



VNiVERSiDAD
D SALAMANCA

Departamento de Geología

Reconstrucción de las características ambientales
de las masas de agua superficiales del Pacífico y
Atlántico del último ciclo climático mediante el
desarrollo de una función de análogos con cocolitos

Pilar Mariem Saavedra Pellitero

Tesis Doctoral

Salamanca, Septiembre del 2009



**VNiVERSiDAD
D SALAMANCA**

Reconstrucción de las características ambientales de las masas de agua superficiales del Pacífico y Atlántico del último ciclo climático mediante el desarrollo de una función de análogos con cocolitos

Memoria presentada por **Pilar Mariem Saavedra Pellitero** para optar al grado de **Doctor en Ciencias Geológicas** por la **Universidad de Salamanca**

Directores de la Tesis:

Dr. Francisco Javier Siero Sánchez

Catedrático del Departamento de Geología (Paleontología)

Facultad de Ciencias

Universidad de Salamanca

Dr. José Abel Flores Villarejo

Catedrático del Departamento de Geología (Paleontología)

Facultad de Ciencias

Universidad de Salamanca

Salamanca, Septiembre del 2009

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

CERTIFICAN que:

Pilar Mariem Saavedra Pellitero ha realizado en el Departamento de Geología de la Universidad de Salamanca y bajo nuestra supervisión, el trabajo:

Reconstrucción de las características ambientales de las masas de agua superficiales del Pacífico y Atlántico del último ciclo climático mediante el desarrollo de una función de análogos con cocolitos

Y para que conste, firmamos el presente certificado en Salamanca, en Septiembre de 2009

Los directores:

José Abel Flores Villarejo

Francisco Javier Siervo Sánchez

La doctoranda

Pilar Mariem Saavedra Pellitero

La realización de esta Tesis ha sido posible gracias a la concesión de la beca predoctoral AP-2004-2374 del programa Nacional de Formación de Profesorado Universitario (FPU) del Ministerio de Educación y Ciencia, y a la financiación obtenida por los proyectos GRACCIE (CONSOLIDER-INGENIO CSD 2007-00067), CGL2006-10593 del Ministerio de Ciencia y Tecnología y GR34 de la Junta de Castilla y León. Adicionalmente se ha obtenido financiación de la Universidad de Salamanca a través del Programa de Difusión de Resultados de la Agencia de Investigación.

Resumen

Los cocolitóforos son unas algas unicelulares (haptofitas) de pequeño tamaño consideradas como uno de los productores primarios más significativos del océano, puesto que juegan un papel doble en el ciclo del carbono por medio de las bombas de carbonato y biológica. Los cocolitóforos toman CO_2 disuelto en el océano, durante la fotosíntesis, y construyen pequeñas placas de CaCO_3 denominadas cocolitos (bomba de carbonato). Debido a su amplia distribución y alta tasa de reproducción, los cocolitóforos, actúan también como bombas biológicas transfiriendo CO_2 a las aguas profundas. Como consecuencia, estos organismos influyen significativamente en el sistema océano-atmósfera y modifican alcalinidad de las masas de agua superficiales, estando por tanto implicados en el cambio climático.

En esta tesis se ha hecho un estudio exhaustivo de las metodologías y se ha mejorado el conocimiento de los cocolitóforos en uno de los ecosistemas marinos más productivos de nuestro planeta: el sistema de corrientes de Perú-Chile, que se extiende a lo largo de la costa oeste de Suramérica. Aunque la mayor importancia del “upwelling” de margen Este (Eastern Boundary Current, EBC) es bastante conocida, los efectos de variabilidad espacial y temporal sobre la ecología y productividad de algunas comunidades planctónicas permanece aún sin ser explorada. La información obtenida del registro actual de cocolitóforos conforma una base robusta para posteriores reconstrucciones oceanográficas en el testigo ODP 1233 situado frente a la costa Chilena.

Esta Tesis presenta tres partes fundamentales, cada una correspondiente a un aspecto diferente. La primera corresponde a un trabajo puramente metodológico. Tanto el Microscopio Electrónico de Barrido (“Scanning Electron Microscope”, SEM), como el Microscopio Petrográfico (“Light Microscope”, LM) son las herramientas fundamentalmente empleadas en el análisis de cocolitóforos, aunque la comparación y/o combinación de datos cuantitativos procedentes de ambas fuentes es complicado. En este manuscrito, se realiza una comparación de los resultados obtenidos utilizando una técnica de decantación para LM y una técnica de filtrado para SEM, teniendo en cuenta las ventajas e inconvenientes de cada una de ellas. Ambas técnicas han sido ampliamente utilizadas en el ámbito científico y la elección de una u otra depende únicamente del diseño y las limitaciones propias de cada trabajo de investigación.

Los patrones de distribución biogeográficos de las especies o grupos de cocolitóforos se estudiaron en veintiséis muestras de Atlántico Sur y del Pacífico sureste. Se distinguieron varias categorías teniendo en cuenta los valores, porcentajes y patrones de distribución de cada uno de los 14 taxones de cocolitóforos comparados (desde especies altamente comparables hasta especies que no son susceptibles de ser comparadas). Incluso si los valores absolutos calculados son mayores en el caso de filtrado que en el de decantación, están correlacionados; por tanto, es posible estimar valores procedentes de LM a partir de valores de SEM y viceversa a través de una

expresión matemática. Sin embargo, esta ecuación no es válida para cada una de las especies consideradas por separado.

Los porcentajes derivados de la utilización de ambas metodologías difieren, pero los patrones de distribución son muy parecidos para la mayoría de las especies. Por ello se recomienda que las abundancias relativas derivadas de ambas metodologías no se mezclen en una base de datos común para su posterior utilización en reconstrucciones ambientales. De hecho no se incluyeron los recuentos realizados en LM en la extensa base de datos que Baumann y Boeckel han ido construyendo a lo largo de los años empleando SEM para desarrollar una función de transferencia convencional, tal y como estaba previsto desde un principio. En su lugar, se decidió emplear únicamente LM para el estudio de la distribución de cocolitóforos en el Pacífico ecuatorial y suroriental (segundo artículo).

Este estudio contribuye a un mayor conocimiento de la biogeografía de los cocolitóforos en el Pacífico ecuatorial y suroriental; en él se recopiló una base de datos de cocolitos procedentes de 134 muestras de sedimento superficial. Se siguió una metodología estándar para la preparación de láminas delgadas. Se reconocieron 19 taxones en LM y fueron calculadas sus abundancias relativas.

Teniendo en cuenta el carácter multivariado de las condiciones oceanográficas y su efecto sobre el fitoplancton, se realizó un Análisis de Componentes Principales y se obtuvieron 3 factores. El factor 1, dominado por *Florisphaera profunda* y *Gephyrocapsa oceanica*, incluye muestras situadas bajo masas de agua templadas e indica la existencia de disolución de calcita en la columna de agua frente a la costa chilena. El factor 2 está relacionado con aguas superficiales frías y de baja salinidad del “upwelling” de Chile. Predominan las especies *Emiliana huxleyi*, *Gephyrocapsa* sp. <3 µm, *Coccolithus pelagicus* y *Gephyrocapsa muelleriae*. El factor 3 está ligado a los ambientes más salinos del “upwelling” costero, donde *Calcidiscus leptoporus* y *Helicosphaera carteri* son las especies más importantes.

Finalmente, en el tercer artículo se realizó una reconstrucción de paleotemperaturas para la última deglaciación en el Pacífico sureste, basada en los datos anteriormente mencionados y su análisis factorial. Dos de estos tres factores fueron localizados en el testigo ODP 1233 y representan variaciones paleoceanográficas que tuvieron lugar al sur de la costa chilena durante la última deglaciación. Estos nuevos datos han permitido la obtención de una función de transferencia para la reconstrucción con alta resolución de temperaturas superficiales (“Sea Surface Temperature”, SST) que concuerda perfectamente con previas estimaciones de SST obtenidas por el método de las alquenonas en el mismo testigo. Las estimaciones de SST basadas en las asociaciones de cocolitoforales, junto a los flujos calculados de cocolitos, indican un desplazamiento hacia el ecuador de los contraalísios así como del borde norte del la Corriente Circumpolar Antártica (“Antarctic Circumpolar Current”, ACC) durante el Último Máximo Glacial (Last Glacial Maximum, LGM; 19–23 ka BP) y un desplazamiento hacia el sur durante el Óptimo Climático Holoceno (“Holocene Climatic Optimum”, HCO; 8–12 ka BP). Durante la

deglaciación, que tuvo lugar en tres etapas, se observaron varios episodios de incremento y disminución de productividad.

Palabras clave

Cocolitóforos; muestras de sedimento superficial; técnicas de preparación de muestras; Microscopio Electrónico de Barrido; decantación; abundancias absolutas; cocolitos; función de transferencia; core-tops; biogeografía; Pacífico ecuatorial y suroriental; deglaciación; paleotemperatura; análisis factorial; paleoceanografía.

Abstract

Coccolithophores are tiny unicellular haptophyte algae, regarded as one of the most important primary producers within the ocean, because they play an important double-role in the carbon cycle, by means of the carbonate and biological pumps. They take CO₂ dissolved in the ocean during photosynthesis and they construct small CaCO₃ platellets called coccoliths (carbonate pump). Due to its broad distribution and its high reproduction rate, they play also an important role in the biological pump, transferring CO₂ to deep waters. As a consequence, coccolithophores influence ocean-atmosphere system and also the alkalinity of the water, therefore they are involved in climatic change.

In this PhD thesis, we did an exhaustive methodological approach and we enlarged the knowledge of coccolithophores in one of the most productive marine ecosystem on earth: the Peru-Chile Current realm, which extends along the west coast of South America. Although the overall importance of the upwelling of this Eastern Boundary Current (EBC) is relatively well known, the effects of temporal and spatial variability on the ecology and productivity of some planktonic communities remain still poorly understood. The information obtained of the modern coccolithophore record established a robust basis for ulterior reconstruction of the oceanographic conditions in ODP site 1233 offshore Chile.

This PhD Thesis relies on three main sections, each one corresponding to a different paper. The first one corresponds to a methodological work. Scanning Electron Microscope (SEM) and Petrographic Microscope (Light Microscope, LM) are devices extensively used in routine analysis of coccolithophores, but comparison and/or combination of quantitative data from both sources is complex. In this manuscript a comparison of the results obtained by a settling technique for LM and by a filtration technique for SEM was done, considering their advantages and drawbacks. Both techniques have been broadly used and election of either technique relies on the design and limitations that the research work encloses.

Biogeographical patterns of coccolithophorid species and groups were studied in twenty-six samples from the South Atlantic and Southeast Pacific. Different sections were defined considering numbers, percentages and distribution patterns of each one of the 14 coccolithophore taxa compared (from highly comparable species to non-comparable ones). Even if the calculated absolute numbers are higher in the case of filtration technique than for the settling one, they are correlated; hence, it is possible to estimate LM numbers from SEM and vice-versa. Nonetheless, this equation is not valid for calculating species numbers.

Coccolithophore percentages differ using LM and SEM methodologies but distributional patterns are rather close for most of the species. Abundances derived from both methodologies should not be included into a common database for ulterior environmental reconstructions. Hence, we couldn't include LM counts within the broad database that Baumann and Boeckel collected

during several years to develop a classical transfer function, as regarded initially. Instead, we choose just one LM methodology to study the coccolith distribution patterns in surface sediments of equatorial and southeastern Pacific Ocean (second paper).

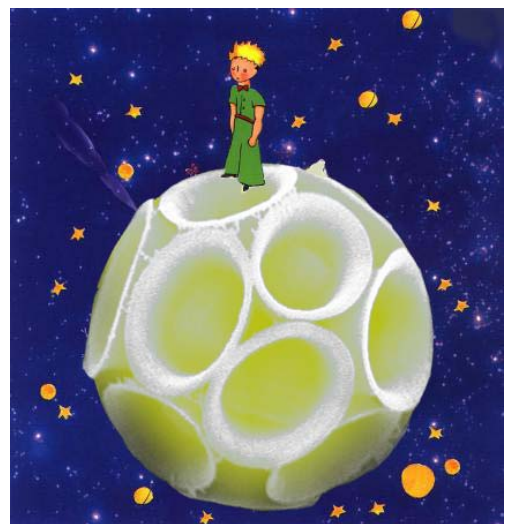
This study aims to contribute to a more detailed knowledge of the biogeography of coccolithophores in the equatorial and southeastern Pacific. Census data of fossil coccoliths are presented in a suite of 134 core-top sediment samples. Following standard preparation of smear slides, a total of 19 taxa were recognized in LM and their relative abundances were calculated.

Considering the multivariate character of oceanic conditions and their effects on phytoplankton, an R-mode factor Principal Component Analysis was performed and three factors were retained. Factor 1, dominated by *Florisphaera profunda* and *Gephyrocapsa oceanica*, includes samples located under warm water masses and indicates the occurrence of calcite dissolution in the water column in the area offshore Chile. Factor 2 is related to cold, low-salinity surface-water masses from the Chilean upwelling, and is dominated by *Emiliania huxleyi*, *Gephyrocapsa* sp. <3 µm, *Coccolithus pelagicus* and *Gephyrocapsa muelleriae*. Factor 3 is linked to more saline, coastal upwelling areas where *Calcidiscus leptoporus* and *Helicosphaera carteri* are the dominant species.

Finally, in the third main paper we reported a new paleotemperature reconstruction of the last deglaciation in the southeast Pacific based on the aforementioned modern coccolithophore census data. Our reconstruction is based on the previous factor analyses of modern census data from the Pacific. Two of the three factors dominate our downcore record from Site ODP 1233 and represent the paleoceanographic variations that occurred offshore southern Chile during the last deglaciation. The new approach has allowed us to obtain a high-resolution sea surface temperature (SST) reconstruction that is largely consistent with previous alkenone-based SST estimations at the same site. Coccolithophore floral estimates of paleotemperature together with the calculated fluxes of coccoliths indicate an equator-ward displacement of the Southern Westerlies and the northern margin of the Antarctic Circumpolar Current (ACC) system during Last Glacial Maximum (LGM; 19–23 kyr BP) and a southward shift during the Holocene Climatic Optimum (HCO; 8–12 kyr BP). During the deglaciation, which occurred in three main steps, different episodes of increased and decreased productivity are observed.

Keywords

Coccolithophores; Surface sediment samples; preparation techniques; light microscopy; Scanning Electron Microscopy; settling; filtration; absolute abundance; coccoliths; transfer function; core-tops; biogeography; Equatorial and southeastern Pacific; deglaciation; paleotemperature; factor analysis; paleocenography.



Dedicada a Julio y Pili

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, me gustaría agradecer a los profesores José Abel Flores Villarejo y Francisco Javier Sierro haberme integrado en el Grupo de Geociencias Oceánicas de la Universidad de Salamanca y de un modo especial, haberme brindado la oportunidad de realizar esta Tesis bajo su supervisión. Abel, muchas gracias por tu “optimismo científico” y la confianza que has depositado en mí durante este tiempo. Tu disponibilidad a cualquier hora (y en cualquier parte del mundo) junto a tu eficacia han hecho posible, sin duda, terminar esta Tesis a tiempo. Trabajar con vosotros ha sido y es realmente un placer. No puedo olvidar agradecer a M^a Angeles Bárcena y a Elena Colmenero su ayuda, ya que ellas constituyen también un pilar básico dentro del GGO.

I would like to thank O. Romero, A. Mix, F. Abrantes, D. Hebbeln, M. Mohtadi, K.-H. Baumann, B. Boeckel and ODP (Ocean Drilling Program) for the material supplied. Frank Lamy is also acknowledged for his contribution to to one of the papers.

La realización de esta Tesis no habría sido posible sin la obtención de una Beca del Programa Nacional de Formación *del Profesorado* Universitario (FPU) concedida por el Ministerio de Educación y Ciencia con referencia AP-2004-2374.

Todo me habría resultado mucho más complejo y difícil si no fuera por los compañeros del área de Paleontología. Os agradezco de todo corazón la ayuda que me habéis ido prestando a medida que me surgían dudas. Aunque no me gustan las listas, quiero dar las gracias en especial a Iván, Mieke, Andrés, Débora, Alejandra, Aleix, Margarita, Eloy, Montse, Miguel Ángel, Roberto Therón y a los que ya se han ido: Marta, Isa, Isma, Rubén, Bea, Jose Gravalosa, Carmen... (y seguro que me dejo a alguien en el tintero...). Gracias también a José Ignacio por su colaboración en el laboratorio y sus grandes frases (mi favorita: “la ilusión es la clave de la vida”). Todos ellos han compartido muchos y buenos momentos conmigo a lo largo de estos años. El GGO, no sería lo mismo sin muchos de vosotros...! Diego (Corrochano), a ti te consideramos como uno más del grupo!

Iván, gracias por todos estos años de amistad...y por las portadas (tanto de mi tesina como de la Tesis!), eres todo un artista.

Aleix, gracias por tus clases de estadística (indispensables en este trabajo), correcciones y sugerencias; has sabido explicarme conceptos complejos de un modo sencillo...cosa que muy poca gente sabe hacer! gracias a ti ya soy un poquito más ecóloga.

Carmen, gracias por tu amistad incondicional, tanto científica como personal.

Margarita, gracias por esos cafés! Y por toda la bioestratigrafía que me vais a enseñar Alejandra y tú en breve...jejeje...!

Alejandra, gracias por dejarme tus datos para hacer “experimentos”...

Bueno, todo el mundo de este grupo ha estado siempre dispuesto a ayudarme, así que siempre he tenido la oportunidad aprender cosas nuevas. Gracias a todos!

No me puedo olvidar de los que compartieron cinco años de carrera conmigo en una de mis grandes pasiones, la geología; tanto compañeros como profesores. Gracias también a la gente de las excavaciones de Cenicero, que me han ayudado a crecer tanto científicamente como a nivel personal.

Many thanks to Karl Heinz Baumann who kindly hosted me in the Sedimentology-Palaeoceanography group from the University of Bremen, in Germany. During my short stays I felt like at home within the “coccolithophore office” with Babette Boeckel and Kathë Stoltz. I’m really grateful for the equipment and laboratories borrowed, the scientific training, their full availability to help me everyday and of course, their helpful suggestions.

I wouldn’t have survived in Bremen without Jean Nizou (and his key bone broken all the time!). I also have to mention Hendrik, Petra, Luisa, Claudia, James, Stijn, Ulli, Dave, Jeroen, Jullien, Cécile, Roberto, Till, Astrid, Bastian, Helge, Britta, Enoma, Cyril, Stergios, Inga, Elvan, Jérôme, Igaratza, Xavier, Ed, Markus, Lalitha, Marko, Tina, Birgit, Susanne...and the rest of people that I met in Bremen. Many thanks to all of them!

Y ya que he estoy nombrando a muchos de mis amigos repartidos por el mundo, no me puedo olvidar de los de aquí: Rubí (¿qué geólogo que se precie no tiene una amiga llamada así?), Alejandro (mi hermano siamés), Ana (la escritora bohemia), Lula (que posee gran talento para abordar la vida), Álvaro (el ciudadano del mundo), Julia (que nació con estrella y las conoce mejor que nadie), María (la brillante radióloga), Miguel, Pi, Nacho Duque, Manuela, Cristina, Alicia ...y los de mi club de esgrima!. Diego, Mery, Iván y Olaia: muchas gracias por abrirme las puertas de vuestras respectivas casas y por todos los detalles que siempre tenéis conmigo.

Siempre pensé que Pepe Pozas estaría en mi defensa de Tesis...lo recordaré con cariño, tanto por lo buen profesor que fue, como por lo buena persona que era.

Y por último, pero no por ello menos importante, gracias a Julio y Pili, porque me habéis dejado descubrir el mundo de la ciencia, incentivándome desde pequeña con visitas a grandes museos de dinosaurios, como el de la Plata o excursiones a recónditos lugares; ofreciéndome siempre la posibilidad de viajar, que en el fondo es la mejor manera de aprender de otras culturas, de enriquecerse y de llegar a ser más tolerantes y respetuosos. Realmente os admiro mucho.

Gracias a todos (...incluso de los que me olvido, porque ya sabemos que yo soy un poco despistada...)

Presentación y justificación de la Tesis

La identificación y caracterización de cambios climáticos bruscos en últimos ciclos glaciales interglaciales en el océano es de crucial importancia para comprender los mecanismos de evolución del mismo, así como para aportar información que posibilite la posterior definición de modelos (Martrat et al., 2004). Entre los datos que se requieren para llevar a cabo esas reconstrucciones, la temperatura de las masas de aguas del océano y su salinidad son los más relevantes. Para la obtención de los mismos y su aplicación a series temporales sedimentarias se han desarrollado diversas técnicas de naturaleza geoquímica (índice Uk'37 -alquenonas-, relación Mg/Ca, isótopos estables...) o micropaleontológica (funciones de transferencia, análogos modernos...). Las micropaleontológicas, que se han desarrollado fundamentalmente en asociaciones de foraminíferos, diatomeas y radiolarios han resultado ser muy eficaces (e.g., CLIMAP 1976; 1981; 1984).

Los coccolitofóridos son organismos autótrofos, susceptibles de sintetizar una cubierta carbonatada más resistente a la disolución que otros organismos calcareos, que se desarrollan de forma selectiva a diferentes profundidades de la zona fótica, en razón de la temperatura, salinidad y contenido en nutrientes de la misma. Sin embargo, y pese a que los coccolitofóridos constituyen uno de los grupos más abundantes en el plancton oceánico, su empleo en la reconstrucción cuantitativa ha sido muy limitado y centrado exclusivamente en asociaciones tropicales empleando especies exclusivas de ese entorno (e.g., Beaufort et al., 1997).

La razón fundamental que explica este hecho ha sido la carencia de una base de datos uniforme en sectores amplios del océano, así como la falta de consenso metodológico (técnica de análisis y de definición taxonómica).

Con objeto de llegar a aplicar técnicas de reconstrucción ambiental, se hacía necesaria la revisión tanto de las técnicas de observación como de la taxonomía de las asociaciones de coccolitofóridos en regiones de latitud baja y media del océano, a partir de muestras de sedimentos superficiales.

Las asociaciones estudiadas en un testigo ODP, situado frente a la costa Chilena se han comparado con indicadores de diferente naturaleza (geoquímica fundamentalmente) para poder definir un modelo con posibilidades de aplicación más amplia. La utilización de técnicas estadísticas ha permitido la comprobación de este modelo y hace posible su aplicación a otras estaciones, en las que se podría analizar la evolución de la temperatura de las masas de agua superficiales a lo largo del último ciclo climático.

Objetivos

Objetivos generales.

-Establecer los patrones de distribución biogeográfica de los cocolitóforos en el Pacífico ecuatorial y suroriental y en el Atlántico ecuatorial y sur.

-Realizar una estimación de paleotemperaturas empleando una función de transferencia en el testigo ODP 1233.

Objetivos particulares

- Revisión de la distribución biogeográfica de cocolitóforos en sedimentos superficiales del Pacífico ecuatorial y suroriental y del Atlántico ecuatorial y sur.

- Realización de una “cartografía biológica” en detalle para la zona de estudio.

- Análisis de las asociaciones de cocolitóforos en estaciones alineadas N-S con la finalidad de poder comparar las zonas biogeográficas y estudio de fenómenos de disolución en diversos puntos.

- Interpretación del significado ecológico y ambiental de los patrones de distribución de cocolitóforos obtenidos.

- Realización de biometrías en distintas especies de cocolitóforos (por ejemplo en *Coccolithus pelagicus*, *Calcidiscus leptoporus*, *Emiliana huxleyi* o *Gephyrocapsa* spp. para su posterior uso en reconstrucciones paleoceanográficas y el clima del pasado.

- Comparación de técnicas de recuento con SEM (Microscopio Electrónico de Barrido) y con microscopio petrográfico. Análisis detallado de las ventajas e inconvenientes de cada metodología y consideración de la posible combinación de ambos métodos.

- Análisis de las variaciones en las asociaciones de cocolitóforos para los últimos 70000 años en el testigo ODP 1233 (41°0.01'S, 74°26.99'W a 838 m de profundidad), con especial énfasis en la deglaciación.

- Aplicación de técnicas estadísticas (principalmente de análisis multivariado) para la reconstrucción de parámetros ambientales (SST; SSS, etc.) en el testigo ODP 1233 y comparación con otras técnicas de naturaleza geoquímica.

- Desarrollo de una función de transferencia con cocolitos para estimar temperaturas superficiales el testigo ODP 1233.

Artículos que constituyen esta Tesis:

Primer artículo (Capítulo IV). Comparison of different preparation techniques for quantitative coccolith studies focusing on biogeographic species patterns. Saavedra-Pellitero, M., Flores, J.A., Baumann, K-H. Boeckel, B. y Sierro, F.J. (para ser enviado a *Micropaleontology*; to be submitted to *Micropaleontology*).

Segundo artículo (Capítulo V). Coccolith distribution patterns in surface sediments of equatorial and southeastern Pacific Ocean. Saavedra-Pellitero, M., Flores, J.A., Baumann, K-H. y Sierro, F.J. (*Geobios*, en prensa; *Geobios* in press).

Tercer artículo (Capítulo VII). Coccolithophore estimates of paleotemperature during last deglaciation: a case from the southeastern Pacific. Saavedra-Pellitero, M., Flores, J.A., Lamy, F. y Sierro, F.J. (enviado a *Paleoceanography*, under review in *Paleoceanography*).

Cuarto artículo (Anexo 2). Nuevas aportaciones a la biogeografía de cocolitóforos en el Pacífico ecuatorial y suroriental. Saavedra-Pellitero, M., Flores y Sierro, F.J. (publicado en *Geogaceta*).

Quinto artículo (Anexo 3). Comparación de asociaciones de cocolitóforos en distintos transectos latitudinales, en los océanos Atlántico y Pacífico. Saavedra-Pellitero, M., Flores y Sierro, F.J. (publicado en *Geo-Temas*).

Bibliografía

- Beaufort, L., Lancelot, Y., Camberlin, P., Cayre, O., Vincent, E., Bassinot, F. y Labeyrie, L., 1997. Insolation Cycles as a Major Control of Equatorial Indian Ocean Primary Production. *Science* 278 (5342), 1451-1454.
- Climate: Long Range Investigation, Mapping and Prediction (CLIMAP), 1976. The Surface of the Ice-Age Earth. *Science* 191 (4232), 1131-1137.
- Climate: Long Range Investigation, M., and Prediction (CLIMAP), 1981. Seasonal reconstruction of the earths surface at the last glacial maximum. Geological Society of America, Map and Chart Series, 36, 1-18.
- Climate: Long Range Investigation, M., and Prediction (CLIMAP), 1984. The last interglacial ocean: Quaternary Research. 21, 123-224.
- Martrat, B., Grimalt, J.O., Lopez-Martinez, C., Cacho, I., Sierro, F.J., Flores, J.A., Zahn, R., Canals, M., Curtis, J.H. y Hodell, D.A., 2004. Abrupt Temperature Changes in the Western Mediterranean over the Past 250,000 Years. *Science* 306 (5702), 1762-1765.

	Página
CAPITULO I: INTRODUCCIÓN	1
I.1. Introducción	3
I.2. Biología de los cocolitóforos	7
I.3. Tipos de cocolitos	8
I.4. Ciclo de vida de los cocolitóforos	11
I.5. Función de los cocolitos	12
1.5.1. Componentes carbonatados que recubren la célula	13
1.5.2. Funciones relacionadas con protección	13
1.5.3. Funciones bioquímicas en la formación de cocolitos	13
1.5.4. Flotación	13
1.5.5. Regulación de la luz	14
1.5.6. Funciones metabólicas	14
I.6. Ecología cocolitofores y factores que afectan a la distribución de cocolitóforos	14
I.6.1. Luz y temperatura.	14
I.6.1.1. Luz, temperatura y sulfuro de dimetilo	16
I.6.2. Nutrientes y capa de mezcla	17
I.7. Distribución ecológica de los tipos de cocosfera	19
1.7.1. Los placolitos	19
1.7.2. La asociación umbeliforme	19
1.7.3. Las especies floriformes	19
1.7.4. Otras especies	21
I.8. Transporte, sedimentación y preservación de los cocolitóforos	21
I.9. Historia de la investigación de los cocolitóforos: sus comienzos	22
I.10. Sistemática	23
I.11. Bibliografía	50
CAPITULO II: CIRCULACIÓN ATMOSFÉRICA Y OCEANICA	61
II.1. Dinámica atmosférica general	63
II.2. Oceano Pacífico	65
II.2.1. Dinámica atmosférica en el Pacífico y generalidades del clima de Chile	65
II.2.2. Dinámica oceanográfica del Pacífico ecuatorial y suroriental	68
II.2.2.1. Aguas superficiales y subsuperficiales	68
II.2.2.2. Aguas intermedias y profundas	71
II.2.3. El Niño-Souther Oscilation (ENSO)	72
II.2.3.1. Reseña histórica	74
II.2.3.2. Definición de El Niño	76
II.3. Océano Atlántico	80
II.3.1. Dinámica atmosférica Atlántico ecuatorial y sur	80
II.3.2. Dinámica oceanográfica del Pacífico ecuatorial y suroriental	81
II.3.2.1. Aguas superficiales y subsuperficiales	81
II.4. Bibliografía	84

	Página
CAPITULO III: MATERIALES ESTUDIADOS	89
III.1. Muestras de sedimento superficial	91
III.1.1. Muestras procedentes del Pacífico	91
III.1.2. Muestras procedentes del Atlántico	93
III.2. Testigo ODP 1233	94
III.3. Bibliografía	102
CAPITULO IV: METODOLOGIA	105
IV. Comparison of different preparation techniques for quantitative coccolith studies focusing on biogeographic species patterns	107
IV.1. Introduction	107
IV.2. Oceanographic Setting	108
IV.3. Material, methods and counts	110
IV.3.1. Material	110
IV.3.2. Sample preparation technique	110
IV.3.3. Taxonomy	112
IV.3.4. Statistical treatment and comparison of the techniques	112
IV.3.4.1. Contour maps	113
IV.4. Results	116
IV.5. Discussion	122
IV.5.1. SEM versus LM counts	122
IV.5.2. Comparison of absolute numbers	124
IV.5.3. Comparison of the species numbers and abundances	125
IV.6. Conclusions	127
IV.7. Bibliography	130
CAPITULO V: COCCOLITH DISTRIBUTION PATTERNS	139
V. Coccolith distribution patterns in surface sediments of equatorial and southeastern Pacific Ocean	141
V.1. Introduction	142
V.2. Oceanographic settings	143
V.3. Material and methods	148
V.3.1. Core-top samples	148
V.3.2. Taxonomy	150
V.3.3. Dissolution and preservation	151
V.3.4. Distribution maps	151
V.3.5. Statistical analyses	152
V.4. Results	153
V.4.1. Dissolution and preservation	153
V.4.2. Regional distribution of selected species and their ecological significance	153
V.4.2.1. Coccolithophore taxa	153
V.4.2.1.1. Abundant taxa	154
V.4.2.1.2. Rare taxa	158

	Página
V.4.3. Factor analysis	158
V.4.3.1. Factor 1	159
V.4.3.2. Factor 2	160
V.4.3.3. Factor 3	160
V.5. Discussion/Ecological preferences of the dominant taxa	160
V.5.1. Factor 1: <i>Florisphaera profunda</i> and <i>Gephyrocapsa oceanica</i>	161
V.5.2. Factor 2: <i>Gephyrocapsa</i> sp. <3µm, <i>Emiliana huxleyi</i> , <i>Coccolithus pelagicus</i> and <i>Gephyrocapsa muellerae</i>	162
V.5.3. Factor 3: <i>Helicosphaera carteri</i> and <i>Calcidiscus leptoporus</i>	163
V.5.4. Few notes about rare species: <i>Umbilicosphaera</i> spp., <i>Syracosphaera</i> spp. and <i>Rhabdosphaera clavigera</i>	165
V.6. Summary and conclusions	165
V.7. Bibliography	168
CAPITULO VI: FUNCIONES DE TRANSFERENCIA	177
VI. Métodos de reconstrucción basados en las asociaciones de microfósiles	179
VI.1. Función de transferencia de Imbrie y Kipp	179
VI.1.1. Funciones de transferencia convencionales	180
VI.2. Método de los Análogos Modernos	181
VI.3. Redes neuronales artificiales.	182
VI.4. Aplicación de estos métodos en el Pacífico ecuatorial y suroriental	183
VI.4.1. La distribución de las muestra.	183
VI.4.2. Los datos del World Ocean Atlas (WOA, 2001 y 2005)	183
VI.4.3. Efectos de la disolución de los cocolitos.	183
VI.5. Bibliografía	186
CAPITULO VII: COCCOLITHOPHORE ESTIMATES OF SST	189
VII. Coccolithophore estimates of paleotemperature changes during the last deglaciation in the southeastern Pacific.	191
VII.1. Introduction	191
VII.2. Oceanographic and atmospheric setting of the southern Pacific Ocean	193
VII.3. Material and methods	195
VII.3.1. Surface sediment samples	195
VII.3.2. Fossil dataset: ODP Site 1233	195
VII.3.3. Techniques for preparation and identification of taxa	196
VII.3.4. Statistics	197
VII.3.4.1. Statistical strategies	198
VII.4. Results and discussion	199
VII.4.1. Floral factors	199
VII.4.1.1. Surface sediments	199
VII.4.1.2. Evaluating transfer function bias: why use PCA and not MAT?	203
VII.4.1.3. Sedimentary record and paleoenvironmental calibration	204

	Página
VII.4.2. SST estimation at ODP Site 1233	207
VII.4.3. Paleoproductivity estimates	210
VII.4.3.1. LGM	212
VII.4.3.2. Deglaciation	213
VII.4.3.3. Toward the Holocene	214
VII.5. Conclusions	214
VII.6. Bibliography	217
CAPITULO VIII: CONCLUSIONS	125
Conclusions	227
Conclusiones	229
ANEXO 1	231
Appendix 1	233
ANEXO 2	237
Geogaceta. Nuevas aportaciones a la biogeografía de coccolitóforos en el Pacífico ecuatorial y suroriental	239
ANEXO 3	243
Geo-Temas. Comparación de asociaciones de coccolitóforos en distintos transectos latitudinales, en los océanos Atlántico y Pacífico	245
ANEXO 4	249
Abreviaturas	251
ANEXO 4	253
Índice de figuras	255
Índice de láminas	263
Índice de tablas	264
Índice de ecuaciones	265



I. INTRODUCCIÓN

I.1. Introducción

La Tierra se formó hace 4.550 millones de años, un dato importante, puesto que habitualmente, cuando se habla del clima se asocia únicamente a la actualidad (*i.e.*, las últimas decenas de años) y no se tiene en cuenta la historia del clima de la Tierra, donde han existido variaciones a escalas de tiempo geológicas. Estas variaciones son muy similares a las que los científicos esperan que ocurran en un futuro cercano, por lo que su conocimiento nos ofrece la posibilidad de inferir posibles cambios.

El clima ha variado a lo largo de la historia de la Tierra debido a una compleja interacción de procesos tectónicos, cambios en la intensidad solar, parámetros orbitales y respuestas internas y mecanismos de retroalimentación que ocurren entre los principales componentes del sistema climático: atmósfera, biosfera, criosfera, superficie terrestre y océano. Los resultados son variaciones susceptibles de ser medidas y que se conocen como respuestas climáticas (Fig. 1.1) Estas respuestas climáticas incluyen cambios en: la temperatura media, la extensión de la capa de hielo, las precipitaciones, la dirección y fuerza del viento, la circulación oceánica, el tipo de vegetación, la concentración de gases invernadero, etc. (Ruddiman, 2001).

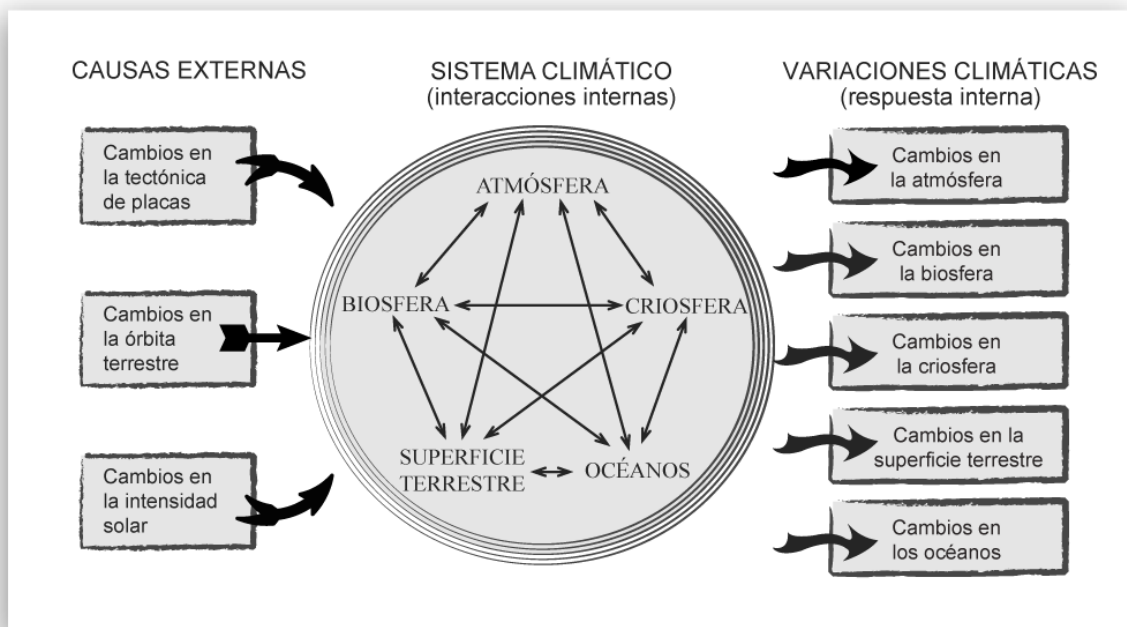
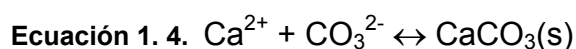
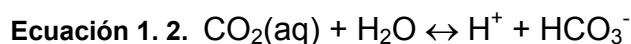
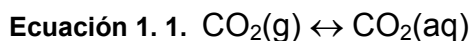


Figura 1. 1. Figura. Sistema climático terrestre e interacciones internas de sus componentes.

Medidas realizadas en burbujas de gas atrapadas en testigos de hielo indican que los periodos cálidos y fríos del clima de la Tierra están asociados con cambios en la concentración de CO₂ (Barnola *et al.*, 1987; Jouzel *et al.*, 1996), que varía entre ~200 ppmV durante periodos glaciales y ~280 ppmV durante periodos interglaciales (Petit *et al.*, 1999). Una de las mayores fuentes y sumideros para el CO₂ atmosférico es el océano (Broecker, 1982), por lo que los océanos han jugado y juegan un papel fundamental en los cambios atmosféricos a escala global. La mayor parte del carbono en los océanos pertenece al sistema del carbonato, el cual implica los siguientes equilibrios:



El sistema del carbonato es importante, puesto que regula el pH del agua oceánica, y controla la circulación del CO₂ entre la biosfera, la litosfera, y los océanos (Millero, 2006).

Existen tres mecanismos fundamentales mediante los cuales, los organismos pelágicos marinos pueden influir en el clima (Westbroek *et al.*, 1993):

1. Un modo de hundimiento potencial del carbono es la producción primaria de fitoplancton en la zona fótica, y transporte a masas de agua subyacentes (Broecker y Peng, 1993), denominado “bomba de carbono orgánico” o “bomba biológica” (Fig. 2.1). El CO₂ es retirado de la atmósfera y de la capa de mezcla hacia aguas intermedias y profundas mediante fotosíntesis. Posteriormente se forma y transporta carbono orgánico particulado (“particulate organic carbon”, POC) hacia el fondo oceánico. Sólo una pequeña parte de la materia orgánica producida (0.1%) se preserva en el registro geológico y el resto se vuelve a mineralizar. Valores bajos de CO₂ parecen estar relacionados con mayor transferencia de C de las aguas superficiales a las aguas profundas gracias a mayores tasas de fotosíntesis y productividad biológica (Berger *et al.*, 1987). El hundimiento de CO₂, es compensado por “upwelling” y posterior liberación del mismo.

2. La retirada de carbono inorgánico disuelto y la alcalinidad de la capa de mezcla y su regeneración parcial en el océano profundo por medio de la calcificación, hundimiento y disolución parcial de carbono inorgánico particulado (“particulate inorganic carbon”, PIC-CaCO₃) tiene lugar a través de la “bomba física” o “bomba del carbonato” (Fig. 1.2).

3. Los efectos a gran escala del albedo, ocasionado principalmente por la génesis de nubes cuyo origen está ligado a la formación de sulfuro de dimetilo (“dimethyl sulphide”, DMS) en “blooms” de algas y ecosistemas costeros.

Los cocolitóforos son unas algas planctónicas (haptofitas), consideradas como uno de los productores primarios más significativos que convierten el CO_2 disuelto en el océano en CaCO_3 . Debido a su amplia distribución y alta tasa de reproducción, los cocolitóforos, actúan como bombas biológicas transfiriendo CO_2 a las aguas profundas. Influyen significativamente en la concentración de CO_2 en el sistema océano-atmósfera (Winter y Briano, 1989) y modifican alcalinidad de las masas de agua superficiales; por ello, representan una variable crucial en la ecuación global del ciclo del carbono (Steinmetz, 1994). Investigaciones recientes indican que la productividad y distribución de los cocolitóforos son sensibles a cambios relacionados con el CO_2 , directamente a través de la acidificación del agua e indirectamente por medio de la estratificación térmica en aguas superficiales (Rost y Riebesell, 2004).

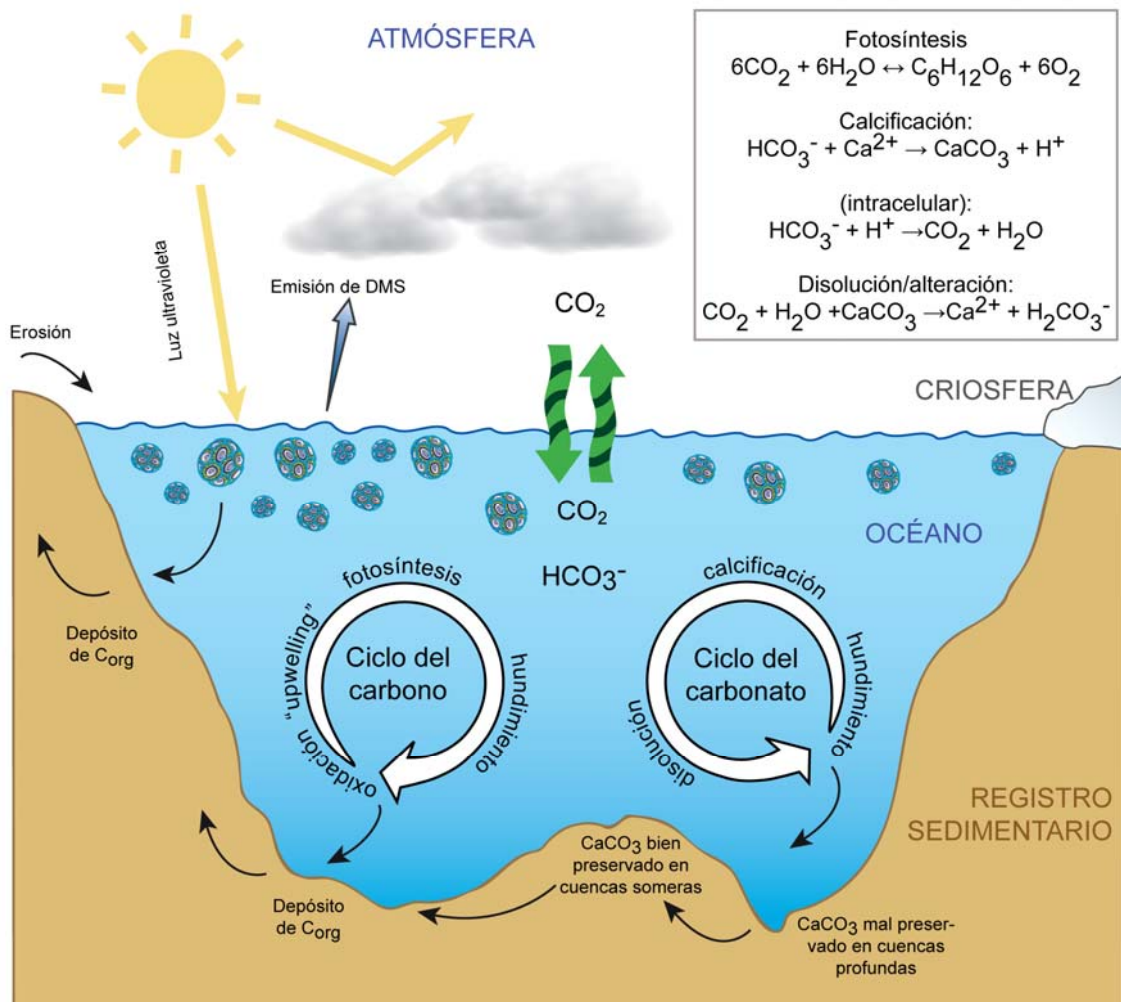


Figura 1. 2. Papel de los cocolitóforos en el ciclo del Carbono. Modificado de Boeckel (2003).

Puesto que la atmósfera y las masas superficiales del océano intercambian continuamente CO_2 , variaciones en la $p\text{CO}_2$ atmosférica afectarán al sistema del carbonato en el océano (*i.e.* un aumento de la $p\text{CO}_2$ causa mayor disolución del CaCO_3 para compensar las variaciones en la alcalinidad).

Como gas invernadero, el CO_2 , también es responsable del incremento global de las temperaturas medias. En un posible escenario futuro (Fig. 1.3), el calentamiento global de la superficie del océano y el mayor aporte de agua dulce procedente de la fusión de los hielos (que rebajará la salinidad superficial) propiciarán la estratificación térmica. Ésta implicará una reducción en el aporte de nutrientes procedentes de masas de aguas profundas, una disminución de la capa de mezcla y un aumento de la disponibilidad de luz. Estos cambios podrían favorecer posibles mecanismos de retroalimentación, influir en procesos de calcificación y fotosíntesis e incluso favorecer la contribución de los cocolitóforos a la productividad primaria total (ya que los “blooms” de estas algas a menudo ocurren en aguas estratificadas).

