. Cocolito. Testigo MD95-2043, 1380 cm (40,52 ka cal. BP).
- Cocolito en vista distal. Este individuo ha conservado la estructura del área central. Testigo M39029-7, 118 cm (12,8 ka cal. BP).
- 4. Cocolito en vista distal. Se aprecia la mayor robustez y la diferente área central de este ejemplar en comparación con (3). Testigo MD95-2043, 324 cm (9,4 ka cal. BP).

5-8. Helicosphaera carteri (Wallich) Kamptner var. carteri

- 5. Cocolitos. Los tres especímenes presentan la misma orientación. Testigo MD95-2043, 1380 cm (40,52 ka cal. BP).
- 6. Vista en fases de un cocolito de *H. carteri*. Se aprecia el final de la espiral y los dos poros alargados e inclinados en la zona central (en blanco). Testigo M39029-7, 223 cm (21,28 ka cal. BP).
- 7. Cocolito en vista distal. El ala final de la espiral es visible. Testigo M39029-7, 118 cm (12,8 ka cal. BP).
- Vista proximal de un cocolito, en la que se aprecia fácilmente la espiral característica de este género.
 Uno de los poros del área central es visible también. Testigo MD95-2043, 1140 cm (32,5 ka cal. BP).



Lámina 5.

Barra de escala = 1 μ m

1-2, 5-6, imágenes digitales de microscopio óptico (1 y 5, nícoles cruzados; 2 y 6, fases); 3-4, 7-8, microfotografías de microscopio electrónico de barrido

1-4. Umbilicosphaera Lohmann

- 1. Cocolito de *Umbilicosphaera*, posiblemente *Umbilicosphaera sibogae* var. *sibogae* (Weber-van Bosse) Gaarder. Testigo M39029-7, 223 cm (21,28 ka cal. BP).
- 2. Cocolito en fases. Testigo M39029-7, 223 cm (21,28 ka cal. BP).
- Vista distal. Se aprecia claramente la disposición de las placas del anillo exterior en dos filas concéntricas. Testigo MD95-2043, 1140 cm (32,5 ka cal. BP).
- 4. Vista distal de Umbilicosphaera sibogae var. foliosa (Kamptner) Okada y McIntyre. Los cocolitos de esta especie se distinguen por poseer un pequeño cuerno que sobresale en su área central, como se puede observar en la imagen. Testigo ODP 722B, 260 cm (54,75 ka cal. BP).
- 5-8. Calcidiscus leptoporus (Murray y Blackman) Loeblich y Tappan
 - 1. Imagen de un escudo distal. Testigo M39029-7, 223 cm (21,28 ka cal. BP).
 - 2. Cocolito en fases. Testigo M39029-7, 223 cm (21,28 ka cal. BP).
 - Cocolito en vista distal. Se aprecia la disposición circular de las placas que lo forman. Testigo MD95-2043, 1140 cm (32,5 ka cal. BP).
 - 4. Cocolitos en vista distal. La forma de estos individuos es ligeramente diferente, tratándose posiblemente de un morfotipo distinto del anterior. Testigo ODP 722B, 260 cm (54,75 ka cal. BP).



Lámina 6.

Barra de escala = 1 μm

1, 3-6 y 9, imágenes digitales de microscopio óptico; 2, 7-8 y 10, microfotografías de microscopio electrónico de barrido

1-2. Umbellosphaera Paasche, en Markali y Paasche

- Cocolito, con su característica forma ovalada y su amplio y escasamente birrefringente anillo exterior. Testigo MD99-2343, 530 cm (15,43 ka cal. BP).
- Cocolito de *Umbellosphaera tenuis* Paasche, en Markali y Paasche, emend. Gaarder en Heimdal y Gaarder. Se aprecian las estriaciones de su anillo exterior. Testigo MD95-2043, 324 cm (9,4 ka cal. BP).

3-4. Oolithotus fragilis (Lohmann) Martini y Müller

3-4. Vistas distales de cocolitos. Se caracterizan por la alta birrefringencia de su zona central y la progresiva atenuación hacia el exterior. Testigo M39029-7, 223 cm (21,28 ka cal. BP).