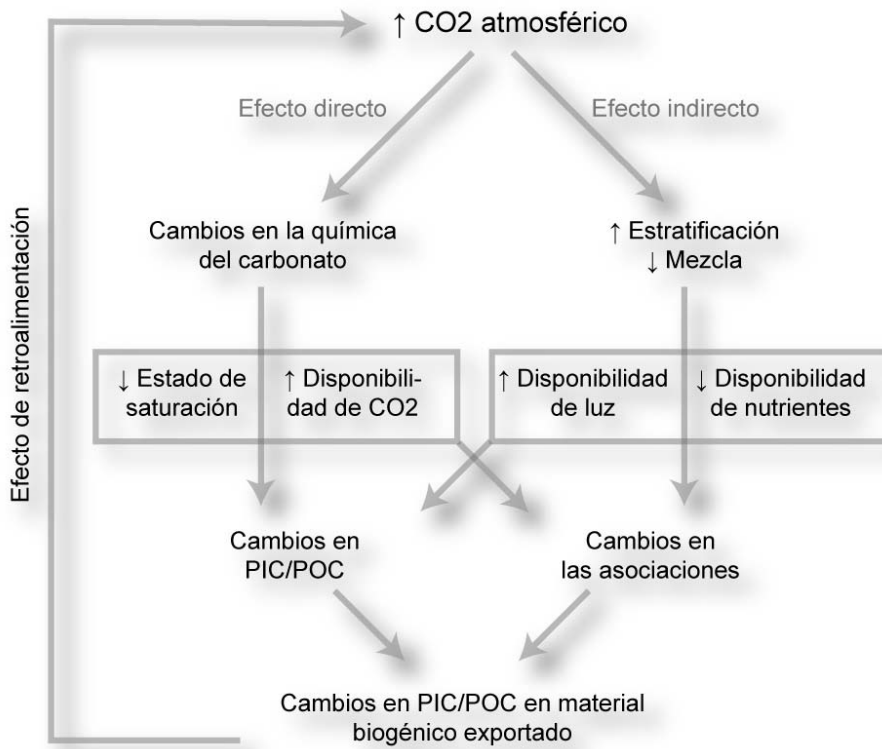


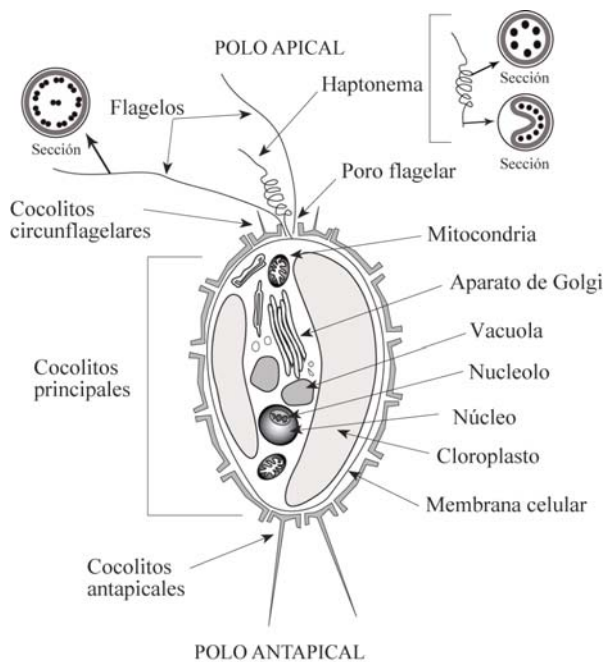
Figura 1. 3. Efectos del aumento de CO_2 en la superficie del océano y su posible impacto sobre el fitoplancton.

Las asociaciones cocolitoforales preservadas en los sedimentos, son excelentes indicadores de temperatura, salinidad y limitación de nutrientes de las masas de agua superficiales en las que vivieron. También son útiles en la localización de fenómenos de disolución (Roth y Berger, 1975) y de diagénesis (Roth y Berger, 1975; Roth *et al.*, 1975). Estudiando su distribución en sedimentos oceánicos y su nivel de preservación, se pueden estimar

parámetros químicos y físicos de las masas de agua y por consiguiente, reconstruir condiciones oceanográficas y climas del pasado (Roth, 1994). Una investigación detallada de los cocolitóforos puede ayudar a comprender las principales pautas que han seguido el océano y el clima a lo largo de la historia.

I.2. Biología de los cocolitóforos

Uno de los mayores productores primarios en el océano son los cocolitóforos. Se trata de un grupo de microorganismos (con un tamaño generalmente $<30 \mu\text{m}$) marinos, unicelulares, autótrofos y flagelados pertenecientes a la división *Haptophyta* y a la subclase: *Prymnesiophycidae* (Jordan y Chamberlain, 1997). Los cocolitóforos juegan un papel importante en la biogeoquímica marina e influyen en el sistema climático terrestre puesto que son productores de carbono orgánico, carbonato cálcico y sulfuro de dimetilo (dimethyl sulphide, DMS). Además son un componente fundamental del fitoplancton en los océanos actuales, y debido a su capacidad para generar pequeñas placas de CaCO_3 (cocolitos) también de los sedimentos marinos. Son precisos marcadores bioestratigráficos y muy buenos indicadores de cambios paleoceanográficos acontecidos en el pasado, desde su aparición en el Triásico Superior, hace ~225 millones de años (Bown *et al.*, 2004).



Una característica que distingue a las algas haptofitas de otros grupos del fitoplancton es la posesión de haptionema que es un órgano multifuncional que puede estar doblado, rotado o enrollado (Fig. 1.4). El haptionema está compuesto por 6 o 7 microtúbulos rodeados completamente, o en parte, por un retículo endoplasmático. Hacia la base el número de microtúbulos aumenta hasta 8 o 9 y cambia su disposición en anillo a arco (Billard y Inouye, 2004). En varios grupos de cocolitóforos, aparece reducido e incluso llega a desaparecer (haptionema vestigial).

Figura 1. 4. Esquema de una célula cocolitófora. En la parte superior se muestra una sección de uno de los flagelos y dos del haptionema.

1.3. Tipos de cocolitos

Los cocolitóforos son capaces de generar una cocosfera, habitualmente con forma esférica y compuesta por cocolitos, de 3 a 15µm de diámetro (Armstrong y Brasier, 2005). Los cocolitos producidos se distinguen por su modo de formación y por la fase del ciclo de vida en la que han sido formados. Son de dos tipos: heterococolitos y holococolitos, a los que les puede añadir un tercer tipo: los nanolitos (Fig. 1.5).

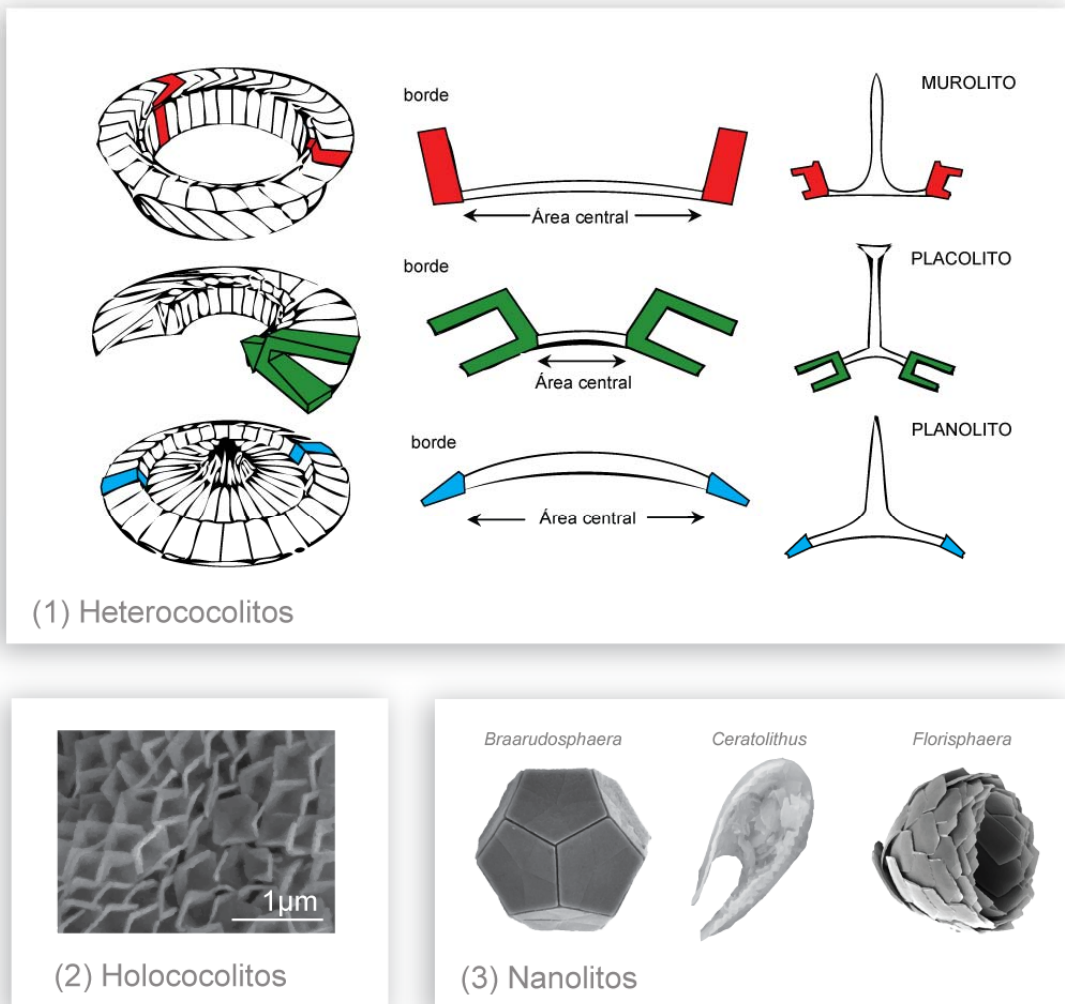


Figura 1. 5. Estructura y morfología de (1) heterococolitos, (2) holococolitos (foto cedida por José Gravalosa) y (3) nanolitos. modificado de Young et al (2003).

1. Los heterococolitos están compuestos por un conjunto de cristales de carbonato cálcico de tamaño y formas variadas que se ordenan radial y verticalmente dando lugar a una placa ovalada. Su formación es intracelular y tiene lugar durante la fase diploide (Westbroek *et al.*, 1989; Pienaar, 1994). Morfológicamente, los heterococolitos constan de un borde y de un área central, que puede estar vacía o poseer elementos (listones radiales, barras, etc) e incluso presentar estructuras complejas o espinas (Young, 1992). Se pueden reconocer tres tipos basándose en su forma (Figs. 1.6 y 1.7; Young *et al.*, 2003):

- Murolitos: el área central dilatada está rodeada por una pared perpendicular o prácticamente perpendicular de altura variable, que confiere al cocolito un aspecto de tazón.

- Placolitos: el borde está compuesto por dos escudos separados por un tubo por lo que el cocolito tiene forma de disco.

- Planolitos: el borde y el área central están en el mismo plano, por lo que el cocolito presenta forma de disco con un único escudo.

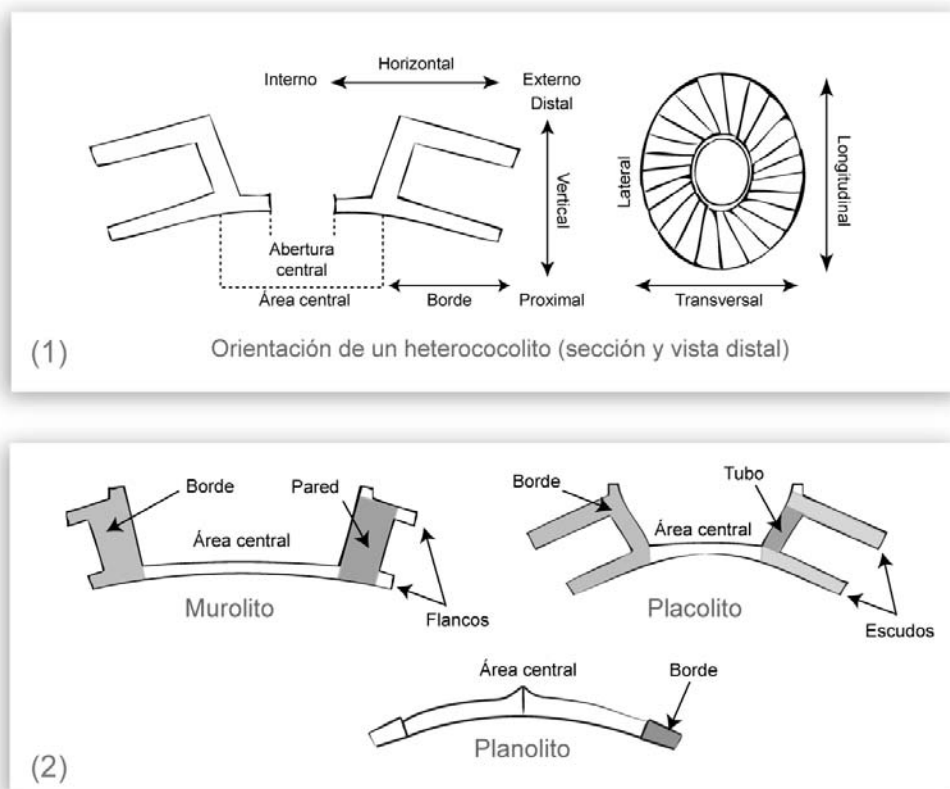


Figura 1. 6. (1) Morfología y orientación de un heterococolito (en sección y en vista distal) y (2) términos empleados para describir las estructuras de los tres tipos de heterococolitos: murolitos, placolitos y planolitos.

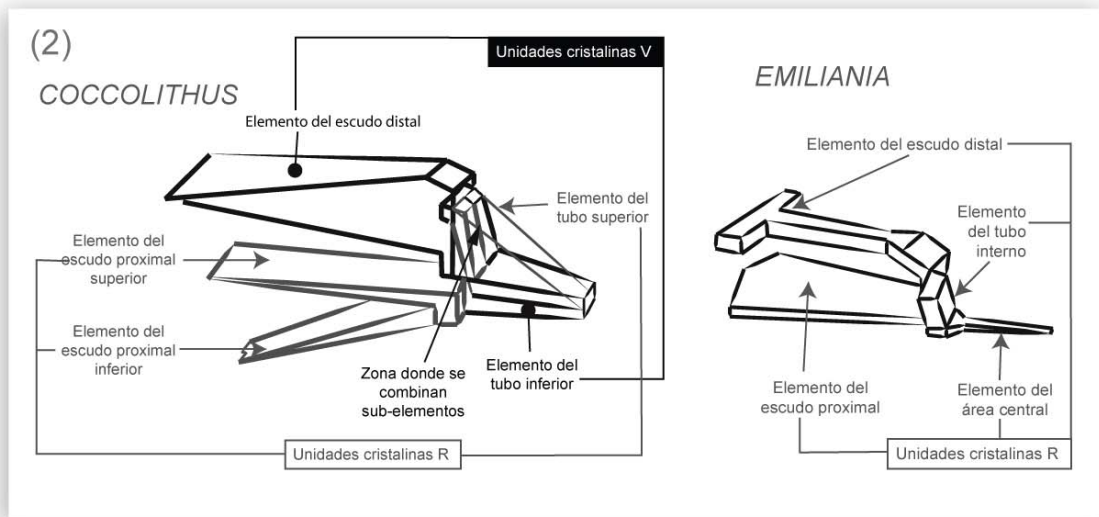
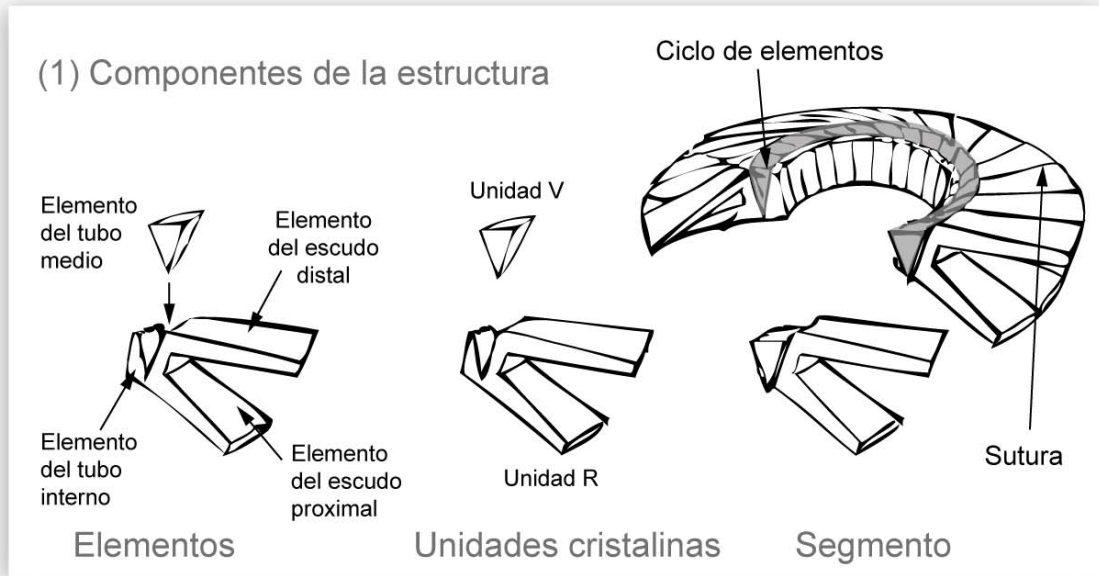


Figura 1. 7. (1) Términos para la identificación de elementos y componentes estructurales de los heterococolitos; se han indicado las principales diferencias entre elemento, unidad cristalina y segmento. (2) Segmentos de *Coccolithus* y *Emiliania*, en los que se han señalado sus principales elementos y unidades cristalinas.

2. Los holococolitos están constituidos por un único tipo de cristales euhedrales de pequeño tamaño (aproximadamente 0.1 μm ; Fig. 1.5) muestran un alto grado de diversidad morfológica (Kleijne, 1991; Young *et al.*, 1997). La biomineralización parece que tiene lugar extracelularmente (Rowson *et al.*, 1986) durante la fase haploide.

La preservación de los holococolitos en el registro fósil se hace difícil debido al modo de formación de éstos. La rápida desagregación de los pequeños cristales que conforman los holococolitos condiciona su escasez frente a los robustos heterococolitos en el registro sedimentario (Siesser y Winter, 1994).

3. Aparte de heterococolitos y holocolitos existe una tercera estructura calcificada denominada nanolitos (Fig. 1.5). Se trata de nanofósiles calcáreos que se han formado por distintos procesos de biomineralización y que carecen de las estructuras típicas de los dinoflagelados, holocolitos o heterococolitos, por tanto son de afinidad incierta (Cros y Fortuño, 2002; Flores y Sierro, 2007). Actualmente, por extensión, el nombre de nanolitos se aplica a una serie de taxones vivos cuyas estructuras calcáreas no son definitivamente homólogas (incluso arquitectónicamente) a los heterococolitos u holocolitos, por ejemplo, *Braarudosphaera* (pentalitos), *Florisphaera* (placas), *Ceratolithus* (ceratolitos), *Policrater* (cocolitos generalmente con forma de tazón; Young y Bown, 1997b; Bown y Young, 1998).

I.4. Ciclo de vida de los cocolitóforos

Los cocolitóforos se reproducen asexualmente por fisión binaria y también por división mitótica, en ambos casos los cocolitos son redistribuidos en las células hija (Billard y Inouye, 2004). Sin embargo en otros casos, incluyendo algunos de los taxones más abundantes (por ejemplo, *Emiliana huxleyi*, *Helicosphaera carteri* y *Coccolithus pelagicus*) se ha observado un ciclo más complejo.

Muchas haptofitas tienen ciclos de vida diplo-haplonte (Young *et al.*, 2005). El paso de una fase diploide ($2n$) a una fase haploide (n) se realiza por medio de la meiosis, que implica división celular, mientras que el paso de una fase haploide a una diploide se establece a través de la singamia por la fusión de dos células (Young y Henriksen, 2003). Tanto en la fase haploide como en la diploide la célula cocolitoforesal es capaz de dividirse por mitosis. Sin embargo los mecanismos que provocan las transiciones de unas fases a otras son aún desconocidos, pero se han identificado combinaciones heterococolito-holococolito, holococolito-holococolito y heterococolito-nanolito (Fig. 1.8).

Durante las fases diploides las haptofitas pueden ser móviles o no-móviles. Si tiene lugar calcificación, se producen los heterococolitos. En la fase haploide, las células son predominantemente móviles y se pueden cubrir por holococolitos, pero se ha inferido que en el pasado debió existir un ancestro, representado por el grupo basal *Noelaerhabdaceae*, que no biomineralizaba durante la fase haploide (Young *et al.*, 2005).

Como se ha sugerido, las distintas fases reflejan distintos modos de biomineralización en los cocolitos. En determinados casos, la fase haploide está caracterizada por holococolitos y la fase diploide por heterococolitos (*i.e.* *Crystallolithus rigidus*-*Calcidiscus leptoporus*, *Crystallolithus hyalinus*-*Coccolithus pelagicus*) y en otros, la fase haploide está caracterizada por "células desnudas" y la fase diploide por heterococolitos (*i.e.* *Pleurochrysidaceae*, *Emiliana*, *Gephyrocapsa*). Otros cocolitóforos parecen tener ciclos de vida en los que intervienen fases con heterococolitos y fases con nanolitos. (*Alisphaera*, *Ceratolithus*; Cros y Fortuño, 2002; Young *et al.*, 2005). En muestras actuales se ha constatado la existencia de cocosferas

combinadas compuestas por holocolitos y heterocolitos (Cortés, 2000; Cros *et al.*, 2000; Renaud y Klaas, 2001; Cortés y Bollmann, 2002; Geisen *et al.*, 2002; Crudeli *et al.*, 2006; Frada *et al.*, 2009). Se cree que estas células combinadas representan la expresión morfológica del cambio de fase (Geisen *et al.*, 2002).

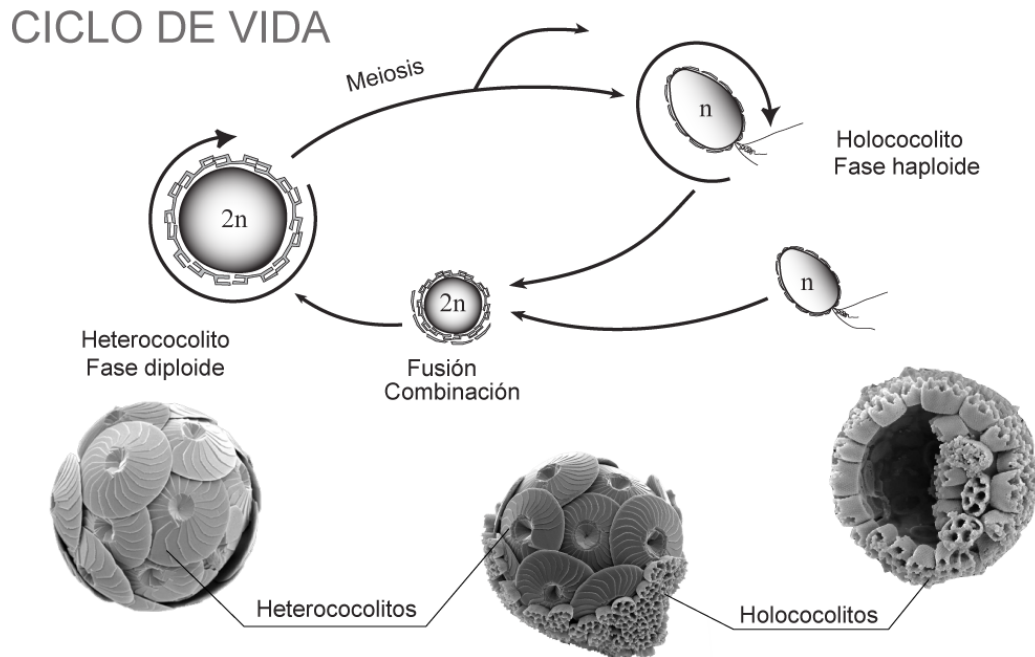


Figura 1. 8. Simplificación del ciclo de vida de los cocolitóforos. Las fotos de las cocsferas han sido tomadas de <http://nannotax.org/>. Modificado de Colmenero (2004).

1.5. Función de los cocolitos

No se sabe cual es exactamente la función de las cocsferas, posiblemente porque no se trate de una función exclusiva si no de una combinación de varias.

Se han barajado multitud de funciones para la calcificación de cocolitos, tales como la protectora, metabólica o adaptativa, que han sido rebatidas a posteriori. A continuación se explican brevemente las hipótesis más aceptadas.

I.5.1. Componentes carbonatados que recubren la célula.

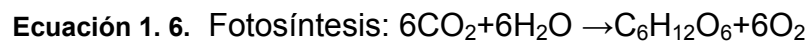
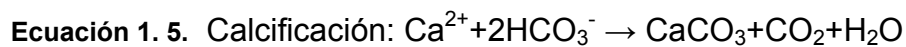
Separan el protoplasma del medio acuático, proveyendo protección física y cohesión, y moderando el intercambio de material entre la célula y el ambiente (Young, 1994).

I.5.2. Funciones relacionadas con protección.

Las cocosferas robustas pueden reducir la predación; las espinas, pueden aumentar el diámetro de la célula, previniendo así la predación del zooplancton pequeño, al parecer de mayor tamaño; un recubrimiento continuo, puede proteger a la célula de daños físicos e infecciones bacterianas y las cocosferas engrosadas, pero al mismo tiempo delicadas, pueden crear una zona amortiguadora relacionada con funciones de regulación de la membrana celular y toma de nutrientes (Young, 1994). Pero la eficiencia del rol protector de los cocolitos ha sido cuestionada por estudios de depredación por parte del zooplancton, que han mostrado altas tasas de depredación de células tanto calcificadas como no calcificadas (Harris, 1994). La protección suministrada por los cocolitos frente a ataques virales fue descartada por Bratbak *et al.* (1996) y Wilson *et al.* (2002) quienes obtuvieron altas tasas de infección en células calcificadas de *Emiliana huxleyi*, pero la protección de los cocolitos frente a ataques bacterianos aún no ha sido estudiada (Billard y Inouye, 2004).

I.5.3. Funciones bioquímicas en la formación de cocolitos.

El CaCO₃ puede ser más conveniente que las moléculas orgánicas, puesto que la calcificación confiere rigidez, y es mucho más “económico” desde el punto de vista energético hacer que precipite CaCO₃ (Young, 1994). La producción de cocolitos se puede considerar como una ventaja desde el punto de vista biogeoquímico puesto que el CO₂ liberado durante el proceso de calcificación es empleado también en el proceso de fotosíntesis, por lo que ambos procesos podrían estar ligados (Paasche, 1962).



I.5.4. Flotación.

El hundimiento rápido de una cocosfera pesada, puede permitir una absorción rápida de nutrientes; según el número de cocolitos, puede variar la flotabilidad de la célula y según la forma de las cocosferas no esféricas, se puede acelerar o frenar el hundimiento en función de la posición del organismo (Young, 1994).

I.5.5. Regulación de la luz.

Existen dos hipótesis, la primera dice que los cocolitos reflejan la luz ultravioleta, lo que permite a los cocolitóforos vivir más arriba en la zona fótica y la segunda que los cocolitos refractan la luz, puesto que el índice de refracción de la calcita es menor que el del agua, permitiendo a los cocolitóforos vivir a mayores profundidades en la columna de agua (Young, 1994). Estas hipótesis no han sido testadas rigurosamente, pero los escasos datos disponibles no apoyan definitivamente un papel foto-protector (Nanninga y Tyrrell, 1996).

I.5.6. Funciones metabólicas.

La producción de cocolitos aumenta la tasa de hundimiento, que puede favorecer el transporte de las células a aguas relativamente más profundas en la que la disponibilidad de nutrientes es mayor (Lecourt *et al.*, 1996).

I.6. Ecología cocolitoforal y factores que afectan a la distribución de cocolitóforos

Puesto que se trata de organismos autótrofos, los cocolitóforos viven en la parte superior de la columna de agua, donde los niveles de luz son suficientes para poder realizar la fotosíntesis (zona fótica). Otros factores como nutrientes, salinidad, temperatura, vitaminas, minerales, competencia con otros organismos, etc. también controlan la distribución de los cocolitóforos horizontal y verticalmente (Winter *et al.*, 1994).

Es complejo considerar cada uno de estos factores por separado, puesto que están interactuando continuamente entre ellos y con otras propiedades físico-químicas del medio, tales como “upwelling”, estratificación, turbidez, etc. (Flores y Sierro, 2007).

I.6.1. Luz y temperatura.

Los niveles de luz que necesitan los cocolitóforos para vivir no difieren mucho de otras células eucariotas fitoplanctónicas (Brand, 1994). La progresiva atenuación de luz en la columna de agua como resultado de la absorción de las distintas longitudes de onda repercute sobre las asociaciones cocolitoforales. La mayoría de los cocolitóforos viven en la zona fótica superior (<50-80 m) aunque como excepción tenemos determinadas especies como *Florisphaera profunda*, *Oolithotus* spp. o *Thorosphaera flabellata* cuyos hábitats se encuentran en la zona fótica media e inferior, desde ~80 hasta ~220 m (Winter *et al.*, 1994), caracterizada por bajos niveles de intensidad lumínica (<1% a 4% de la luz).

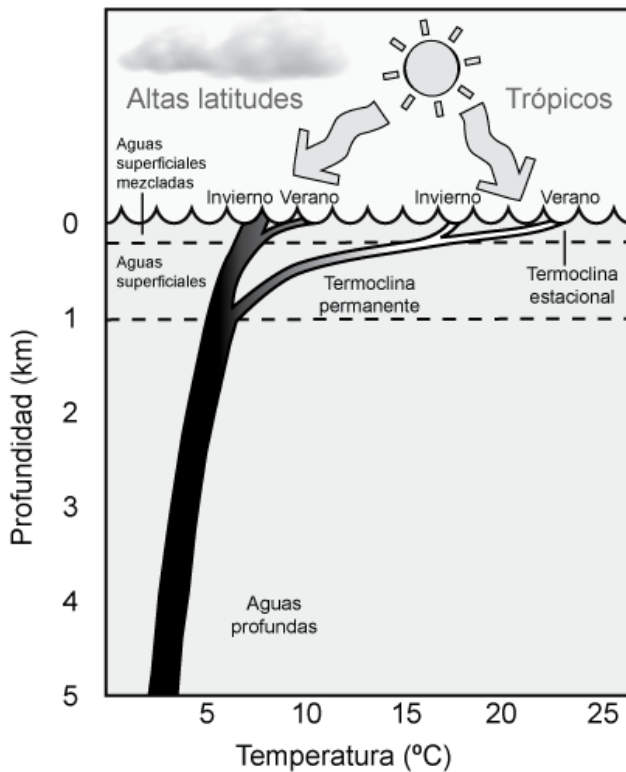


Figura 1. 9. Perfil en profundidad de la temperatura (°C) medido en el agua a distintas latitudes. La termoclina permanente (100-1000 m) separa las aguas profundas y frías de las aguas superficiales, afectadas por cambios de temperatura que ocurren en la superficie terrestre. Las termoclinas estacionales someras (0-100 m) varían dependiendo del calor procedente del sol que es recibido por las masas de agua superficiales y separan las aguas superficiales de las aguas superficiales mezcladas (capa de mezcla, donde viven la mayor parte de los cocolitóforos).

Paralelamente a la luz, la temperatura del agua disminuye también en profundidad (Fig. 1.9), por lo que los habitantes de la zona fótica inferior viven en ambientes más fríos que el resto de los cocolitóforos a igual latitud (Flores y Sierro, 2007).

Se piensa que la temperatura del agua es uno de los factores más importantes que controla la distribución de las especies a gran escala. Ésta queda definida en líneas generales por zonas biogeográficas distribuidas latitudinalmente.

Winter (1994) realizó una síntesis de las principales zonas de distribución biogeográfica de cocolitóforos para el Atlántico y Pacífico (ecuatorial y norte) previamente reconocidas por algunos autores (McIntyre y Bé, 1967; Okada y Honjo, 1973; Geitzenauer *et al.*, 1977). Sin tener en cuenta rasgos característicos, como “eddies”, regiones de “upwelling”, o cuencas cerradas, las cinco zonas descritas son: Subártica, Subtropical, Tropical, Ecuatorial y Subantártica (Fig. 1.10) empleando la nomenclatura de Saavedra-Pellitero *et al.* (2007).

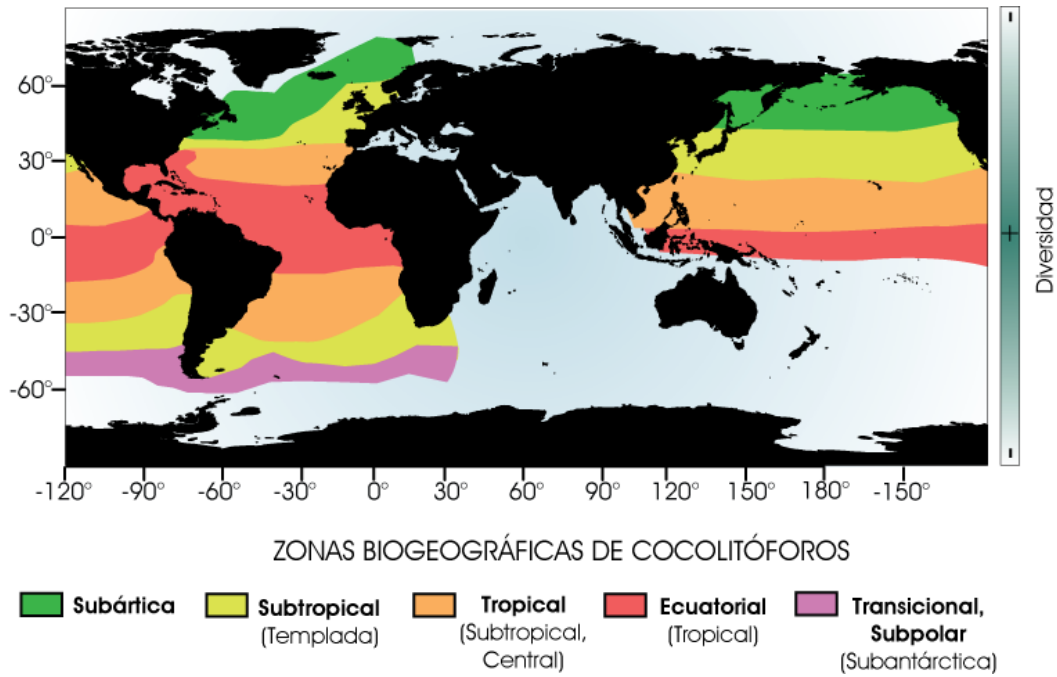
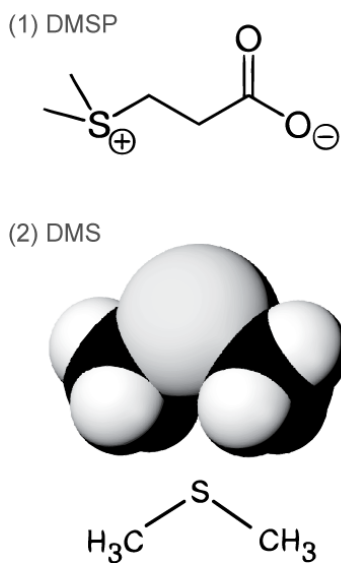


Figura 1. 10. Distribución biogeográfica de coccolitóforos actuales (McIntyre y Bé, 1967; Okada y Honjo, 1973; Winter *et al.*, 1994; Saavedra-Pellitero *et al.*, 2007). Modificado a partir de Flores y Sierro (2007).

I.6.1.1. Luz, temperatura y sulfuro de dimetilo

Los coccolitóforos, junto con otras Prymnesiophyceas, tienden a producir más dimetilsulfoniopropionato (DMSP; $(\text{CH}_3)_2\text{S}^+\text{CH}_2\text{CH}_2\text{COO}^-$; Fig. 1.11) que otros grupos del fitoplancton (Keller *et al.*, 1989). Este compuesto aparentemente se emplea en osmorregulación y genera la excreción de sulfuro de dimetilo (DMS; $(\text{CH}_3)_2\text{S}$; Fig. 1.11; Vairavamurthy *et al.*, 1985). Charlson *et al.* (1987) sugirieron que este gas es oxidado a un aerosol sulfatado en la atmósfera. Estas partículas de aerosol que se encuentran en la atmósfera



sobre la superficie del océano, constituyen un importante núcleo para propiciar la condensación de nubes. Debido a la mayor condensación de nubes, aumenta el albedo de la Tierra, por lo que se piensa que los coccolitóforos influyen en el clima de nuestro planeta debido a la producción de DMSP y DMS. Las correlaciones entre productividad biológica, DMS atmosférico y aerosoles sulfatados se ha demostrado (Ayers *et al.*, 1991; Prospero *et al.*, 1991).

Figura 1. 11. (1) Fórmula estructural del dimetilsulfoniopropionato (DMSP) en 2-D y (2) fórmula estructural del sulfuro de dimetilo (DMS) en 3-D y 2-D.

I.6.2. Nutrientes y capa de mezcla

La disponibilidad de nutrientes biolimitantes es esencial para el desarrollo y diversificación del fitoplancton. En el caso de los cocolitóforos, los nutrientes más importantes son los nitratos y fosfatos, fundamentales en los procesos de crecimiento y calcificación. La comunidad fitoplanctónica responde a aumentos en la disponibilidad de nutrientes siguiendo la sucesión biológica propuesta por Margalef (1978).

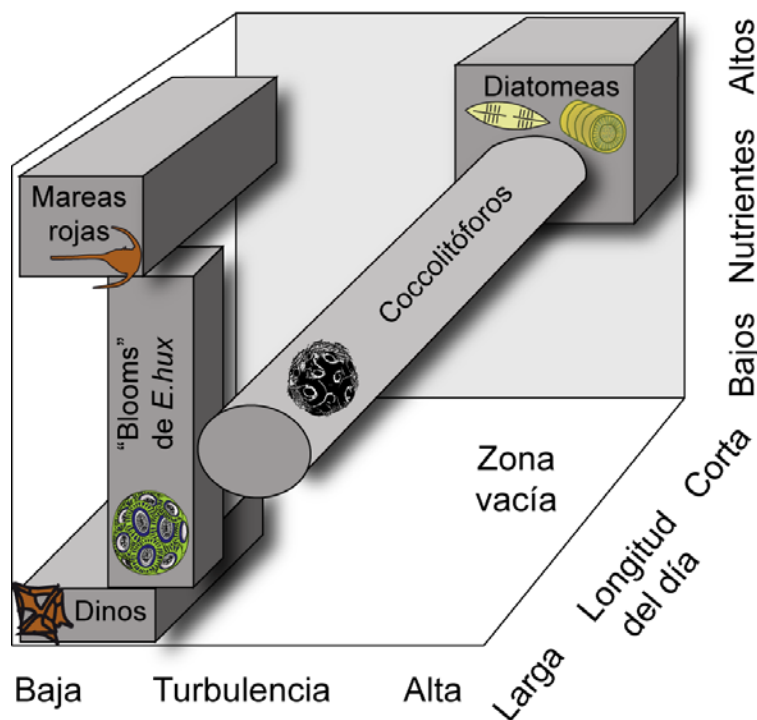
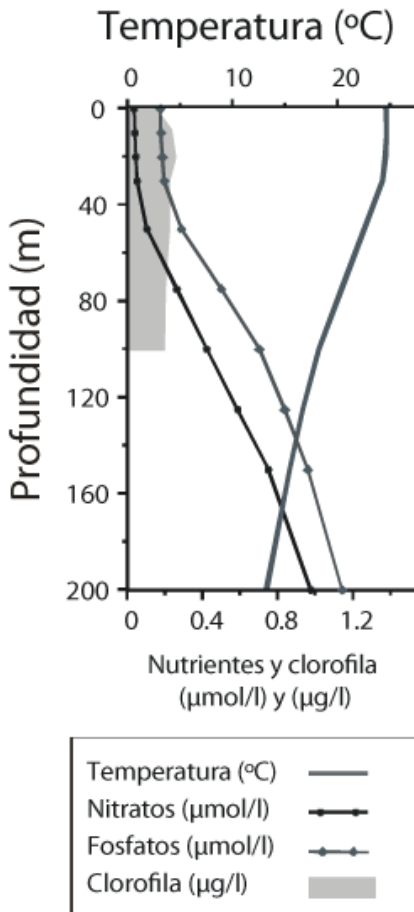


Figura 1. 12. Esquema tridimensional en el que se ha añadido un eje más (longitud del día) al original de Margalef, que consta únicamente de dos ejes: nutrientes y turbulencia (Margalef, 1978). También se han añadido los “blooms” de *Emiliana huxleyi*. La respuesta ecológica de *E. huxleyi* se ha separado en este diagrama del resto de los cocolitóforos puesto que su ecología fisiológica no es la misma que la de todas las especies cocolitoforales (Young, 1994). Modificado a partir de Balch (2004).

En ambientes con alta concentración en nutrientes (eutróficos), proliferan algunos organismos como las diatomeas, compitiendo con los cocolitóforos y limitando su crecimiento (Fig. 1.12). Sin embargo, algunas especies de cocolitóforos (mayoritariamente placolitos, como *Emiliana huxleyi* o *Gephyocapsa* spp.) están adaptados a estas condiciones de alta turbulencia y de alto contenido en nutrientes. Se trata de estrategias de la R que son oportunistas, cuya tasa de crecimiento es elevada y que son capaces de generar “blooms”. Ya que la productividad es mayor en condiciones eutróficas



(por ejemplo, en zonas de “upwelling”), gran parte de la producción total de cocolitos tiene lugar bajo esas condiciones (Baumann *et al.*, 2005).

Por el contrario, en ambientes de baja turbulencia y de bajo contenido en nutrientes (condiciones de oligotrofia) predominan los dinoflagelados. En condiciones intermedias (mesotróficas) los cocolitóforos alcanzan sus mayores abundancias relativas desarrollando la estrategia ecológica de la K (especialistas, como *Umbellosphaera* spp. o *Discosphaera tubifera*). La sucesión biológica es un concepto genérico, por tanto, hay que tener en cuenta que explica comportamientos generales, pero no comportamientos locales.

Sintetizando, se puede decir que la abundancia y características de las asociaciones de cocolitóforos están directamente ligadas a la estabilidad de la capa de mezcla (turbulencia), el contenido en nutrientes y la penetración de la luz (Fig. 1.13).

Figura 1. 13. Perfil en profundidad para los primeros 200 m de la columna de agua en el Atlántico ecuatorial. Se muestran medias de medidas de temperatura (°C), ión nitrato (μmoles/l), ión fosfato (μmoles/l) y contenido en clorofila (μg/l) procedentes del “World Ocean Atlas” 1994 (<http://ingrid.ldgo.columbia.edu/SOURCES/LEVITUS94>) y WOA 1998 (<http://ingrid.ldgo.columbia.edu/SOURCES/NOAA/NODC/WOA98>). Modificado de Boeckel *et al.* (2006).

La profundidad de la capa de mezcla determina la posición de la termoclina, que está a su vez ligada con la nutriclina (profundidad en la que el gradiente de concentración de nutrientes es máximo). La posición de la nutriclina en la columna de agua controla la asociación de cocolitóforos. Cuando la nutriclina está situada en la zona fótica inferior (ZFI), las aguas más superficiales presentan bajo contenido en nutrientes, por tanto se reduce la producción de cocolitos en esta área pero se incrementa el porcentaje de *Florisphaera profunda* y de las especies características de la ZFI. Cuando la nutriclina se encuentra en una posición somera, las aguas más superficiales se enriquecen nutrientes y la abundancia relativa de *F. profunda* y de las especies típicas de la ZFI disminuye (Molfino y McIntyre, 1990a). La cuantificación de las distintas asociaciones fósiles puede emplearse para reconstruir cambios de posición en la nutriclina e inferir la dinámica oceánica y atmosférica del pasado (e.g. Ahagon *et al.*, 1993; Castradori, 1993; McIntyre y Molfino, 1996; Baumann *et al.*, 1999; Flores *et al.*, 1999; Kinkel *et al.*, 2000; Liu *et al.*, 2008). Debido a la correlación existente entre la productividad primaria y profundidad a la que se

encuentra la nutriclina, Beaufort *et al.* (1997) propusieron una relación entre productividad primaria y abundancia de *Florisphaera profunda* que ha sido comprobada posteriormente en diversos testigos (Henriksson, 2000; Beaufort *et al.*, 2001; Garidel-Thoron *et al.*, 2001).

I.7. Distribución ecológica de los tipos de cocosfera

Con los datos disponibles acerca de la distribución del nanoplancton a escala oceánica se pueden distinguir tres grupos de especies basándose en las distintas morfologías y biogeografías (Young, 1994). El tipo de cocolito y la morfología de la cocosfera constituyen asociaciones diferentes que predominan en ambientes concretos. Por tanto es razonable asumir que las morfologías de los cocolitos reflejan las distintas adaptaciones ecológicas, aunque se debe tener mucho cuidado con esta amplia generalización (Fig. 1.14).

1.7.1. Los placolitos.

Son típicos de ambientes meso-eutróficos, como áreas de “upwelling” (tanto “upwellings” costeros como zonas de divergencia ecuatorial, *e.g.* Okada y Honjo, 1973; Roth y Coulbourn, 1982; Kleijne *et al.*, 1989) y mares someros (*e.g.* Okada y Honjo, 1975), donde eclosionan generando “blooms”. Incluyen las especies *Emiliana huxleyi*, *Gephyrocapsa* spp., *Umbilicosphaera* spp. y *Coccolithus pelagicus* fundamentalmente.

1.7.2. La asociación umbeliforme.

Esta asociación incluye *Umbellosphaera* spp. y *Discosphaera tubifera*. Se trata de cocolitos con aspecto de embudo constituidos por un escudo proximal y uno distal que se unen por una columna central. La distribución de las asociaciones umbeliformes coincide con aguas oligotróficas, pobres en nutrientes, en giros oceanicos.

1.7.3. Las especies floriformes.

Forman cocosferas con una densa masa asimétrica de cocolitos rodeando la célula de tamaño inferior. Son característicos de la zona fótica inferior a latitudes bajas-medias (0-40°N) e incluyen las especies *Florisphaera profunda*, *Thorosphaera flabellata* y *Algiosphaera quadricornu*. Existen especies intermedias, como por ejemplo *Oolithotus fragilis* que está formada por placolitos que se disponen de un modo similar al de las cocosferas floriformes pero vive en la zona fótica media.

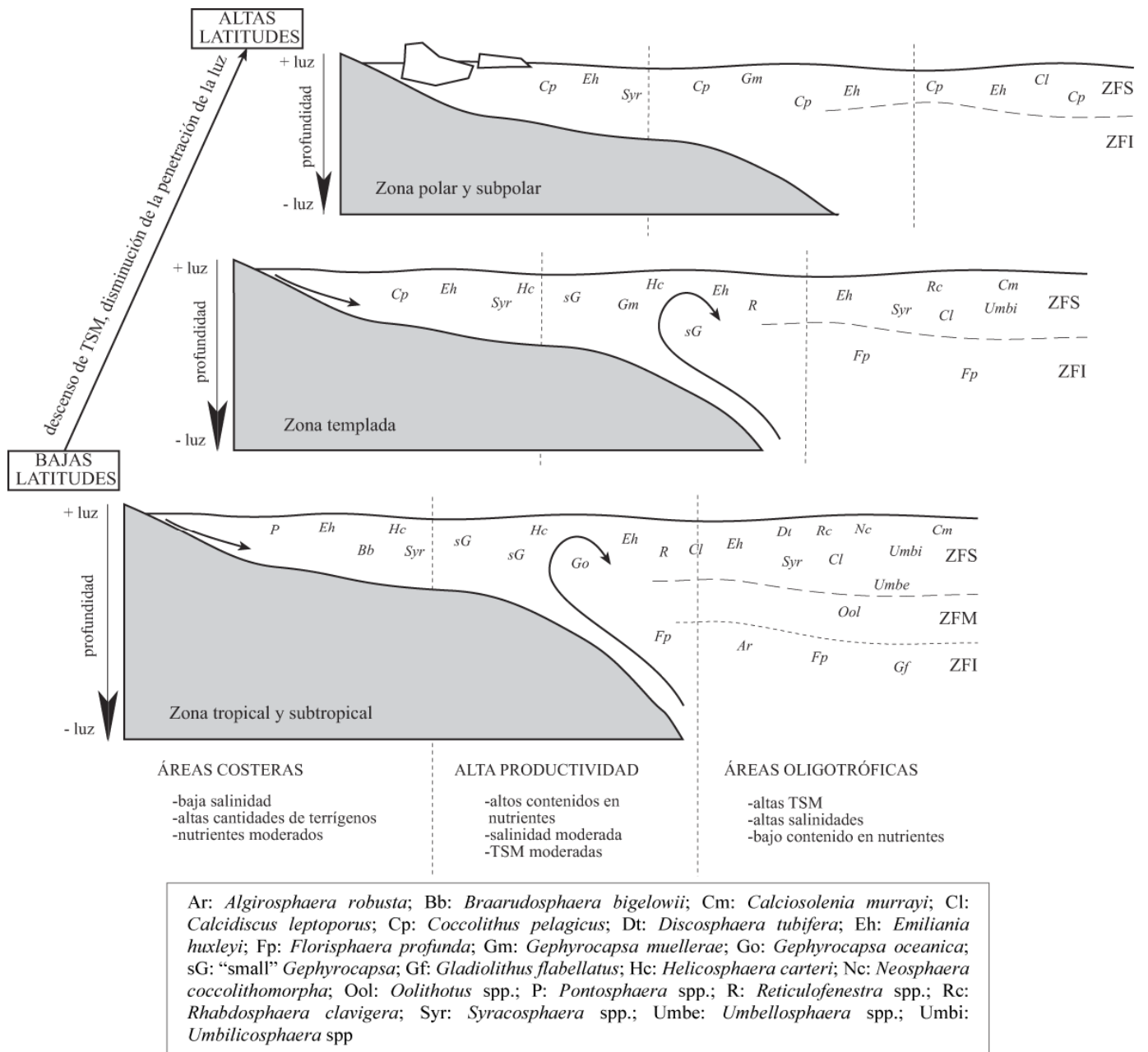


Figura 1. 14. Esquema en el que se ha representado la distribución de los diferentes taxones de cocolitóforos en la columna de agua a diferentes latitudes, de un modo general. En cada uno de los esquemas se han diferenciado tres ambientes representativos, separados por líneas discontinuas verticales. La zona fótica ha sido dividida en inferior, media y superior (ZFI, ZFM y ZFS). Tomado de Colmenero-Hidalgo (2004).

1.7.4. Otras especies.

Las especies menos habituales, que no se incluyen en ninguno de los tres grupos anteriores, pertenecen a un grupo heterogéneo. Este grupo está constituido por taxones con diversas afinidades ecológicas pero que raramente dominan las asociaciones (por ejemplo, *Pontosphaera*, *Rhabdosphaera* o *Scyphosphaera*). Los cocolitos de este grupo son muy variados, pero tienen tendencia a presentar estructuras delicadas y complejos diseños.

1.8. Transporte, sedimentación y preservación de los cocolitóforos

Después de la muerte de la célula, habitualmente, la cocosfera se desagrega y los cocolitos se hunden libremente por la columna de agua. Para interpretar correctamente el registro fósil se deben tener en cuenta que la asociación de cocolitos que se puede encontrar en muestras de sedimento no es un registro totalmente completo de la comunidad viva actual; procesos biológicos, físicos y químicos cambian la composición original después de la muerte de los cocolitóforos.

Estos procesos incluyen la amenaza de organismos heterótrofos (zooplancton, e.g. copépodos, tunicados...), sedimentación de cocolitos o tránsito de aguas superficiales al fondo oceánico (Samtleben *et al.*, 1995), disolución química o preservación selectiva y efectos diagenéticos (Berger y Roth, 1975; Steinmetz, 1994). La mayoría de los cocolitos que integran los sedimentos alcanzan el fondo en agregados o pellets fecales generados por los organismos heterótrofos anteriormente citados (Fig. 1.15). Los agregados fecales (cada uno puede contener hasta 10^5 cocolitos) aceleran la tasa de hundimiento de los cocolitos y los protegen de la disolución (Roth y Berger, 1975; Honjo, 1976).

Otro mecanismo observado es el descenso como partículas amorfas de “nieve marina”, que pueden medir desde 0.5 mm hasta metros de diámetro (Steinmetz, 1994). Ambos cuerpos descienden rápidamente, con una velocidad de hasta 160 m/día (Honjo, 1976) en el caso de los agregados fecales. Esta velocidad es mucho mayor que la estimada para los cocolitos que caen libremente debido a su geometría plana y a su bajo peso (13.8 cm/día (Steinmetz, 1994).

Las altas tasas de hundimiento de los agregados ayudan a minimizar el desplazamiento lateral causado por corrientes oceánicas y aseguran que la asociación existente en el sedimento oceánico tenga su origen en las comunidades fóticas superficiales (McIntyre y Bé, 1967; Okada y Honjo, 1973; Baumann *et al.*, 2000; Kinkel *et al.*, 2000). Debido a la disolución selectiva, muchos cocolitos delicados, incluyendo casi todos los holococolitos y varios heterococolitos se disuelven habitualmente. En muchas ocasiones, únicamente

los cocolitos formados por cristales más robustos (e.g. *Calcidiscus*, *Reticulofenestra*, *Gephyrocapsa*, *Coccolithus*, *Discoaster*, *Helicosphaera*) se preservan en el sedimento (Berger y Roth, 1975). Por tanto, sólo una porción de las especies de cocolitóforos vivos tiene un registro fósil significativo.

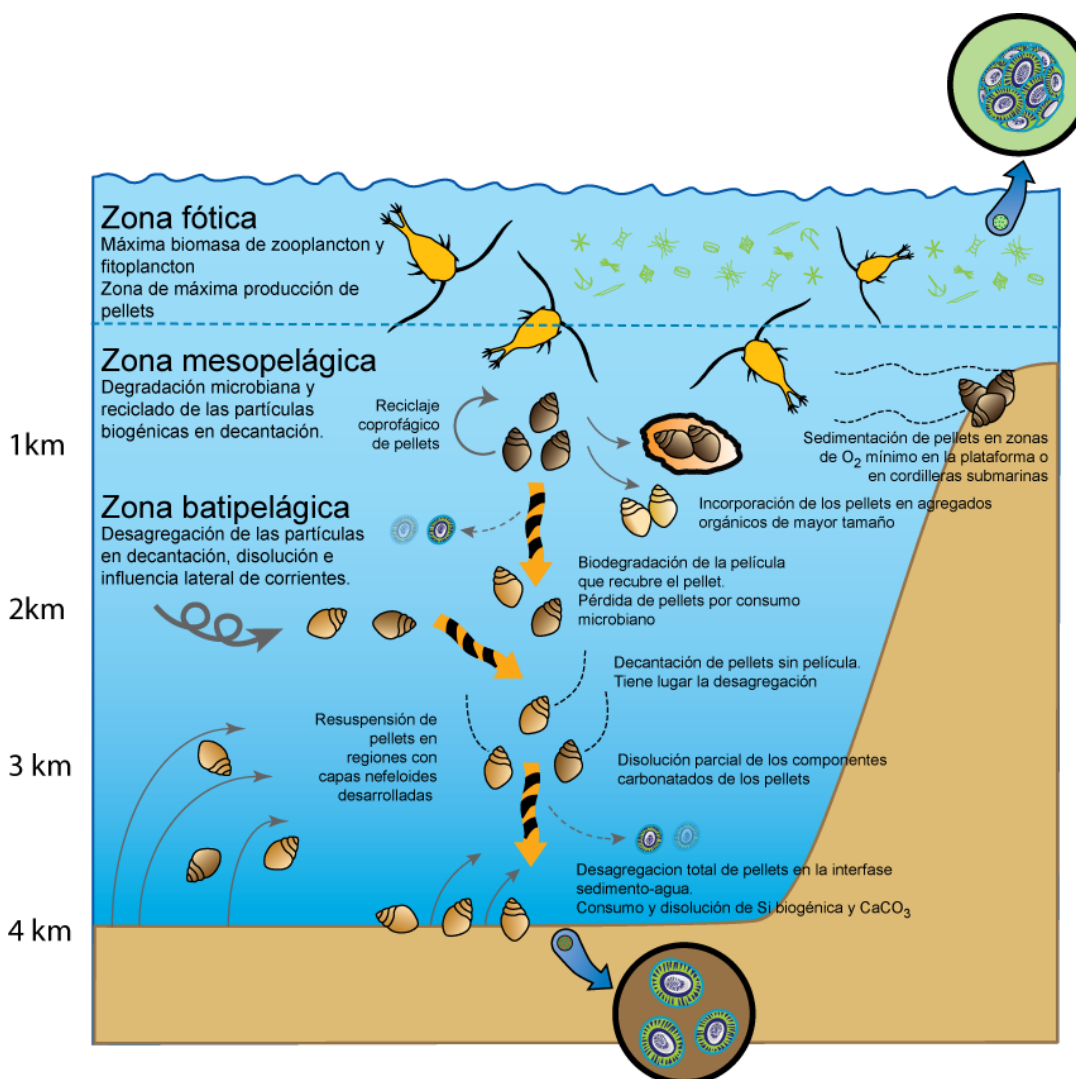


Figura 1. 15. Modelo de sedimentación de cocolitóforos. Modificado a partir de Pilskaal and Honjo (1987) y Steinmetz (1994).

I.9. Historia de la investigación de los cocolitóforos: sus comienzos

En 1836 Ehremberg observó los primeros cocolitos fósiles procedentes de rocas cretácicas del mar Báltico que se pensaba eran minerales con forma ovoide de origen inorgánico. Más tarde, Huxley (1858) propuso el término cocolito debido a su parecido con las células de *Protococcus* para los restos calcáreos que encontró en sedimentos oceánicos. Wallich (1861) empleó el término cocosfera para definir algo similar a las larvas de foraminíferos planctónicos cubiertas por cocolitos que observó en muestras de sedimento.

Debido a que las propiedades ópticas eran distintas de las de los foraminíferos, los consideró como organismos independientes.

Después de un artículo publicado por Sorby en 1961, casi todos los biólogos aceptaron el hecho de que los cocolitos/cocosferas eran de origen orgánico. Sin embargo su naturaleza de alga no fue demostrada hasta finales del siglo XIX, cuando Murray y colaboradores afirmaron que las cocosferas eran en realidad esqueletos de minúsculas algas calcáreas.

Basándose en estudios realizados acerca de los flagelos, Lohmann (1902) clasificó las cocosferas como algas *Chysomonadales*. También definió el término “nanoplancton calcáreo” como el plancton de pequeño tamaño que podía pasar por una red de fitoplancton normal (de tamaño de malla ~40-60 μm).

A principios del siglo XX, varios autores (Lohmann, Ostenfeld, Arkhangelsky, Schiller...) describieron la gran mayoría del nanoplancton calcáreo, tanto vivo como fósil.

Con la mejora de las técnicas microscópicas, durante los años '50 y '60 (microscopio petrográfico, microscopio electrónico de transmisión y microscopio electrónico de barrido), se contribuyó en gran medida al desarrollo de las investigaciones en nanoplancton. Autores como Riedel y Bramlette (1954), demostraron la validez y el gran potencial de los nanofósiles calcáreos en bioestratigrafía.

Durante los años '70 y '80, las investigaciones en torno al nanoplancton calcáreo alcanzaron un notable estado de madurez y a día de hoy éste tiene múltiples aplicaciones entre las que destacan: estudios taxonómicos de detalle, mapas de distribución paleobiogeográficos, reconstrucciones paleoclimáticas y paleoceanográficas, estudios evolutivos, biocronología, estudios diagenéticos e isótopos estables, entre otros (Siesser, 1994).

I.10. Sistemática

La sistemática se ha establecido en base a la revisión realizada por Young *et al.* (2003) a partir de la clasificación propuesta por (Young y Bown, 1997b; Young y Bown, 1997a) quienes consideran fundamentalmente la estructura de los cocolitos y su cristalografía, pero también tienen en cuenta aspectos biológicos y paleontológicos.

División HAPTOPHYTA
Clase PRYMNESIOPHYCEAE
Orden COCCOLITHALES
Familia COCCOLITHACEAE
Género *Coccolithus*
Especie *Coccolithus pelagicus*
Familia CALCIDISCACEAE
Género *Calcidiscus*
Especie *Calcidiscus leptoporus*
Género *Oolithotus*
Especie *Oolithotus fragilis*
Especie *Oolithotus antillarum*
Género *Umblicosphaera*
Especie *Umblicosphaera sibogae*
Especie *Umblicosphaera foliosa*
Especie *Umblicosphaera hulburtiana*
Orden ISOCHRYSIDALES
Familia NOELAERHABDACEAE
Género *Emiliana*
Especie *Emiliana huxleyi*
Género *Gephyrocapsa*
Especie *Gephyrocapsa muellerae*
Especie *Gephyrocapsa oceanica*
Grupo "small" *Gephyrocapsa*:
Especie *G. aperta*
Especie *G. ericsonii*
Orden ZYGODISCALES
Familia HELICOSPHAERACEAE
Género *Helicosphaera*
Especie *Helicosphaera pavementum*
Especie *Helicosphaera carteri*
Especie *Helicosphaera wallichii*
Especie *Helicosphaera hyalina*
Familia PONTOSPHAERACEAE
Género *Pontosphaera*
Especie *Pontosphaera japonica*
Especie *Pontosphaera multipora*
Orden SYRACOSPHAERALES
Familia SYRACOSPHAERACEAE
Género *Syracosphaera*
Especie *Syracosphaera pulchra*
Familia CALCIOSOLENIACEAE
Especie *Calciosolenia murrayi*
Familia RHABDOSPHAERACEAE
Género *Rhabdosphaera*
Especie *Rhabdosphaera clavigera*
Grupo de los Nanolitos e *INCERTAE SEDIS*
Familia BRAARUDOSPHAERACEAE
Especie *Braarudosphaera bigelowii*
Familia UMBELLOSPHAERACEAE
Género *Umbellosphaera*
Especie *Umbellosphaera irregularis*
Especie *Umbellosphaera tenuis*
Género *Florisphaera*
Especie *Florisphaera profunda*

Figura 1. 16. Esquema de clasificación empleado en este trabajo.

El esquema de clasificación taxonómica escogido para este trabajo es uno de los más comprensibles y ampliamente empleado a la hora de establecer los diferentes grupos de cocolitóforos dentro de la división *Haptophyta*. Ha sido recientemente actualizado por Jeremy Young y sus colaboradores en <http://nannotax.org> y está estructurado en clase, orden, familia, género y especie (Fig. 1.16).

División HAPTOPHYTA

Hibberd 1972 ex Edvardsen y Eikrem en Edvarssen *et al.* 2000

Clase PRYMNESIOPHYCEAE

Hibberd 1976; emend Cavalier-Smith *et al.* 1996

Orden COCCOLITHALES Schwarz 1932 sensu Jordan *et al.* 2004

Familia COCCOLITHACEAE Poche, 1913 emend Young & Bown 1997

Género *Coccolithus* Schwarz 1894

Este género forma placolitos elípticos o circulares que muestran la típica estructura de borde de la familia *Coccolithaceae* (la unidades V forman el escudo distal y el anillo inferior del área central; las unidades R forman el escudo proximal y el anillo superior del área central, ver Fig. 1.17). El área central puede estar abierta o presentar un puente en la superficie proximal.

Especie *Coccolithus pelagicus* (Wallich 1877) Schiller 1930 [*Coccosphaera*]



Esta especie genera placolitos elípticos con el área central abierta o atravesada por un puente situado en la superficie proximal. Es una de las especies de cocolitóforo capaz de formar los cocolitos de mayor tamaño (8-16 μm) y más robustos (Fig. 1.17). Por ello, presenta un gran potencial de preservación (Cachão y Moita, 2000).

Figura 1. 17. *Coccolithus pelagicus* ssp. *braarudii*. La barra representa 3 μm .

C. pelagicus (Wallich, 1877) ha sido considerado casi siempre como una especie fría, ya que en la actualidad vive en masas de agua subpolares y polares del Atlántico Norte (McIntyre y Bé, 1967). Según Okada y McIntyre (1979) y Winter (1994) *C. pelagicus* está representado en aguas frías cuya temperatura varía de -1.7°C a 15°C , siendo la mejor temperatura para un crecimiento óptimo entre 2°C y 12°C (Okada y McIntyre, 1979). Sin embargo, su distribución biogeográfica también incluye regiones de “upwelling” (Cachão y Moita, 2000). *C. pelagicus* ha sido empleado en otras ocasiones como indicador de enriquecimiento en nutrientes de las aguas oceánicas superficiales (Roth, 1994).

Geisen *et al.* (2002) demostraron que esta especie incluye dos subespecies diferentes: *C. pelagicus* ssp. *pelagicus* and *C. pelagicus* ssp. *braarudii* que se distinguen por la morfología, la genética molecular y las preferencias ecológicas. *C. pelagicus* ssp. *pelagicus* produce cocolitos de 6 a 10 μm de longitud y *C. pelagicus* ssp. *braarudii*, produce cocolitos de mayor tamaño (de 9 a 15 μm de longitud; Fig. 1.17) (Young *et al.*, 2003).

Familia CALCIDISCACEAE Young & Bown, 1997

Los cocolitos pertenecientes a esta familia son placolitos con una estructura de borde similar a la de *Calcidiscus*, *i.e.* las unidades V forman tanto el escudo distal como el área/tubo central. Sin embargo, las unidades R forman únicamente el escudo proximal.

Debido a que en los *Coccolithaceae* el crecimiento tiene lugar desde el anillo proto-cocolito (que llega a estar insertado en la estructura) hacia abajo, la alternancia de unidades V y R sólo es visible cuando el escudo proximal aparece roto.

Las suturas del escudo distal muestran normalmente curvatura levógira. El escudo proximal está formado habitualmente por una capa de elementos con suturas sub-radiales. A veces se desarrolla una capa inferior, con elementos que muestran una fuerte inclinación dextra (en vista proximal). La conexión entre los escudos proximal y distal es débil, por lo que muchas veces aparecen por separado.

Género *Calcidiscus* Kampter 1950

Presenta tres sub-taxones considerados como morfotipos (Knappertsbusch *et al.*, 1997), subespecies (Geisen *et al.*, 2002) o especies (Sáez *et al.*, 2003; Young *et al.*, 2003; Quinn *et al.*, 2004) según distintos autores.

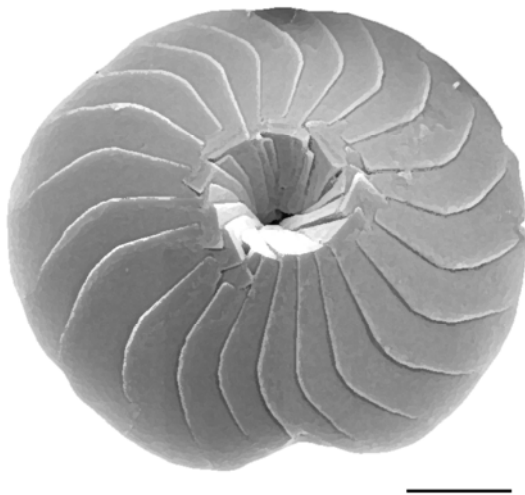
- *C. quadriperforatus*: placolitos de gran tamaño, entre 7 y 11 μm , con 20-35 elementos en el escudo distal con suturas ligeramente curvadas, y con una zona oscura central con pequeñas suturas alrededor del borde del tubo.

- *C. leptoporus* intermedio: placolitos de tamaño intermedio, entre 5 y 8 μm , con 15-30 elementos en el escudo distal y con suturas continuas ligeramente curvadas.

- *C. leptoporus* pequeño: placolitos de pequeño tamaño entre 3 y 5 μm , con 10-20 elementos en el escudo distal y con suturas angulares serradas.

Especie *Calcidiscus leptoporus* (Murray and Blackman, 1898) Loeblich and Tappan, 1978 [Coccosphaera]

Este nombre se aplica al rango de morfotipos, subespecies o especies anteriormente citados. *C. leptoporus* produce cocolitos circulares o ligeramente elípticos que presentan un área central cerrada (Fig. 1.18).



Se trata de una especie bien definida, diagenéticamente “robusta” y con una distribución global (Ziveri *et al.*, 2004). Clásicamente se la ha considerado como especie característica de condiciones oligotróficas (Giraudeau y Rogers, 1994). *C. leptoporus* está poco representada en comunidades actuales y fósiles de mares marginales y ambientes de plataforma continental (Okada y Honjo, 1975).

Figura 1. 18. *Calcidiscus leptoporus* ssp. *leptoporus* (intermedio). La barra representa 2 μm .

Respecto a las afinidades ecológicas de los distintos morfotipos, parece que la forma grande se da en ambientes mesotróficos de alta productividad (Renaud *et al.*, 2002), mientras que la ecología de la forma pequeña no está aún clara, puesto que presenta una distribución en parches mal definida (Ziveri *et al.*, 2004). Actualmente se considera que la forma intermedia tiene una amplia distribución, pero con afinidad a aguas frías y pobres en nutrientes.

Género *Oolithotus* Reinhardt in Cohen & Reinhardt 1968

Sus cocolitos son asimétricos: el escudo distal es sub-circular pero con el tubo y el escudo proximal ligeramente desplazado respecto al centro. Por lo demás es muy similar a *Calcidiscus*. El escudo proximal es de pequeño tamaño y está formado por un único anillo de elementos (monocíclico). Se trata de un taxón que vive en la zona fótica inferior.

En este género las especies más comunes son *Oolithotus fragilis* y *Oolithotus antillarum*.

Especie *Oolithotus fragilis* (Lohmann 1912) Martini & Müller 1972
[Coccolithophora]

Sus cocolitos son grandes y asimétricos, de tamaño medio entre 5 y 9 μm (Fig. 1.19). El escudo proximal es ligeramente más pequeño que el distal y tiene suturas dentadas. Presenta una profunda depresión en la superficie del escudo distal y las suturas distales a menudo son curvadas.

Genera una cocosfera en cierto sentido similar a la producida por *Florisphaera*. Se da en zonas oligotróficas, pobres en nutrientes (Brand, 1994) y suele ocupar la parte más profunda de la zona fótica superior (Young, 1994).

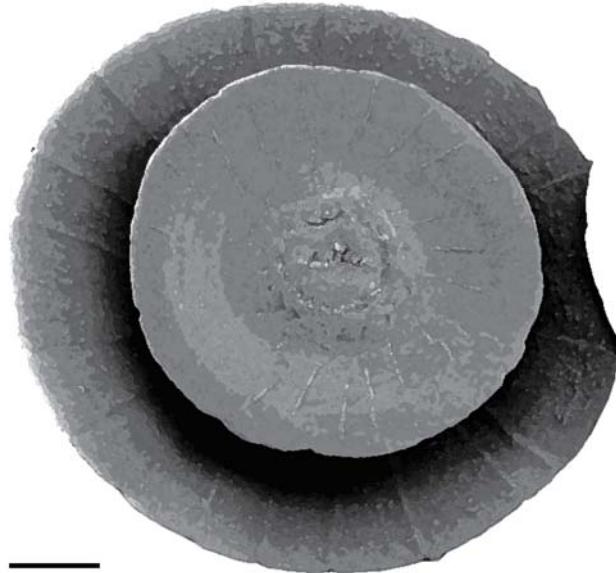
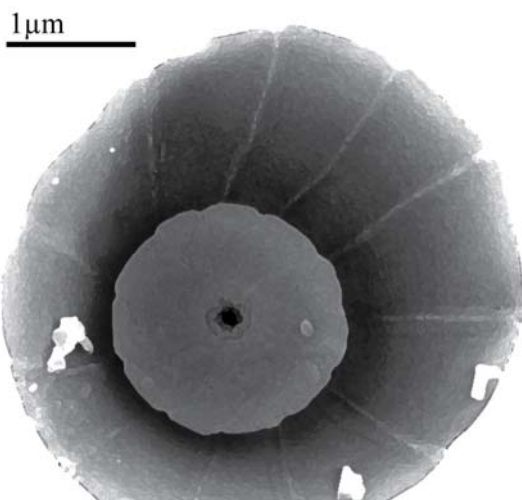


Figura 1. 19. *Oolithotus fragilis*. La barra representa 1 μm .

Especie *Oolithotus antillarum* (Cohen 1964) Reinhardt, in Cohen & Reinhardt 1968 [Discolithus]



Sus cocolitos son muy asimétricos y de tamaño medio, entre 3 y 6 μm (Fig. 1.20). El escudo proximal es mucho más pequeño que el distal con suturas curvadas que forman complejos dibujos en forma de anillos concéntricos. Habitualmente presentan una depresión somera en la superficie del escudo distal.

Figura 1. 20. *Oolithotus antillarum*. La barra representa 1 μm .

Se ha encontrado en el Pacífico, en zonas centrales y ecuatoriales, viviendo en la zona fótica intermedia (50-100m). En el Atlántico Norte, es habitual en las zonas subtropical y transicional fuertemente influenciadas por la corriente del Golfo (Okada y McIntyre, 1977).

Género *Umblicosphaera* Lohmann 1902

Sus cocolitos presentan formas circulares o elípticas, con una estructura similar a la de *Calcidiscus*, pero con el área central abierta. Los elementos del escudo distal muestran habitualmente complejas suturas dobladas. El escudo proximal puede ser monocíclico (e.g. *U. sibogae*, con un anillo de elementos en el escudo) o bicíclico (e.g. *U. foliosa*, *U. hulburtiana*, con dos anillos de elementos en el escudo) y puede ser de mayor o menor tamaño que el escudo distal.

Este género vive en ambientes oceánicos tropicales y subtropicales, esencialmente en aguas estratificadas y pobres en nutrientes, con carácter oligotrófico (Okada y Honjo, 1973; Okada y McIntyre, 1977; Giraudeau, 1992; Brand, 1994). Young (1994) incluye este taxon dentro de la asociación típica de condiciones eutróficas, mientras que Roth (1994) y Flores *et al.* (2003) indican que puede responder a un aumento sustancial de nutrientes.

Existen dos variedades, *U. sibogae* var. *foliosa* (cuyas cocosferas están formadas por placolitos dispuestos de modo que confieren compacidad a la cocosfera) y *U. sibogae* var. *sibogae* (que forman grandes cocosferas coloniales que contienen 2-4 células (Geisen *et al.*, 2004).

Especie *Umblicosphaera sibogae* (Weber-van Bosse 1901) Gaarder 1970 [Coccosphaera]

Esta especie genera una cocosfera de tamaño grande (20-30 μm), que normalmente contiene 2-4 células. Los cocolitos tienen forma circular (3-7 μm) con una gran abertura central (Fig. 1.21). El escudo proximal es monocíclico, plano y más ancho que el distal.

Umblicosphaera sibogae (s.l.) presenta preferencia por aguas templadas oligotróficas (Okada y McIntyre, 1979), asociadas con condiciones El Niño al Sur de la bahía de California (Ziveri *et al.*, 1995). Investigaciones previas en esta zona (Winter, 1985) también relacionaban *U. sibogae* con aguas templadas (de la contracorriente cálida de California). Honjo (1982) registró un “bloom” monoespecífico de esta especie en condiciones de no “upwelling” en la cuenca de Panamá. Giraudeau (1992) considera *U. sibogae* como indicativa de condiciones oligotróficas, puesto que alcanza mayores abundancias en sedimentos superficiales bajo aguas oligotróficas y menores bajo la zona de “upwelling” se de da frente a la costa suroccidental africana.

Esta especie está restringida a latitudes tropicales o subtropicales, con una media de temperatura superior a los 15°C y en general, presenta una débil preferencia por aguas superficiales templadas, salinas y ligeramente mezcladas de ambientes más bien oligotróficos (Ziveri *et al.*, 2004).

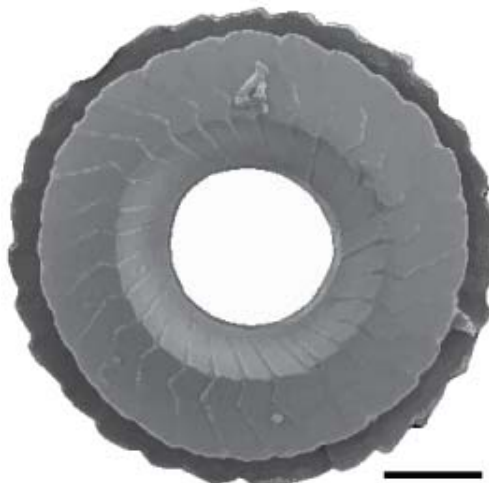


Figura 1. 21. *Umbilicosphaera sibogae*. La barra representa 2 μ m.

Especie *Umbilicosphaera foliosa* (Kamptner 1963, ex Kleijne 1993) Geisen in Sáez *et al.* 2003. [Cycloplacolithus]

U. foliosa genera una cocosfera compacta con coccolitos circulares que poseen una abertura central estrecha. Las suturas que hay en el escudo distal están fuertemente curvadas. El escudo proximal es bicíclico, cóncavo y de menor tamaño que el escudo distal. Algunas protuberancias en forma de gancho aparecen normalmente en la abertura central (Fig. 1.22).

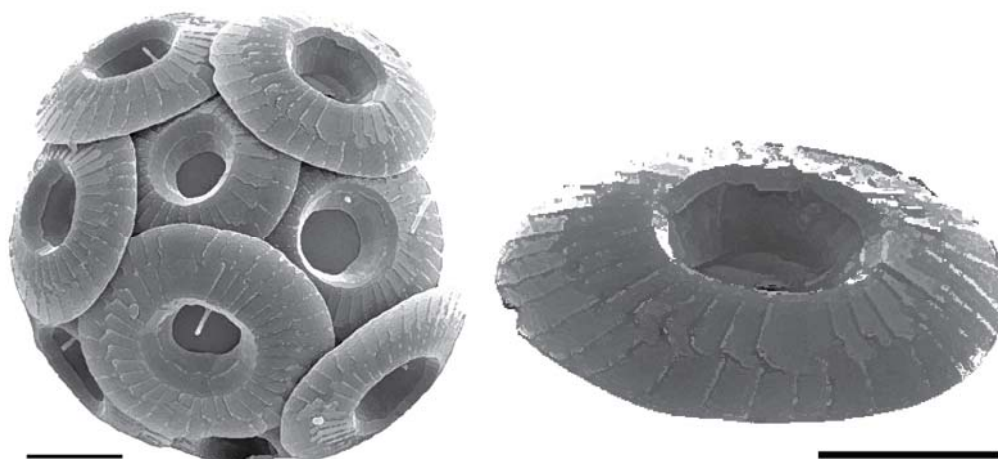


Figura 1. 22. Cocosfera de *Umbilicosphaera foliosa* y placolito de la misma especie. La barra representa 5 μ m en la fotografía de la izquierda (cocosfera) y 2 μ m en la de la derecha (cocolito).

Clásicamente ha sido considerada como una variedad de *U. sibogae*. (*U. sibogae* var. *foliosa*), pero debido a las grandes diferencias morfológicas y basándose en diferencias moleculares existentes (Sáez *et al.*, 2003; Geisen *et al.*, 2004) actualmente se consideran como especies distintas.

En estudios realizados frente a la costa somalí, los máximos porcentajes de *U. foliosa* se alcanzan en épocas en las que cesa la advección (y posteriormente el “upwelling”). Broerse *et al.* (2000) interpretaron estos hechos como una respuesta secuencial a la limitación de nutrientes por parte de *U. foliosa* y *O. fragilis* debido al descenso de la abundancia de otras especies (*C. leptoporus*, *H. carteri* y *Pontosphaera* spp.). Boeckel *et al.* (2006) observó en muestras de sedimento superficial que *U. foliosa* es más abundante en latitudes templadas y subantárticas, exceptuando los sedimentos procedentes de áreas cercanas a la dorsal medio-oceánica.

Especie *Umbilicosphaera hulburtiana* Gaarder, 1970

Se trata de cocolitos muy similares a los de *U. foliosa*, incluso con escudo bicíclico, y que pueden tener nodos formando una cresta en el escudo distal (Fig. 1.23). Suelen aparecer en muy bajo porcentaje.

Esta especie aparece en el Pacífico y es común en zonas ecuatoriales y transicionales. En el Atlántico Norte, es común en las zonas subtropical y transicional, especialmente hacia el área más occidental y habita siempre en la zona fótica superior (Okada y McIntyre, 1977). También aparece en el mar de Arabia, Mediterráneo, la región indo-malasia e Índico (sobre todo en el noreste, donde es más frecuente) (Kleijne, 1993)

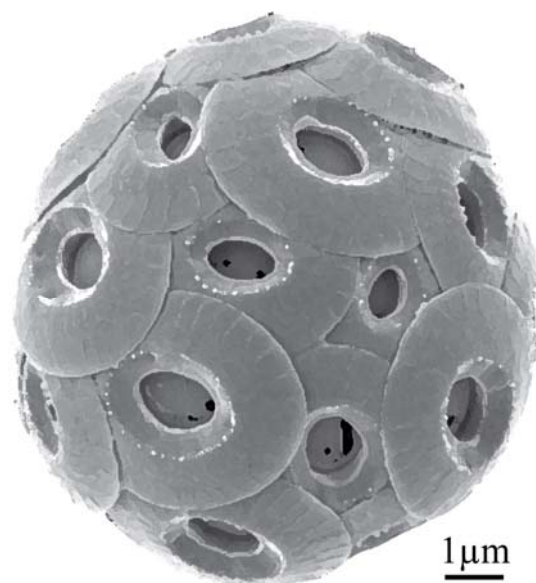


Figura 1. 23. Cocosfera de *Umbilicosphaera hulburtiana*. La barra representa 1 μm.

Orden ISOCHRYSIDALES Pascher 1910

Familia NOELAERHABDACEAE Jerkovic 1970 emend. Young & Bown 1997

Sus cocolitos son placolitos con estructura tipo *E. huxleyi*, i.e. las unidades V son vestigiales y las unidades R forman el escudo proximal, el distal, los tubos internos y externos, la rejilla y las estructuras del área central.

Empleando microscopía óptica son fuertemente birrefringentes, y usando microscopía electrónica se pueden observar elementos característicos, tales como: la rejilla del área central, imbricación antihoraria de los tubos internos y escudo proximal monocíclico (Young, 1989; Young, 1994; Young *et al.*, 2003).

Género *Emiliana* Hay & Mohler in Hay *et al.* 1967

Sus cocolitos presentan hendiduras entre todos los elementos que conforman el escudo distal y entre algunos que conforman el escudo proximal. No poseen puente (Fig. 1.24).

Especie *Emiliana huxleyi* (Lohmann 1902) Hay & Mohler, in Hay *et al.* 1967

Se trata de una especie cosmopolita que genera cocosferas con múltiples capas de cocolitos y que a menudo forma “blooms”.

Es una de las especies más abundantes en sedimentos recientes (Roth, 1994), incluso se puede afirmar que es la especie de más amplia distribución en los océanos actuales (McIntyre y Bé, 1967; Winter *et al.*, 1994). Se trata de un taxón cosmopolita, euritópico (Roth, 1994), eurihalino (Winter *et al.*, 1994) e independiente de la temperatura del agua (euritermo; Okada y Honjo, 1973)

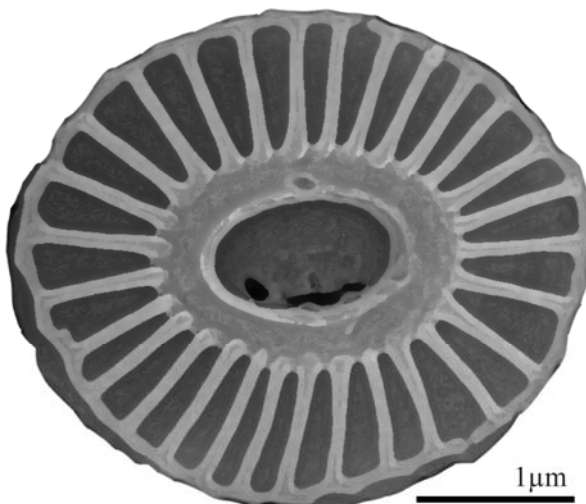


Figura 1. 24. *Emiliana huxleyi*. La barra representa 1 μm. Foto cedida por José Gravalosa.

Tiene facilidad para desarrollarse tanto en ambientes eutróficos (como los fiordos noruegos) como en ambientes oligotróficos (giros subtropicales) y puede tolerar amplias variaciones en los niveles de luz (Winter *et al.*, 1994). Altas concentraciones de *E. huxleyi* se pueden observar en zonas de “upwelling” ecuatorial (Kinkel *et al.*, 2000), “upwelling” costero (Kleijne *et al.*, 1989), plataforma externa (Brand, 1994) y en mares marginales (Roth, 1994).

Los primeros autores en constatar la existencia de dos morfotipos de *E. huxleyi* (de agua cálida y de agua fría) fueron McIntyre y Bé (1967), basándose en la morfología del área central y del escudo proximal. Estudios posteriores demostraron que la variación morfológica es debida a variaciones en el genotipo (Bleijswijk *et al.*, 1991; Young y Westbroek, 1991). Actualmente, *E. huxleyi* se divide en 5 morfotipos basados en diferencias morfométricas, fisiológicas e inmunológicas (Schroeder *et al.*, 2005).

Género *Gephyrocapsa* Kamptner 1943

Sus cocolitos poseen una estructura similar a los de *Emiliania*, pero con un puente, que atraviesa el área central, formado por tubos internos. Los escudos son continuos, es decir, no presentan hendiduras entre los elementos.

Es un género que presenta gran variedad morfológica en la actualidad, por lo que en sedimentos oceánicos holocenos, se encuentran diferentes morfotipos de *Gephyrocapsa* (Bollmann *et al.*, 2002).

Bollmann (1997) fue capaz de establecer una relación entre las distintas morfologías de los *gephyrocápsidos* y diversos ambientes (áreas geográficas), gracias a biometrías de los placolitos y al ángulo del puente que presentan (Fig. 1.25). Describió y caracterizó en sedimentos holocenos seis asociaciones morfológicas de *Gephyrocapsa*; *Gephyrocapsa* Ecuatorial (GE), *Gephyrocapsa* Oligotrófica (GO), *Gephyrocapsa* Transicional (GT), *Gephyrocapsa* Fría (GC), *Gephyrocapsa* Grande (GL), *Gephyrocapsa* Pequeña (GM).

Para la clasificación de las especies y/o grupos de este género, en este trabajo, se ha empleado la clasificación propuesta por Flores *et al.* (1999) y posteriormente modificada por Colmenero-Hidalgo (2004; Tabla I).

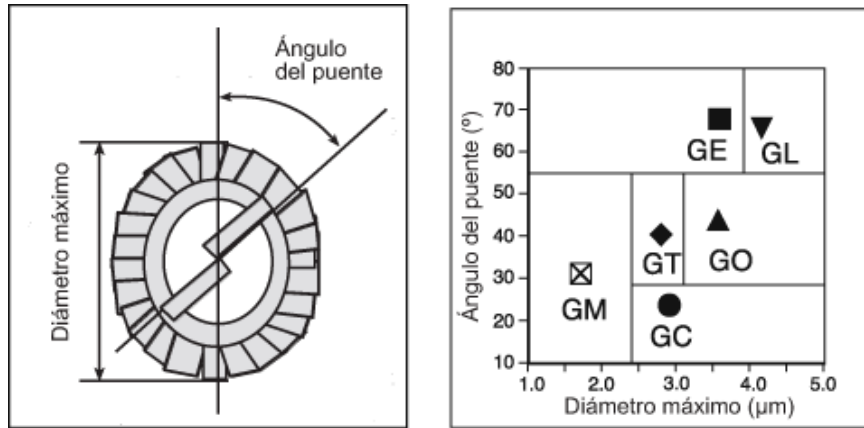


Figura 1. 25. Izquierda: medidas tomadas en un placolito a partir de fotografías hechas empleando microscopía electrónica. Se han tenido en cuenta: el ángulo que forma el puente con eje mayor del cocolito (°) y el diámetro máximo o longitud del placolito (µm). Derecha: las seis asociaciones morfológicas de *Gephyrocapsa* definidas para sedimentos holocenos (Bollmann, 1997). Tomado de Bollmann *et al.* (2002).

Especie *Gephyrocapsa muelleræ* Bréhéret 1978

Es una de las especies intermedias de *Gephyrocapsa*. Sus cocolitos tienen un puente poco inclinado con respecto al eje mayor del cocolito y el área central es bastante pequeña (Fig. 1.26).

Presenta afinidad por aguas frías (Winter *et al.*, 1994; Findlay y Giraudeau, 2000; Ziveri *et al.*, 2004), y se da en gran abundancia, incluso como taxón dominante. El puente (que forma un ángulo menor de 25°) ha sido también un indicativo bastante claro a la hora de distinguir esta especie. Son mayores de 3 µm (entre 3 µm y 4 µm como norma general), pero no llegan a tener un tamaño tan grande como el de *G. oceanica*.

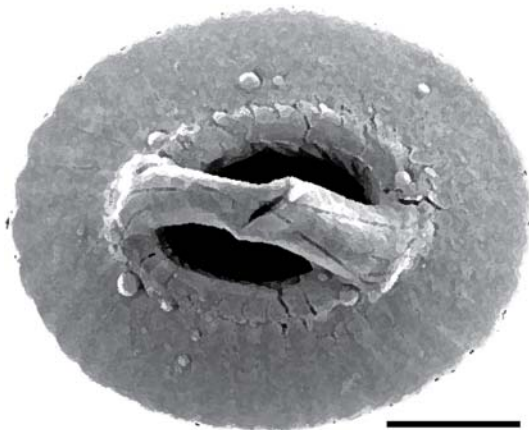
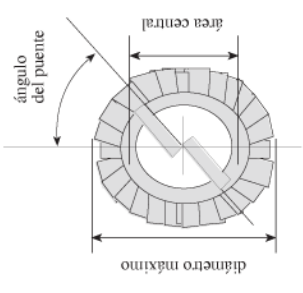


Figura 1. 26. *Gephyrocapsa muelleræ*. La barra representa 1 µm.



	<i>G. oceanica</i>	<i>G. muelleriae</i>	<i>G. caribbeanica</i>	“small” <i>Gephyrocapsa</i>	<i>G. omega</i>	<i>Gephyrocapsa</i> grande
ángulo del puente	> 50°	< 25°	< 25° área central cerrada	—	~90°	—
diámetro máximo	> 3µm	> 3 µm	> 3 µm	< 3 µm	> 3 µm	> 5,5 µm área central cerrada
Autor						
Bukry 1973	—	—	—	—	<i>G. omega</i>	—
Thierstein <i>et al.</i> 1977	—	<i>G. caribbeanica</i>	—	—	—	—
Bréhéret 1978	<i>G. oceanica</i>	<i>G. muelleriae</i>	<i>G. caribbeanica</i>	<i>G. aperta</i> <i>G. ericsonii</i>	—	—
Samtleben 1980	<i>G. oceanica</i>	<i>G. muelleriae</i>	<i>G. caribbeanica</i>	varias especies	—	—
Matsuoka y Okada 1990	<i>Gephyrocapsa</i> sp. D (grande)	<i>Gephyrocapsa</i> sp. D	<i>Gephyrocapsa</i> sp. D (pequeña)	<i>Gephyrocapsa</i> spp. (pequeña)	<i>Gephyrocapsa</i> sp. C	<i>Gephyrocapsa</i> sp. B
Sato y Takayama 1992	—	—	—	—	<i>G. paralela</i>	<i>Gephyrocapsa</i>
Raffi <i>et al.</i> 1993	<i>Gephyrocapsa</i> mediana	<i>Gephyrocapsa</i> pequeña	<i>Gephyrocapsa</i> pequeña	<i>Gephyrocapsa</i> pequeña	<i>G. omega</i>	<i>Gephyrocapsa</i> grande
Jordan <i>et al.</i> 1996	<i>G. oceanica</i>	<i>G. muelleriae</i>	—	<i>G. aperta</i> <i>G. ericsonii</i>	—	—
Bollmann 1997	<i>Gephyrocapsa</i> grande + ecuatorial	<i>Gephyrocapsa</i> fria	<i>Gephyrocapsa</i> oligotrófica	<i>Gephyrocapsa</i> diminuta	—	—

Tabla I. Cuadro resumen en el que se comparan las distintas clasificaciones del Género *Gephyrocapsa*. Tomado de Colmenero-Hidalgo (2004).

Especie *Gephyrocapsa oceanica* Kamptner 1943

Es una de las especies que presenta mayor tamaño dentro del género *Gephyrocapsa*. *G. oceanica* es más redondeada que *G. muellerae*, más gruesa y, habitualmente mayor (de aproximadamente 4 μm). Un distintivo inequívoco es el puente, que forma un ángulo superior a 50° con el eje mayor del placolito. El tubo interno sobresale formando un reborde alrededor del área central (Fig. 1.27).

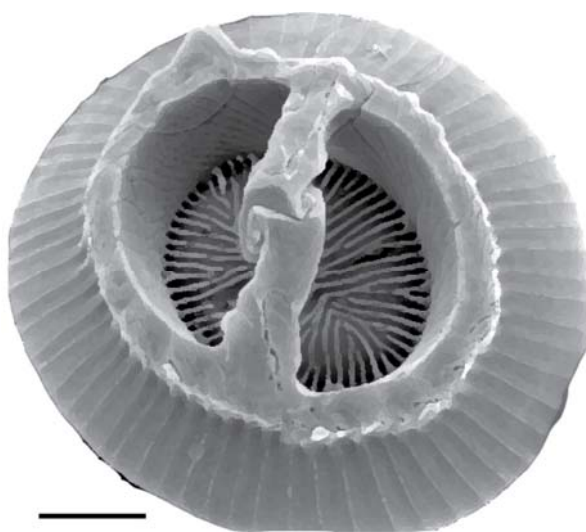


Figura 1. 27. *Gephyrocapsa oceanica*. La barra representa 1 μm .

Presenta una clara afinidad por aguas fértiles (Mitchell-Innes y Winter, 1987; Giraudeau, 1992) y eutróficas (Brand, 1994). Aparece en áreas Tropicales o Subtropicales (Okada y McIntyre, 1979), con preferencia por aguas templadas y mares marginales (McIntyre y Bé, 1967; Okada y Honjo, 1975). Se han observado “blooms” inducidos por monzones a bajas latitudes (Kleijne *et al.*, 1989). En el Atlántico, las mayores abundancias de *G. oceanica* (<40%) se alcanzan en zonas de “upwelling” de región situada frente al noroeste de África (Geitzenauer *et al.*, 1977). También ha sido encontrada en otras zonas de “upwelling” a bajas latitudes, como en el golfo de Panamá (Smayda, 1966) y el mar Rojo (Winter, 1982).

En el mar de Arabia es una de las especies características de los periodos de monzón y surgencia de aguas profundas (Broerse *et al.*, 2000).

Generalizando, se puede decir que *G. oceanica* vive, al igual que *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), aunque prefiere aguas más cálidas que *E. huxleyi* (Brand, 1994; Roth, 1994).