5-8. Florisphaera profunda Okada y Honjo

- 5-6. Placas, con su característica forma trapezoidal. Testigo M39029-7, 223 cm (21,28 ka cal. BP).
- 7-8. Imágenes que permiten un mayor detalle de estas placas. Testigo M39029-7, 162,8 cm (17,13 ka cal. BP).
- 9. Braarudosphaera bigelowii (Grand y Braarud) Deflandre
 - 9. Nanolito completo, con su característica forma pentagonal. Testigo MD99-2343, 530 cm (15,43 ka cal. BP).
- 10. Helicosphaera pavimentum Okada y McIntyre
 - Cocolito, de menor tamaño y más plano que el resto de las especies de este género. Está formado por pequeñas placas que se disponen concéntricamente y que le dan aspecto de pavimento. Testigo MD95-2043, 324 cm (9,4 ka cal. BP).



Lámina 7.

Barra de escala = 1 μ m

1, 3, 5, 7 y 8, imágenes digitales de microscopio óptico; 2, 4, 6, microfotografías de microscopio electrónico de barrido

1-2. Pontosphaera Lohmann

- Vista de la zona basal de un cocolito, caracterizada por el gran número de poros. Testigo MD95-2043, 1380 cm (40,52 ka cal. BP).
- Vista parcialmente lateral de un cocolito. En la zona basal se aprecian pequeños poros, mientras que las placas que forman las paredes laterales se alinean de manera oblicua. Testigo M39029-7, 118 cm (12,8 ka cal. BP).

3-4. Calciosolenia murrayi Gran

- 3. Cocolito. Testigo M39029-7, 223 cm (21,28 ka cal. BP).
- 4. Cocolito recubierto parcialmente por arcillas. Testigo MD95-2043, 324 cm (9,4 ka cal. BP).

5-6. Rhabdosphaera clavigera Murray y Blackman

- 5. Cocolito. El pie está parcialmente disuelto. Testigo MD99-2343, 530 cm (15,43 ka cal. BP).
- Cocolito, caracterizado por la alineación longitudinal y ligeramente oblicua de sus cristales y la espina final, que se aprecia en el extremo izquierdo. El pie ha desaparecido parcialmente. Testigo M39029-7, 118 cm (12,8 ka cal. BP).

7-8. Cocolitos retrabajados

- 7. Género Staurolithites ?, Cretácico superior. Testigo MD95-2043, 1380 cm (40,52 ka cal. BP).
- 8. Género Prediscosphaera ?, Cretácico superior. Testigo MD99-2343, 530 cm (15,43 ka cal. BP).



Lámina 8.

Barra de escala = 1 μ m

- 1-2, imágenes digitales de microscopio óptico; 3-8, microfotografías de microscopio electrónico de barrido
 - 1-2. Distintos enfoques de una cocosfera de *Gephyrocapsa*, posiblemente *Gephyrocapsa muellerae*. En (1) se aprecia la colocación de los placolitos en la esfera, mientras que en (2) se observan los escudos distales de varios de ellos, en los que se distingue el puente característico del género *Gephyrocapsa*. Testigo MD99-2343, 530 cm (15,43 ka cal. BP).
 - 3. Cocosfera de G. muellerae. Testigo M39029-7, 118 cm (12,8 ka cal. BP).
 - 4. Cocosfera de Gephyrocapsa oceanica. Testigo MD95-2043, 324 cm (9,4 ka cal. BP).
 - 5. Cocosfera de *Gephyrocapsa*, posiblemente *Gephyrocapsa muellerae*. Testigo M39029-7, 118 cm (12,8 ka cal. BP).
 - 6. Cocosfera de Emiliania huxleyi. Testigo MD95-2043, 324 cm (9,4 ka cal. BP).
 - 7. Cocolitos de *E. huxleyi*, en vista proximal. Su disposición entrelazada indica que se trata de restos de una cocosfera. Testigo MD95-2043, 324 cm (9,4 ka cal. BP).
 - 8. Cocolitos entrelazados en vista proximal -posiblemente de *Coccolithus pelagicus* provenientes de una cocosfera rota. Testigo M39029-7, 118 cm (12,8 ka cal. BP).