Grupo “small” *Gephyrocapsa*

Los cocolitos de este grupo presentan diversas morfologías y probablemente incluyen varias especies. Puesto que no es factible identificar las *Gephyrocapsas* menores de 3µm empleando microscopía óptica, estos pequeños placolitos se agrupan en “small” *Gephyrocapsa* (Fig. 1.28). Según la clasificación de Flores *et al.*, 1997 este grupo está integrado por dos especies:

G. aperta, Kamptner, 1963

G. ericsonii, McIntyre & Bé, 1967

G. aperta es una especie fósil cuyo tamaño medio es de 1.5 x 2 µm que aparece en el Plioceno inferior. *G.ericsonii* es morfológicamente similar a *G. aperta*, pero su ecología no está completamente bien establecida (Ziveri *et al.*, 2004). La preferencia de esta especie por corrientes costeras con alto contenido en nutrientes fue sugerida por Winter *et al.* (1979) en el Golfo de Elat. La respuesta positiva de *G. ericsonii* bajo condiciones de alta productividad también fue observada por Sprengel *et al.*, (2002) en el Atlántico.

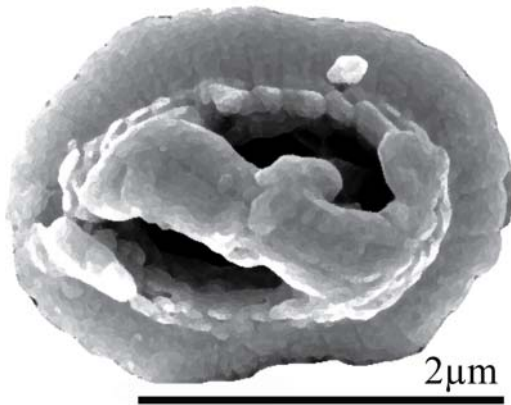


Figura 1. 28. “Small” *Gephyrocapsa*. La barra representa 2 µm.

En este trabajo únicamente se empleará el término “small” *Gephyrocapsa*. Este grupo se presenta comúnmente con *E. huxleyi* y se les considera indicadores de “upwelling” y alta productividad (Brand, 1994; Roth, 1994; Okada y Wells, 1997; Wells y Okada, 1997).

Orden ZYGODISCALES Young & Bown 1997

Este orden incluye las familias actuales *Helicosphaeraceae*, *Pontosphaeraceae* y la extinta *Zygodiscaceae*. Todas ellas muestran formas variadas, pero con una estructura similar; hay gran evidencia paleontológica de sus conexiones evolutivas (Romein, 1979; Aubry, 1989; Young *et al.*, 2003).

Familia HELICOSPHAERACEAE Black, 1971

Sus cocosferas tienen forma elipsoidal con una gran abertura flagelar. Sus cocolitos se disponen espiralmente rodeando la cocosfera y pueden variar ligeramente de forma y tamaño desde el antiápex hasta el polo flagelar.

El borde externo de los cocolitos (unidades V) aparece modificado en una estructura de flanco que termina en un ala o una espina. Las unidades R forman la placa base y se extienden conformando el manto (masa de elementos que constituyen la cobertura distal). En el área central, la barra puede ser: conjunta (formada a partir de los mismos elementos del borde, e.g. *H. carteri*), separada/desconectada (formada a partir de elementos discretos del borde, e.g. *H. intermedia*) o bien estar ausente (Fig. 1.29).

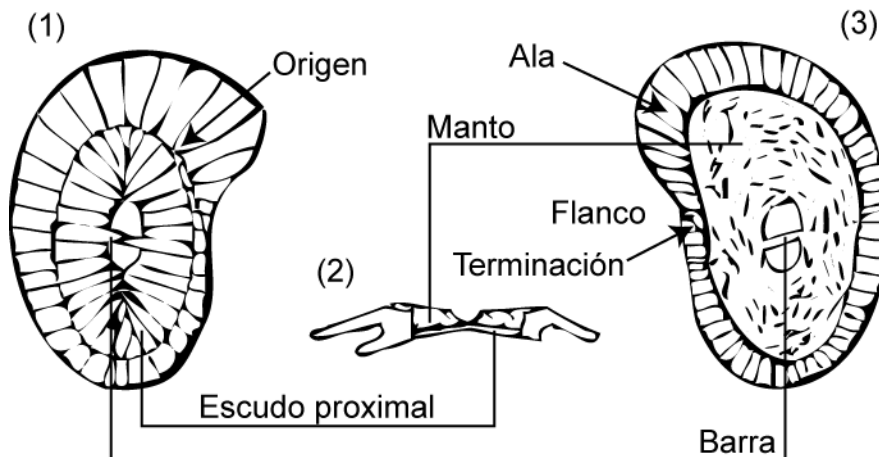


Figura 1. 29. Principales elementos de un helicolito en (1) vista proximal, (2) sección y (3) vista distal.

Género *Helicosphaera* Kamptner, 1954

Sus cocolitos presentan la típica estructura de flanco. Los distintos subgrupos se pueden reconocer basándose en la forma de esta estructura, de la presencia o ausencia de la una barra separada, de la orientación de la misma, etc. (Theodoridis, 1984).

En el género cosmopolita *Helicosphaera*, se incluyen dos especies: *H. pavimentum* y *H. carteri*, con tres variedades en *H. carteri*: *carteri*, *wallichii* y *hyalina* (Jordan y Kleijne, 1994; Jordan *et al.*, 2004). Estas tres variedades actualmente se consideran como especies distintas gracias a cultivos realizados y a estudios de genética molecular (Geisen *et al.*, 2004).

Especie *Helicosphaera pavementum* Okada and McIntyre, 1977

Presenta tamaños menores que *H. carteri* (4-5 μm), con el flanco estrecho y el ala pequeña. El área central puede estar cerrada o presentar dos pequeños poros alineados. Los elementos del manto están confinados al área central y a menudo rodeados por una pequeña cresta (Fig. 1.30). Aparece siempre en bajas proporciones, *i.e.* en trampas de sedimento frente a la costa somalí (noroeste de océano Índico) (Broerse *et al.*, 2000) y frente a las costas canarias (Abrantes *et al.*, 2002)



Figura 1. 30. *Helicosphaera pavementum*. La barra representa 1 μm .

**Especie *Helicosphaera carteri* (Wallich, 1877) Kamptner, 1954
[Coccosphaera]**

Es la especie más común del género *Helicosphaera*. Sus especímenes presentan tamaños de medianos a grandes 6-12 μm ; sus estructuras de flanco terminan en un ala y en el área central aparecen dos poros, dos hendiduras alineadas o una única hendidura (Fig. 1.31).

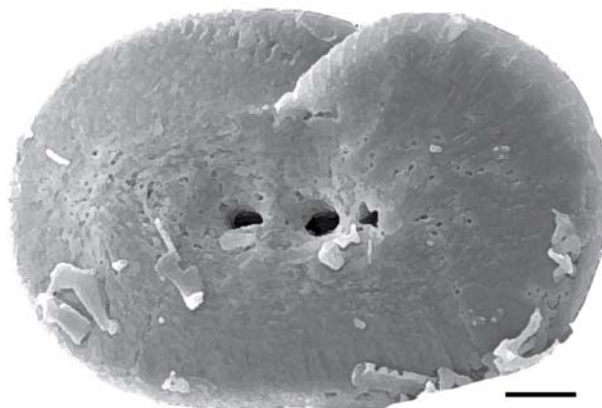


Figura 1. 31. *Helicosphaera carteri*. La barra representa 1 μm .

H. carteri presenta afinidad por aguas templadas (McIntyre y Bé, 1967; Brand, 1994) y por aguas con un contenido en nutrientes moderado o alto, como se sugirió en el mar de Arabia (Andruleit y Rogalla, 2002), el sector australiano del Océano Sur (Findlay y Giraudeau, 2002) y frente a las costas de Namibia (Giraudeau, 1992). Frente a las costas africanas (NW), los altos porcentajes de *H. carteri* registrados (Estrada, 1978) se han relacionado con el efecto combinado de varios factores: físicos (baja salinidad), químicos (alta fertilidad) y ópticos (turbidez; Giraudeau, 1992). La aparición de *H. carteri* (junto a *C. leptoporus*) en zonas de “upwelling” ha sido constatada también en la cuenca de San Pedro (Ziveri *et al.*, 1995) y en el Golfo de California (Ziveri y Thunell, 2000), relacionada con concentraciones de nutrientes intermedias y bajas.

Abundancias bajas de *H. carteri* han sido documentadas en aguas muy oligotróficas del Mediterráneo occidental (Knappertsbusch, 1993). *H. carteri* está presente en bajas cantidades o no aparece en los giros subtropicales (Ziveri *et al.*, 2004).

Especie *Helicosphaera wallichii* (Lohmann, 1902) Okada & McIntyre, 1977
[Coccosphaera]

Es parecida a *H. carteri* pero con hendiduras inclinadas en el área central. Aparece en el Pacífico, en las zonas ecuatorial y transicional, y en el Atlántico Norte en las zonas tropical, subtropical y transicional, siempre ocasionalmente (Okada y McIntyre, 1977).

Especie *Helicosphaera hyalina* Gaarder 1970

Esta especie es morfológicamente similar a *H. carteri*, pero con el área central cerrada (sin poros) y normalmente de menor tamaño. Una característica muy útil para diferenciarla de *H. carteri* radica en que el manto está confinado al área central, por lo que deja al descubierto un borde más ancho. Aparece en las mismas zonas que *H. wallichii* (Okada y McIntyre, 1977).

Familia PONTOSPHAERACEAE Lemmermann, 1908

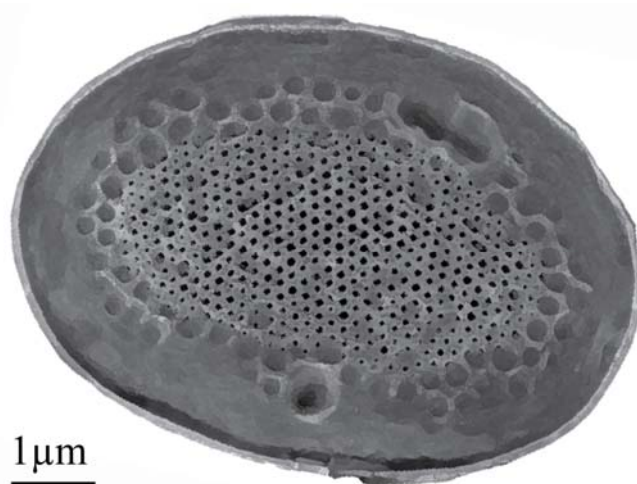
Forma cocosferas subesféricas sin abertura flagelar (aunque a veces se han observado flagelos). Sus cocolitos pueden ser monomorfos (eg. *Pontosphaera*) o dimorfos (e.g. *Scyphosphaera*).

Los cocolitos pertenecientes a esta familia son murolitos, que poseen bordes elevados pero sin tener escudos bien desarrollados y pueden tener un número variable de poros en su área central. Las unidades V forman un borde externo estrecho con imbricación anti-horaria y las unidades R forman el borde interno (con una leve imbricación), la placa base y el manto.

Género *Pontosphaera* Lohmann, 1902

El género *Pontosphaera* se da en aguas tropicales y subtropicales, aunque siempre en baja proporción (Okada y McIntyre, 1977; Schneidermann, 1977). Porcentajes relativamente elevados de *Pontosphaera*, pueden ser indicativos de medios someros (Müller, 1976), descendiendo en diversidad y número hacia mar abierto (Perch-Nielsen, 1972). La máximas abundancias relativas de *Pontosphaera* spp. en trampas de sedimento en la costa de Somalia se han registrado en condiciones de no “upwelling” (Broerse *et al.*, 2000). También se ha sugerido que este género refleja condiciones marinas estables y ligeras fluctuaciones salinas (Melinte, 2005).

**Especie *Pontosphaera japonica* (Takayama, 1967) Nishida, 1971
[Discolithina]**



Presenta un borde vertical y poros en el área central que son de tamaño muy pequeño ($<0.1 \mu\text{m}$) que son propensos a rellenarse durante la diagenesis (Fig. 1.32). Aparece en la costa de Somalia (Broerse *et al.*, 2000) y en la zona transicional del Atlántico Norte (Okada y McIntyre, 1977), aunque en porcentajes muy bajos.

Figura 1. 32. *Pontosphaera japonica*. La barra representa 1 μm .

Especie *Pontosphaera multipora* (Kamptner, 1948) Roth, 1970 [Discolithus]

Los coccolitos poseen un borde elevado y tres o más anillos de poros (Fig. 1.33). Su presencia se ha constatado en el Pacífico (noreste y central) y Atlántico (Winter y Siesser, 1994), aunque casi siempre en muy bajo porcentaje, e.g. en el sistema de Benguela (Giraudeau, 1992).

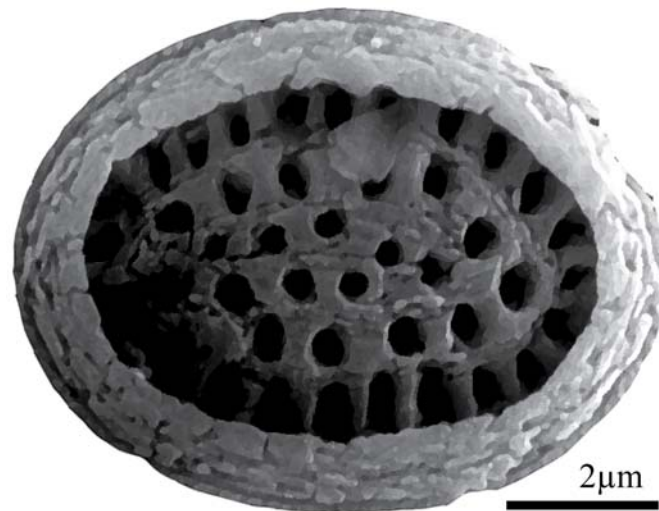


Figura 1. 33. *Pontosphaera multipora*. La barra representa 2 μm .

Orden SYRACOSPHAERALES Hay 1977 emend. Young *et al.* 2003

En este orden se incluyen las familias *Syracosphaeraceae*, *Rhabdosphaeraceae* y *Calciosoleniaceae*, y el género *Incertae Sedis Coronosphaera*. Las familias se han incluido en este taxón por su estructura coccolitoforal V/R/T. El orden también se caracteriza por el polimorfismo, la ecología oceánica, la movilidad en la fase de heterococolito y la formación de holococolitos en la fase alterna, aunque ninguno de estos caracteres es único y universal a la hora de agrupar estas familias.

Familia SYRACOSPHAERACEAE (Lohmann 1902) Lemmerman 1903

Sus células son móviles y generan cocosferas bastante elaboradas. A menudo muestran un desarrollo distinto de las capas internas y externas de los cocolitos y/o modificación de los cocolitos polares.

La capa interna suele estar formada por cocolitos de morfología similar: murolitos, con un área central bien desarrollada (formada listones dispuestos en anillo) y caneolitos, con un área central variable.

Los cocolitos correspondientes a la capa externa son mucho más variables, incluyendo formas como planolitos, murolitos, y cocolitos en forma de cúpula.

Estos cocolitos suelen ser delicados y se preservan rara vez. Actualmente se tiende a incluir la mayoría de las especies en el género *Syracosphaera*. La excepción viene de la mano de un conjunto de géneros con los cocolitos circum-flagelares y/o antapicales modificados, que forman apéndices en lugar de cocolitos en la capa externa de cocosferas (exoteca).

Género *Syracosphaera* Lohmann 1902

Sus cocosferas son habitualmente ditecadas. Los cocolitos que constituyen la exoteca son muy variables y los que constituyen la endoteca son murolitos con 1, 2 o 3 salientes en el borde (las formas con 2 salientes suelen ser placolitos). Los cocolitos de la endoteca, a menudo, son distintos entre sí: cocolitos que conforman el cuerpo, cocolitos circum-flagelares y cocolitos antapicales.

Syracosphaera es el género más diversificado de los cocolitóforos actuales (Okada y McIntyre, 1977; Giraudeau, 1992) y, en general, no muestra un patrón biogeográfico bien definido (Okada y McIntyre, 1979).

Especie *Syracosphaera pulchra* Lohmann 1902

Sus cocosferas son de tamaño grande y están compuestas por cocolitos que conforman el cuerpo de la misma, cocolitos circum-flagelares con espinas y cocolitos que conforman la exoteca.

Syracosphaera pulchra es la especie más significativa, útil y más común de este género (e.g. Ziveri *et al.* (1995); Fig. 1.34). Presenta una distribución geográfica de 50°N a 50°S, aproximadamente, con una abundancia por debajo del 8% respecto al total de cocolitóforos en el caso del océano Atlántico y con máximos en regiones oligotróficas subtropicales (Ziveri *et al.*, 2004).

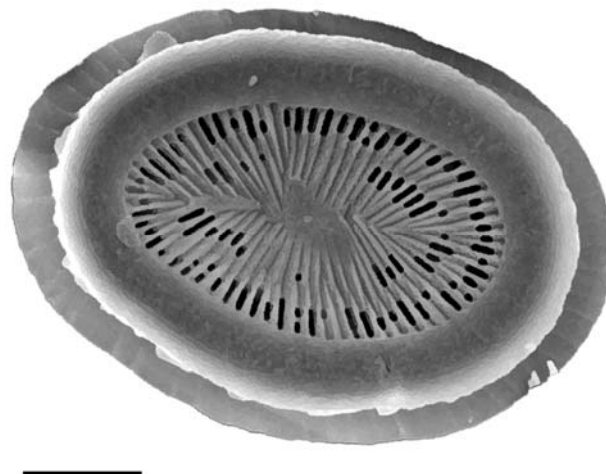


Figura 1. 34. *Syracosphaera pulchra*. La barra representa 2 μm .

Familia CALCIOSOLENIACEAE Kamptner 1927

Género *Calciosolenia* Gran 1912 emend. Young *et al.* 2003

Este género forma cocosferas con murolitos rómbicos que poseen un área central tapizada con listones transversales (escafolitos) con la misma forma o dimorfos.

Especie *Calciosolenia murrayi* Gran 1912

Esta especie genera una cocosfera dimorfa y ancha, que se estrecha lateralmente hasta terminar en una espina. Las barras no son muy regulares y a menudo se unen para formar una capa continua. Los cocolitos miden 2-4 μm de longitud (Fig. 1.35), las espinas hasta 25 μm y las cocosferas hasta 30 μm .

Es una especie característica de aguas tropicales y subtropicales del Atlántico Norte y Pacífico (Okada y McIntyre, 1977).

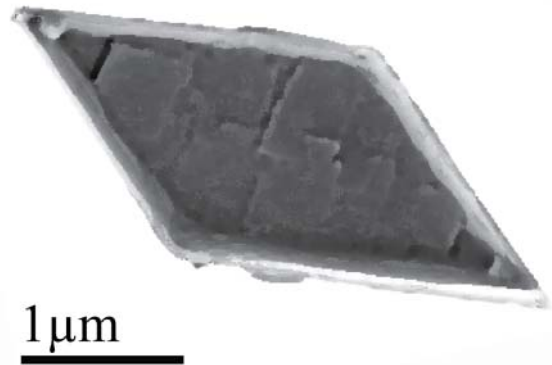


Figura 1. 35. *Calciosolenia murrayi*. La barra representa 1 μm .

Familia RHABDOSPHAERACEAE Haeckel 1894

Género *Rhabdosphaera* Haeckel, 1894

Especie *Rhabdosphaera clavigera* Murray & Blackman 1898

La célula cocolitoforal habitualmente no es móvil, aunque a veces presenta flagelos. Genera una cocosfera dimorfa, formada por cocolitos con una espina muy desarrollada (cuyo borde es estrecho) y por cocolitos con una espina poco desarrollada (cuyo borde es más ancho). Estas espinas son muy robustas y están formadas por 5 conjuntos de elementos dispuestos espiralmente que terminan en una estructura pentámera. La pase de estos cocolitos es elíptica, con una longitud de 3-3.5 μm aproximadamente (Fig. 1.36).

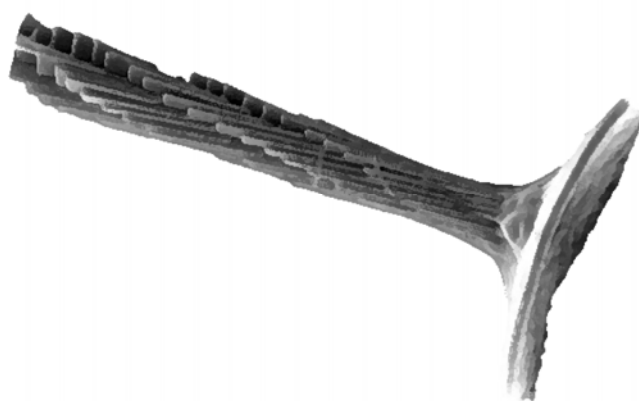


Figura 1. 36. *Rhabdosphaera clavigera*. La barra representa 1 μm .

Está presente en áreas tropicales o transicionales (14°C-30°C) y presenta abundancias máximas en masas de aguas subtropicales. Se encuentra tanto en sedimentos oceánicos someros como en profundos (Giraudeau, 1992). Es una especie delicada, propensa a la disolución y característica de masas de agua relativamente templadas, salinas, pero con bajo contenido en nutrientes (Roth, 1994).

Grupo de los Nanolitos e INCERTAE SEDIS

Este grupo informal (Young & Bown 1987) incluye nanofósiles del mismo tamaño que los cocolitos, posiblemente asociados a ellos, pero que generan estructuras que no son ni holocolitos ni heterocolitos.

Familia BRAARUDOSPHAERACEAE Deflandre 1947

Especie *Braarudosphaera bigelowii* (Gran & Braarud 1935) Deflandre 1947 [Pontosphaera]

Cada espécimen consiste en un dodecaedro formado por placas, cada una de las cuales es un pentágono regular de superficie plana, o ligeramente cóncava (Fig. 1.37). En cada pentálico se aprecian (en vista distal) las suturas inclinadas, que van desde el centro hasta aproximadamente 3/8 del lado del pentágono.

“Blooms” de *Braarudosphaera* y enriquecimientos en las asociaciones fósiles se han relacionado con aguas costeras de baja salinidad (Peleo-Alampay *et al.*, 1999) e influjo de material terrígeno (Švábenická, 1999). Su afinidad por aguas poco salinas ha sido sugerida por la presencia esta especie en el mar Negro, donde la salinidad es de 17‰ a 18‰ y por su ausencia en aguas muy salinas del mar Rojo (Bukry, 1974).

Sin embargo, otros autores consideran *B. bigelowii* como especie tolerante a condiciones ambientales extremas; e.g. aparece en aguas relativamente salinas del Golfo Pérsico (1974) o en mares marginales de Belice (Roth, 1994). En el Pacífico occidental, concretamente en la costa japonesa aparece ligada a aguas cálidas (Hagino *et al.*, 2005). En el registro fósil, asociaciones ricas en *Braarudosphaera* han sido relacionadas también con una respuesta oportunista a una competencia reducida (Thierstein, 2004).



Figura 1. 37. *Braarudosphaera bigelowii*. La barra representa 3µm

Familia UMBELLOSPHAERACEAE Young & Kleijne 2003, en *Young et al. (2003)*

Esta familia genera cocosferas dimorfas. Los coccolitos de esta especie están formados por una parte distal en forma de chimenea que se apoya sobre una base plana. Los elementos que conforman la chimenea están en continuidad con los elementos de la placa base del área central. Puede haber un borde alrededor de la placa base pero separado de ella, formado por elementos dispuestos en anillo. El tamaño de los coccolitos es muy variable.

Género *Umbellosphaera* Paasche in Markali and Paasche, 1955

Sus coccolitos presentan forma de trompeta. La mayor parte está formada por unidades R, exceptuando la base redondeada y estrecha, que está compuesta por unidades V. Únicamente el tubo es lo suficientemente robusto para generar fuerte birrefringencia empleando microscopía óptica.

Especie *Umbellosphaera irregularis* Paasche in Markali and Paasche, 1955

Sus cocolitos son cóncavos hacia fuera, con la superficie distal lisa (Fig. 1.38). Esta especie se ha relacionado con temperaturas elevadas (Kleijne, 1993) *i.e.*, es frecuente a T superiores a 21°C y domina la asociación, junto con *G. oceanica* y *E. huxleyi*, por encima de 29°C en aguas pacíficas (McIntyre *et al.*, 1970). Predomina en aguas tropicales (Geitzenauer *et al.*, 1977), concretamente, en la zona central-norte del Pacífico (Okada y Honjo, 1973). Aparece muy puntualmente en el Mediterráneo, pero es frecuente en el océano Índico (noreste) y en el mar de Arabia (oeste), muy frecuente en mar de Arabia (este), golfo de Adén y mar Rojo (Kleijne, 1993).

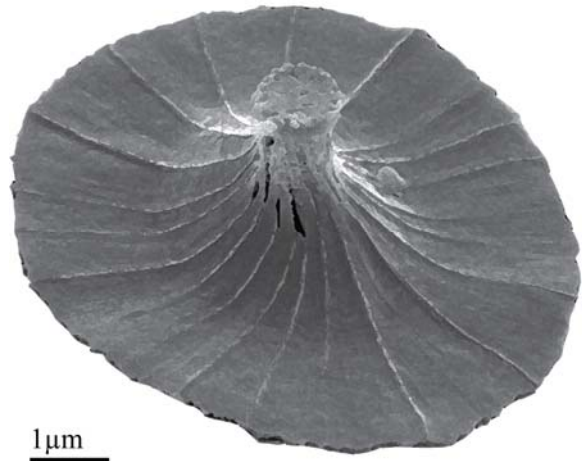


Figura 1. 38. *Umbellosphaera irregularis*. La barra representa 1 μm.

Especie *Umbellosphaera tenuis* (Kamptner, 1937) Paasche in Markali and Paasche, 1955 [Coccolithus]

Los cocolitos son convexos hacia afuera, relativamente muy calcificados y presentan ornamentación en la superficie distal. Las crestas principales son sub-radiales, extendiéndose a lo largo de suturas y las crestas secundarias divergen de ellas en sentido antihorario (Fig. 1.39). La morfología de esta especie es muy variable. Sin embargo, la mayoría de los especímenes se pueden incluir dentro de alguno de los siguientes tipos:

Tipo I: cocolitos con crestas principales y numerosas crestas secundarias formadas por nodos.

Tipo II: crestas principales y secundarias formadas por nodos

Tipo IIIa: crestas principales y secundarias fuertemente calcificadas: No se distinguen bien. El área central se presenta cerrada debido a la extensión de las crestas.

Tipo IIIb: crestas principales y secundarias fuertemente calcificadas, pero fácilmente reconocibles. Poseen de 2 a 4 crestas secundarias por elemento. El área central aparece abierta.

Tipo IV: Las suturas principales están muy calcificadas cerca del centro del cocolito y menos hacia el borde. Hay multitud de crestas secundarias anastomosadas.

Es la única especie del género *Umbellosphaera* que prefiere aguas no tan cálidas como el resto (de 14°C a 21° C) (McIntyre *et al.*, 1970), por lo que se encuentra a latitudes subtropicales (~10-30°N) (Okada y Honjo, 1973). Esa especie está adaptada a aguas sin nutrientes, oligotróficas. Los especímenes de *U. tenuis* no son capaces de tolerar ni temperaturas bajas, ni zona de mezcla, y por ende, tampoco, niveles bajos de luz (Young, 1994).

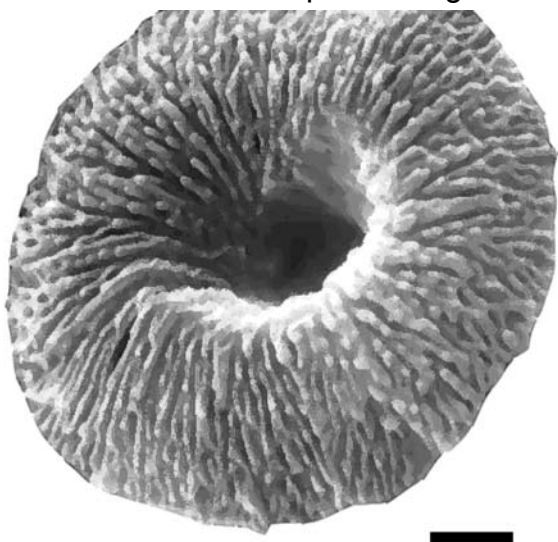


Figura 1. 39. *Umbellosphaera tenuis* tipo IV. La barra representa 1 µm.

Género *Florisphaera* Okada & Honjo 1973

Especie *Florisphaera profunda* Okada and Honjo, 1973

Sus cocosferas tienen una forma similar a la de las alcachofas (Fig. 1.40), formadas por numerosas placas ligeramente curvadas que se denominan nanolitos. Éstos son cristales únicos de calcita, con el eje c paralelo al eje más largo de *F. profunda*.

Es una especie cuyo habitat es único, vive en la zona fótica inferior, por ejemplo, de ~60 m a ~180 m (Okada y Honjo, 1973) o a ~100 m (Kinkel *et al.*, 2000) y a latitudes medias o bajas (0°-40°N) según Okada y Honjo (1973).

F. profunda en sedimentos superficiales llega a ser más abundante aumentando la profundidad en ambientes costeros (Okada, 1983), aunque su distribución no está afectada únicamente por la profundidad, sino que influyen otros efectos oceanográficos, como el contenido en nutrientes, la transparencia del agua y la turbidez de la misma (Ahagon *et al.*, 1993).

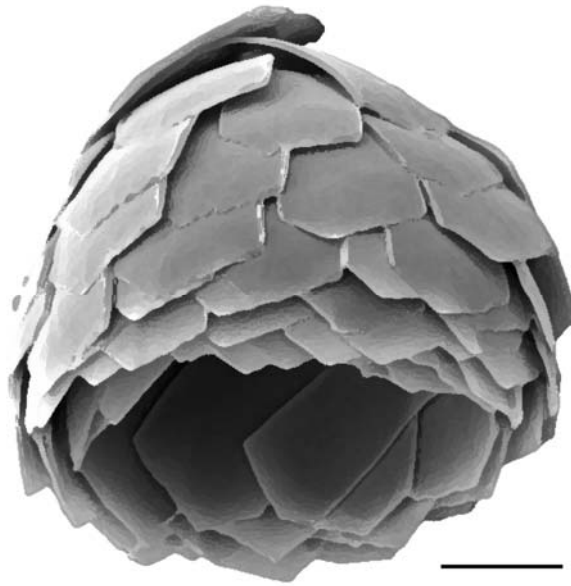


Figura 1. 40. *Florisphaera profunda*. La barra representa 2µm.

Ahondando un poco en estos estudios realizados en el margen pacífico nororiental, Ahagon *et al.* (1993) encontraron una relación de correspondencia directa entre la transparencia del agua y el porcentaje de *F. profunda* y, sin embargo, inversa con la clorofila (a mayor cantidad de clorofila, menor abundancia de *F. profunda*).

Cuando la termoclina está baja, la productividad primaria total es baja, y el coccolito dominante en las asociaciones fósiles es *F. profunda* (Molfino y McIntyre, 1990a; Molfino y McIntyre, 1990b). A medida que la productividad primaria aumenta, la abundancia de *F. profunda* disminuye (Beaufort *et al.*, 2001). Por ello una bajada en la abundancia de *F. profunda* se puede justificar por un ascenso en la nutriclina (Molfino y McIntyre, 1990a; Molfino y McIntyre, 1990b).

Se sabe que hay morfotipos definidos en base al tamaño de de los coccolitos de *Florisphaera profunda* var. *profunda* y *F. profunda* var. *elongata*, aunque su significado biológico se desconoce (Quinn *et al.*, 2005).

I.11. Bibliografía

- 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 Part II: Topical Studies in Oceanography* 49 (17), 3599-3629.
- Ahagon, N., Tanaka, Y. y Ujié, 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.
- Andruleit, H. 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.
- Armstrong, H.A. y Brasier, M.D., 2005. *Microfossils*. Blackwell Publishing, Oxford, 304 pp.
- Aubry, M.P., 1989. *Handbook of Cenozoic calcareous nannoplankton, Book 3: Ortholithae (Pentaliths, and others) Heliolithae (Fasciculiths, Sphenoliths and others)*. Micropaleontology Press, New York, 279 pp.
- Ayers, G.P., Ivey, J.P. y Gillett, R.W., 1991. Coherence between seasonal cycles of dimethyl sulphide, methanesulphonate and sulphate in marine air. *Nature* 349 (6308), 404-406.
- Balch, W.W., 2004. Re-evaluation of the physiological ecology of coccolithophores. In: H.R. Thierstein and J.R. Young (Editors), *Coccolithophores: from molecular processes to global impact*. Springer, Berlin-Heidelberg, Germany, pp. 165-190.
- Barnola, J.M., Raynaud, D., Korotkevich, Y.S. y Lorius, C., 1987. Vostok ice core provides 160,000-year record of atmospheric CO₂. *Nature* 329 (6138), 408-414.
- Baumann, K.H., Andruleit, H., Böckel, B., Geisen, M. y Kinkel, H., 2005. The significance of extant coccolithophores as indicators of ocean water masses, surface water temperature, and palaeoproductivity: a review. *Paläontologische Zeitschrift* 79 (1), 93-112.
- Baumann, K.H., Andruleit, H. y Samtleben, C., 2000. Coccolithophores in the Nordic Seas: comparison of living communities with surface sediment assemblages. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 47 (9-11), 1743-1772.
- Baumann, K.H., Cepek y Kinkel, H., 1999. Coccolithophores as indicators of ocean water masses, surface-water temperature, and paleoproductivity-examples from the South Atlantic. In: G. Fischer and G. Wefer (Editors), *Use of Proxies in Paleoceanography: Examples from the South Atlantic*. Springer, Berlin-Heidelberg, pp. 117-144.
- 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 (5539), 2440-2444.
- Beaufort, L., Lancelot, Y., Camberlin, P., Cayre, O., Vincent, E., Bassinot, F. y Labeyrie, L., 1997. Insolation Cycles as a Major Control of Equatorial Indian Ocean Primary Production. *Science* 278 (5342), 1451-1454.

- Berger, W.H., Fischer, K., Lai, C. y Wu, G., 1987. Ocean productivity and organic flux Part I: overview and maps of primary production and export production. Scripps Institution of Oceanography Reference Series 67, 87-130.
- Berger, W.H. y Roth, P.H., 1975. Oceanic Micropaleontology: Progress and Prospect. *Rev. Geophys.* 13. doi: 10.1029/RG013i003p00561.
- Billard, C. y Inouye, I., 2004. What is New in Coccolithophore Biology? In: H.R. Thierstein and J.R. Young (Editors), *Coccolithophores: from Molecular Processes to Global Impact*. Springer, Berlin-Heidelberg, Germany, pp. 1–30.
- Bleijswijk, J., Wal, P., Kempers, R., Veldhuis, M., Young, J.R., Muyzer, G., Jong, E.V.-d. y Westbroek, P., 1991. Distribution of two varieties of *Emiliana huxleyi* (Haptophyceae) in the North East Atlantic region as determined by immunofluorescence and coccolith morphology. *Journal of Phycology* 27 (5), 566-570.
- Boeckel, B., 2003. Present and past coccolith assemblages in the South Atlantic: Implications for species ecology, carbonate contribution and palaeoceanographic applicability, Universität Bremen, Bremen, 157 pp.
- Boeckel, B., Baumann, K.H., Henrich, R. y Kinkel, H., 2006. Coccolith distribution patterns in South Atlantic and Southern Ocean surface sediments in relation to environmental gradients. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 53 (6), 1073-1099.
- Bollmann, J., 1997. Morphology and biogeography of *Gephyrocapsa* coccoliths in Holocene sediments. *Marine Micropaleontology* 29 (3-4), 319-350.
- Bollmann, J., Henderiks, J. y Brabec, B., 2002. Global calibration of *Gephyrocapsa* coccolith abundance in Holocene sediments for paleotemperature assessment. *Paleoceanography* 17. doi: 10.1029/2001pa000742.
- Bown, P., Lees, J.A. y Young, J.R., 2004. Calcareous nannoplankton evolution and diversity through time. In: H.R. Thierstein and J.R. Young (Editors), *Coccolithophores: from molecular processes to global impact*. Springer, Berlin-Heidelberg, Germany, pp. 481-508.
- Bown, P. y Young, J.R., 1998. Introduction. In: P. Bown (Editor), *Calcareous nannofossil biostratigraphy*. Chapman and Hall, London, pp. 1-15.
- Bramlette, M. y Riedel, W.R., 1954. Stratigraphic value of Discoasters and some other microfossils related to Recent coccolithophores. *Journal of Paleontology* 28, 385-403.
- Brand, L.E., 1994. Physiological ecology of marine coccolithophores. In: A. Winter and W.G. Siesser (Editors), *Coccolithophores*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 39–49.
- Bratbak, G., Wilson, W. y Heldal, M., 1996. Viral control of *Emiliana huxleyi* blooms? *Journal of Marine Systems* 9 (1-2), 75-81.
- Broecker, W.S., 1982. Glacial to interglacial changes in ocean chemistry. *Progress in Oceanography* 11 (2), 151-197.
- Broecker, W.S. y Peng, T.-H., 1993. Evaluation of the ^{13}C Constraint on the Uptake of Fossil Fuel CO_2 by the Ocean. *Global Biogeochem. Cycles* 7. doi: 10.1029/93gb01445.

- Broerse, A.T.C., Brummer, G.J.A. y Hinte, J.E.V., 2000. Coccolithophore export production in response to monsoonal upwelling off Somalia (northwestern Indian Ocean). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 47 (9-11), 2179-2205.
- 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., 2000. *Coccolithus pelagicus*, a productivity proxy related to moderate fronts off Western Iberia. *Marine Micropaleontology* 39 (1-4), 131-155.
- Castradori, D., 1993. Calcareous Nannofossils and the Origin of Eastern Mediterranean Sapropels. *Paleoceanography* 8 (4), 459-471.
- Charlson, R.J., Lovelock, J.E., Andreae, M.O. y Warren, S.G., 1987. Oceanic phytoplankton, atmospheric sulphur, cloud albedo and climate. *Nature* 326 (6114), 655-661.
- Colmenero-Hidalgo, E., 2004. Respuesta de las asociaciones de cocolitóforos a los cambios climáticos del cuaternario final: Reconstrucción de la dinámica superficial y climática del Mediterráneo occidental y del mar de Arabia, Salamanca, 255 pp.
- Colmenero-Hidalgo, E., Flores, J.-A., Sierro, F.J., Bárcena, M.Á., Löwemark, L., Schönfeld, J. y Grimalt, J.O., 2004. 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* 205 (3-4), 317-336.
- Cortés, M.Y., 2000. Further evidence for the heterococcolith-holococcolith combination *Calcidiscus leptoporus*-*Crystallolithus rigidus*. *Marine Micropaleontology* 39 (1-4), 35-37.
- Cortés, M.Y. y Bollmann, J., 2002. A new combination coccosphere of the heterococcolith species *Coronosphaera mediterranea* and the holococcolith species *Calyptrolithophora hasleana*. *European Journal of Phycology* 37 (01), 145-146.
- Cros, L. y Fortuño, J.M., 2002. Atlas of the Northwestern Mediterranean coccolithophores. *Scientia Marina*, 66. Institut de Ciències del Mar, CMIMA-CSIC, Barcelona, Spain, 194 pp.
- Cros, L., Kleijne, A., Zeltner, A., Billard, C. y Young, J.R., 2000. New examples of holococcolith-heterococcolith combination coccospheres and their implications for coccolithophorid biology. *Marine Micropaleontology* 39 (1-4), 1-34.
- Crudeli, D., Young, J.R., Erba, E., Geisen, M., Ziveri, P., de Lange, G.J. y Slomp, C.P., 2006. Fossil record of holococcoliths and selected hetero-holococcolith associations from the Mediterranean (Holocene-late Pleistocene): Evaluation of carbonate diagenesis and palaeoecological-palaeoceanographic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 237 (2-4), 191-212.
- Ehrenberg, G.C., 1836. Bemerkungen über feste mikroskopische anorganische Formen in den erdigen und derben Mineralien. *Bericht. Verh. K. Preuss. Akad. Wiss, Berlin*, pp. 84-85.

- Estrada, M., 1978. Mesoscale heterogeneities of the phytoplankton distribution in the upwelling region of North West Africa. In: R. Boje and M. Tomczak (Editors), *Upwelling Ecosystems*. Springer, Berlin, pp. 15-23.
- 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 (4), 417-439.
- Findlay, C.S. y Giraudeau, J., 2002. Movement of oceanic fronts south of Australia during the last 10 ka: interpretation of calcareous nannoplankton in surface sediments from the Southern Ocean. *Marine Micropaleontology* 46 (3-4), 431-444.
- Flores, J.-A., Gersonde, R. y Sierro, F.J., 1999. Pleistocene fluctuations in the Agulhas Current Retroflexion based on the calcareous plankton record. *Marine Micropaleontology* 37 (1), 1-22.
- 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 (3-4), 409-426.
- Flores, J.A. y Sierro, F.J., 2007. Coccoliths. In: E.A. Scott (Editor), *Encyclopedia of Quaternary Science*. Elsevier, Amsterdam, pp. 1634-1647.
- Frada, M., Percopo, I., Young, J., Zingone, A., de Vargas, C. y Probert, I., 2009. First observations of heterococcolithophore-holococcolithophore life cycle combinations in the family Pontosphaeraceae (Calcihaptophycidae, Haptophyta). *Marine Micropaleontology* 71 (1-2), 20-27.
- 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 (5), 491-502.
- Geisen, M., Billard, C., Broerse, A.T.C., Cros, L., Probert, I. y Young, J.R., 2002. Life-cycle associations involving pairs of holococcolithophorid species: intraspecific variation or cryptic speciation? *European Journal of Phycology* 37 (4), 531-550.
- Geisen, M., Young, J.R., Probert, I., Sáez, A.G., Baumann, K.H., Bollmann, J., Cros, L., C., D.V., Medlin, L.K. y Spregel, C., 2004. Species level variation in coccolithophores. In: H.R. Thierstein and J.R. Young (Editors), *Coccolithophores: from Molecular Processes to Global Impact*. Springer, Berlin-Heidelberg, Germany, pp. 327-366.
- Geitzenauer, K.R., Roche, M.B. y McIntyre, A., 1977. Coccolith biogeography from North Atlantic and Pacific surface sediments; a comparison of species distribution and abundances. In: A.T.S. Ramsay (Editor), *Oceanic Micropaleontology*. Academic Press, London, pp. 973-1008.
- Giraudeau, J., 1992. Distribution of Recent nannofossils beneath the Benguela system: Southwest African continental margin. *Marine Geology* 108 (2), 219-237.
- Giraudeau, J. y Rogers, J., 1994. Phytoplankton biomass and sea-surface temperature estimates from sea-bed distribution of nannofossils and planktonic foraminifera in the Benguela upwelling system. *Micropaleontology* 40 (3), 275-285.

- Hagino, K., Okada, H. y Matsuoka, H., 2005. Coccolithophore assemblages and morphotypes of *Emiliana huxleyi* in the boundary zone between the cold Oyashio and warm Kuroshio currents off the coast of Japan. *Marine Micropaleontology* 55 (1-2), 19-47.
- Harris, R.P., 1994. Zooplankton grazing on the coccolithophore *Emiliana huxleyi* and its role in inorganic carbon flux. *Marine Biology* 119 (3), 431-439.
- Henriksson, A.S., 2000. Coccolithophore response to oceanographic changes in the equatorial Atlantic during the last 200,000 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 156 (1-2), 161-173.
- Honjo, S., 1976. Coccoliths: Production, transportation and sedimentation. *Marine Micropaleontology* 1, 65-79.
- Honjo, S., 1982. Seasonality and Interaction of Biogenic and Lithogenic Particulate Flux at the Panama Basin. *Science* 218 (4575), 883-884.
- Huxley, T.H., 1858. On some organisms living at great depths in the North Atlantic Ocean. *Quarterly Journal of Microscopical Science* 8, 203-212.
- Jordan, R.W. y Chamberlain, A.H.L., 1997. Biodiversity among haptophyte algae. *Biodiversity and Conservation* 6 (1), 131-152.
- Jordan, R.W., Cros, L. y Young, J.R., 2004. A revised classification scheme for living haptophytes. *Micropaleontology* 50 (1), 55-79.
- Jordan, R.W. y Kleijne, A., 1994. A classification system for living coccolithophores. In: A. Winter and W.G. Siesser (Editors), *Coccolithophores*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 83-105.
- Jouzel, J., Waelbroeck, C., Malaize, B., Bender, M., Petit, J.R., Stievenard, M., Barkov, N.I., Barnola, J.M., King, T., Kotlyakov, V.M., Lipenkov, V., Lorius, C., Raynaud, D., Ritz, C. y Sowers, T., 1996. Climatic interpretation of the recently extended Vostok ice records. *Climate Dynamics* 12, 513-521.
- Keller, M.D., Bellows, W.K. y Guillard, R.R.L., 1989. Dimethyl sulfide production in marine phytoplankton. *Amer. Chem. Soc. Symp.* 393, 167-182.
- Kinkel, H., Baumann, K.H. y Cepek, M., 2000. Coccolithophores in the equatorial Atlantic Ocean: response to seasonal and Late Quaternary surface water variability. *Marine Micropaleontology* 39 (1-4), 87-112.
- Kleijne, A., 1991. Holococcolithophorids from the Indian Ocean, Red Sea, Mediterranean Sea and North Atlantic Ocean. *Marine Micropaleontology* 17 (1-2), 1-76.
- Kleijne, A., 1993. Morphology, taxonomy and distribution of extant coccolithophores (calcareous nanoplankton), Vrije Universiteit, Amsterdam, 321 pp.
- Kleijne, A., Kroon, D. y Zevenboom, W., 1989. Phytoplankton and foraminiferal frequencies in northern Indian Ocean and Red Sea surface waters. *Netherlands Journal of Sea Research* 24, 531-539.
- Knappertsbusch, M., 1993. Geographic distribution of living and Holocene coccolithophores in the Mediterranean Sea. *Marine Micropaleontology* 21 (1-3), 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.

- Lecourt, M., Muggli, D.L. y Harrison, P.J., 1996. Comparison of growth and sinking rates of non-coccolith- and coccolith- forming strains of *Emiliana huxleyi* (Prymnesiophyceae) grown under different irradiances and nitrogen sources. *Journal of Phycology* 32 (1), 17-21.
- Liu, C., Wang, P., Tian, J. y Cheng, X., 2008. Coccolith evidence for Quaternary nutricline variations in the southern South China Sea. *Marine Micropaleontology* 69 (1), 42-51.
- Lohmann, H., 1902. Die Coccolithophoridae, eine Monographie der Coccolithen bildenden Flagellaten, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis des Mittelmeerauftriebs. *Archiv für Protistenkunde* 1, 89-165.
- Margalef, R., 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica acta* 1, 493-509.
- McIntyre, A. y Bé, A.W.H., 1967. Modern coccolithophoridae of the Atlantic Ocean. Placoliths and Cyrtoliths. *Deep-Sea Research* 14, 561-597.
- 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.
- McIntyre, A. y Molino, B., 1996. Forcing of Atlantic Equatorial and Subpolar Millennial Cycles by Precession. *Science* 274 (5294), 1867-1870.
- Melinte, M.C., 2005. Oligocene palaeoenvironmental changes in the Romanian Carpathians, revealed by calcareous nanofossils. *Studia Geologica Polonica* 124, 341-352.
- Millero, F.J., 2006. *Chemical Oceanography*. Marine Science. CRC-Taylor&Francis, Boca Raton, Florida, 496 pp.
- Mitchell-Innes, B.A. y Winter, A., 1987. Coccolithophores: a major phytoplankton component in mature upwelled waters off the Cape Peninsula, South Africa in March, 1983. *Marine Biology* 95 (1), 25-30.
- Molino, B. y McIntyre, A., 1990a. Nutricline Variation in the Equatorial Atlantic Coincident with the Younger Dryas. *Paleoceanography* 5 (6), 997-1008.
- Molino, B. y McIntyre, A., 1990b. Precessional Forcing of Nutricline Dynamics in the Equatorial Atlantic. *Science* 249 (4970), 766-769.
- Müller, C., 1976. Tertiary and Quaternary calcareous nannoplankton in the Norwegian-Greenland Sea, . In: M. Talwani and G.U.e. al. (Editors), *Initial Reports of the Deep-Sea Drilling Project*, 38. U.S. Government Printing Office, Washington, pp. 823-841.
- Murray, J. y Renard, A.F., 1891. Report of deep-sea deposits based on the specimens collected during the voyage of the H.M.S. Challenger in the years 1872-1876, Report on the Scientific Results of the Voyage of the H.M.S. Challenger. Government Printer, London.
- Nanninga, H.J. y Tyrrell, T., 1996. Importance of light for the formation of algal blooms by *Emiliana huxleyi*. *Marine Ecology Progress Series* 136, 195-203.
- Okada, H., 1983. Modern nanofossil assemblages in sediments from coastal and marginal seas along the Western Pacific Ocean. *Utrecht Micropaleontological Bulletin* 30, 171-187.
- Okada, H. y Honjo, S., 1973. The distribution of oceanic coccolithophorids in the Pacific. *Deep-Sea Research* 20, 355-374.
- Okada, H. y Honjo, S., 1975. Distribution of coccolithophores in marginal seas along the western Pacific Ocean and in the Red Sea. *Marine Biology* 31 (3), 271-285.

- Okada, H. y McIntyre, A., 1977. Modern coccolithophores of the Pacific and North Atlantic oceans. *Micropaleontology* 23 (1), 1-54.
- Okada, H. y McIntyre, A., 1979. Seasonal distribution of modern coccolithophores in the western North Atlantic Ocean. *Marine Biology* 54 (4), 319-328.
- 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.
- Paasche, E., 1962. Coccolith Formation. *Nature* 193 (4820), 1094-1095.
- 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. In: A.S. Laughton, W.A. Berggren and *et al.* (Editors), Initial Reports of the Deep-Sea Drilling Project, 12. U. S. Government Printing Office, Washington, pp. 1003-1069.
- 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., Pepin, 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 (6735), 429-436.
- Pienaar, R.N., 1994. Ultrastructure and calcification of coccolithophores. In: E. A. Winter and W. G. Siesser (Editor), *Coccolithophores*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 13-39.
- Pilskaln, C.H. y Honjo, S., 1987. The fecal pellet fraction of biogeochemical particle fluxes to the deep sea. *Global Biogeochemical Cycles* 1 (1), 31-48.
- Prospero, J.M., Savoie, D.L., Saltzman, E.S. y Larsen, R., 1991. Impact of oceanic sources of biogenic sulphur on sulphate aerosol concentrations at Mawson, Antarctica. *Nature* 350 (6315), 221-223.
- Quinn, P.S., Cortés, M.Y. y Bollmann, J., 2005. Morphological variation in the deep ocean-dwelling coccolithophore *Florisphaera profunda* (Haptophyta). *European Journal of Phycology* 40 (1), 123 - 133.
- Quinn, P.S., Sáez, A.G., Baumann, K.H., Steel, B.A., Sprengel, C. y Medlin, L.K., 2004. Coccolithophorid biodiversity: evidence from the cosmopolitan species *Calcidiscus leptoporus*. In: H.R. Thierstein and J.R. Young (Editors), *Coccolithophores: from molecular processes to a global impact*. Springer, Berlin-Heidelberg, Germany, pp. 299-326.
- Renaud, S. y Klaas, C., 2001. Seasonal variations in the morphology of the coccolithophore *Calcidiscus leptoporus* off Bermuda (N. Atlantic). *Journal of Plankton Research* 23 (8), 779-795.
- Renaud, S., Ziveri, P. y Broerse, A.T.C., 2002. Geographical and seasonal differences in morphology and dynamics of the coccolithophore *Calcidiscus leptoporus*. *Marine Micropaleontology* 46 (3-4), 363-385.
- Romein, A.J.T., 1979. Lineages in the Early Paleogene calcareous nannoplankton. *Utrecht Micropaleontological Bulletin* 22, 231.

- Rost, B. y Riebesell, U., 2004. Coccolithophore calcification and the biological pump: response to environmental changes. In: H.R. Thierstein and J.R. Young (Editors), *Coccolithophores: from molecular processes to global impact*. Springer, Berlin-Heidelberg, Germany, pp. 99-125.
- Roth, P.H., 1974. Calcareous Nannoplankton from the Northwestern Indian Ocean, Leg 24, Deep Sea Drilling Program. In: R.L. Fisher, E.T. Bunce and *et al.* (Editors), *Initial Reports of the Deep-Sea Drilling Project, 24*. U. S. Government Printing Office, Washington, pp. 969-994.
- Roth, P.H., 1994. Distribution of coccoliths in oceanic sediments. In: A. Winter and W.G. Siesser (Editors), *Coccolithophores*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 199-218.
- Roth, P.H. y Berger, W.H., 1975. Dissolution of deep-sea Carbonates. In: W.V. Sliter, A.W.H. Bé and W.H. Berger (Editors), *Cushman Foundation for Foraminiferal Research Special Publication* pp. 87-113.
- Roth, P.H. y Coulbourn, W.T., 1982. Floral and solution patterns of coccoliths in surface sediments of the North Pacific. *Marine Micropaleontology* 7 (1), 1-52.
- Roth, P.H., Wise, S.W. y Thierstein, H.R., 1975. Early chalk diagenesis and lithification: Sedimentological applications of paleontological approaches, 9th International Sedimentological Congress, Nice, France, pp. 187-199.
- Rowson, J.D., Leadbeater, B.S.C. y Green, J.C., 1986. Calcium carbonate deposition in the motile (*Crystallolithus*) phase of *Coccolithus pelagicus* (Prymnesiophyceae). *British Phycological Journal* 21, 359-370.
- Ruddiman, W.F., 2001. *Earth's Climate: past and future*. W. H. Freeman and Company, New York, 465 pp.
- Saavedra-Pellitero, M., Flores, J.A. y Sierro, F.J., 2007. Nuevas aportaciones a la biogeografía de cocolitóforos en el Pacífico ecuatorial y suroriental. *Geogaceta* 42, 91-94.
- Sáez, A.G., Probert, I., Geisen, M., Quinn, P., Young, J.R. y Medlin, L.K., 2003. Pseudo-cryptic speciation in coccolithophores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100 (12), 7163-7168.
- Samtleben, C., Schäfer, P., Andruleit, H., Baumann, K.H., Baumann, A., Kohly, A., Matthiessen, J. y Schroeder-Ritzrau, A., 1995. Plankton in the Norwegian-Greenland Sea: From living communities to Sediment Assemblages - an actualistic approach. *Geol. Rundschau* 84, 108-136.
- Schneidermann, N., 1977. Selective dissolution of recent coccoliths in the Atlantic Ocean. In: A.T.S. Ramsay (Editor), *Oceanic Micropaleontology*. Academic Press, New York, pp. 1009-1053.
- Schroeder, D.C., Biggi, G.F., Hall, M., Davy, J., Martínez, J.M., Richardson, A.J., Malin, G. y Wilson, W.H., 2005. A genetic marker to separate *Emiliana huxleyi* (Prymnesiophyceae) morphotypes. *Journal of Phycology* 41 (4), 874-879.
- Siesser, W.G., 1994. Historical background of coccolithophore studies. In: A. Winter and W.G. Siesser (Editors), *Coccolithophores*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1-11.
- Siesser, W.G. y Winter, A., 1994. Composition and morphology of coccolithophore skeletons. In: A. Winter and W.G. Siesser (Editors), *Coccolithophores*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 51-62.

- Smayda, T.J., 1966. A quantitative analysis of the phytoplankton of the Gulf of Panama. III. General ecological conditions, and the phytoplankton dynamics at 8°45'N, 79°23'W from November 1954 to May 1957. *Bull. Int. Am. Trop. Tuna Comm.* 11, 355-612.
- Sorby, H.C., 1861. On the organic origin of the so-called crystalloids of the chalk. *Annals and Magazine of Natural History* 8, 193-200.
- Sprengel, C., Baumann, K.-H., Henderiks, J., Henrich, R. y Neuer, S., 2002. Modern coccolithophore and carbonate sedimentation along a productivity gradient in the Canary Islands region: seasonal export production and surface accumulation rates. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 49 (17), 3577-3598.
- Steinmetz, J.C., 1994. Sedimentation of coccolithophores. In: A. Winter and W.G. Siesser (Editors), *Coccolithophores*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 179-197.
- Švábenická, L., 1999. Braarudosphaera -rich sediments in the Turonian of the Bohemian Cretaceous Basin, Czech Republic. *Cretaceous Research* 20 (6), 773-782.
- Theodoridis, S.A., 1984. Calcareous nannofossils biozonation of the Miocene and revision of the helicoliths and discoasters. *Utrecht Micropaleontological Bulletin* 32, 1-271.
- Thierstein, H.R., 2004. Plankton community behaviour on ecological and evolutionary time-scales. In: H.R. Thierstein and J.R. Young (Editors), *Coccolithophores: from molecular processes to a global impact*. Springer, Berlin-Heidelberg, Germany, pp. 455-480.
- Vairavamurthy, A., Andreae, M.O. y Iverson, R.L., 1985. Biosynthesis of dimethylsulfide dimethylpropiothetin by *Hymenomonas carterae* in relation to sulfur source and salinity variations. *Limnol. Oceanogr.* 30, 59-70.
- Wallich, G.C., 1861. Remarks on some novel phases of organic life, and on the boring powers of minute annelids, at great depths in the sea. *Annals and Magazine of Natural History* 8, 52-58.
- Wallich, G.C., 1877. Observations on the coccosphere. *Annals and Magazine of Natural History* 19, 342-350.
- Wells, P. y Okada, H., 1997. Response of nanoplankton to major changes in sea-surface temperature and movements of hydrological fronts over Site DSDP 594 (south Chatham Rise, southeastern New Zealand), during the last 130 kyr. *Marine Micropaleontology* 32 (3-4), 341-363.
- Westbroek, P., Brown, C.W., van Bleijswijk, J., Brownlee, C., Brummer, G.J., Conte, M., Egge, J., Fernández, E., Jordan, R., Knappertsbusch, M., Stefels, J., Veldhuis, M., van der Wal, P. y Young, J., 1993. A model system approach to biological climate forcing. The example of *Emiliana huxleyi*. *Global and Planetary Change* 8 (1-2), 27-46.
- Westbroek, P., Young, J.R. y Linschooten, K., 1989. Coccolith Production (Biomineralization) in the Marine Alga *Emiliana huxleyi*. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 36 (4), 368-373.
- Wilson, W.H., Tarran, G. y Zubkov, M.V., 2002. Virus dynamics in a coccolithophore-dominated bloom in the North Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 49 (15), 2951-2963.

- Winter, A., 1982. Paleoenvironmental interpretation of the Quaternary coccolith assemblages from the Gulf of Aqaba (Elat), Red Sea. *Revista Española de Micropaleontología* 14, 291-314.
- Winter, A., 1985. Distribution of living coccolithophores in the California Current system, southern California borderland. *Marine Micropaleontology* 9 (5), 385-393.
- Winter, A. y Briano, J., 1989. Coccolithophores and global CO₂. *INA Newsletter* 11 (2), 109-110.
- Winter, A., Jordan, R.W. y Roth, P.H., 1994. Biogeography of living coccolithophores in ocean waters. In: A. Winter and W.G. Siesser (Editors), *Coccolithophores*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 161-178.
- 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. y Siesser, W.G., 1994. Atlas of living coccolithophores. In: A. Winter and W.G. Siesser (Editors), *Coccolithophores*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 107-160.
- Young, J.R., 1989. Observations on heterococcolith rim structure and its relationship to developmental processes. In: J.A. Crux and S.E.v. Heck (Editors), *Nannofossils and their applications*. British Micropalaeontology Society Series. Ellis Horwood Limited, pp. 1-20.
- Young, J.R., 1992. The description and analysis of coccolith structure. *Nannoplankton Research*, vol II: Tertiary biostratigraphy and paleoecology; quaternary coccoliths. MND Hodonín, Prague.
- Young, J.R., 1994. Functions of coccoliths. In: A. Winter and W.G. Siesser (Editors), *Coccolithophores*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 63-82.
- Young, J.R., Bergen, J.A., Bown, P., Burnett, J.A., Fiorentio, J.A., Jordan, R.W., Kleijne, A., Van Niel, B.E., Romein, A.J.T. y von Salis, K., 1997. Guidelines for coccolith and calcareous nannofossil terminology *Paleontology* 40, 875-912.
- Young, J.R. y Bown, P., 1997a. Cenozoic calcareous nannoplankton classification. *Journal of Nannoplankton Research* 19 (1), 36-47.
- Young, J.R. y Bown, P., 1997b. Higher classification of calcareous nannofossils. *Journal of Nannoplankton Research* 19, 15-20.
- Young, J.R., Geisen, M., Cros, L., Kleijne, A., Sprengel, C., Probert, I. y Østergaard, J., 2003. A guide to extant coccolithophore taxonomy *Journal of Nannoplankton Research*, 125 pp.
- Young, J.R., Geisen, M. y Probert, I., 2005. A review of selected aspects of coccolithophore biology with implications for paleobiodiversity estimation. *Micropaleontology* 51 (4), 267-288.
- Young, J.R. y Henriksen, K., 2003. Biomineralization Within Vesicles: The Calcite of Coccoliths. *Reviews in Mineralogy and Geochemistry* 54 (1), 189-215.
- Young, J.R. y Westbroek, P., 1991. Genotypic variation in the coccolithophorid species *Emiliana huxleyi*. *Marine Micropaleontology* 18 (1-2), 5-23.

- Ziveri, P., Baumann, K.H., Boeckel, B., Bollmann, J. y Young, J.R., 2004. Biogeography of selected Holocene coccoliths in the Atlantic Ocean. In: H.R. Thierstein and J.R. Young (Editors), *Coccolithophores: from molecular processes to a global impact*. Springer, Berlin-Heidelberg, Germany, pp. 403-428.
- Ziveri, P. y Thunell, R.C., 2000. Coccolithophore export production in Guaymas Basin, Gulf of California: response to climate forcing. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 47 (9-11), 2073-2100.
- 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 (3-4), 335-358.



II. CIRCULACIÓN ATMOSFÉRICA Y OCEÁNICA

II.1. Dinámica atmosférica general

La circulación atmosférica, es decir, el circuito básico del aire, está compuesto por 6 celdas: dos en los trópicos (una a cada lado del Ecuador) llamadas celdas Hadley, dos en latitudes medias para cada hemisferio, llamadas Ferrel, y dos en los polos, llamadas celdas Polares (Fig. 2.1).

La circulación en las celdas y entre ellas es generada, en última instancia, por la energía solar recibida y por las modificaciones debidas al efecto coriolis (a medida que las masas de aire caliente ascienden desde la zona ecuatorial hacia los polos, sufren una desviación hacia el este, lo que se traduce en el hemisferio Norte en un desplazamiento hacia la derecha, y en el hemisferio Sur, hacia la izquierda).

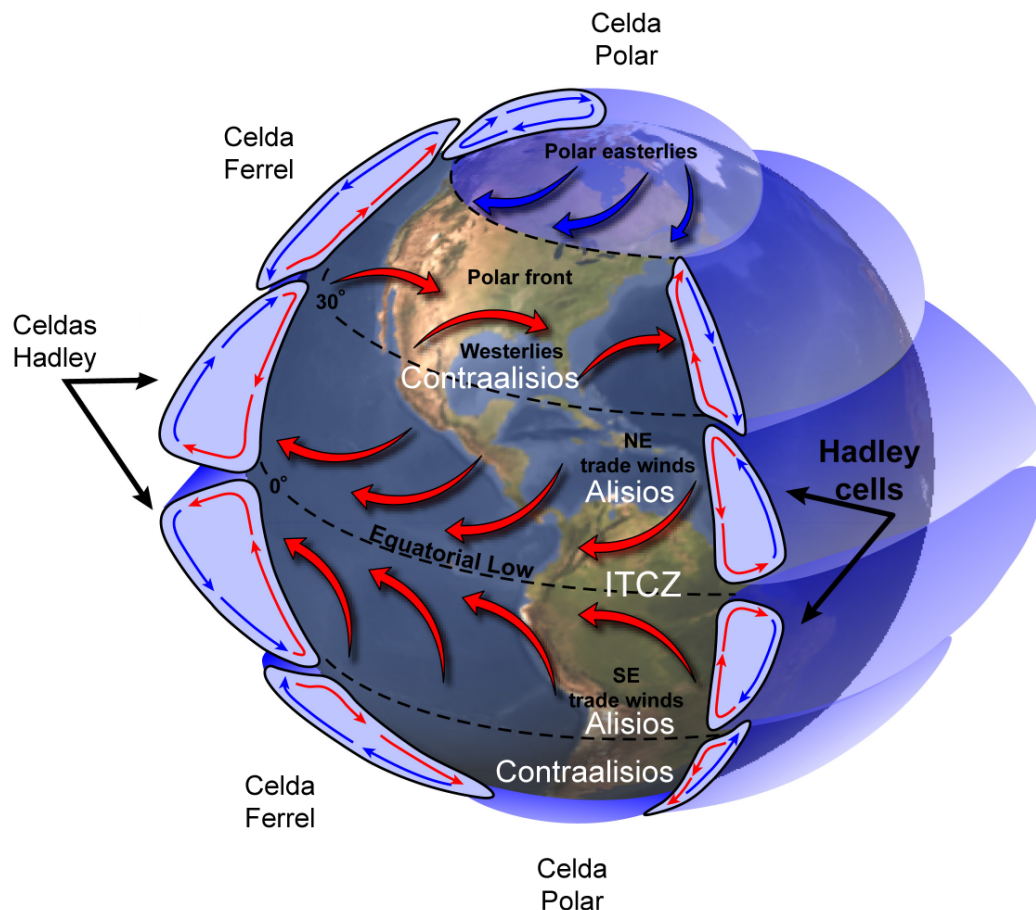


Figura 2. 1. Imagen tomada de la página Web de la NASA, donde se muestra las circulación atmosférica global, explicada con el modelo de seis celdas (imagen procedente de <http://earthobservatory.nasa.gov/Newsroom/NasaNews/2002/200201317366.html>)

Las áreas ecuatoriales donde convergen los vientos procedentes de las dos celdas Hadley se llaman “doldrums” o ITCZ (“Intertropical Convergence Zone”, Zona de Convergencia Intertropical).

Entre las zonas de ascenso y descenso de aire, soplan los alisios (“easterlies” o “trade winds”) que son los vientos superficiales de las células Hadley, centrados a 15°N y a 15°S. En el hemisferio Norte son vientos del noreste y en el Sur, del sureste.

Los contraalisios (“westerlies” o vientos del Oeste) son los vientos superficiales de las células Ferrel, centrados a 45°N y a 45°S. Se trata de vientos que soplan desde el suroeste en el hemisferio Norte y desde el noroeste en el Sur.

La ITCZ no coincide con el Ecuador, aunque si lo hace con un “ecuador térmico” o “meteorológico”, que se encuentra ~5°N por encima del geográfico (Garrison, 2005).

La ITCZ y el ecuador meteorológico se desplazan hacia el Norte llegando hasta los 12°N en el verano boreal, (también lo hacen los “doldrums”, los alisios y los contraalisios) y se desplazan hacia el sur, hacia el ecuador geográfico durante el invierno boreal (Fig. 2.2).



Figura 2. 2. Posición de la Zona de Convergencia Intertropical (ITCZ) en julio y en enero. Modificado de http://es.wikipedia.org/wiki/Zona_de_convergencia_intertropical.

II.2. Océano Pacífico

II.2.1. Dinámica atmosférica en el Pacífico y generalidades del clima de Chile

La dinámica de vientos en el Pacífico ecuatorial y suroriental está controlada fundamentalmente por los vientos alisios y contraalisios.

Durante el invierno austral, los alisios son máximos (mayo-septiembre), aproximadamente a 15°S, mientras que son mínimos durante el verano austral (enero-marzo) (Strub *et al.*, 1995). Los contraalisios predominan en latitudes más meridionales, y el límite norte actual de influencia varía entre los 27°S y 33°S (Fig. 2.3).

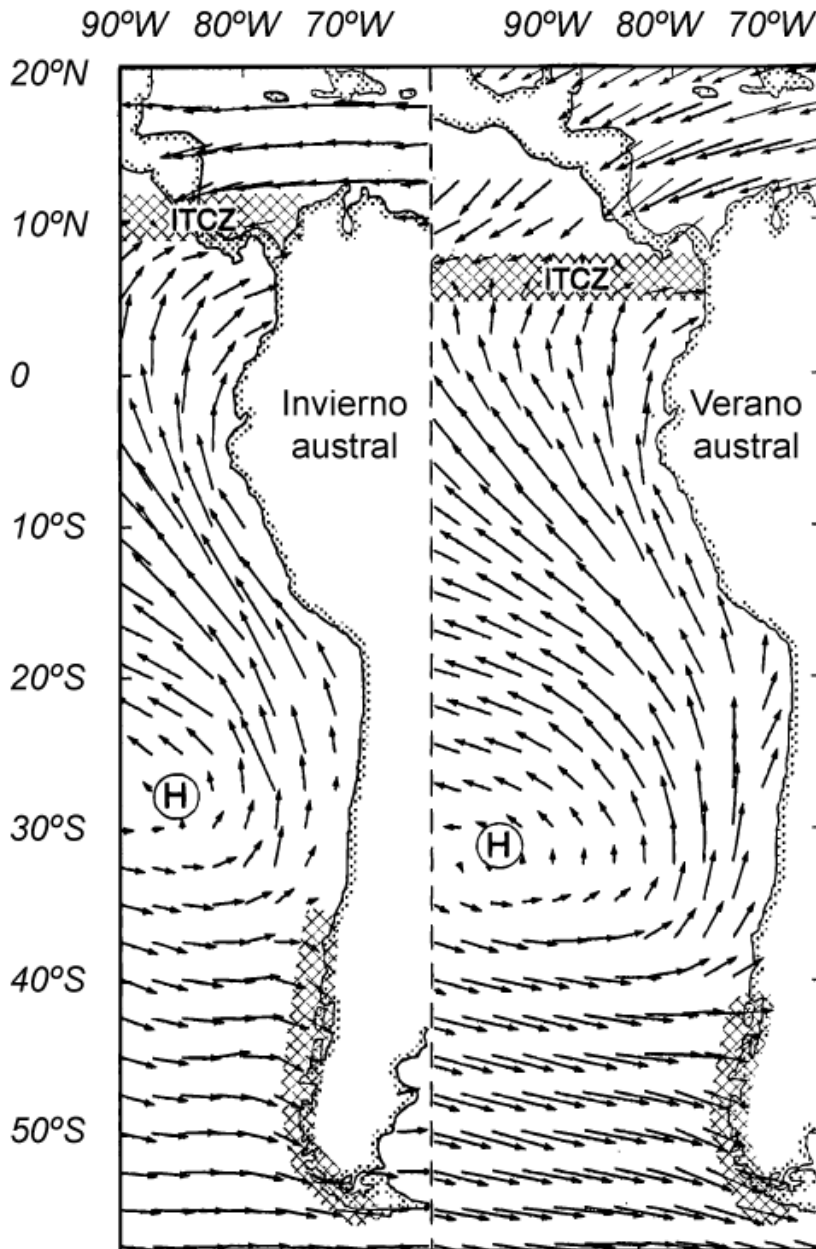


Figura 2. 3. Vientos durante el invierno y verano australes. Los datos proceden del re-análisis a 1000 mb realizado por la NOAA - NCEP (Nacional Oceanic and Atmospheric Administration - Nacional Centres for Environmental Prediction). Se trata de valores medios correspondientes al verano austral (Diciembre-Febrero) y del invierno austral (Junio-Agosto). Las regiones donde se dan precipitaciones más altas se han indicado con un ligero sombreado. Las flechas corresponden a vectores que indican la posición y fuerza relativa de los vientos. H = altas presiones, ITCZ = Zona de Convergencia Intertropical. Modificado de (Strub *et al.*, 1998)

En el clima continental de Chile se observan grandes diferencias de norte a sur (Miller, 1976; Heusser, 1984; Garleff *et al.*, 1991; Veit, 1996; Strub *et al.*, 1998) (Fig. 2.5)

- Una zona muy árida se localiza al norte de 27°S, donde se producen precipitaciones muy escasas (<50 mm/año), debido a la influencia de altas presiones subtropicales (Lenters y Cook, 1999) (Fig. 2.4). Al oeste de la cadena montañosa de los Andes, los vientos alisios causan en última instancia aridez (i.e., el desierto de Atacama). Por el contrario, al este de los Andes, la humedad procedente del Atlántico es llevada al continente por los alisios, produciendo intensas lluvias en verano en las zonas tropicales y subtropicales de Suramérica, que permiten el desarrollo de los ríos Amazonas y Orinoco. Cuanto más fuerte soplan estos vientos, mayor humedad llega a la zona andina.
- Entre 27° y 39°S existe una zona semi-árida (Fig. 2.5), en la que se dan precipitaciones de hasta 1000 mm/año. El anticiclón Pacífico, situado frente a la costa central y norte de Chile, provoca vientos que propician el “upwelling” en la costa y favorecen la aridez en el continente.

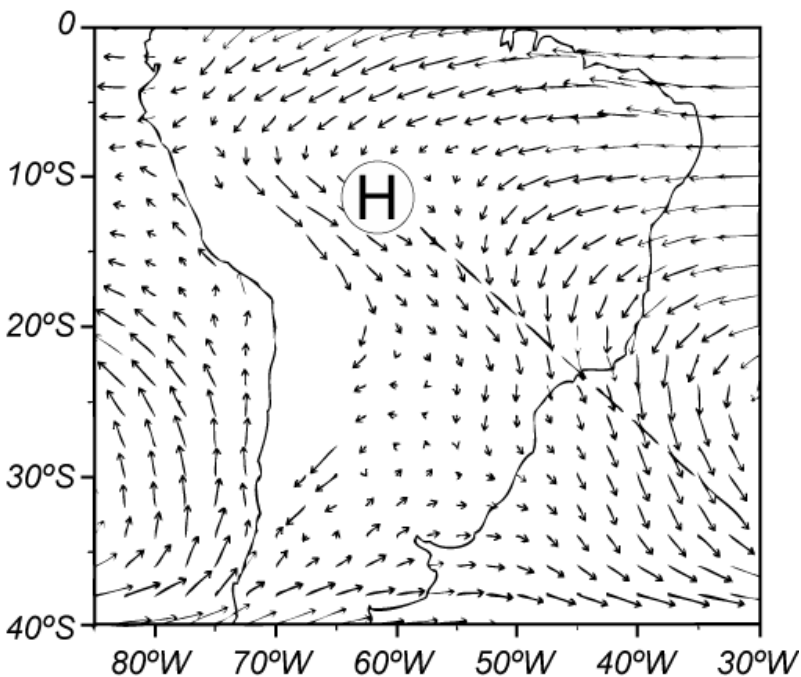


Figura 2. 4. Valores medios de la velocidad del viento medidos durante varios veranos australes (las flechas corresponden a vectores que indican la posición y fuerza relativa de los vientos). Los datos proceden del re-análisis a 850 mb realizado por la NASA/DAO (National Aeronautic and Space Administration/Data Assimilation Office). H indica la localización del área de intensa convección en verano, habitualmente denominada como “Bolivian High” y la línea discontinua, la localización de la Zona de Convergencia Suratlántica (SACZ, “South Atlantic Convergence Zone”). Modificado de (Lenters y Cook, 1999).

- Al sur de 39°S se extiende una zona húmeda donde las precipitaciones superan los 2000 mm/año). Los contraalisos al sur de 38°S inhiben el “upwelling” y provocan precipitaciones de alta intensidad en el continente (Miller, 1976), que se traducen en un importante aporte de agua dulce al océano. Los contraalisos se intensifican cuando la celda de alta presión del Pacífico sureste se debilita, o el gradiente térmico hemisférico aumenta. Cuando se dan estas condiciones, los sistemas frontales de los contraalisos llegan más al norte y se produce un aumento de las lluvias en Chile central, entre 32° y 35°S. También, durante las fases templadas de El Niño cuando la célula Hadley está debilitada y se producen

condiciones anormalmente cálidas en el Pacífico ecuatorial, la celda de alta presión del Pacífico Sur se debilita y tiene lugar una anomalía positiva en las precipitaciones de Chile central, entre 30° y 35°S (Montecinos *et al.*, 2000). El incremento en la intensidad de las precipitaciones que se produce hacia el sur de Chile y la abrupta topografía de la cordillera andina, influyen directamente en la descarga fluvial, y por tanto, en el aporte de sedimentos terrígenos a la plataforma continental (Lamy *et al.*, 1998).

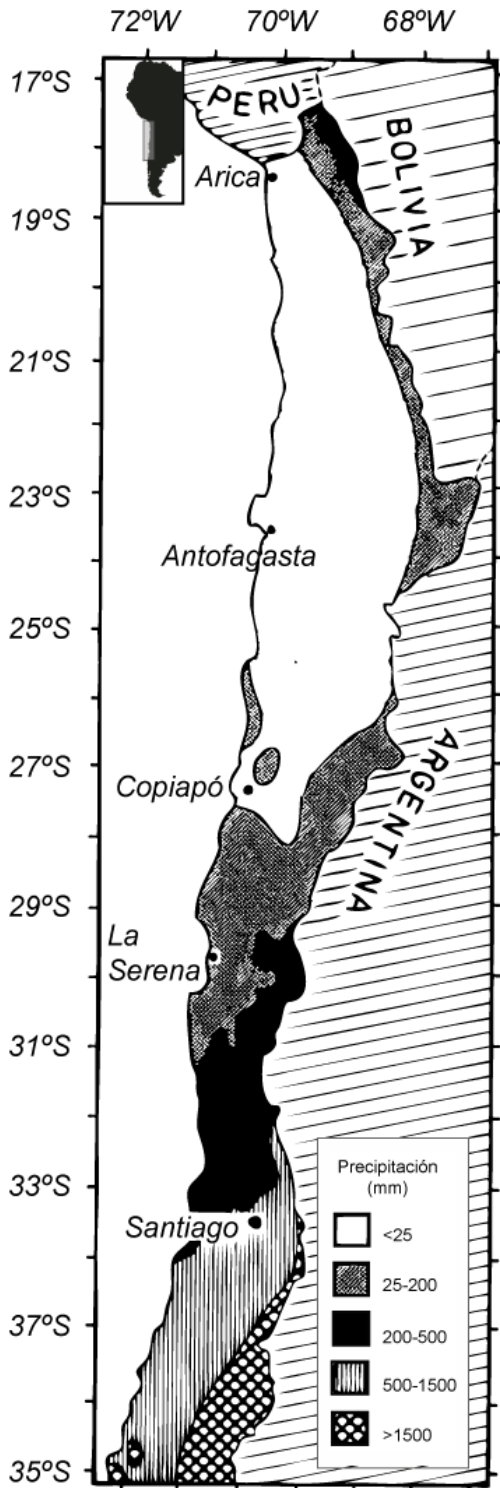


Figura 2. 5. Precipitación media anual en Chile (norte y centro). Modificado de Van Hussen (1967) y Veit (1996).

II.2.2. Dinámica oceanográfica del Pacífico ecuatorial y suroriental

II.2.2.1. Aguas superficiales y subsuperficiales

La PC (corriente de Perú-Chile o de Humboldt) es la corriente de margen oriental más larga y continua del planeta. Abarca prácticamente la longitud que puede tener Suramérica, siendo el mayor conducto para el intercambio de calor y nutrientes entre altas y bajas latitudes en el Pacífico Sur (Strub *et al.*, 1998). La PC constituye la parte E del giro anticiclónico Subtropical (Fig. 2.6.).

En el Pacífico Sur, el agua es transportada gracias a la corriente Circumpolar Antártica, a veces llamada “West Wind Drift” (WWD) entre 40° y 50° de latitud sur. Una vez alcanzado el continente americano, la WWD se bifurca en dos ramas, una que fluye hacia el Norte (la PC) y otra que lo hace hacia el Sur (la corriente del Cabo de Hornos, CHC) (Strub *et al.*, 1998).

Las aguas frías de la PC son transportadas hacia el Ecuador a una velocidad de ~2 cm/s entre 0 y 100 m de profundidad (Shaffer *et al.*, 1995). En torno a los 5°S, la corriente fría aumenta su velocidad y es desviada de su trayectoria anterior por la costa, para llegar a formar parte de la corriente Surecuatorial (SEC), que lleva sentido Oeste entre 4°N y 15°S de latitud (Wyrtki, 1965). La SEC es mantenida por el “upwelling” ecuatorial y se la conoce como Lengua Fría o “Cold Tongue”, que se extiende llegando a los 130°W (Wyrtki, 1981). Cerca del Ecuador, al este de las islas Galápagos, el denominado Frente Ecuatorial “o “Equatorial Front”) separa las aguas frías y salinas de la PC de las aguas tropicales cálidas y menos salinas de la cuenca de Panamá. El descenso de la salinidad e incremento en la estratificación de la masas de agua superficiales que ocurre en las costas de Panamá, Colombia y Ecuador se debe fundamentalmente a las precipitaciones ligadas a la ITCZ. La SEC tiene su origen en los vientos alisios predominantes, por lo que responde rápidamente a cambios en los campos de vientos y posee una componente altamente estacional. El “upwelling” ecuatorial es fuerte durante el invierno austral, cuando hay intensificación de los vientos alisios y la divergencia aumenta. Durante el verano austral, los alisios disminuyen, reduciéndose el “upwelling” y haciéndose menos prominente la Lengua Fría (Strub *et al.*, 1998).

Por debajo de la SEC fluye la contracorriente Ecuatorial (EUC) a una profundidad de 200-250 m y con sentido este. La parte superior de esta corriente es la fuente del “upwelling” a lo largo del Ecuador, cerca de Galápagos, donde el agua se encuentra a una temperatura de 19-24°C (Wyrtki, 1981). La parte inferior de esta corriente continúa con sentido este, haciendo que suban hasta la superficie aguas frías (11-14°C) a lo largo de la costa peruana (Toggweiler *et al.*, 1991).

Más cercana a la costa que la PC se encuentra la contracorriente de Perú-Chile (PCCC). Se trata de una corriente superficial un tanto débil e irregular que hace que las aguas fluyan hacia el sur y que está situada a unos 200 km de la costa (Huyer *et al.*, 1991). Debido a esta corriente, masas de

agua con una temperatura superficial (SST) moderada, es decir aguas templadas, se extienden hacia el sur a lo largo de la costa peruana.

La PC se puede dividir en una rama oceánica (corriente de Humboldt) y una rama costera: la corriente Costera de Perú (PCC), que va aún más pegada a la costa que la PCCC, pero lleva sentido opuesto (fluye hacia el Ecuador). El “upwelling” costero que tiene lugar en las costas peruanas, debido a los vientos alisios de componente sureste, ayuda a mantener esta corriente de aguas frías transportando nutrientes hasta la superficie que alimentan los ecosistemas altamente productivos de esta región. (Toggweiler *et al.*, 1991). Las propiedades de las masas de agua de la PCC sugieren que el flujo se intensifica durante el invierno austral, cuando los vientos son máximos (Cucalón, 1987). En la costa de Perú, Rojas de Mendiola (1981) identificó las principales áreas de “upwelling” a 6°, 9°, 12° y 15°S y Strub *et al.* (Strub *et al.*, 1998) reconoció otras cinco más a 23°, 27°, 30°, 33°S y de 35° a 38°S, frente a la costa chilena. El “upwelling” costero está limitado a una franja de 60 km aproximadamente, pero los filamentos y “eddies” se extienden varios cientos de kilómetros mar adentro (Strub *et al.*, 1998).

El “upwelling” a lo largo de la costa sudamericana está condicionado por vientos persistentes de componente sur resultantes del flujo de “Ekman” y el consiguiente ascenso de aguas subsuperficiales.

La mayoría de aguas que afloran proceden de la contracorriente de Perú, también conocida como la contracorriente de Gunther, “Poleward Undercurrent” o “Peru-Chile Undercurrent” (PUC). La PUC está situada básicamente a profundidades entre 50 y 300 m y es especialmente fuerte a 150 m, en la costa de Perú (Huyer *et al.*, 1991). Si uno se adentra más en el océano, bajo la corriente de Perú, la PUC se convierte en una corriente más profunda y más lenta, situada entre 100 y 400 m (Schaffer *et al.*, 1995). La PUC, que se origina en la EUC cerca de las islas Galápagos, se caracteriza por sus bajas temperaturas, altas salinidades y bajo contenido en oxígeno disuelto (Wyrski, 1981; Strub *et al.*, 1998). El “upwelling” se traduce en bajas temperaturas superficiales a lo largo de la costa y la alta productividad de estas regiones es debida al alto contenido en nutrientes de esta agua (Strub *et al.*, 1998).

A latitudes mayores de ~38°S, los continuos contraalisios impiden el “upwelling” costero (Miller, 1976; Strub *et al.*, 1998; Kim *et al.*, 2002). En esta zona, los vientos y tormentas asociadas favorecen las lluvias intensas. Como consecuencia, de ~43° a ~38°S se originan masas de agua dulce (“Chilean Fjord Water”, CFW; Fig. 2.7) que constituyen una lengua de baja salinidad que se extiende, a lo largo del margen sur y central chileno, desde los fiordos hacia el norte (Dávila *et al.*, 2002).

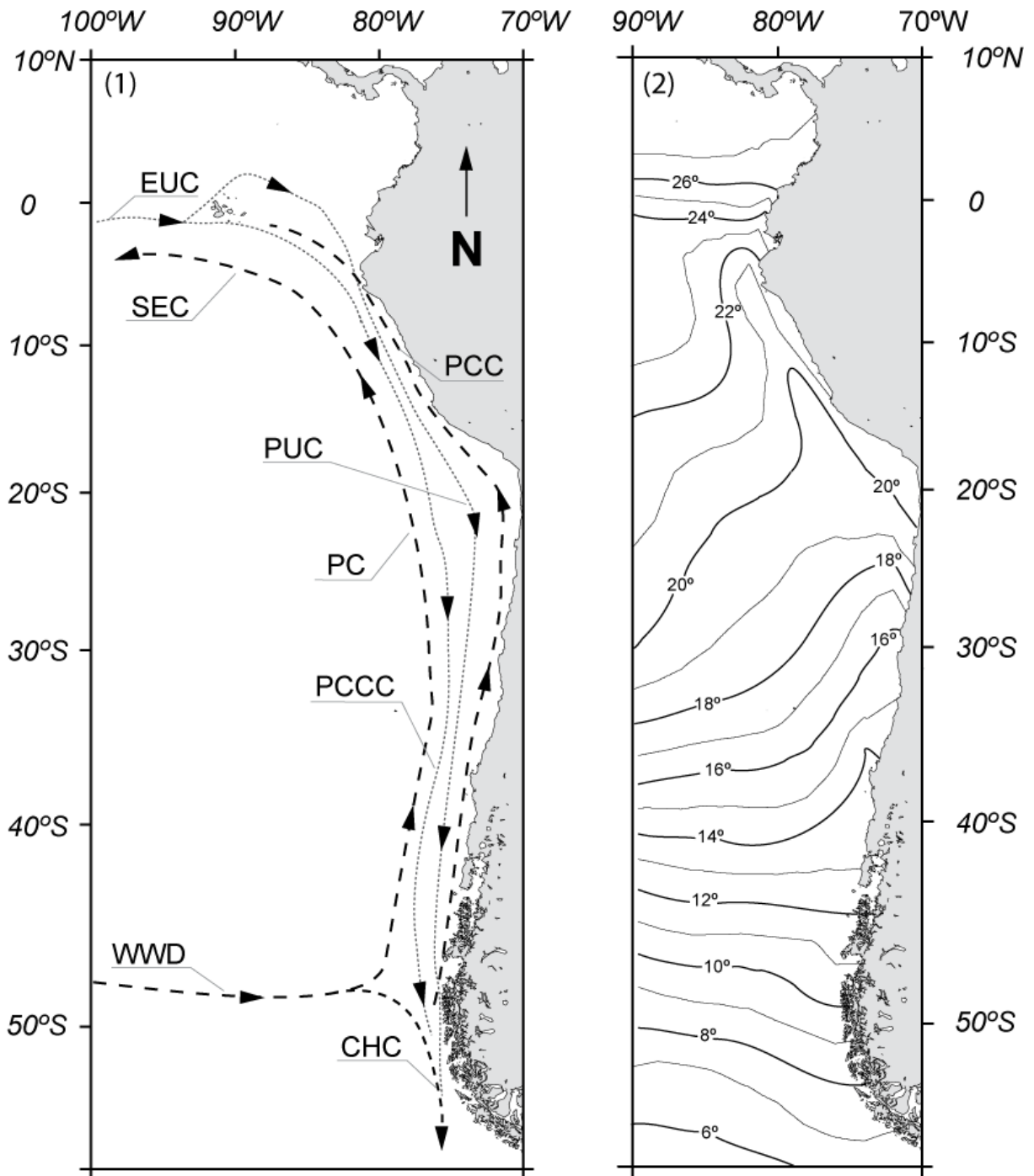


Figura 2. 6. Mapa del Pacífico suroriental en el que se muestra la circulación oceánica superficial y subsuperficial de la zona (1) y (2) la media anual de las temperaturas de masas de agua superficiales (SST) según el “Ocean Laboratory Climate”, 1999. Modificado a partir de Feldberg y Mix (2002) y según Strub *et al.* (1998). Las principales corrientes superficiales están indicadas con líneas discontinuas: WWD: West Wind Drift o corriente circumpolar Antártica; CHC: Cape Horn Current o corriente del Cabo de Hornos; PC: Peru Current o corriente de Perú-Chile; PCC: Peru Coastal Current o corriente Costera de Perú; SEC: South Ecuatorial Current o corriente Surecuatorial. Las corrientes subsuperficiales están indicadas en líneas punteadas: PCCC: Peru-Chile Countercurrent o contracorriente de Perú-Chile (50-150 m de profundidad); PUC: Peru Undercurrent o contracorriente de Perú (100-400 m de profundidad), también llamada contracorriente de Gunther; EUC: Equatorial Undercurrent o contracorriente Ecuatorial (200-250 m de profundidad).

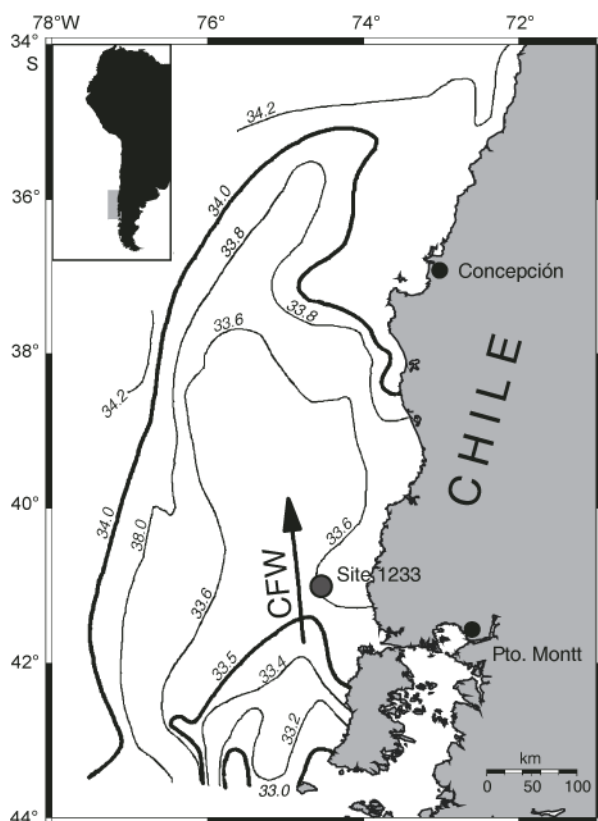


Figura 2. 7. Salinidad superficial (SSS) medida durante el crucero Marchile I (30° a 42°S) de febrero a Marzo 1960 (Brandhorst, 1971). CFW = Chilean Fjord Water. Modificado de Lamy *et al.*, (2002)

II.2.2.2. Aguas intermedias y profundas

Las aguas intermedias situadas más al norte en la zona de estudio, están bajo la influencia de la masa de Agua Intermedia Norpacífica (o “North Pacific Intermediate Water”, NPIW; Fig. 2.8). Esta corriente está definida por un mínimo de salinidad entre 34.0 a 34.3 psu (“practical salinity units”) situándose en un rango de salinidad muy estrecho y se encuentra a profundidades entre los 300 a 800 m (Talley, 1985; You, 2003). Hacia el sur la NPIW interacciona poco con la atmósfera, por lo que aumenta su salinidad y se reduce el contenido en oxígeno, permitiéndole ser una masa de agua enriquecida en nutrientes y con bajos valores de $\delta^{13}\text{C}$ (Talley, 1993). La NPIW ha sido encontrada en el océano Pacífico ecuatorial a profundidades de entre ~500 a ~1000 m (Mix *et al.*, 2003).

Respecto a las masas de agua intermedias y profundas situadas más al sur, se puede decir que la masa de Agua Intermedia Antártica (“Antarctic Intermediate Water”, AAIW) fluye hacia el Ecuador por debajo de 400 m de profundidad. La AAIW también se caracteriza por un mínimo de salinidad (34.0-34.4 psu) que la sitúa en el rango de la NPIW, pero llega a ser más densa que la NPIW, fluyendo bajo los 900 m de profundidad (Talley, 1985). La AAIW es la masa de agua intermedia con la máxima concentración de oxígeno en el Pacífico oriental (240-280 $\mu\text{mol/Kg}$), lo cual contrasta con la NPIW, que se caracteriza por una lengua de mínimo oxígeno (130 $\mu\text{mol/Kg}$) y una fuerte

estratificación, características que You (2005) ha relacionado con sus diferentes orígenes.

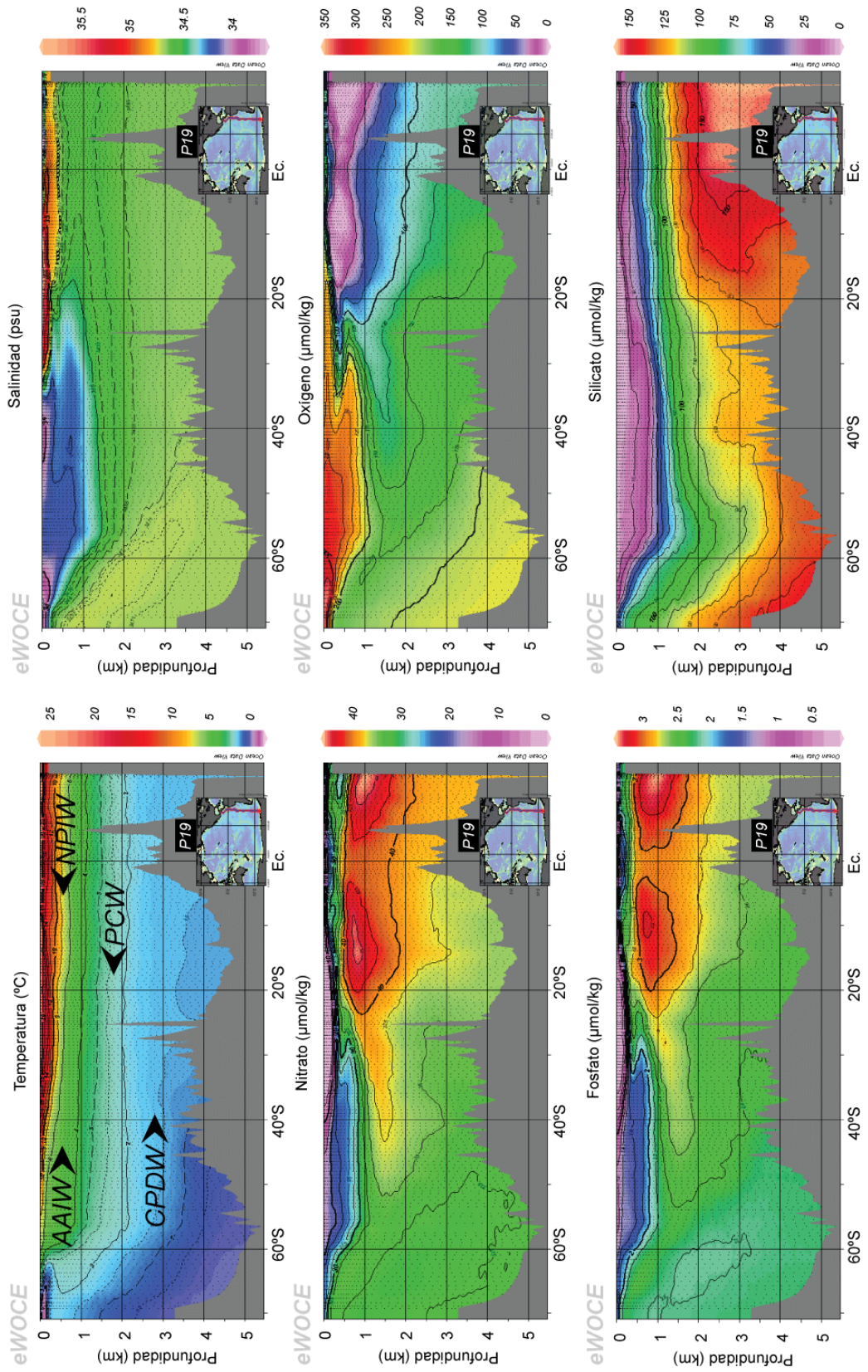
La masa de Agua Central del Pacífico (o “Pacific Central Water”; PCW) se origina en el Pacífico norte y fluye hacia el sur. La PCW está asociada a temperaturas y salinidades más elevadas, ocupando profundidades medias, entre 1 y 3 km (Mix *et al.*, 2003).

Por debajo de 3 km, la masa de Agua Circumpolar Antártica Profunda (o “Antartic Circumpolar Deep Water”, CPDW) fluye hacia el norte. La CPDW se caracteriza por estar levemente enriquecida en oxígeno y empobrecida en nutrientes; sin embargo, durante su recorrido acumula nutrientes y pierde oxígeno progresivamente (Mix *et al.*, 2003).

II.2.3. El Niño-Souther Oscilation (ENSO)

En el continente Chileno, al norte de $\sim 38^{\circ}\text{S}$, predomina el clima mediterráneo (con veranos secos) y hacia el sur se suceden fuertes lluvias durante todo el año. Este límite coincide con la transición de los bosques esclerófilos a la selva tropical templada (Heusser, 2003). Las intensas lluvias que se producen al sur de Chile favorecen una erosión rápida y el transporte de los sedimentos desde el continente al océano. Se piensa que estas lluvias reflejan la influencia del de un mecanismo particular y característico de la región: el fenómeno conocido como El Niño (ENSO, El Niño-Southern Oscilation; Dettinger *et al.*, 2001; Mix *et al.*, 2003). Puesto que en el presente trabajo se han estudiado detalladamente el Pacífico suroriental y el testigo ODP 1233, situado frente a la costa Chilena a $\sim 41^{\circ}\text{S}$, se explicará a continuación en qué consiste el fenómeno climático moderno mejor estudiado: el ENSO (McPhaden *et al.*, 2006).

Figura 2. 8. (Ver página siguiente) Perfil en profundidad (de 0 a 5km) en el que se muestran las masas de agua intermedias y profundas de 15°N a 70°S caracterizadas por la temperatura ($^{\circ}\text{C}$), salinidad (psu), nitrato ($\mu\text{mol/kg}$), oxígeno ($\mu\text{mol/kg}$), fosfato ($\mu\text{mol/kg}$) y silicato ($\mu\text{mol/kg}$). AAIW= Agua Intermedia Antártica, NPIW= Agua Intermedia Norpacífica, PCW= Agua Central Pacífica y CPDW= Agua Circumpolar Antártica Profunda. Estos perfiles proceden de eWOCE (electronic World Ocean Circulation Experiment) P19, y han sido tomados de <http://www.ewoce.org/> (Schlitzer, 2000).



II.2.3.1. Reseña histórica

Los primeros datos históricos que tenemos del fenómeno de El Niño datan de finales de siglo XIX y fueron recopilados por geógrafos peruanos. En sus documentos se recogían las palabras de un conocido capitán de barco sobre los pescadores del norte de Perú, quienes comentaban que durante determinadas épocas navideñas las condiciones oceánicas de la región pasaban de ser típicamente frías a cálidas. Este cambio era atribuido a la aparición de una corriente que transportaba aguas propias de latitudes tropicales hacia el sur, que ellos habían denominado “la corriente de El Niño” y que reemplazaba a la habitual corriente fría de Humboldt que transportaba aguas hacia norte. El nombre que se le dio a esta corriente hace referencia a las fechas en las que este fenómeno ocurría: próximo a la Navidad (del latín: *nativitas*, “nacimiento”), fiesta del Cristianismo en la que se celebra el nacimiento de Jesucristo.

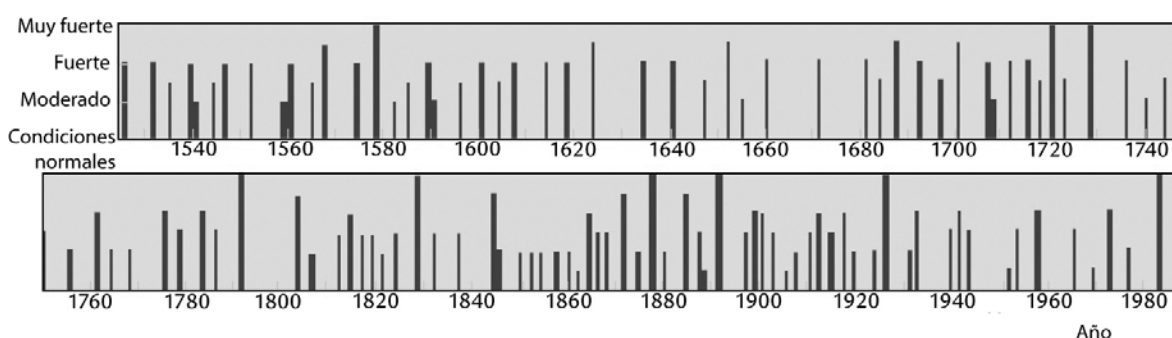


Figura 2. 9. Registro histórico de los fenómenos inusuales de El Niño a lo largo de la costa Suramericana. Modificado de Ruddiman (2001).

Al percatarse se la existencia de esta corriente, los geógrafos de la época observaron que en algunos años, la corriente de El Niño era más intensa de lo habitual e iba acompañada de fenómenos climáticos y oceanográficos inusuales. Con la llegada de expediciones científicas extranjeras a Perú a principios del siglo XX, la identificación de estas anomalías como fenómeno El Niño comenzó a aceptarse entre la comunidad científica internacional hasta nuestros días (Murphy, 1926; Lobell, 1942).

Durante las décadas de los años ‘20 y ‘30, Sir Gilbert Walter observó notables anomalías climáticas acusadas que ocurrían cada pocos años (Fig. 2.9) y que estaban relacionadas con lo que él llamó “Southern Oscillation” u Oscilación del Sur (SO; Walker, 1923; Walker, 1924; Walker, 1928; Walker y Bliss, 1932). La SO es una amplia fluctuación interanual de la presión

atmosférica a nivel del mar (sea level pressure, SLP) entre los hemisferios Oeste y Este. El índice SO fue definido por Walter y Bliss (1932) como la anomalía en la diferencia de SLP entre Tahití y Darwin.

De todos modos, no se reconoció hasta los años '60 que las anomalías de aguas cálidas que se daban frente a las costas peruanas no eran más que una parte de la perturbación a escala oceánica que se extendía hacia en W a lo largo del Ecuador, mas allá de la Línea Internacional de Cambio de Día.

Berlage (1957; 1966) fue quien estableció la relación entre la SO y los calentamientos episódicos de las masas de agua superficiales a lo largo de la costa sur de Ecuador y norte de Perú, hasta entonces conocidos localmente como El Niño. A partir de este momento, el fenómeno El Niño se asoció con los poco frecuentes pero intensos calentamientos que ocurren cada 2 a 4 años en concordancia con anomalías a escala de cuenca del océano Pacífico tropical.

Aproximadamente al mismo tiempo, el meteorólogo Jacob Bjerknes postuló que El Niño era únicamente la expresión de la interacción océano-atmósfera a gran escala. Empleando datos de estudios anteriores, desde Walker (1924), Bjernes (1966; 1969) proporcionó evidencias de que la existencia a largo plazo de las anomalías climáticas asociadas a la SO estaban relacionadas con las anomalías de temperatura en masas de agua superficiales que evolucionaban lentamente en el Pacífico oriental y central. Bjernes también supuso que un mecanismo de retroalimentación o "feedback" positivo entre el océano y la atmósfera, ligado a la circulación de Walker, era el responsable del calentamiento de las masas de agua superficiales observado en Pacífico oriental ecuatorial y central. Estas ideas (Bjerknes, 1969) influyeron en estudios posteriores y los fundamentos de sus hipótesis se emplean aún en trabajos actuales.

En la década de los '80 se retomó el interés por el relativamente olvidado fenómeno El Niño, a raíz de un episodio muy intenso que tuvo lugar en 1982-1983. Este evento fue tan anómalo que los indicadores de predicción de ENSO empleados hasta la fecha no fueron capaces de reconocerlo hasta su completo desarrollo. Los hechos acontecidos motivaron la creación del programa TOGA (Tropical Ocean-Global Atmosphere) cuya finalidad fundamental era la de estudiar y predecir el ENSO. Desde TOGA, el conocimiento del ENSO ha avanzado bastante, sobre todo en lo concerniente a las interacciones entre el océano Pacífico Tropical y la atmósfera (Wang y Fiedler, 2006).

II.2.3.2. Definición de El Niño

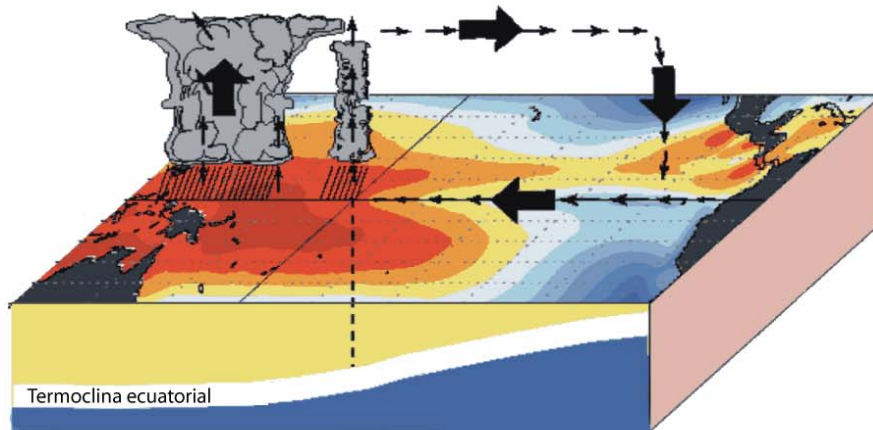
Aunque todos los océanos ecuatoriales reciben la misma insolación, el Pacífico oriental está entre 4-10°C más frío que el occidental en condiciones normales (Cane, 2005). El ascenso de la termoclina debido al “upwelling” ecuatorial hace que afloren aguas profundas más frías (Fig. 2.10). Al mismo tiempo, la divergencia de las aguas cálidas en el lado E del Pacífico provoca un descenso de la superficie del mar, permitiendo el ascenso (“upwelling” de Perú) de aguas frías profundas. Como se ha indicado anteriormente, la dinámica oceánica está influida por la circulación de los vientos alisios que convergen en el Pacífico occidental (Webster y Palmer, 1997). Estos vientos se deben en parte a la diferencia de temperaturas entre los sistemas océano y atmósfera, que generan una situación de altas presiones en el Pacífico E y de bajas presiones en el W. Cada 3-7 años (Fig. 2.9) este equilibrio se ve alterado, y el calentamiento del océano afecta a toda la cuenca (fase positiva del ENSO).

El ENSO es la principal fuente de variabilidad climática interanual en la región tropical del océano Pacífico (tanto oriental como occidental), aunque su influencia climática se extiende a lo largo de todo el planeta (McPhaden *et al.*, 2006). Dado que las anomalías térmicas oceánicas de El Niño van siempre acompañadas de anomalías en el campo de presiones atmosféricas, a este fenómeno también se le denomina ENSO o SOI (El Niño-Southern Oscillation).

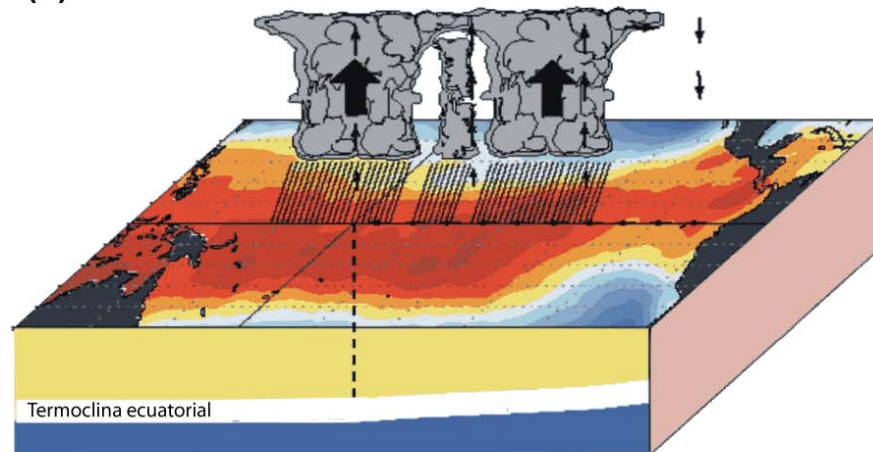
Durante la fase cálida o negativa del ENSO (El Niño), el Pacífico oriental tropical se caracteriza por un aumento de temperatura en las masas de agua superficiales (SST) y una disminución de la presión atmosférica a nivel del mar (SLP), mientras que en el Pacífico occidental tropical tiene lugar un descenso en la SST y un aumento de la SLP (ver Fig. 2.11).

Puesto que en el oeste se produce una anomalía positiva de la presión atmosférica y en el este negativa, se altera la circulación de Walker y los vientos alisios pierden intensidad e incluso desaparecen.

(1) Diciembre-Febrero CONDICIONES NORMALES



(2) Diciembre-Febrero CONDICIONES EL NIÑO



(3) Diciembre-Febrero CONDICIONES LA NIÑA

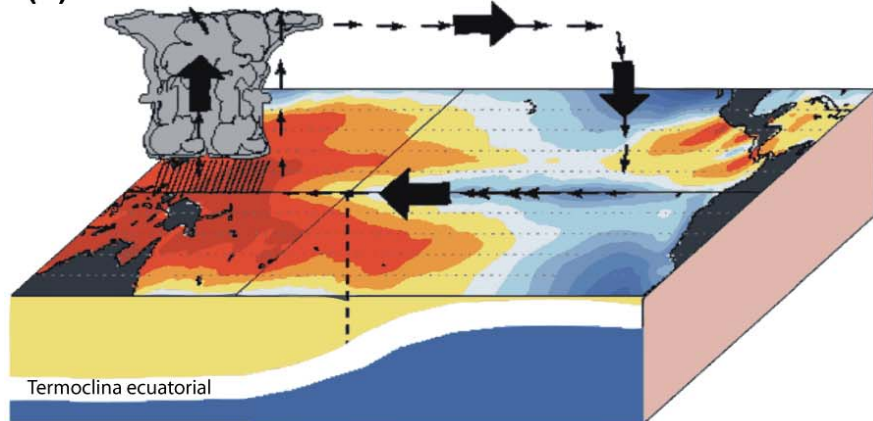


Figura 2. 10. Esquemas de las diferentes condiciones de temperatura superficial, profundidad de la termoclina y circulación atmosférica en el Pacífico tropical durante (1) condiciones normales, (2) eventos El Niño y (3) eventos La Niña. Modificado de http://www.cpc.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensocycle/enso_cycle.shtml.

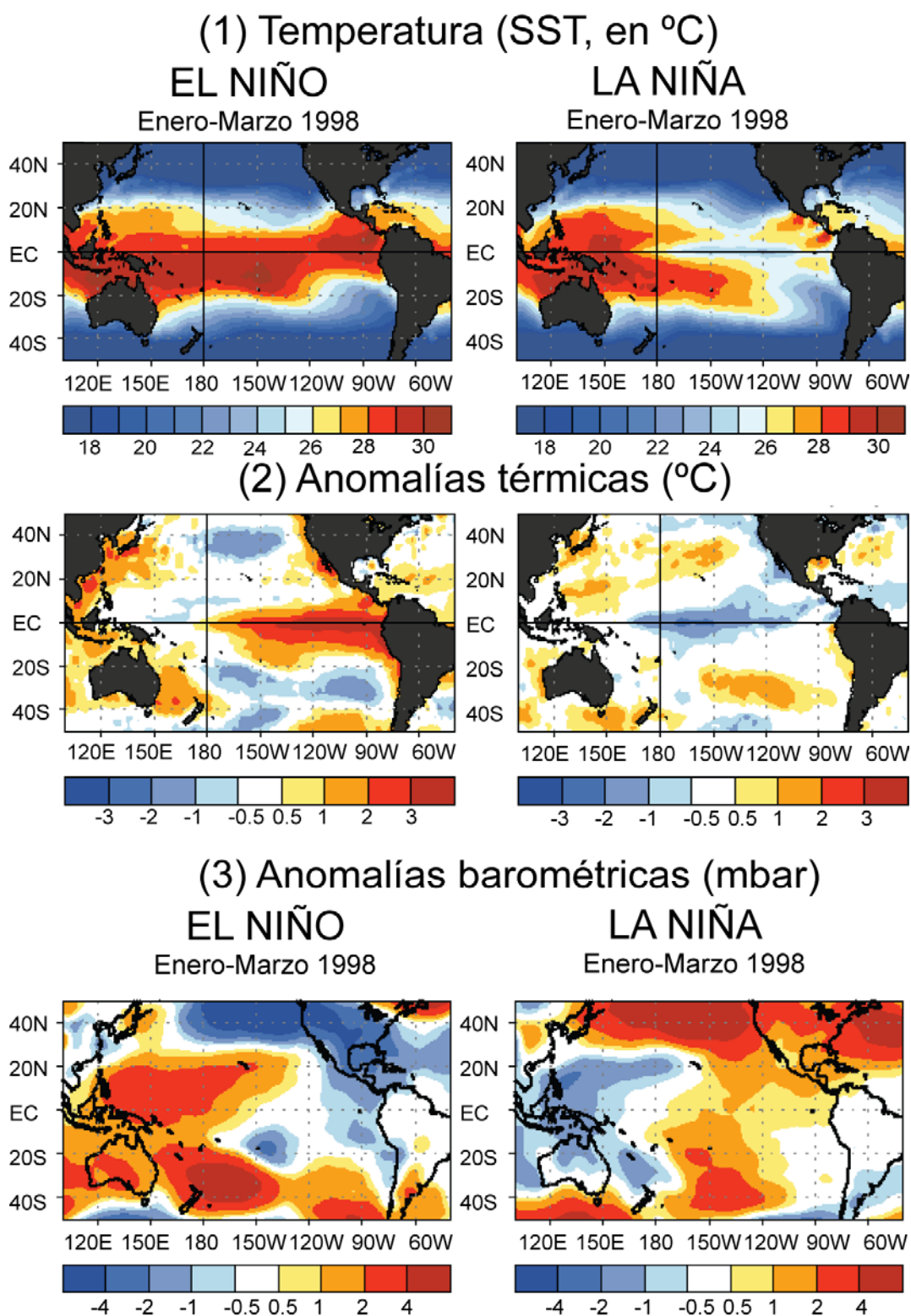
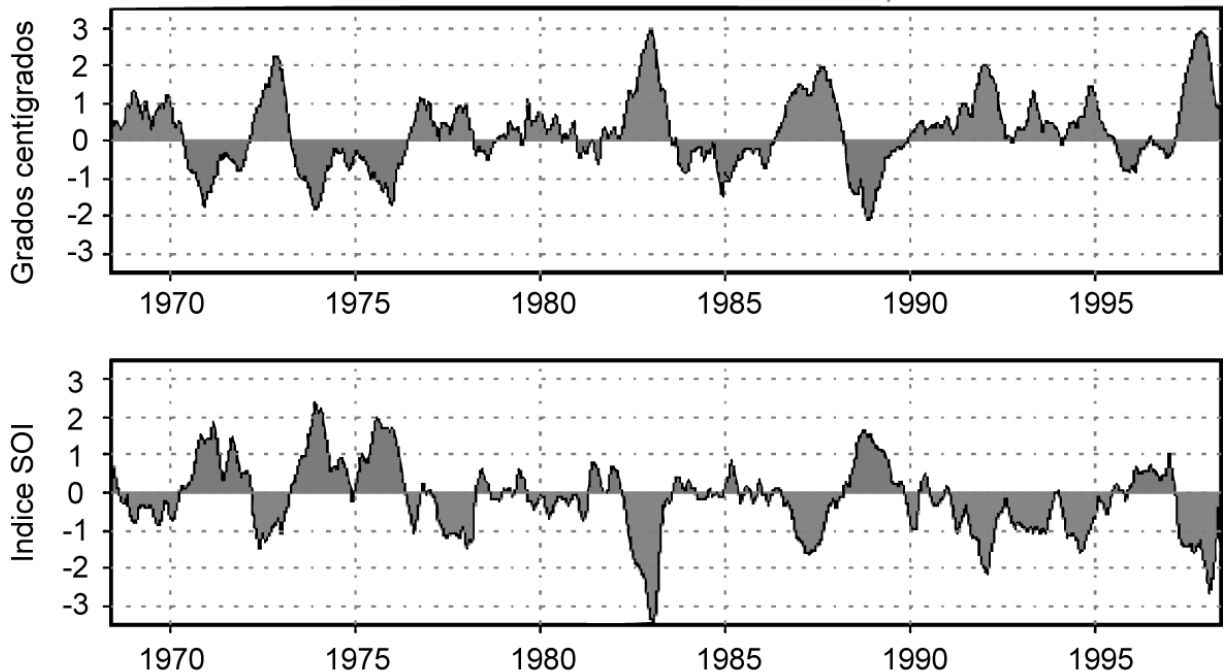


Figura 2. 11. (1) Temperatura media (°C) de las masas de agua superficiales (Enero-Marzo), (2) anomalías térmicas (°C) y (3) anomalías barométricas (mbar) durante un evento de El Niño (1998) y durante un evento de La Niña (1989). Modificado de http://www.cpc.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensocycle/enso_cycle.shtml.

El fenómeno de “La Niña” (Fig. 2.10), también llamado “El Viejo” o fase positiva del ENSO, se trata de un evento opuesto a El Niño, caracterizado por intensos alisios y temperaturas anormalmente frías en el Pacífico tropical (McPhaden, 1999).

Cuando se da este fenómeno, en el Pacífico oriental (E) tropical se produce un descenso de la temperatura de las masas de agua superficiales y un aumento de la presión atmosférica a nivel del mar, mientras que en el Pacífico occidental tropical tiene lugar un incremento de la SST y una disminución de la SLP (Fig. 2.11).

(1) Anomalías térmicas (°C) de El Niño 3.4
(5°N-5°S, 170°W-120°W)



(2) SOI Tahiti-Darwin (promedio de 3 meses)

Figura 2. 12. Índices de medida del ENSO para la década de los '70. '80 y '90. (1) Índice El Niño 3.4 (anomalía en la SST media del área comprendida entre 5°S-5°N y 170°W-120°W, localizada en el Pacífico ecuatorial oriental) y (2) Índice SOI. Entre ambos índices se aprecia una relación inversa, aunque no perfecta. Gráfica modificada de: http://www.cpc.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensocycle/ensocycle.shtml.

La serie de tiempo para el índice SOI y las SST en el Pacífico ecuatorial E indican que el ciclo del ENSO se repite con una frecuencia media de aproximadamente cuatro años (Fig. 2.12), aunque el registro histórico nos indica que esta frecuencia ha ido variando entre 2 y 7 años. En los años '80 y '90 se produjeron una serie de ciclos ENSO muy marcados, con cinco episodios de El Niño (1982/83, 1986/87, 1991-1993, 1994/95, y 1997/98) y tres

de la Niña (1984/85, 1988/89, y 1995/96). En este periodo de tiempo se produjeron los dos episodios El Niño más fuertes del siglo XX (1982/83 y 1997/98), así como dos eventos El Niño consecutivos durante 1991-1995, sin ningún periodo frío intermedio. Históricamente, existe una gran variabilidad en los ciclos ENSO de una década a la siguiente. Por ejemplo, hay décadas en las que el ciclo parece estar inactivo y otras en las que es muy acentuado.

El ENSO, como fenómeno global, afecta al clima de la mayor parte del planeta a diferentes escalas temporales: interanual, decenal y secular. Según Kirov y Georgevina (2002) la actividad solar está relacionada con este fenómeno, puesto que está negativamente correlacionado con la actividad solar a escalas de cien años; el niño presenta estadísticamente un mínimo, un año antes de los periodos de fuerte actividad solar (ciclos de 11 años). También se han descrito eventos similares a El Niño y la Niña a escala milenaria (e.g., Beaufort *et al.*, 2001; Álvarez García, 2005; López-Otálvaro, 2008).

A pesar de ser un fenómeno regional, influye en los patrones oceanográficos y meteorológicos a nivel global. Puede causar sequías en Australia e Indonesia y débiles monzones de verano en el sur de Asia. También influye en los ciclones tropicales, reduciendo su frecuencia en el Atlántico, pero incrementándola en algunas partes del Pacífico (Webster y Palmer, 1997).

II.3. Océano Atlántico

El océano atlántico ha sido estudiado en menor profundidad en este trabajo, por tanto, únicamente se darán unas breves pinceladas acerca de su dinámica atmosférica y oceanográfica.

II.3.1. Dinámica atmosférica Atlántico ecuatorial y sur

El clima en el Atlántico sur está controlado fundamentalmente por la situación subtropical de la celda semi-permanente de alta presión (Fig. 2.13). Durante el verano austral esta celda se sitúa a 32°S y 5°W con una presión por encima de 1021 mbar (1 mbar = 100Pa). Sin embargo, durante el invierno austral, la celda se desplaza 800 km hacia el noroeste, hasta 27°S y 10°W y la presión aumenta, alcanzando 1025 mbar. Aunque la presión es mayor en invierno, la diferencia de presiones existente entre la celda de alta presión y las líneas de costa de Suramérica y del sur de África, es mayor en verano, debido a las borrascas (áreas de bajas presiones) que se desarrollan en ambos continentes durante el verano. Consecuentemente, se producen fuertes vientos, sobre todo en la costa oeste del sur de África, que implican la intensificación del “upwelling” costero durante el verano austral. Debido a que el centro de altas presiones se encuentra desplazado hacia el este en el Atlántico Sur, los alisios que soplan al sur de África son más fuertes que los que soplan en Brasil (Peterson y Stramma, 1991).

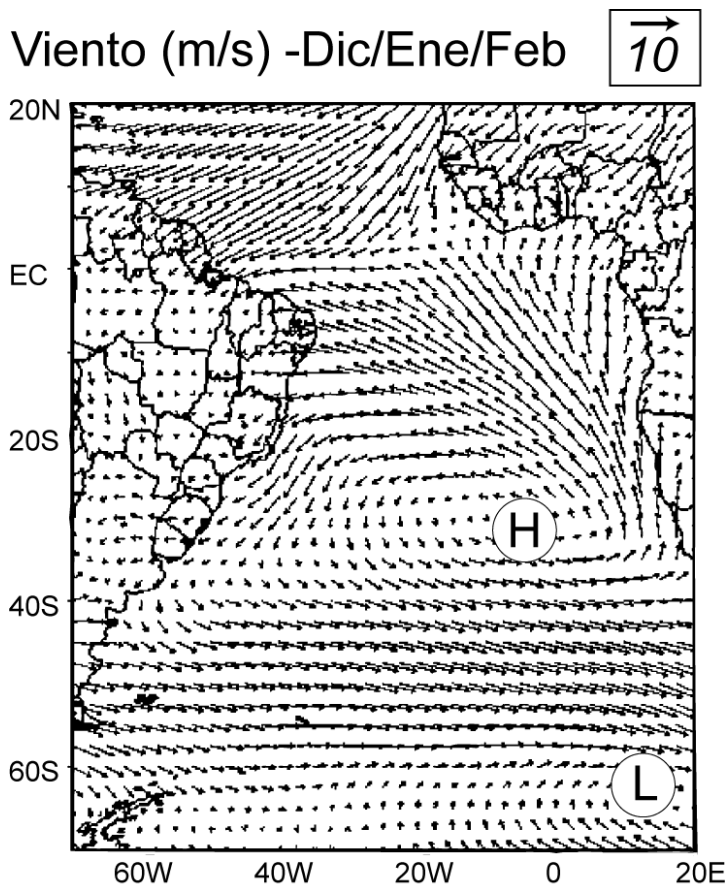


Figura 2. 13. Valores medios de la velocidad del viento medidos durante varios veranos australes (las flechas corresponden a vectores que indican la posición y fuerza relativa de los vientos). Los datos proceden del re-análisis a 1000 hPa realizado por el NCEP (National Center for Environmental Prediction)/NCAR (National Center for Atmospheric Research) para el ReanalysisProject”(Kalnay et al., 1996), que fue realizado con medias mensuales durante 13 años (1982-1994). H indica altas presiones y L bajas.

II.3.2. Dinámica oceanográfica del Pacífico ecuatorial y suroriental

II.3.2.1. Aguas superficiales y subsuperficiales

La oceanografía de la zona del Atlántico estudiada ha sido resumida en la figura 2.14. En el Atlántico oriental, la circulación oceánica superficial está dominada por la corriente de Benguela (BEC, “Benguela Current”) que fluye hacia el norte y la corriente de Angola (AC, “Angola Current”), que lo hace hacia el sur.

Dentro de la BEC se pueden diferenciar una rama oceánica, que transporta aguas cálidas hacia el noroeste y una rama más próxima al margen continental que transporta aguas frías y ricas en nutrientes procedentes del “upwelling” costero. La AC y BEC confluyen en torno a los 14-16°S, constituyendo en Frente de Angola-Benguela (ABF). Los continuos alisios de esta zona favorecen el ascenso de aguas frías y ricas en nutrientes que se traduce en una alta productividad biológica en la costa de Namibia.

El flujo de la BC alimenta la corriente Surecuatorial (SEC, “South Ecuatorial Current”) que transporta aguas desde el océano Índico hasta el Atlántico Norte, conformando la parte E del giro subtropical.

La SEC está dividida en dos ramas por la corriente Surecuatorial (SECC, "South Equatorial Countercurrent") y al llegar a 10°S se bifurca en otras dos: la Corriente Sur de Brasil (BC, "Brazil Current") y la corriente Norte de Brasil (NBC, "North Brazil Current"), que contribuye a la formación de la contracorriente Norecuatorial (NECC, "North Equatorial Countercurrent"). Esta última fluye entre 3° y 10°N definiendo el límite norte de la SEC. Ya en el golfo de Guinea, las masas de agua superficiales son transportadas a lo largo de la costa oeste africana gracias a la corriente de Guinea (GC, "Guinea Current").

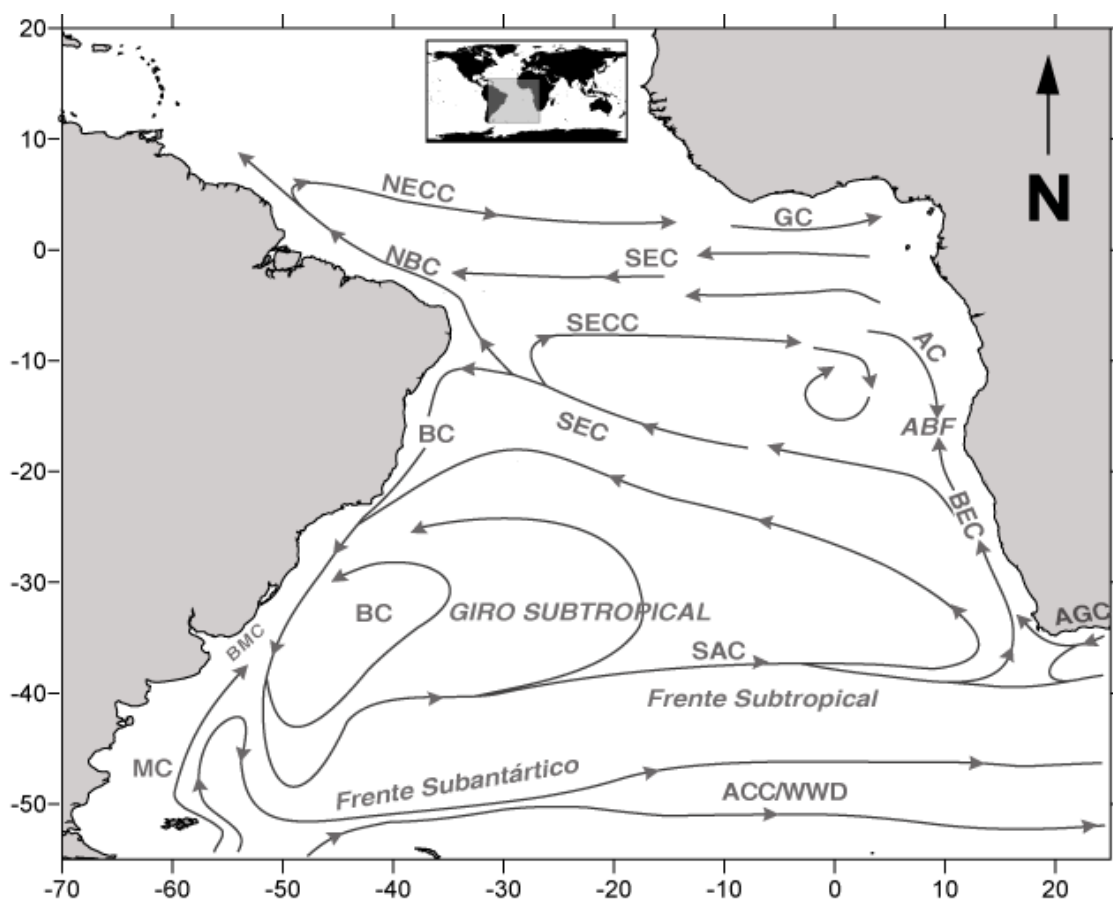


Figura 2. 14. Dinámica de las aguas superficiales y subsuperficiales en el Atlántico ecuatorial y sur. AGC: corriente de Agulhas; AC: corriente de Angola; ABF: frente de Angola-Benguela; ACC/WWD: corriente Circumpolar Antártica; BEC: corriente de Benguela; BC: corriente de Brasil; BMC: frente de Brasil-Malvinas; GC: corriente de Guinea; MC: corriente de Malvinas Current; NBC corriente Norte de Brasil; NECC: contracorriente Norecuatorial; SAC: corriente Suratlántica; SEC: corriente Surecuatorial; SECC: contracorriente Surecuatorial. Modificado de (Boeckel *et al.*, 2006)

La BC transporta aguas cálidas hacia el sur hasta que se encuentra con la corriente fría de Malvinas (MC). Esta confluencia, altamente dinámica, genera el frente de Brasil-Malvinas (BMC, "Brazil-Malvinas Confluence") y es el principal origen de la corriente Sur Atlántica (SAC, "South Atlantic Current") que fluye hacia el este. La SAC se dispone paralelamente y al norte del frente Subtropical (STF, "Subtropical Front") y menor latitud que la corriente Circumpolar Antártica (ACC o WWD, "Antarctic Circumpolar Current" o "West Wind Drift"), cuyas aguas son frías y ricas en nutrientes (Peterson y Stramma, 1991).

Al llegar al extremo sur la costa Africana la SAC confluye con la corriente de Agulhas (AGC), que es una corriente de aguas cálidas y salinas. Esto causa el retorno de la AGC al océano Índico. Aproximadamente a 10°E, la SAC se desvía hacia el Norte y se incorpora a la BEC.

A 30°S la rama oeste de la BEC, la corriente Oceánica de Benguela (BOC, "Benguela Oceanic Current") transporta aguas cálidas hacia el noroeste para terminar confluyendo con la SEC. La corriente Costera de Benguela (BCC) transporta las aguas frías y ricas en nutrientes procedentes del "upwelling" costero hacia el Norte hasta que se encuentra con la corriente de Angola (AC).

En el invierno austral cuando los vientos alisios (del SE) se intensifican y la ITCZ ocupa su posición más al norte, las velocidades de las SEC aumentan. Debido a esto la NBC se desplaza en dirección noreste generándose eddies anticiclónicos que alimentan la corriente Norecuatorial (NECC) durante esta estación.

Durante el verano austral, cuando la ITCZ se desplaza hacia el sur, y los vientos alisios del SE soplan con menor intensidad, la SEC fluye mas lentamente y los "upwellings" de Margen Este (EBCs) y ecuatorial se reducen. Al mismo tiempo, los alisios del NE se intensifican en el Atlántico ecuatorial-norte, incrementando la corriente Norecuatorial (NEC), y favoreciendo el transporte de aguas frías y más salinas desde el norte hacia los trópicos.

II.4. Bibliografía

- Álvarez García, C., 2005. Reconstrucción paleoceanográfica del margen oriental del Pacífico durante los últimos 800ka mediante el análisis de asociaciones de coccolitofóridos. PhD Thesis, Universidad de Salamanca, 151 pp.
- 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 (5539), 2440-2444.
- Berlage, H.P., 1957. Fluctuations in the general atmospheric circulation of more than one year, their nature and prognostic value., Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut, Mededelingen en verhandelingen 69, 1-152.
- Berlage, H.P., 1966. The Southern Oscillation and world weather, Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut, Mededelingen en verhandelingen 88, 1-152.
- Bjerknes, J., 1966. A possible response of the atmospheric Hadley circulation to equatorial anomalies of ocean temperature. *Tellus* 18, 820-829.
- Bjerknes, J., 1969. Atmospheric teleconnections from the equatorial Pacific. *Monthly Weather Review* 97, 163-172.
- Boeckel, B., Baumann, K.H., Henrich, R. y Kinkel, H., 2006. Coccolith distribution patterns in South Atlantic and Southern Ocean surface sediments in relation to environmental gradients. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 53 (6), 1073-1099.
- Brandhorst, W., 1971. Condiciones oceanográficas estivales frente a la costa de Chile. *Revista Biológica Marina (Valparaíso)* 14 (3), 45-84.
- Cane, M.A., 2005. The evolution of El Niño, past and future. *Earth and Planetary Science Letters* 230, 227-240.
- Cucalón, E., 1987. Oceanographic Variability off Ecuador Associated With an El Niño Event in 1982 - 1983. *J. Geophys. Res.* 92.
- Dávila, P.M., Figueroa, D. y Müller, E., 2002. Freshwater input into the coastal ocean and its relation with the salinity distribution off austral Chile (35-55°S). *Continental Shelf Research* 22 (3), 521-534.
- Dettinger, M.D., Battisto, D.S., Garreaud, R.D., McCabe Jr, G.J. y Blitz, C.M., 2001. Interhemispheric effects of interannual and decadal ENSO-like climate variations on the Americas. In: V. Markgraf (Editor), *Interhemispheric Climate Linkages*. Academic Press, San Diego, pp. 1-16.
- Feldberg, M.J. y Mix, A.C., 2002. Sea-surface temperature estimates in the Southeast Pacific based on planktonic foraminiferal species; modern calibration and Last Glacial Maximum. *Marine Micropaleontology* 44, 1-29.
- Garleff, K., Schäbitz, F., Stingl, H. y Veit, H., 1991. Jungquartäre Landschaftsentwicklung und Klimageschichte beiderseits der Ariden Diagonale Südamerikas. *Bamberger Geographische Schriften* 11, 359-394.
- Heusser, C., 2003. *Ice Age Southern Andes-A Chronicle of Palaeontological Events*. Elsevier, Amsterdam, 240 pp.

- Heusser, C.J., 1984. Late Quaternary climates of Chile. In: J.C. Vogel (Editor), Late Cenozoic Paleoclimates of the Southern Hemisphere, Balkema, Rotterdam, pp. 59-83.
- Huyer, A., Knoll, M., Paluszkiwicz, T. y Smith, R.L., 1991. The Peru undercurrent: A study in variability. *Deep-Sea Research* 38 (1), 247-271.
- Kalnay, E., Kanamitsu, M., Kistler, R., Collins, W., Deaven, D., Gandin, L., Iredell, M., Saha, S., White, G., Woollen, J., Zhu, Y., Chelliah, M., Ebisuzaki, W., Higgins, W., Janowiak, J., Mo, K.C., Ropelewski, C., Wang, J., Leetmaa, A., Reynolds, R., Jenne, R. y Joseph, D., 1996. The NCEP/NCAR 40-year reanalysis project. *Bull. Amer. Meteor. Soc.* 77, 437-470.
- Kim, J.-H., Schneider, R.R., Hebbeln, D., Müller, P.J. y Wefer, G., 2002. Last deglacial sea-surface temperature evolution in the Southeast Pacific compared to climate changes on the South American continent. *Quaternary Science Reviews* 21 (18-19), 2085-2097.
- Kirov, B. y Georgieva, K., 2002. Long-term variations and interrelations of ENSO, NAO and solar activity. *Physics and Chemistry of the Earth* 27, 441-448.
- Lamy, F., Hebbeln, D. y Wefer, G., 1998. Terrigenous sediment supply along the Chilean continental margin: modern regional patterns of texture and composition. *Geologische Rundschau* 87 (3), 477-494.
- Lamy, F., Rühlemann, C., Hebbeln, D. y Wefer, G., 2002. High- and low-latitude climate control on the position of the southern Peru-Chile Current during the Holocene. *Paleoceanography* 17. doi: 10.1029/2001PA000727.
- Lenters, J.D. y Cook, K.H., 1999. Summertime Precipitation Variability over South America: Role of the Large-Scale Circulation. *Monthly Weather Review* 127 (3), 409-431.
- Lobell, M.J., 1942. Some observations on the Peruvian coastal current. *Eos Trans. AGU* 23, 322-336.
- López-Otálvaro, G.-E., 2008. Paleooceanografía de los sectores tropicales en los océanos Pacífico oriental y Atlántico occidental durante los últimos ciclos climáticos. PhD Thesis, Universidad de Salamanca, Salamanca, 230 pp.
- McPhaden, M.J., 1999. Genesis and Evolution of the 1997-98 El Niño. *Science* 283 (5404), 950-954.
- McPhaden, M.J., Zebiak, S.E. y Glantz, M.H., 2006. ENSO as an Integrating Concept in Earth Science. *Science* 314 (5806), 1740-1745.
- Miller, A., 1976. The climate of Chile. In: W.E. Schwerdtfeger (Editor), *Climates of Central and South America*. Elsevier, Amsterdam, pp. 113-145.
- Mix, A.C., Tiedemann, R., Blum, P., Abrantes, F.F., Benway, H., Cacho-Lascorz, I., Chen, M.-T., Delaney, M.L., Flores, J.A., Giosan, L., Holbourn, A.E., Irino, T., Iwai, M., Joseph, L.H., Kleiven, H.F., Lamy, F., Lund, S.P., Martinez, P., McManus, J.F., Ninnemann, U.S., Pisias, N.G., Robinson, R.S., Stoner, J.S., Sturm, A., Wara, M.W. y Wei, W., 2003. Leg 202 Summary. *Ocean Drill. Program*, College Station, Tex, 145 pp.
- Montecinos, A., Díaz, A. y Aceituno, P., 2000. Seasonal diagnostic and predictability of rainfall in subtropical South America based on tropical Pacific SST. *Journal of Climate* 13, 746-758.
- Murphy, R.C., 1926. Oceanic and climatic phenomena along the west coast of South America during 1925. *Geographical Review* 16, 25-54.

- Peterson, R.G. y Stramma, L., 1991. Upper-level circulation in the South Atlantic Ocean. *Progress in Oceanography* 26 (1), 1-73.
- Rojas de Mendiola, B., 1981. Seasonal phytoplankton distribution along the Peruvian Coast. In: F.A.E. Richards (Editor), *Coastal Upwelling. Coastal Estuarine Studies*. AGU, Washington, pp. 339-347.
- Ruddiman, W.F., 2001. *Earth's Climate: past and future*. W. H. Freeman and Company, New York, 465 pp.
- Schlitzer, R., 2000. Electronic Atlas of WOCE Hydrographic and Tracer Data Now Available. *Eos Trans. AGU* 81 (5), 45.
- Shaffer, G., Salinas, S., Pizarro, O., Vega, A. y Hormazabal, S., 1995. Currents in the deep ocean off Chile (30°S). *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 42 (4), 425-436.
- Strub, P.T., Mesias, J.M. y James, C., 1995. Satellite observations of the Perú-Chile counter-current. *Geophysical Research Letters* 22, 211-214.
- Strub, P.T., Mesias, J.M., Montecino, V., Ruttlant, J. y Salinas, S., 1998. Coastal ocean circulation off Western South America. In: E. R. Robinson and K. H. Brink (Editor), *The Global Coastal Ocean. Regional Studies and Syntheses*, Wiley, pp. 273-315.
- Talley, L., 1985. Ventilation of the Subtropical North Pacific: The shallow salinity maximum. *Journal of Physical Oceanography* 15, 633-649.
- Talley, L., 1993. Distribution and formation of North Pacific intermediate water. *Journal of Physical Oceanography* 23, 517-537.
- Toggweiler, J.R., Dixon, K. y Broecker, W.S., 1991. The Peru Upwelling and the Ventilation of the South Pacific Thermocline. *Journal of Geophysical Research* 96, 20467-20497.
- Van Hussen, C., 1967. Klimagliederung in Chile auf der Basis von Häufigkeitsverteilungen der Niederschlagssummen. *Freib. Geogr.* 4, 1-109.
- Veit, H., 1996. Southern Westerlies during the Holocene deduced from geomorphological and pedological studies in the Norte Chico, Northern Chile (27-33°S). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 123 (1-4), 107-119.
- Walker, G.T., 1923. Correlation in seasonal variations of weather VIII: A preliminary study of world weather. *Memoirs of the Indian Meteorological Department* 24, 75-131.
- Walker, G.T., 1924. Correlation in seasonal variations of weather IX: A further study of world weather. *Memoirs of the Indian Meteorological Department* 24, 275-332.
- Walker, G.T., 1928. *World weather III*. *Memoirs of the Royal Meteorological Society* 2, 97-106.
- Walker, G.T. y Bliss, E., 1932. *World Weather V*. *Memoirs of the Royal Meteorological Society* 4, 53-84.
- Wang, C. y Fiedler, P.C., 2006. ENSO variability and the eastern tropical Pacific: A review. *Progress In Oceanography* 69 (2-4), 239-266.
- Webster, P.J. y Palmer, T.N., 1997. The past and the future of El Niño. *Nature* 390 (6660), 562-564.
- Wyrtki, K., 1965. Surface currents of the Eastern Tropical Pacific Ocean. *Inter-American Tropical Tuna Communications Bulletin* 4, 271-304.
- Wyrtki, K., 1981. An estimate of equatorial upwelling in the Pacific. *Journal of Physical Oceanography* 11 (9), 1205-1214.

- You, Y., 2003. The pathway and circulation of North Pacific Intermediate Water. *Geophys. Res. Lett.* 30. doi: 10.1029/2003gl018561.
- You, Y., 2005. Unveiling the Mystery of North Pacific Intermediate Water Formation. *EOS, EOS, Transactions American Geophysical Union* 86 (7). doi:10.1029/2005EO070002.



III. MATERIALES

ESTUDIADOS

III.1. Muestras de sedimento superficial

En este trabajo se han utilizado muestras de sedimento superficiales (“core-tops”), provenientes de diversos puntos de los océanos Atlántico y Pacífico.

III.1.1. Muestras procedentes del Pacífico

Los “core-tops” del Pacífico ecuatorial y suroriental proceden de diversas fuentes. Alan Mix (*Oregon State University, USA*) y Fátima Abrantes (*Instituto Nacional de Engenharia, Tecnologia e Inovação, Lisboa, Portugal*) suministraron muestras recuperadas con testigos de caja o “box-corer”, algunas de las cuales se obtuvieron a bordo del buque oceanográfico Roger Revelle (Fig. 3.1) durante el crucero Génesis III , RR9702A (Febrero-Abril de 1997) y las restantes a bordo del buque oceanográfico Melville (Fig. 3.1), durante la expedición NEMO, Me0005A (Mayo-Junio de 2000, datos obtenidos del *National Geophysical Data Center (NGDC)* y de la página web del IODP, <http://www.iodp.org>). Referente a las técnicas de recuperación de sedimentos superficiales, merece la pena aclarar que un “box-corer” (Fig. 3.2) es un aparato similar a una caja que se clava en el sedimento perpendicularmente a la superficie de estratificación, se cierra gracias a una pala y recupera un bloque completo (de hasta 75 cm e incluso un metro de longitud).



Figura 3. 1. Buque oceanográficos (1) Roger Revelle (http://explorations.ucsd.edu/images/wallpapers/revelle_800.jpg), (2) Melville (<http://cce.lternet.edu/docs/activities/cruise0810/ship.jpg>) y (3) Sonne (http://en.wikipedia.org/wiki/File:Research_Ship_Sonne_In_Auckland_I.jpg)

El resto de las muestras fueron proporcionadas por Óscar Romero, Dierk Hebbeln y Mahyar Mohtadi (*Bremen Universität*, Alemania). Éstas fueron recuperadas con “multicorer” durante el crucero R/V SONNE Cruise SO-156 Valparaiso-Talcahuano (29 de Marzo -14 de Mayo de 2001; Hebbeln y cruise participants, 2001).

El “multicorer” (Fig. 3.2) es un aparato que consta de múltiples tubos que permiten recuperar varias muestras a la vez, preservando la interfase sedimento-agua.

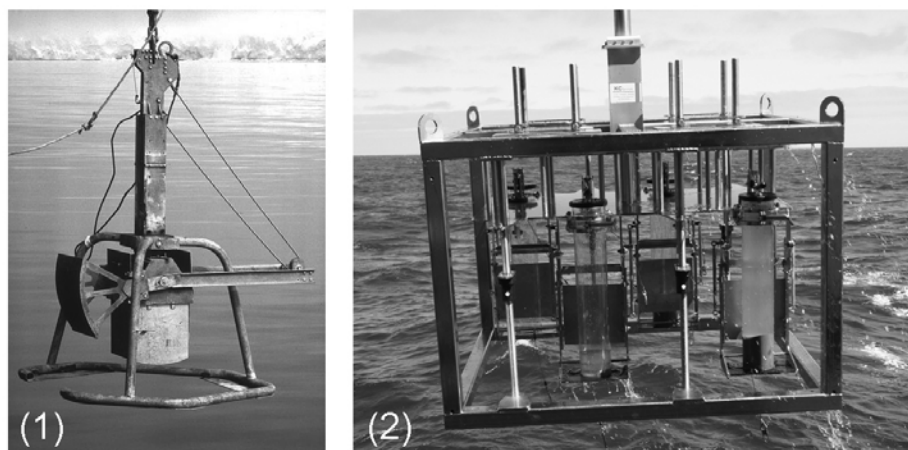


Figura 3. 2. (1) Box-corer (http://en.wikipedia.org/wiki/Box_corer) y (2) multicorer (http://www.kc-denmark.dk/public_html/sediment.htm).

En el crucero R/V Sonne Cruise SO-156 (Fig. 3.1) Valparaiso-Talcahuano, la plataforma continental chilena fue muestreada en 120 estaciones entre 23°S hasta 44°S (Fig. 3.3), gracias a la expedición alemana PUCK (“Wechselwirkungen zwischen Produktivität und Umweltbedingungen am chilenischen Kontinentalhang”, es decir, productividad y condiciones ambientales en el margen chileno). Para estudios geológicos marinos se emplearon “multicorer” (MUC) y testigos de gravedad (“gravity corer”) con tubos de 6 m (SL 6) y 12 m (SL 12) para recuperar sedimento superficial y testigos oceánicos más largos, respectivamente. La herramienta fundamental para la toma precisa de muestras de sedimento superficial y la interfase sedimento agua fue el MUC equipado con 8 tubos grandes (10 cm de diámetro) y 6 tubos pequeños (6 cm de diámetro), todos ellos de plástico y con una longitud de 60 cm. Durante este crucero, se tomaron 163 “multicorer”. La mayoría de ellos fueron recuperados con éxito y sin perturbación alguna entre los 10 y 46 cm de sedimento superficial. Los problemas que hubo, básicamente tuvieron lugar en estaciones de plataforma somera por dos razones:

1. Los sedimentos eran muy arenosos y las muestras fueron lavadas ligeramente durante su recogida.
2. En algunos puntos, simplemente, no había sedimento o sólo unos pocos centímetros, cantidad de material difícil de recuperar. Debido a ciertas

complicaciones meteorológicas, también hubo algunos problemas a 37°S, donde el “multicorer” no pudo penetrar en el sedimento en un único movimiento debido al balanceo del barco.

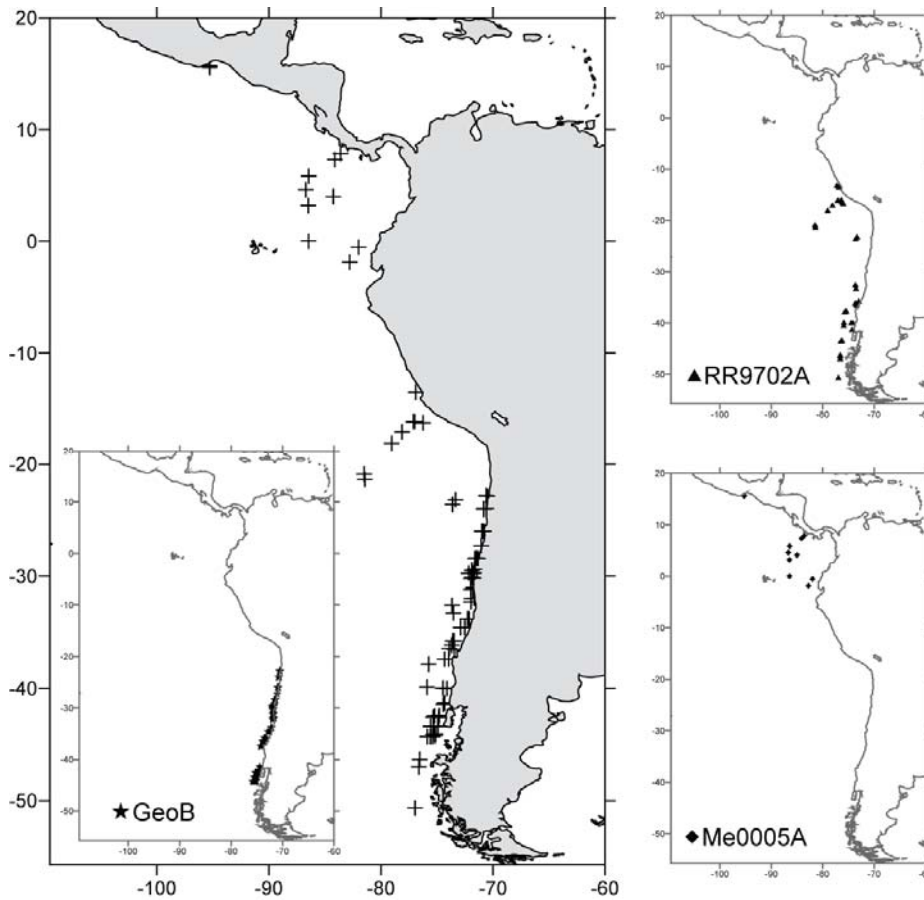


Figura 3. 3. Mapa del Pacífico ecuatorial y suroriental. En este mapa los puntos de muestreo vienen indicados con cruces. En los pequeños mapas de la derecha podemos ver la localización de los “core-tops” desglosada: los que se obtuvieron en el crucero Génesis III (RR9702A) indicados con triángulos, los que se obtuvieron a bordo del buque oceanográfico Melville (Me0005A) con rombos y los del cruce R/V SONNE Cruise SO-156 Valparaiso-Talcahuano (GeoB) con estrellas.

III.1.2. Muestras procedentes del Atlántico

Las muestras de sedimento superficial del Atlántico ecuatorial y sur, fueron cedidas en su totalidad por Karl-Heinz Baumann y Babette Boeckel (*Bremen Universität*, Alemania) y proceden de diversas campañas a bordo del R/V Meteor (Wefer y cruise participants, 1991; Schulz y cruise participants, 1992; Bleil y cruise participants, 1994; Segl y cruise participants, 1994; Wefer y Shipboard Scientific Party, 1994; Fischer y cruise participants, 1996; Schulz y cruise participants, 1998; Pätzold y cruise participants, 1999; Schulz y cruise participants, 2001; Wefer *et al.*, 2001; Wefer y cruise participants, 2001). Las muestras seleccionadas, corresponden al primer centímetro de sedimento y

cubren un área de estudio que va de 21.28°N hasta 44.21°S, y de 14°E a 57.66°W (Fig. 3.4).

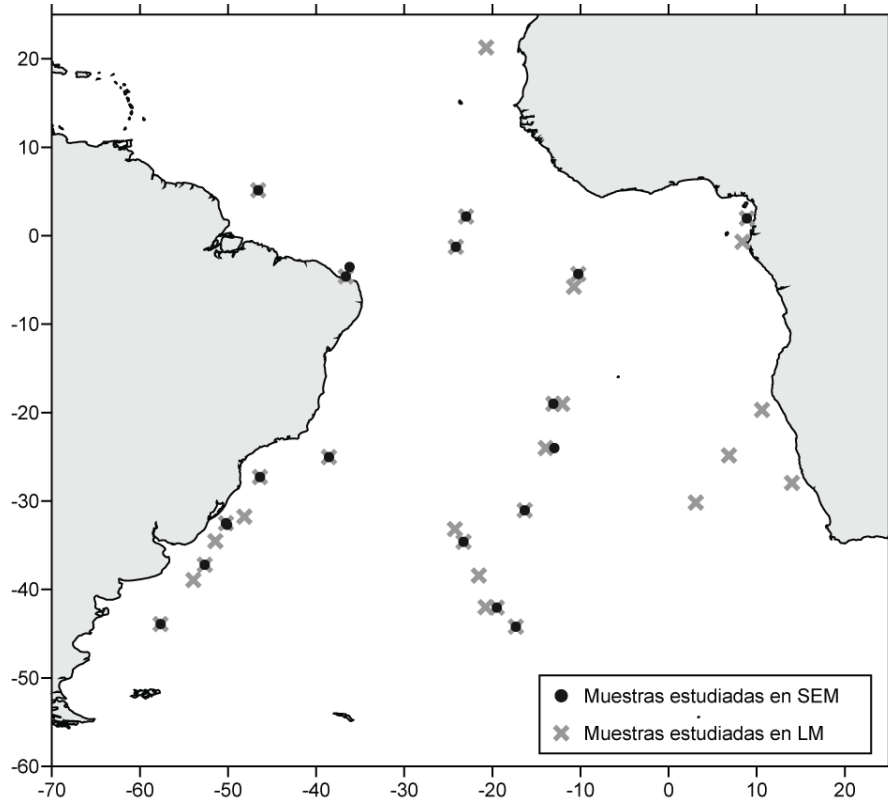


Figura 3. 4. Muestras estudiadas en el Atlántico ecuatorial y sur empleando microscopía electrónica (SEM) y óptica (LM).

III.2. Testigo ODP 1233

Aparte del las muestras de sedimento superficial, en este trabajo se estudió también parte del testigo Ocean Drilling Program (ODP) 1233. Este testigo fue extraído durante la campaña 202 de ODP (Mix *et al.*, 2003) que tuvo lugar del 29 de Marzo al 30 de Mayo de 2002 en el Pacífico suroriental.

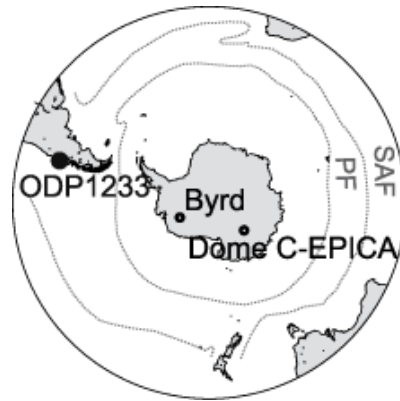


Figura 3. 5. Localización de las estaciones ODP 1233, Byrd y Dome C-EPICA. En línea punteada se han indicado los frentes Subantártico y Polar. Modificado de (Kaiser *et al.*, 2005).

La perforación del testigo 1233 se sitúa 38 km de la costa chilena, a $41^{\circ}0.005'S$ y $74^{\circ}26.992'W$ (Fig. 3.5), en una pequeña cuenca de antepaís, en el talud continental, a una profundidad de 838 m por debajo del nivel del mar. En esta zona el basamento es fundamentalmente corteza continental y la plataforma continental presenta una anchura de 30-60 km. Los perfiles sísmicos de investigaciones previas (Fig. 3.6; Hebbeln *et al.*, 1995; Hebbeln y cruise participants, 2001) sugirieron una sedimentación continua y elevada del orden de 100 cm/ka para el Holoceno (Lamy *et al.*, 2001) pero posteriormente se ha comprobado que la sedimentación media durante el Holoceno es de ~ 1.4 m/ka y de ~ 2.2 m/ka para el último periodo glacial (Lamy y Kaiser, 2009). Durante la campaña, la sísmica de reflexión confirmó la excelente estratificación de las capas y descartó la presencia de turbiditas en las zonas aledañas.

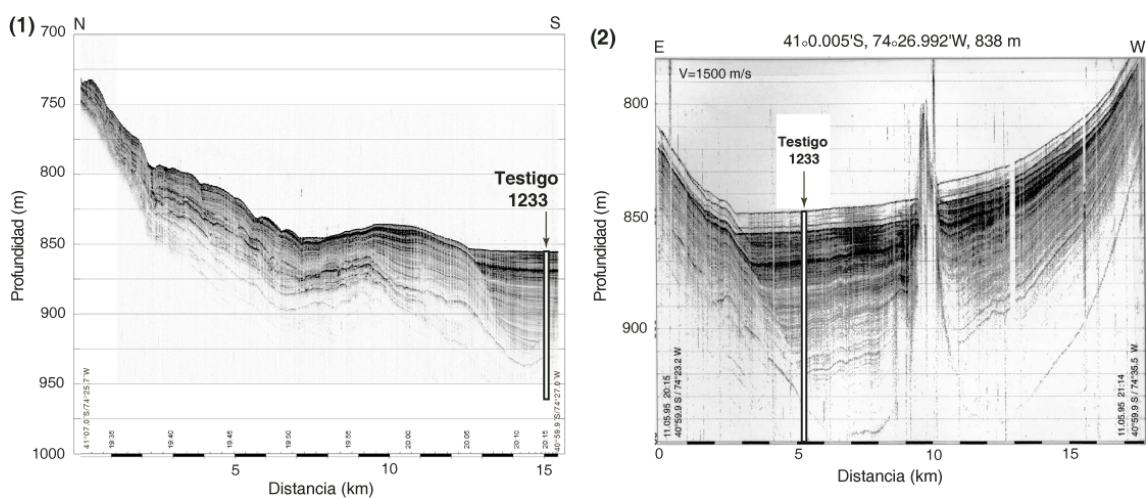


Figura 3. 6. Perfiles sísmicos en los que se ha indicado la situación del testigo ODP 1233 (Hebbeln *et al.*, 1995). (1) Perfil Norte-Sur y (2) Este-Oeste. Modificado de (Mix *et al.*, 2003).

Se perforaron cinco pozos (o “holes”: A, B, C, D y E; Fig. 3.7) con el sistema “Advanced Piston Corer” (APC) para asegurar el solapamiento estratigráfico entre testigos de diferentes pozos. Se recuperó una secuencia sedimentaria completa (Fig. 3.8) de 116.4 mbsf (“meters below surface”). Con los datos disponibles se construyó una secuencia sedimentaria compuesta de 135.7 mcd (“meters composite depth”) que representa los últimos 70 ka. Los sedimentos del testigo 1233 contienen fundamentalmente materiales terrígenos (arcillas y arcillas limosas) con cantidades variables de componentes calcáreos (básicamente nanofósiles y foraminíferos). Las asociaciones minerales concuerdan con su procedencia siliciclástica de los Andes (relativamente ricas en feldespato), y de la Cordillera Costera (relativamente ricas en Cuarzo) al sur de Chile. Las concentraciones de carbonato cálcico varían entre 1 y 11% en peso (media = 5.4%) y el contenido total en carbono orgánico (TOC) entre 0.4 y 2.5% (media = 0.9%) descendiendo ambas cantidades desde el Holoceno hasta el intervalo glacial (Mix *et al.*, 2003).

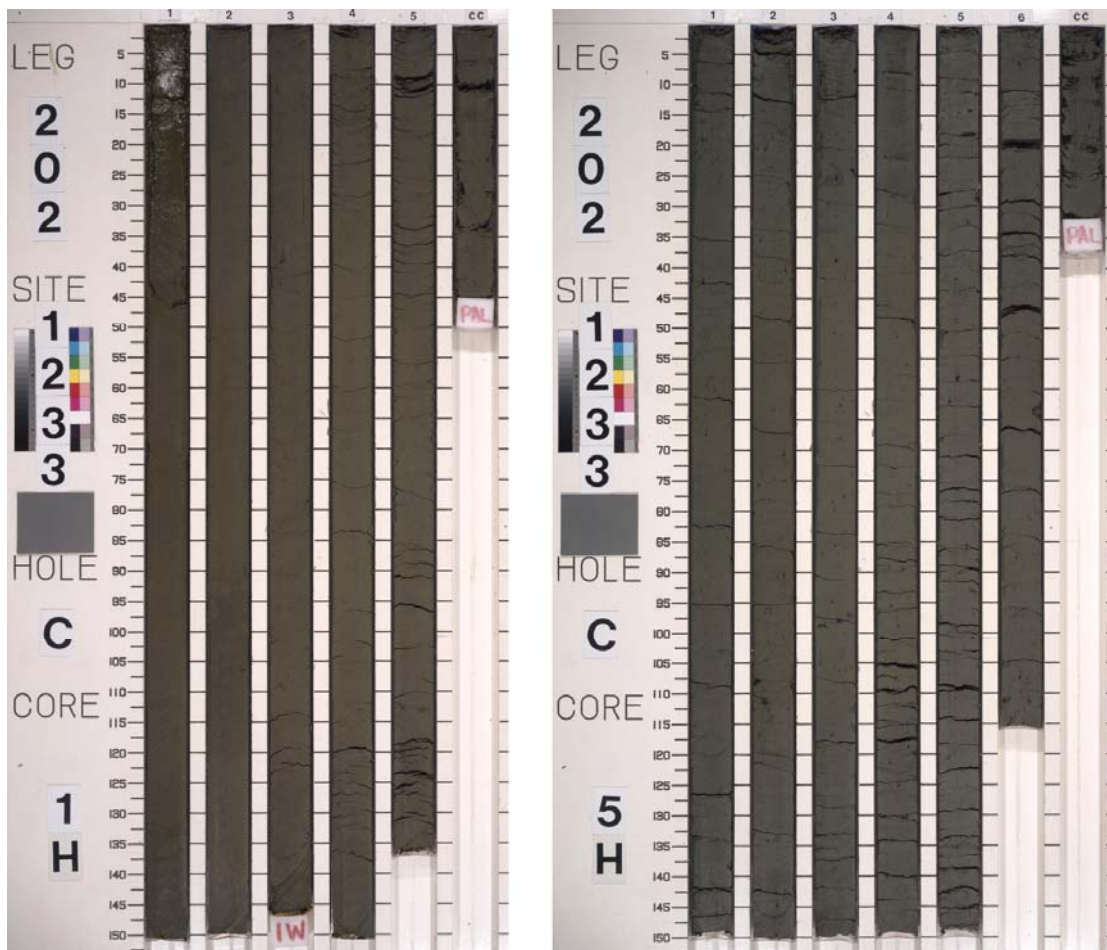


Figura 3. 7. Fotografías digitales de dos testigos (1H y 5H) de la estación ODP 1233 del pozo C, que han sido estudiados. Los sedimentos más jóvenes corresponden a la figura de la izquierda, mientras que los de la derecha pertenecen al último periodo glacial. Tomado de <http://www-odp.tamu.edu/>

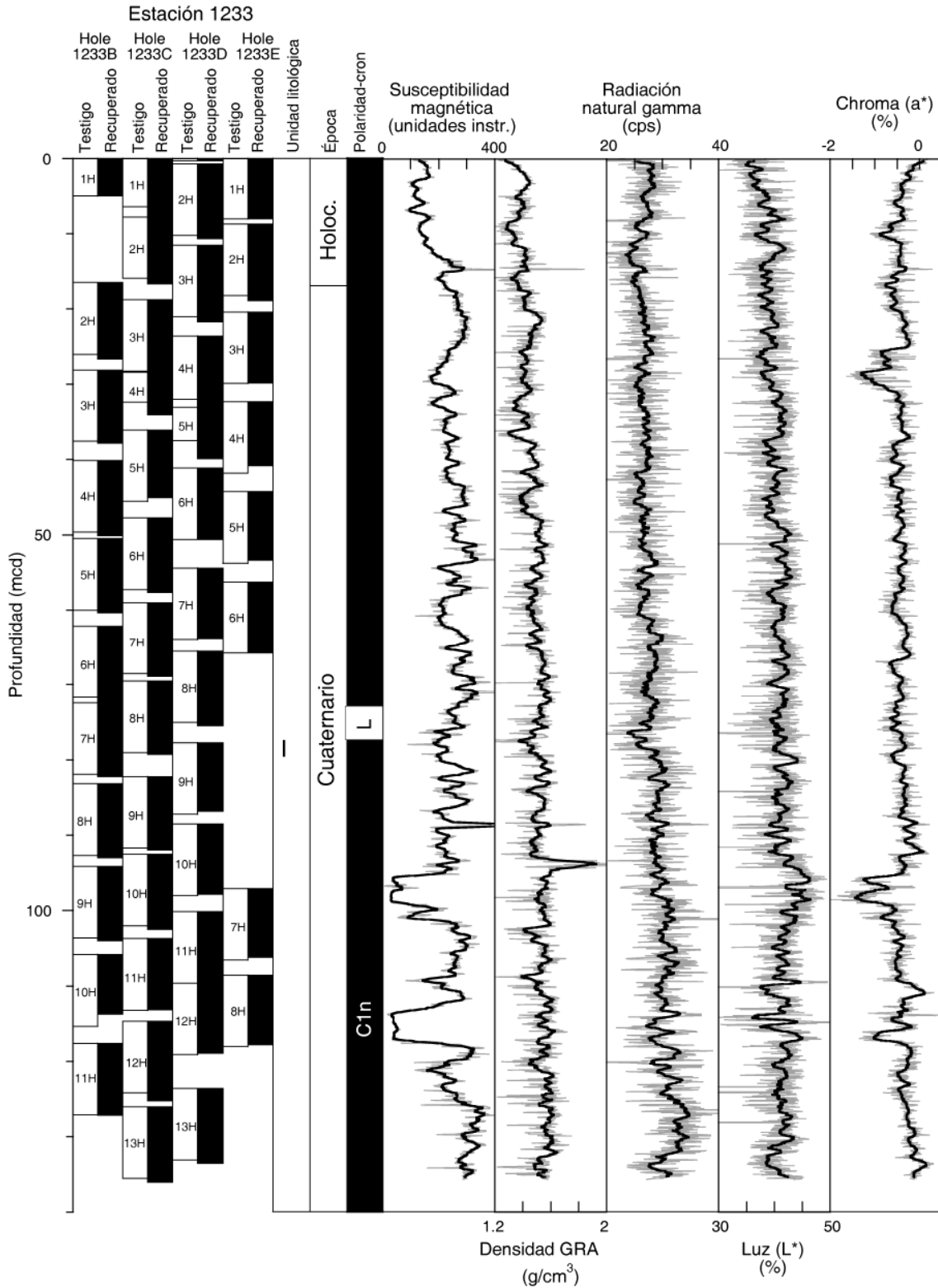


Figura 3. 8. Recuperación de los distintos testigos de los pozos de la estación ODP 1233, litología, edad y datos físicos y químicos (GRA=gamma ray attenuation.)

La estación 1233 está situada en una posición privilegiada puesto que:

- Se encuentra en la zona de transición entre el borde E del giro subtropical (conformado por la corriente de Perú-Chile) y el sistema subpolar (la corriente del Cabo de Hornos), por tanto permite inferir cambios tanto oceánicos como atmosféricos, por ejemplo, en la posición de los contraalísios.
- Ofrece la posibilidad de monitorizar cambios o anomalías en la salinidad superficial causados por variaciones en el aporte fluvial debido a eventos de fusión asociados con la retirada de los glaciares (Mix *et al.*, 2003).
- Permite comparar variaciones en las masas de agua tanto someras como profundas con testigos situados en altas latitudes (por ejemplo, testigos antárticos de hielo; *e.g.*, Kaiser *et al.*, 2005)
- Su alta tasa de sedimentación permite un estudio detallado a escala milenaria e incluso centenaria.
- Su posición permite la comparación de distintos indicadores en una misma estación, evitando así errores debido a la adopción de distintos modelos de edad (Lamy y Kaiser, 2009). Hasta el momento se han publicado resultados de indicadores climáticos, procedentes del continente, por ejemplo, estudios sedimentarios o palinológicos (Lamy *et al.*, 2004; Heusser *et al.*, 2006; Pisias *et al.*, 2006; Kaiser *et al.*, 2007) y paleoceanográficos, entre los que destacan las reconstrucciones de SST empleando radiolarios o alquenonas (Lamy *et al.*, 2004; Kaiser *et al.*, 2005; Pisias *et al.*, 2006; Kaiser *et al.*, 2007; Lamy *et al.*, 2007) y los análisis isotópicos de Nitrógeno (Martinez *et al.*, 2006).

Las características físico-químicas de la columna de agua en profundidad correspondientes al bloque 1°x1° más cercano a las coordenadas del testigo ODP 1233 (41° 0.005'S, 74° 26.992'W) disponible en el "World Ocean Atlas 2005" se muestran en la figura 3.9.

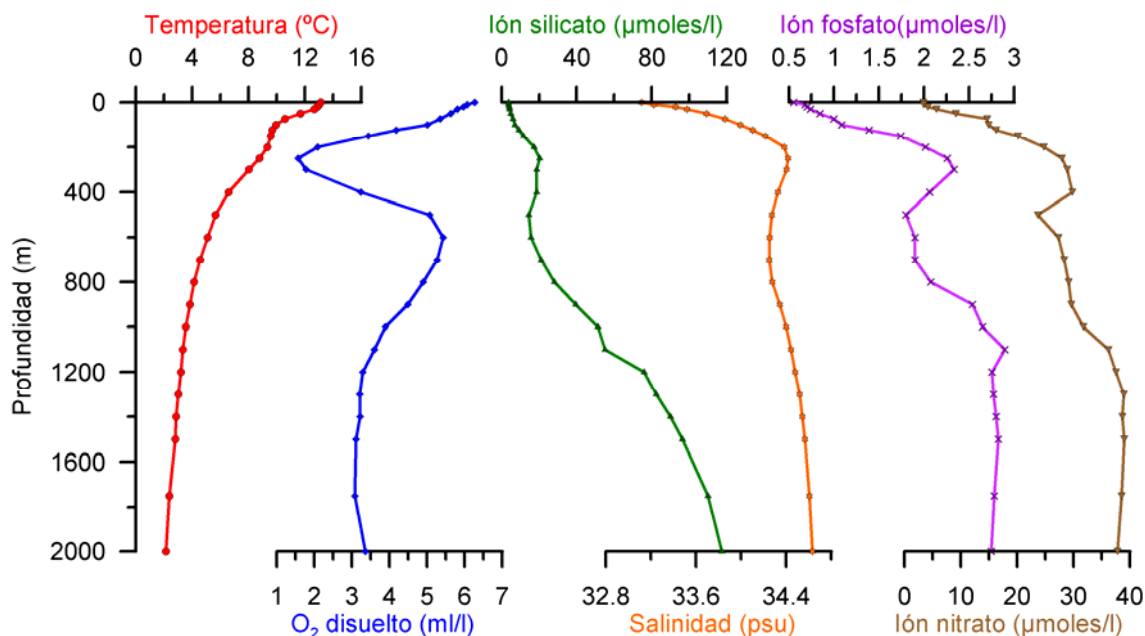


Figura 3. 9. Medidas de temperatura (°C), O₂ disuelto (ml/l), ión silicato (μmoles/l), salinidad (psu), ión fosfato (μmoles/l) e ión nitrato (μmoles/l) tomadas in situ a distintas profundidades y posteriormente procesadas e incluidas en el “World Ocean Atlas 2005” (Antonov *et al.*, 2006; Garcia *et al.*, 2006; Locarnini *et al.*, 2006). En este caso se ha empleado una media anual para 74.5°W 41.5°S. Estos datos corresponden al bloque 1°x1° más cercano a las coordenadas del testigo ODP 1233 (41° 0.005’S, 74° 26.992’W).

El modelo de edad para el testigo 1233 ha sido previamente publicado (Lamy *et al.*, 2004), actualizado y mejorado posteriormente (Kaiser *et al.*, 2005; Lamy *et al.*, 2007). La última versión fue amablemente cedida por Frank Lamy (Alfred Wegener Institute, Alemania), en la que se incluyen algunos datos aún no publicados. Se pueden diferenciar tres tramos en la sección compuesta 135.65 mcd (Fig. 3.10 y Tabla II).

- Los 9 primeros metros (mcd) fueron correlacionados con el testigo GeoB 3313-1 (41°0’S, 74°27’W) que a su vez fue datado con la técnica de espectrometría de masas (AMS) (Lamy *et al.*, 2001). Este modelo de edad se empleó para la parte más reciente del testigo 1233, comparando registros de susceptibilidad magnética y contenido en Calcio (Kaiser *et al.*, 2005). No se realizó ninguna corrección regional debido a que la estación ODP 1233 está situada relativamente al sur del “upwelling” chileno y al norte del Frente Polar. Sin embargo, para transformar las edades de radiocarbono en edades de calendario, se consideró un reservorio global constante de ~400 años. Fundamentalmente se empleó la curva de calibrado INTCAL04 (Reimer *et al.*, 2004) excepto entre ~12500 y ~14500 años de ¹⁴C AMS donde se utilizó la curva de calibrado CalPal_SFCE_2005 (www.calpal.de), basada en el registro de la cuenca de Cariaco. (Hughen *et al.*, 2004).

Para más detalles consultar: Lamy *et al.*, 2004; Lamy *et al.*, 2007; Lamy y Kaiser, 2009.

- De ~10 to ~70 mcd las edades se obtuvieron de 24 medidas de ^{14}C -AMS en foraminíferos planctónicos (Lamy *et al.*, 2004; Lamy *et al.*, 2007) y del registro de la excursión magnética de Laschamp (Lund *et al.*, 2005).
- Para la parte más antigua del testigo, las SST derivadas de las alkenonas fueron correlacionadas con los datos existentes de $\delta^{18}\text{O}$ del testigo de hielo antártico Byrd (Blunier y Brook, 2001), empleando el menor número de puntos posibles (Kaiser *et al.*, 2005).

Teniendo en cuenta estos datos, las edades entre los distintos puntos de referencia han sido calculadas por interpolación.

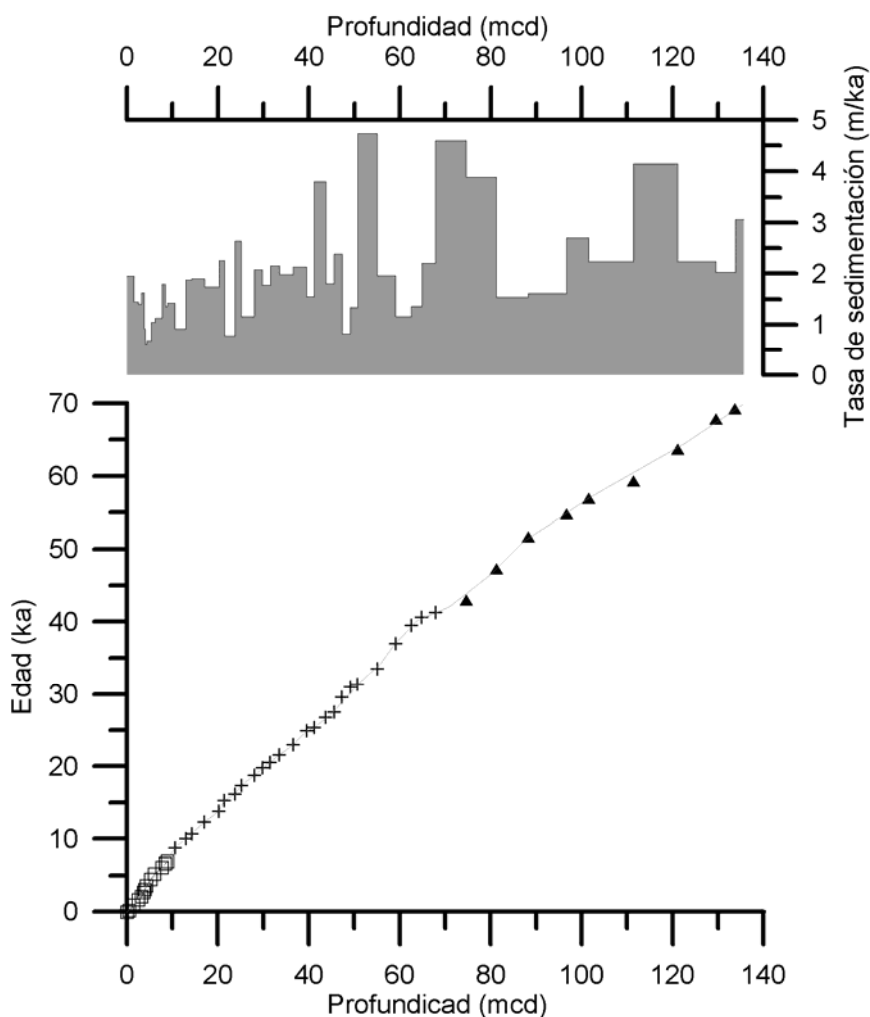


Figura 3. 10. Modelo de edad del testigo ODP 1233. Los primeros la edad de los primeros 10 mcd se han indicado con cuadrados, de ~10 a ~70 mcd se han indicado con cruces y de 70 a 135.7 mcd con triángulos. Los datos proceden de diversas fuentes (Lamy *et al.*, 2001; Lamy *et al.*, 2004; Kaiser *et al.*, 2005; Lund *et al.*, 2005; Lamy *et al.*, 2007). La línea gris indica las edades interpoladas a partir de los datos conocidos para las muestras seleccionadas en este trabajo.

Profundidad (mcd)	Edad de calendario(ka)	Método de calibración ¹⁴ C	Correlaciones
0	-0.05		Corr. con GeoB 3313-1(Kaiser <i>et al.</i> , 2005)
0.41	0.16		Corr. con GeoB 3313-1(Kaiser <i>et al.</i> , 2005)
1.45	0.88		Corr. con GeoB 3313-1(Kaiser <i>et al.</i> , 2005)
2.49	1.62		Corr. con GeoB 3313-1(Kaiser <i>et al.</i> , 2005)
3.19	2.05		Corr. con GeoB 3313-1(Kaiser <i>et al.</i> , 2005)
3.75	2.66		Corr. con GeoB 3313-1(Kaiser <i>et al.</i> , 2005)
3.99	3.05		Corr. con GeoB 3313-1(Kaiser <i>et al.</i> , 2005)
4.35	3.58		Corr. con GeoB 3313-1(Kaiser <i>et al.</i> , 2005)
5.28	4.47		Corr. con GeoB 3313-1(Kaiser <i>et al.</i> , 2005)
6.1	5.2		Corr. con GeoB 3313-1(Kaiser <i>et al.</i> , 2005)
7.7	6.09		Corr. con GeoB 3313-1(Kaiser <i>et al.</i> , 2005)
8.42	6.62		Corr. con GeoB 3313-1(Kaiser <i>et al.</i> , 2005)
8.86	6.93		Corr. con GeoB 3313-1(Kaiser <i>et al.</i> , 2005)
10.55	8.78	Intcal 04 (Lamy <i>et al.</i> , 2004)	
12.94	10.05	Intcal 04 (Lamy <i>et al.</i> , 2007)	
14.21	10.72	Intcal 04 (Lamy <i>et al.</i> , 2007)	
17.01	12.33	Intcal 04 (Lamy <i>et al.</i> , 2007)	
20.22	13.75	Intcal 04 (Lamy <i>et al.</i> , 2007)	
21.39	15.26	Calpal SFCP 2005 (Lamy <i>et al.</i> , 2007)	
23.69	16.13	Calpal SFCP 2005 (Lamy <i>et al.</i> , 2007)	
25.1	17.35	Calpal SFCP 2005 (Lamy <i>et al.</i> , 2007)	
27.97	18.73	Intcal 04 (Lamy <i>et al.</i> , 2007)	
29.81	19.77	Intcal 04 (Lamy <i>et al.</i> , 2007)	
31.47	20.54	Intcal 04 (Lamy <i>et al.</i> , 2007)	
33.51	21.57	Intcal 04 (Lamy <i>et al.</i> , 2007)	
36.56	23	Intcal 04 (Lamy <i>et al.</i> , 2007)	
39.5	24.9	Intcal 04 (Lamy <i>et al.</i> , 2007)	
41.17	25.34	Intca I04 (Sin publicar)	
43.72	26.75	Fairbanks2005	Actualizado de Lamy <i>et al.</i> , 2004
45.53	27.51	Fairbanks2005	Actualizado de Lamy <i>et al.</i> , 2004
47.25	29.61	Fairbanks2005	Actualizado de Lamy <i>et al.</i> , 2004
49.11	31	Fairbanks2005	Actualizado de Lamy <i>et al.</i> , 2004
50.72	31.34	Fairbanks2005	Actualizado de Lamy <i>et al.</i> , 2004
55.02	33.53	Fairbanks2005	Actualizado de Lamy <i>et al.</i> , 2004
59.03	37	Fairbanks2005	Actualizado de Lamy <i>et al.</i> , 2004
62.5	39.55	Fairbanks2005	Actualizado de Lamy <i>et al.</i> , 2004
64.81	40.6	Fairbanks2005	Actualizado de Lamy <i>et al.</i> , 2004
67.8	41.25	Laschamp	Actualizado de Lamy <i>et al.</i> , 2004
74.62	43.01		Corr. con Byrd (Kaiser <i>et al.</i> , 2005)
81.25	47.31		Corr. con Byrd (Kaiser <i>et al.</i> , 2005)
88.26	51.65		Corr. con Byrd (Kaiser <i>et al.</i> , 2005)
96.66	54.76		Corr. con Byrd (Kaiser <i>et al.</i> , 2005)
101.55	56.95		Corr. con Byrd (Kaiser <i>et al.</i> , 2005)
111.36	59.31		Corr. con Byrd (Kaiser <i>et al.</i> , 2005)
121.17	63.70		Corr. con Byrd (Kaiser <i>et al.</i> , 2005)
129.56	67.84		Corr. con Byrd (Kaiser <i>et al.</i> , 2005)
133.75	69.21		Corr. con Byrd (Kaiser <i>et al.</i> , 2005)

Tabla II. Modelo de edad para el testigo ODP 1233. Las correlaciones con el testigo GeoB 3313-1 fueron realizadas por Kaiser *et al.* (2005) a partir de las dataciones en el testigo GeoB (Lamy *et al.*, 2001) Las correlaciones con el testigo Byrd fueron establecidas por Kaiser *et al.* (2005) empleando la escala de tiempo GISP-2.

III.3. Bibliografía

- Antonov, J.I., Locarnini, R.A., Boyer, T.P., Mishonov, A.V. y Garcia, H.E., 2006. World Ocean Atlas 2005. In: S. Levitus (Editor), NOAA Atlas NESDIS 61. U.S. Government Printing Office, Washington, D.C., pp. 182.
- Bleil, U. y cruise participants, 1994. Report and preliminary results of METEOR-Cruise M 23/2, Rio de Janeiro-Recife, 27.2.-19.3.1993, Berichte, Fachbereich Geowissenschaften, Universität Bremen, 43, 133 pp.
- Blunier, T. y Brook, E.J., 2001. Timing of Millennial-Scale Climate Change in Antarctica and Greenland During the Last Glacial Period. *Science* 291 (5501), 109-112.
- Fischer, G. y cruise participants, 1996. Report and preliminary results of METEOR-Cruise M 34/4, Recife-Bridgetown, 19.3.-15.4.1996, Berichte, Fachbereich Geowissenschaften, Universität Bremen 80, 105 pp.
- Garcia, H.E., Locarnini, R.A., Boyer, T.P. y Antonov, J.I., 2006. World Ocean Atlas 2005. In: S. Levitus (Editor), NOAA Atlas NESDIS 61. U.S. Government Printing Office, Washington, D.C., pp. 396.
- Hebbeln, D. y cruise participants, 2001. PUCK: Report and preliminary results of R/V Sonne Cruise SO 156, Valparaiso (Chile)-Talcahuano (Chile), March 29–May 14, 2001, Berichte, Fachbereich Geowissenschaften, Universität Bremen, 182, 195 pp.
- Hebbeln, D., Wefer, G., Baltazar, M., Beese, D., Bendtsen, J., Butzin, M., Daneri, G., Dellarossa, V., Diekamp, V., Dittert, N., Donner, B., Giese, M., Glud, R., Gundersen, J., Haese, R. y Hensen, C., 1995. Report and preliminary results of SONNE Cruise SO 102, Valparaiso–Valparaiso, 95, Berichte aus dem Fachbereich Geowissenschaften der Universität Bremen (Germany), 68, 134 pp.
- Heusser, L., Heusser, C., Mix, A. y McManus, J., 2006. Chilean and Southeast Pacific paleoclimate variations during the last glacial cycle: directly correlated pollen and $\delta^{18}O$ records from ODP Site 1234. *Quaternary Science Reviews* 25 (23-24), 3404-3415.
- Hughen, K., Lehman, S., Southon, J., Overpeck, J., Marchal, O., Herring, C. y Turnbull, J., 2004. ^{14}C Activity and Global Carbon Cycle Changes over the Past 50,000 Years. *Science* 303 (5655), 202-207.
- Kaiser, J., Lamy, F., Arz, H.W. y Hebbeln, D., 2007. Dynamics of the millennial-scale sea surface temperature and Patagonian Ice Sheet fluctuations in southern Chile during the last 70 kyr (ODP Site 1233). *Quaternary International* 161 (1), 77-89.
- Kaiser, J., Lamy, F. y Hebbeln, D., 2005. A 70-kyr sea surface temperature record off southern Chile (Ocean Drilling Program Site 1233). *Paleoceanography* 20. doi: 10.1029/2005PA001146.
- Lamy, F., Hebbeln, D., Röhl, U. y Wefer, G., 2001. Holocene rainfall variability in southern Chile: a marine record of latitudinal shifts of the Southern Westerlies. *Earth and Planetary Science Letters* 185 (3-4), 369-382.
- Lamy, F. y Kaiser, J., 2009. Glacial to Holocene Paleoceanographic and Continental Paleoclimate Reconstructions Based on ODP Site 1233/GeoB 3313 Off Southern Chile, Past Climate Variability in South America and Surrounding Regions, pp. 129-156.

- Lamy, F., Kaiser, J., Arz, H.W., Hebbeln, D., Ninnemann, U., Timm, O., Timmermann, A. y Toggweiler, J.R., 2007. Modulation of the bipolar seesaw in the Southeast Pacific during Termination 1. *Earth and Planetary Science Letters* 259 (3-4), 400-413.
- Lamy, F., Kaiser, J., Ninnemann, U., Hebbeln, D., Arz, H.W. y Stoner, J., 2004. Antarctic Timing of Surface Water Changes off Chile and Patagonian Ice Sheet Response. *Science* 304, 1959-1962.
- Locarnini, R.A., Mishonov, A.V., Antonov, J.I., Boyer, T.P. y Garcia, H.E., 2006. World Ocean Atlas 2005. In: S. Levitus (Editor), NOAA Atlas NESDIS 61. U.S. Government Printing Office, Washington, D.C., pp. 182.
- Lund, S.P., Schwartz, M., Keigwin, L. y Johnson, T., 2005. Deep-sea sediment records of the Laschamp geomagnetic field excursion (~41,000 calendar years before present). *J. Geophys. Res.* 110. doi: 10.1029/2003JB002943.
- Martinez, P., Lamy, F., Robinson, R.R., Pichevin, L. y Billy, I., 2006. Atypical $\delta^{15}\text{N}$ variations at the southern boundary of the East Pacific oxygen minimum zone over the last 50 ka. *Quaternary Science Reviews* 25 (21-22), 3017-3028.
- Mix, A.C., Tiedemann, R., Blum, P., Abrantes, F.F., Benway, H., Cacho-Lascorz, I., Chen, M.-T., Delaney, M.L., Flores, J.A., Giosan, L., Holbourn, A.E., Irino, T., Iwai, M., Joseph, L.H., Kleiven, H.F., Lamy, F., Lund, S.P., Martinez, P., McManus, J.F., Ninnemann, U.S., Pisias, N.G., Robinson, R.S., Stoner, J.S., Sturm, A., Wara, M.W. y Wei, W., 2003. Leg 202 Summary. Ocean Drill. Program, College Station, Tex, 145 pp.
- Pätzold, J. y cruise participants, 1999. Report and preliminary results of METEOR-Cruise M 41/3, Vitoria-Salvador, 18.4.-15.5.1998, *Berichte aus dem Fachbereich Geowissenschaften der Universität Bremen*, 129, 59 pp.
- Pisias, N.G., Heusser, L., Heusser, C., Hostetler, S.W., Mix, A.C. y Weber, M., 2006. Radiolaria and pollen records from 0 to 50 ka at ODP Site 1233: continental and marine climate records from the Southeast Pacific. *Quaternary Science Reviews* 25 (5-6), 455-473.
- Reimer, P.J., Baillie, M.G.L., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J.W., Blackwell, P.G., Buck, C.E., Burr, G.S., Cutler, K.B., Damon, P.E., Edwards, R.L., Fairbanks, R.G., Friedrich, M., Guilderson, T.P., Herring, C., Hughen, K.A., Kromer, B., McCormac, F.G., Manning, S.W., Ramsey, C.B., Reimer, P.J., Reimer, R.W., Remmele, S., Southon, J.R., Stuiver, M., Talamo, S., Taylor, F.W., van der Plicht, J. y Weyhenmeyer, C.E., 2004. IntCal04 Terrestrial radiocarbon age calibration, 0-26 cal kyr BP. *Radiocarbon* 46, 1029-1058.
- Schulz, H.D. y cruise participants, 1992. Bericht und erste Ergebnisse über die METEOR-Fahrt M 20/2, *Berichte aus dem Fachbereich Geowissenschaften der Universität Bremen* 25, 173 pp.
- Schulz, H.D. y cruise participants, 1998. Report and preliminary results of METEOR-Cruise M 41/1, Málaga-Libreville, 13.2.-15.3.1998, *Berichte, Fachbereich Geowissenschaften, Universität Bremen* 114, 126 pp.
- Schulz, H.D. y cruise participants, 2001. Report and preliminary results of METEOR-Cruise M 46/2, Recife (Brazil)-Montevideo (Uruguay), 2 December–29 December, 1999, *Berichte, Fachbereich Geowissenschaften, Universität Bremen* 172, 107 pp.

- Segl, M. y cruise participants, 1994. Report and preliminary results of METEOR-Cruise M 29/1, Buenos Aires-Montevideo, 17.6.-13.7.1994, Berichte, Fachbereich Geowissenschaften, Universität Bremen 58, 94 pp.
- Wefer, G., Balzer, W. y Schulz, H.D., 2001. Geo Bremen South Atlantic 1999/2000, Cruise No. 46, 6 November-13 March 2000, METEOR Berichte, Universität Hamburg, 01-1, 257 pp.
- Wefer, G. y cruise participants, 1991. Bericht und erste Ergebnisse über die METEOR-Fahrt M 16/1, Pointe Noire-Recife, 27.3.-25.4.1991, Berichte, Fachbereich Geowissenschaften, Universität Bremen 18, 120 pp.
- Wefer, G. y cruise participants, 2001. Report and preliminary results of METEOR-Cruise M 46/4, Mar del Plata (Argentina)-Salvador (Brazil), 10.2.-13.3.2000. With partial results of METEOR-Cruise 46/2, Berichte, Fachbereich Geowissenschaften, Universität Bremen 173, 136 pp.
- Wefer, G. y Shipboard Scientific Party 1994. Report and Preliminary results of Meteor-Cruise M 23/3, Recife-Las Palmas, 21.3.-12.4.93, Berichte, Fachbereich Geowissenschaften, Universität Bremen, 44.



IV. METODOLOGÍA

IV. Comparison of different preparation techniques for quantitative coccolith studies focusing on biogeographic species patterns

Abstract. Scanning Electron Microscope (SEM) and Petrographic Microscope (Light Microscope, LM) are devices which both are used in routine analysis of coccolithophores, but comparison and/or combination of quantitative data from both sources is difficult. In this paper a comparison of the results obtained by Flores and Sierro settling technique (1997) for LM and Andruseit filtration technique (1996) for SEM were done, considering their advantages and drawbacks. Twenty-six samples from the South Atlantic and Southeast Pacific were studied. All the taxa distinguished were reduced to fourteen groups accounting for 100%. The biogeographical patterns of coccolithophorid species and species groups determined by both techniques are well comparable to each other, although the trends in numbers are not always identical. In particular, the numbers of coccoliths per gram of sediment are higher in the case of the filtration technique/SEM-technique than for the settling technique/LM technique and an approach is introduced to estimate LM values using SEM counts with an linear regression equation. The results obtained allowed to compare different methodologies in the study of the coccolithophore present biogeography.

IV.1. Introduction

Absolute numbers of coccolithophores from plankton samples, sediment trap materials, and underlying sediment samples are a basic requirement for reconstructing ecological adaptations of living surface-water communities (McIntyre and Bé, 1967; Okada and Honjo, 1973; Samtleben and Bickert, 1990), intra-annual dynamics and seasonality (Okada and McIntyre, 1979; Sprengel et al., 2000), vertical transport (Knappertsbusch and Brummer, 1995), export production (Ziveri et al., 1995; Broerse et al., 2000; De Bernardi et al., 2005) and also for estimating the coccolith carbonate contribution to the global ocean carbonate budget (Young and Ziveri, 2000; Baumann et al., 2004; Ziveri et al., 2007).

However, the data is based upon several preparation techniques and their subsequent modifications which have been introduced by various authors (McIntyre and Bé, 1967; Okada and Honjo, 1973; Wei, 1988; Beaufort, 1991; Okada, 1992; Henriksson, 1993; Williams and Bralower, 1995; Andruseit, 1996; Flores and Sierro, 1997; Bollmann et al., 1999; Koch and Young, 2007), and which have never been compared since only few authors noted similarities and/or differences between these techniques.

The majority of the studies done focussed on one specific methodology already described within the respective paper (e.g., Wei, 1988; Beaufort, 1991), with emphasis into the accuracy and reproducibility of the total number of coccoliths per gram of sediment (e.g. Geisen et al., 1999; Herrle and Bollmann, 2004). So species considered, taxonomy or just the way of counting had varied

from one research group to another, which could cause a stacked error when comparing data.

Backman and Shackleton (1983) were the first who compared smear slides examined under light microscope (LM) with counts of absolute numbers done in scanning electron microscope (SEM) following a procedure developed by McIntyre (1965) using sediment samples. Some years later, Baumann et al. (1998) did a unique and comprehensive comparison of different preparation techniques and counting methods (qualitative analysis using SEM and LM) on a long sedimentary sequence. This work allowed to compare the different methods and also to check whether trends in the successions were comparable. They showed that the patterns of absolute abundance variations generated by four different methods were rather similar to each other, although there were differences in the absolute size and numbers of the individual peaks.

The meaningful results obtained by Baumann et al. (1998) encouraged us to continue comparing techniques and allowed us to design this work as the first comparison of two intensively used methodologies in nannofossil studies. Furthermore, this investigation is based on results obtained by the same person both, in LM and SEM, in particular focusing on the numbers of coccoliths per gram of sediment and on the relative distributional patterns of certain coccolithophore species. Our main aim is to test the possibility of generating combined data-bases (LM and SEM) as sources for transfer functions or Modern Analog Techniques. In addition, we want to check the differences and/or similarities following different methodologies together with coccolithophore distributional patterns defined and biogeographical mapping data, considering that the results obtained are an important prerequisite for paleoecologic and paleoceanographic studies of Quaternary sediments (Baumann et al., 2000).

IV.2. Oceanographic Setting

The main surface oceanographic features have been summarized in Figure 4.1 and are briefly described here.

The southwestern Pacific is dominated by the Peru-Chile current system (Strub et al., 1998). Off southern Chile, cool waters from the West Wind Drift (WWD) reach the continent and split in two branches, the southward-flowing Cape Horn Current (CHC) and the northward-flowing Peru Current (PC). In this region, westerly winds induce important rainfall to the coastal mountains and the Andes, resulting in high fluvial sediment fluxes to the ocean (Lamy et al., 1998; Lamy et al., 2001). Coastal upwelling driven by southerly winds along the coast of central Chile and Peru brings cold, nutrient-rich waters to the sea surface along the coast of Chile and Peru towards the equator (Wyrski, 1981; Bryden and Brady, 1985; Strub et al., 1998). A majority of the upwelled waters come from the Poleward Undercurrent (PUC, Huyer et al., 1991). Inshore of the PC is located the Peru-Chile Countercurrent (PCCC) that transports relatively warm waters southwards, and separates the PC from its coastal branch, the Peru Coastal Current (PCC).

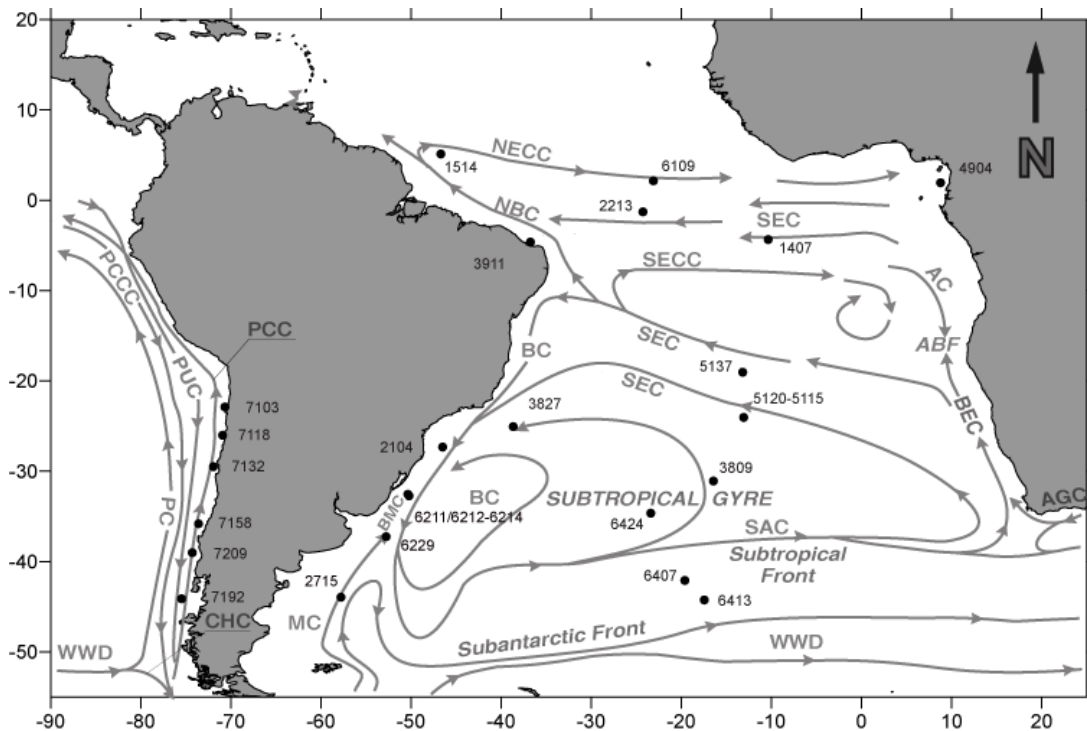


Figure 4. 1. Location of the studied surface sediments (dots) and surface and subsurface currents modified from Boeckel et al. (2006) and Feldberg and Mix (2002). In the Pacific: Cape Horn Current (CHC), Peru Current (PC), Peru Coastal Current (PCC), Peru-Chile Countercurrent (PCCC), Peru Undercurrent (PUC) and West Wind Drift (WWD). In the Atlantic: Agulhas Current (AGC), Angola Current (AC), Angola-Benguela Front (ABF), Antarctic Circumpolar Current (ACC), Benguela Current (BEC), Brazil Current (BC), Brazil Malvinas Confluence (BMC), Malvinas Current (MC), North Brazil Current (NBC), North Equatorial Counter Current (NECC), South Atlantic Current (SAC), South Equatorial Current (SEC) and South Equatorial Counter Current (SECC).

In addition, a major part of the studied samples come from the South Atlantic. Trade winds and westerlies drive the major surface currents in an anticyclonic movement around the Subtropical Central Gyre in this area. This gyre is basically defined by the WWD in the south, the Benguela Current (BEC) in the northwest and the Brazil Current (BC) in the west (Peterson and Stramma, 1991).

The BEC has been portrayed as feeding into the South Equatorial Current (SEC) that flows from the Indian Ocean to the North Atlantic Ocean, where it bifurcates into the North Brazil Current (NBC) and the Brazil Current (BC). The NBC feeds the North Equatorial Countercurrent (NECC) which lies between 3° and 10°N and is the northern boundary to the multiple-banded SEC. The South Equatorial Counter Current (SECC) flows eastwards, extends all the way across the ocean and turns southward in the eastern Angola Basin as the Angola Current (AC) (Peterson and Stramma, 1991).

Close to the South American coast, the subtropical waters of the BC follow a general southward direction until it reaches the northward flow of subpolar waters (Malvinas Current, MC). This causes the Brazil-Malvinas Confluence (BMC), which generates the South Atlantic Current (SAC), an eastward current band flowing along and just to the north of the Subtropical Front (STF). The SAC is different from the Antarctic Circumpolar Current (ACC) and is separated from it by the STF (Stramma and Peterson, 1990). Off the south-western tip of Africa the SAC meets the westward Agulhas Current (AGC) which consist of warm and saline Indian Ocean Water (Peterson and Stramma, 1991). This causes most of the AGC to be retroflected back into the Indian Ocean. At $\sim 10^{\circ}\text{E}$ deflects northwards and merges into the BEC. The BEC and the AC converge between 14° and 16°S building a marked font (Angola-Benguela Front, ABF).

IV.3. Material, methods and counts

IV.3.1. Material

Twenty-six samples were chosen to cover a broad oceanic frame that ranges from 5.14°N to 44.21°S and from 8.88°E to 75.36°W and which represent different oceanographic conditions from upwelling zones to oligotrophic areas (Figure 4.1). Twenty of the samples come from the South Atlantic and six from the Pacific. Some of the samples were already used in previous studies (Saavedra-Pellitero et al., 2008; Saavedra-Pellitero et al., 2009). The samples were taken during several cruises of R/V Meteor in different years and during the Sonne Cruise SO-156 Valparaiso-Talcahuano (see Table III).

IV.3.2. Sample preparation technique

As a first step, samples have been prepared using a filtering technique. Between 40-120 mg of dry bulk sediment were suspended in tap water. To disintegrate clogged sediment particles, the samples were ultrasonically treated during 30 seconds. The samples were then wet-split by using an electrical rotary sample divider and afterwards filtered on polycarbonate membranes (diameter = 47 mm and pore size = $0.4\ \mu\text{m}$) using a low-pressure vacuum pump. The filters were placed in petra dishes and kept in an oven at $\sim 45^{\circ}\text{C}$ during 24h. A section of the filter was cut ($\sim 1\ \text{cm}^2$), fixed on an aluminium stub and sputtered with gold/palladium. The countings have been carried out in a Zeiss DMS 940A SEM at magnifications of 3000X and 5000X in the University of Bremen.

The combined technique of dilution/filtering described in Boeckel et al. (2006) as a modification of Andruleit (1996) has been designed for studies under SEM and allows to calculate the number of coccoliths per gram of sediment with the following the formula (Andruleit, 1996):

$$C = \frac{F * N * S}{A * W'}$$

Equation 4. 1. C = Absolute number of coccoliths g⁻¹ of sediment; F = effective filtration area (mm²); N = number of coccoliths counted; S = split factor; A = investigated filter area, and W = weight of bulk dry sediment.

Next, a settling technique was used to prepare samples in the University of Salamanca. About 20 mg of dry bulk sediment was suspended in 10ml of buffered water and transferred into small glass bottles. The mixture was ultrasonically treated for 30 seconds and afterwards shaken. After few seconds, a fraction of the mixture was extracted with a micropipette (between 100-400 µl) from the middle part of the bottle. A cover-slide was placed on the bottom of a Petri dish and a mixture of buffered water and unflavoured gelatine was added. The volume extracted with the micropipette was dropped onto the Petri dish and the fluid was pumped several times to get a uniform distribution. The mixture settled during 24h and the fluid was withdrawn using cellulose strips. Finally, the dried cover slide was mounted onto a smear slide and fixed with Canada Balsam. The countings were done in a Leica DMRXE and DMRP at a magnification of 1000X and in some cases at 1250X.

The settling technique, as introduced by Flores and Sierro (1997), is adequate to studies under LM and allows estimating the absolute abundance of nannofossils. The formula used to obtain the number of nanoliths per gram of sediment is:

$$N = \frac{n * R^2 * V^2}{r^2 * g * v}$$

Equation 4. 2. N = number of nannofossils per gram of dry sediment; n = number of nannofossils counted in a random scanned area; R = radius of the Petri dish used; V = volume of the water added to the dry sediment in the bottle; r = radius of the visual field used in the counting; g = dry sediment weight and v = volume of mixture withdrawn with the micropipette.

Following the counting routine a minimum of 400 coccoliths per sample were counted in both LM and SEM, except in few samples where the expectations were not fulfilled.

Samples	Cruises	References
GeoB7103	Sonne Cruise SO-156	Hebbeln et al., 2001
GeoB7158	Sonne Cruise SO-156	Hebbeln et al., 2001
GeoB7192	Sonne Cruise SO-156	Hebbeln et al., 2001
GeoB7209	Sonne Cruise SO-156	Hebbeln et al., 2001
GeoB7118	Sonne Cruise SO-156	Hebbeln et al., 2001
GeoB7132	Sonne Cruise SO-156	Hebbeln et al., 2001
1407-7	M16-1	Wefer et al., 1991
1514-4	M16-2	Schulz et al., 1992
2104-1	M23-2	Bleil et al., 1994
2213-1	M 23-3	Wefer et al., 1994
2715-1	M29-1	Segl et al., 1994
3809-1	M34-3	Wefer et al., 1996
3827-1	M34-3	Wefer et al., 1996
3911-1	M34-4	Fischer et al., 1996
4904-6	M41-1	Schulz et al., 1998
5120-2	M41-3	Pätzold et al., 1999
5137-1	M41-3	Pätzold et al., 1999
6109-9	M46/1	Wefer et al., 2000
6211-1	M46/2	Schulz et al., 2001
6212-1	M46/2	Schulz et al., 2001
6229-5	M46/2	Schulz et al., 2001
6407-2	M46/4	Wefer et al., 2001
6413-4	M46/4	Wefer et al., 2001
6424-2	M46/4	Wefer et al., 2001

Table III. Cruise numbers and references

IV.3.3. Taxonomy

Identification and taxonomy of species follow mainly that outlined by Jordan and Kleijne (1994), the subsequent modification of Jordan et al. (2004), although some extra considerations from other authors have been taken into account (e.g. the *Gephyrocapsa* <3 μm group, by Flores et al., 1997).

IV.3.4. Statistical treatment and comparison of the techniques

The constant-sum constraint is a mathematical property embedded in any compositional data set, where all variables in a sample sum to a unit value (100%) (Kucera and Malmgren, 1998). While the percentage of one coccolith species or species groups increased, the proportion of the remaining component(s) decreased in our database. Therefore, they do not vary independently (see Figure 4.2). We tried to circumvent this effect using absolute numbers in the LM-SEM comparison. To examine the differences in absolute numbers from LM and SEM datasets in each station, a correlation matrix was performed with STATISTICA® software to measure the relationship between

coccoliths per gram of sediment of several species or species groups using different preparation techniques and counting methods (SEM and LM). In Table IV, the Pearson product-moment correlation coefficients are displayed.

Absolute numbers of the most common taxa or species groups were plotted in Figure 4.3. Two of the plots within this figure include *Gephyrocapsa* >3 µm (*G. oceanica* + *G. muellerae*) and small placoliths (*Emiliana huxleyi* + “small” *Gephyrocapsa*), groups of interest since their recognition is limited by light microscopy.

IV.3.4.1. Contour maps

To check the reproducibility of results using both methodologies, all the samples located in the study area have been considered and maps of relative abundance have been done. The contour maps were generated with the software Golden Software Surfer 8® using kriging gridding method, term coined by Matheron in 1960. The relative percentages are shown in a scale bar ranging from white to dark grey, and the sample points considered are marked with crosses. For each taxon two contour maps were also generated with the different procedures. The structure followed in this work lies on LM-SEM correlations (from higher to lower Pearson product-moment correlation coefficients).

It should be noted that in the samples GeoB-6212, GeoB-6229, GeoB-2715 and GeoB-1407, only a low number of coccoliths (<400) was counted in SEM due to the organic matter, which was covering the sample, while in LM all the counts exceeded broadly 400 coccoliths. For comparison of abundances and species numbers just two of these samples were excluded (GeoB-6229 and GeoB-6211) due to technical problems concerning the stand of the microscope, whereas in LM counts some more samples were included into the LM distributional maps (e.g. GeoB-6211, GeoB-6212 or GeoB-6229) to improve the resolution in the South Atlantic Ocean.

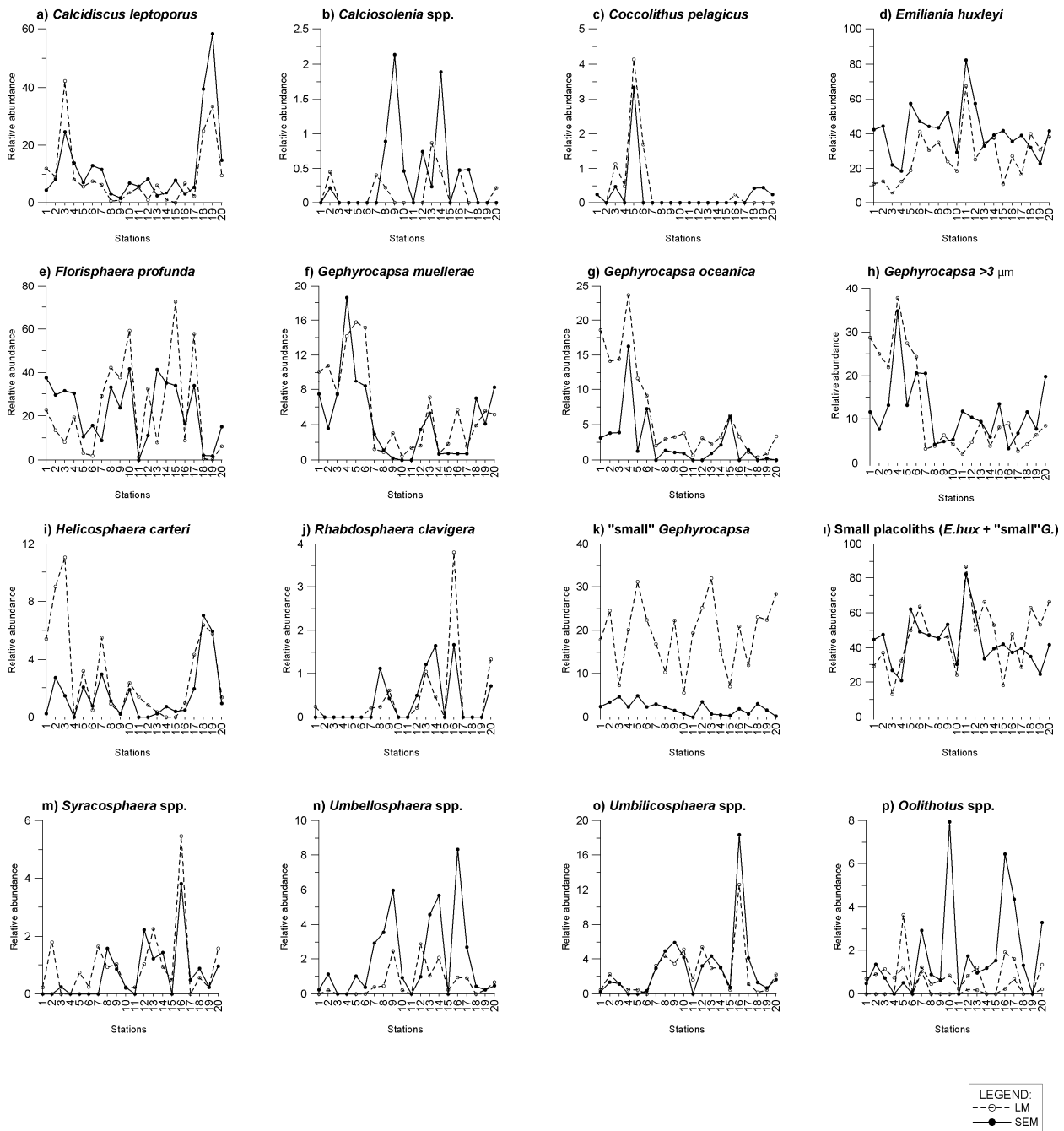


Figure 4. 2. Percentage of the main species or groups of them (i.e., *Gephyrocapsa* >3 μm and "small" placoliths) obtained by two methodologies (LM represents a decantation technique plus a light microscope observation, and SEM a filtration technique plus a Scanning Electron Microscope) for 20 stations (1= GeoB-7103, 2= GeoB-7118, 3= GeoB7132, 4= GeoB7158, 5= GeoB7192, 6= GeoB7209, 7=GeoB-1407, 8= GeoB-1514, 9= GeoB- 2104, 10= GeoB-2213, 11= GeoB-2715, 12= GeoB-3809, 13= GeoB-3827, 14= GeoB-3911, 15= GeoB-4904, 16= GeoB-5137, 17= GeoB-6109, 18= GeoB-6407, 19= GeoB-6413, 20= GeoB-6424).

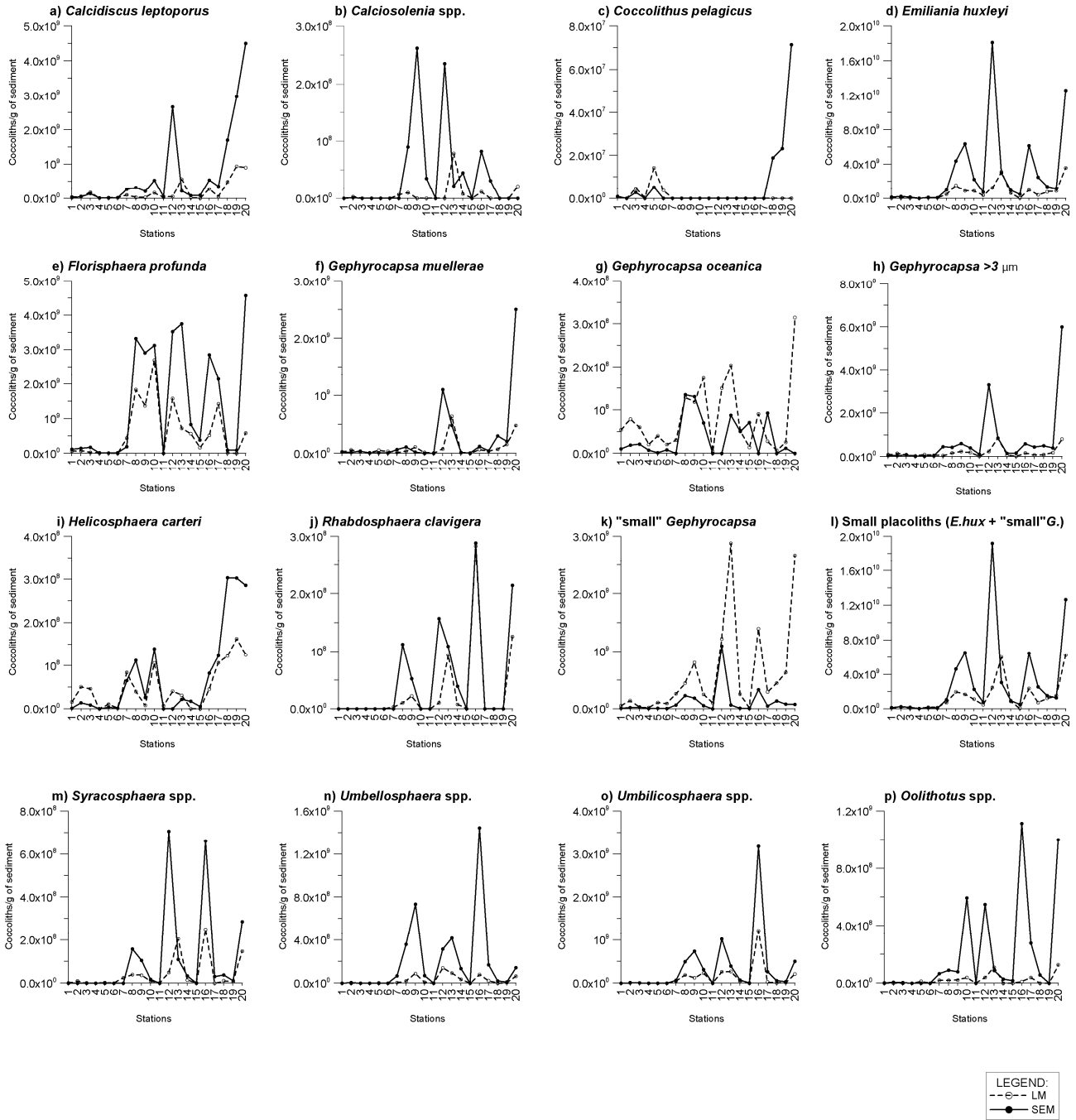


Figure 4. 3. Coccoliths per gram of sediment calculated for the main species or groups of them (i.e., *Gephyrocapsa* >3 µm and "small" placoliths) obtained by two methodologies (LM represents a decantation technique plus a light microscope observation, and SEM a filtration technique plus a Scanning Electron Microscope) for 20 stations (1= GeoB-7103, 2= GeoB-7118, 3= GeoB7132, 4= GeoB7158, 5= GeoB7192, 6= GeoB7209, 7=GeoB-1407, 8= GeoB-1514, 9= GeoB- 2104, 10= GeoB-2213, 11= GeoB-2715, 12= GeoB-3809, 13= GeoB-3827, 14= GeoB-3911, 15= GeoB-4904, 16= GeoB-5137, 17= GeoB-6109, 18= GeoB-6407, 19= GeoB-6413, 20= GeoB-6424).

IV.4. Results

Most of the common species were recognized both with SEM and LM. The number of species obtained with SEM were generally higher than those obtained with LM. To compare data, 14 taxa and species group have been selected accounting for 100%. These 14 groups were chosen because they comprise major taxa at species level. Therefore different morphotypes or subspecies were included within these groups (59 using SEM and 25 in LM): *Calcidiscus leptoporus*, *Calciosolenia* spp., *Coccolithus pelagicus*, *Emiliana huxleyi*, *Florisphaera profunda*, *Gephyrocapsa muellerae*, *Gephyrocapsa oceanica*, *Helicosphaera carteri*, *Oolithotus* spp., *Rhabdosphaera clavigera*, “small” *Gephyrocapsa* (including *Gephyrocapsa* <3 μm), *Syracosphaera* spp., *Umbellosphaera* spp. and *Umbilicosphaera* spp. (see Plates I and II).

The numbers of bulk coccoliths per gram of sediment (total number) obtained using two methodologies (Figure 4.4), are different, but they are close reaching a maxima of $37 \cdot 10^9$ coccoliths/g of sediment in the Atlantic with SEM (and $6.7 \cdot 10^8$ with LM) and of $9.4 \cdot 10^9$ coccoliths/g of sediment in the Pacific with SEM (and $5.6 \cdot 10^8$ with LM).

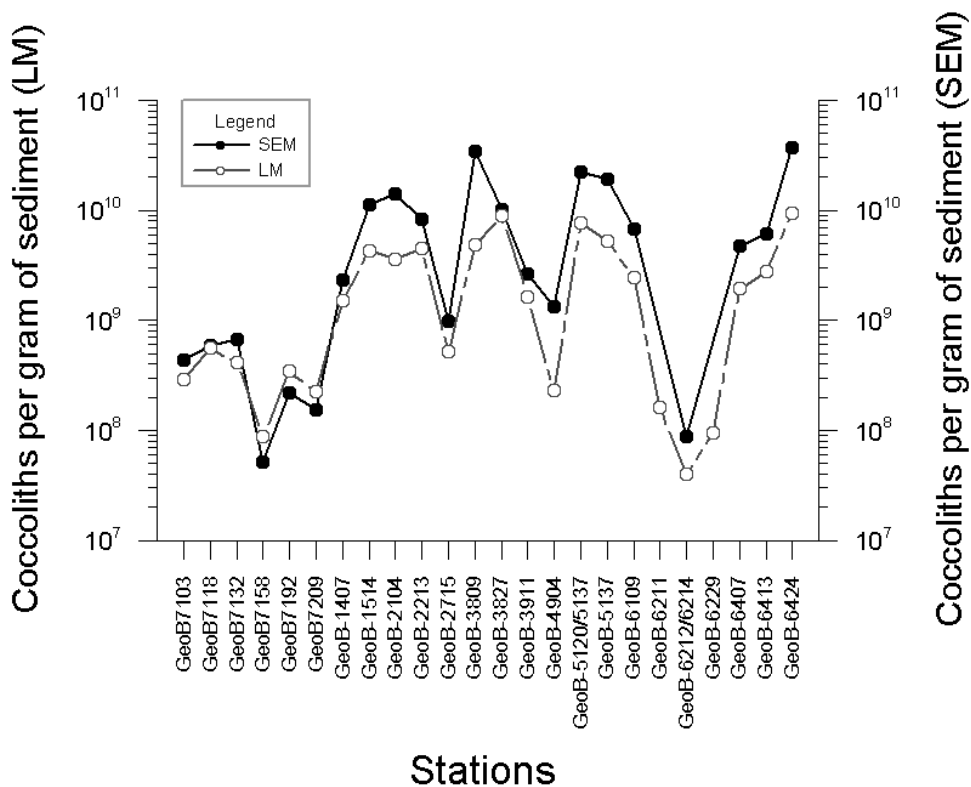


Figure 4. 4. Number of coccoliths per gram of sediment (Y axes) obtained using different methodologies for stations located in the Pacific and Atlantic oceans (X axis).

The correlation matrix (Table IV), indicate that worst results correspond to scarce taxa such as *Oolithotus* spp. or *Calciosolenia* spp. and small placoliths as shown by low correlation coefficients ($r < 0.55$). For the rest of the taxa, a minimum correlation coefficient of 0.55 indicates a higher resemblance between the data derived from both methods (Table IV). More results obtained are briefly described in the following lines and have been completed with coccolithophore abundances and numbers from LM and SEM datasets (Figures 4.2 and 4.3).

	<i>F. profunda</i> _SEM	<i>C. leptoporus</i> _SEM	<i>Helicosphaera</i> sp._SEM	<i>G. oceanica</i> _SEM	<i>G. muelleriae</i> _SEM	"Small" <i>Gephyrocapsa</i> _SEM	<i>E. huxleyi</i> _SEM	<i>Syracosphaera</i> spp._SEM	<i>Umbilicosphaera</i> spp._SEM	<i>Umbellosphaera</i> spp._SEM	<i>Calciosolenia</i> spp._SEM	<i>C. pelagicus</i> _SEM	<i>R. clavigera</i> _SEM	<i>Oolithotus</i> spp._SEM
<i>F. profunda</i> _LM	0.73	0.07	0.10	0.62	0.10	0.40	0.45	0.30	0.25	0.28	0.56	-0.13	0.25	0.40
<i>C. leptoporus</i> _LM	0.29	0.78	0.80	-0.20	0.61	-0.04	0.24	0.13	0.09	0.05	-0.22	0.78	0.33	0.34
<i>H. carteri</i> _LM	0.20	0.67	0.90	-0.13	0.38	0.03	0.17	0.04	0.01	-0.09	-0.19	0.57	0.07	0.34
<i>G. oceanica</i> _LM	0.87	0.53	0.25	0.22	0.76	0.28	0.67	0.45	0.29	0.29	0.29	0.54	0.65	0.64
<i>G. muelleriae</i> _LM	0.58	0.46	0.29	0.11	0.64	0.01	0.35	0.18	0.09	0.17	-0.02	0.53	0.45	0.29
"Small" <i>Gephyrocapsa</i> _LM	0.77	0.56	0.31	0.07	0.73	0.29	0.61	0.53	0.42	0.45	0.21	0.53	0.74	0.58
<i>E. huxleyi</i> _LM	0.81	0.61	0.44	0.19	0.78	0.21	0.59	0.40	0.26	0.30	0.16	0.62	0.66	0.53
<i>Syracosphaera</i> spp._LM	0.66	0.26	0.14	0.01	0.44	0.25	0.45	0.65	0.77	0.77	0.18	0.26	0.87	0.69
<i>Umbilicosphaera</i> spp._LM	0.52	0.10	0.06	-0.04	0.15	0.38	0.40	0.77	0.97	0.91	0.31	-0.01	0.84	0.78
<i>Umbellosphaera</i> spp._LM	0.77	0.37	-0.05	0.19	0.50	0.75	0.84	0.80	0.61	0.64	0.77	0.09	0.74	0.54
<i>Calciosolenia</i> spp._LM	0.49	0.05	0.00	0.24	0.29	-0.04	0.13	0.13	0.14	0.26	-0.06	0.12	0.39	0.13
<i>C. pelagicus</i> _LM	-0.32	-0.21	-0.26	-0.24	-0.15	-0.17	-0.24	-0.19	-0.18	-0.21	-0.20	-0.06	-0.22	-0.22
<i>R. clavigera</i> _LM	0.51	0.23	0.16	-0.12	0.35	0.18	0.37	0.67	0.88	0.83	0.12	0.26	0.87	0.78
<i>Oolithotus</i> spp._LM	0.79	0.51	0.28	0.19	0.77	0.14	0.56	0.31	0.15	0.17	0.10	0.56	0.53	0.52

Table IV. Correlation matrix done using 20 samples from the Atlantic and Pacific Ocean. The data consist of a set of numbers of coccoliths per gram of sediment for the more abundant species or groups obtained using SEM and LM methodologies. The gray boxes indicate the highest correlation coefficients between taxa (correlations are significant at $p < 0.05$).

(1) *Umbilicosphaera* spp. (Plates I.16 and II.16) shows the highest correlation coefficient from LM and SEM groups obtained in this work (Table IV, $r = 0.97$). It includes the species *Umbilicosphaera sibogae* and *U. foliosa*, the first one being more abundant than the second one, as confirmed by SEM observations. The maximum numbers of this genus are $1.2 \cdot 10^9$ in LM and $3.2 \cdot 10^9$ in SEM while the relative abundances vary between 23.2% in LM and 18.4% in SEM, both in the subtropical oligotrophic Atlantic gyre (Figures 4.2o, 4.3o and 4.5.1-4.5.2).

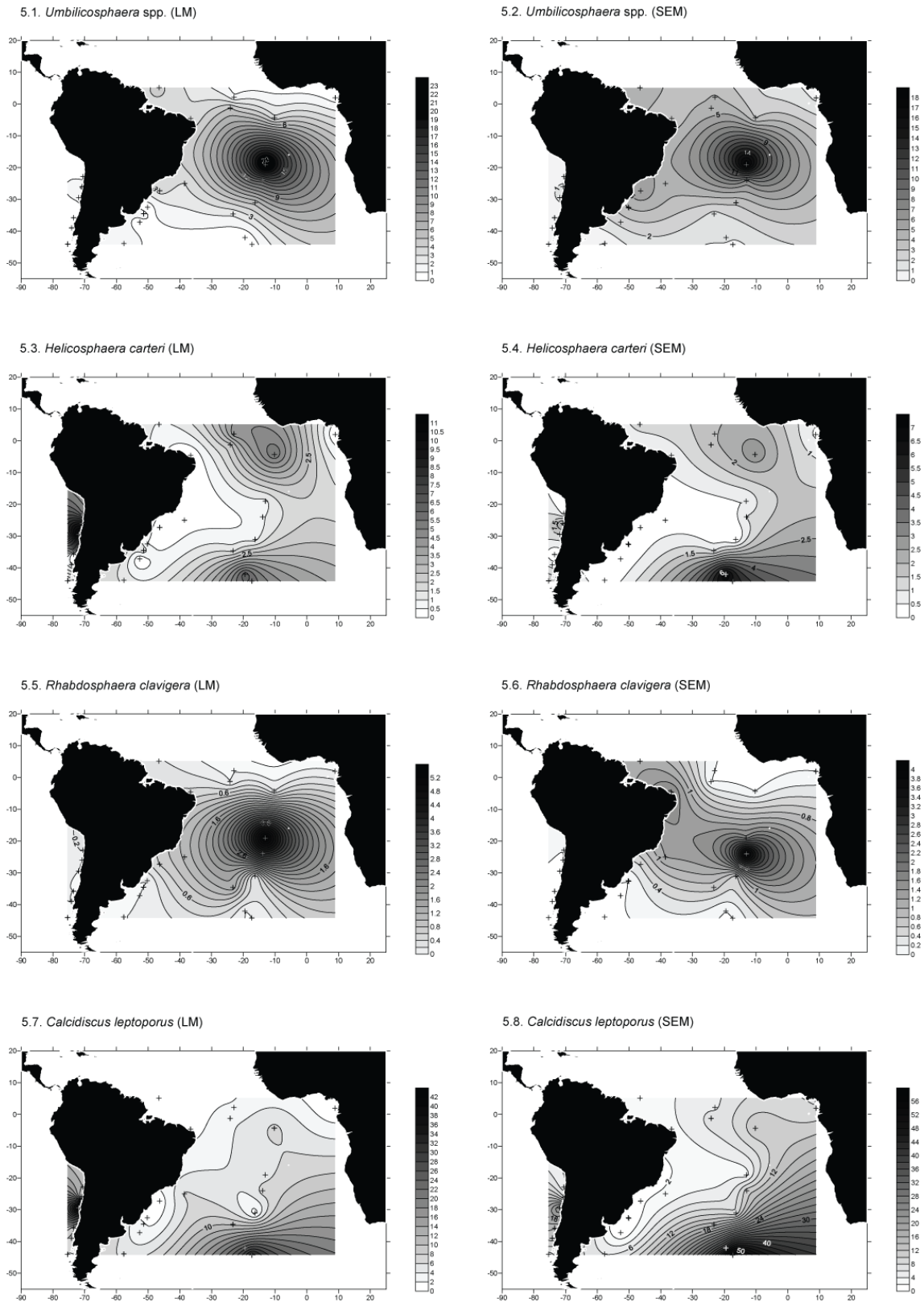


Figure 4.5. Distributional maps of relative abundance of: *Umbilicosphaera* spp. obtained by LM (4.5.1) and SEM (4.5.2); *Helicosphaera carteri* obtained by LM (4.5.3) and SEM (4.5.4); *Rhabdosphaera clavigera* obtained by LM (4.5.5) and SEM (4.5.6); *Calcidiscus leptoporus* obtained by LM (4.5.7) and SEM (4.5.8).

(2) The species *Helicosphaera carteri* ($r=0.90$, Table IV, Plates I.8, I.9 and II.8) exhibits a biogeographical distribution with maximum percentages of 11.1% in LM and 7% in SEM (Figure 4.2i). The highest numbers are $1.6 \cdot 10^8$ counted in LM and $3 \cdot 10^8$ counted under SEM. Biggest shifts in LM-SEM numbers occurs in the Southern South Atlantic (Figures 4.3i and 4.5.3-4.5.4).

(3) Samples from the Pacific are barren of *Rhabdosphaera clavigera* (Plates I.11 and II.11). In the Atlantic its distribution is concentrated to the subtropical gyre where it reached low %-abundances (5.41% in LM, Figures. 4.2j and 4.5.5-4.5.6). Numbers calculated are quite similar ($r=0.87$, Table IV) with maxima of $2.8 \cdot 10^8$ in LM and $2.9 \cdot 10^8$ in SEM (Figure 4.3j).

(4) Highest %-abundances of *Calcidiscus leptoporus* (Plates I.2 and II.2) differ (42.3% in LM, 58.4% in SEM, Figures 4.3a and 4.5.7-4.5.8) but the correlation coefficient from the numbers ($r=0.78$, Table IV) conveys the resemblance between both datasets obtained. The maximum numbers are $9.4 \cdot 10^8$ LM and $4.5 \cdot 10^9$ SEM, reached southwards in the Atlantic and around 30°S in the South Pacific (Figures 4.3a).

(5) *Florisphaera profunda* (Plates I.5 and 2.5) is a species where big shifts concerning relative percentages can be observed (maxima of 72.5% in LM and 41.8% in SEM, Figures 4.2e and 4.6.1-4.6.2), although numbers obtained result rather close ($2.7 \cdot 10^9$ LM and $4.6 \cdot 10^9$ SEM, Figure 4.3e) with a correlation coefficient of 0.73 (Table IV).

(6) The genus *Syracosphaera* spp. (with $r=0.65$, Table IV, Plates I.13 and II.13) is scarce in the samples from the Pacific (Figures 4.2m), but shows a widespread distribution in the Atlantic Ocean reaching maximum values of $2.5 \cdot 10^8$ (LM) and $7.1 \cdot 10^8$ (SEM) in the oligotrophic area of the subtropical gyre (5.5% in LM and ~3.9% in SEM, Figures 4.3m and 4.6.3-4.6.4).

(7) The species *Gephyrocapsa muellerae* ($r=0.64$, Table IV, Plates I.6 and II.6) displays highest percentages in the Pacific (15.8% in LM and 18.6% in SEM, Figures 4.2f and 4.6.5-4.6.6) and highest absolute numbers in the south Atlantic ($6.4 \cdot 10^8$ in LM and $2.5 \cdot 10^9$, Figure 4.3f).

(8) *Emiliania huxleyi* (Plates I.4 and II.4) is the most abundant species in many of the samples (with $r=0.59$, Table IV) and is present in all stations (5.9-67.7% in LM and 18.6-82.4% in SEM, Figures 4.2d and 4.6.7-4.6.8) with highest absolute numbers in SEM ($1.8 \cdot 10^{10}$) and slightly lower abundances counted in LM ($3.6 \cdot 10^9$, Figure 4.3m).

(9) Within the *Gephyrocapsa* spp. >3 μm group (Plates I.6, I.7, 2.6 and II.7) *G. oceanica* shows no correlation ($r=0.22$, Table IV). Its percentage is maximal in Pacific samples (16.3% in LM and 23.63% in SEM, Figures 4.2g, 4.2h and 4.7.1-4.7.2), but its highest absolute numbers are located in the Atlantic ($3.1 \cdot 10^8$ in LM and $1.3 \cdot 10^8$ in SEM, Figures 4.3g and 4.3h). *G. oceanica* together with “small” *Gephyrocapsa* are the only taxa whose absolute abundances obtained with LM are clearly higher than with SEM.

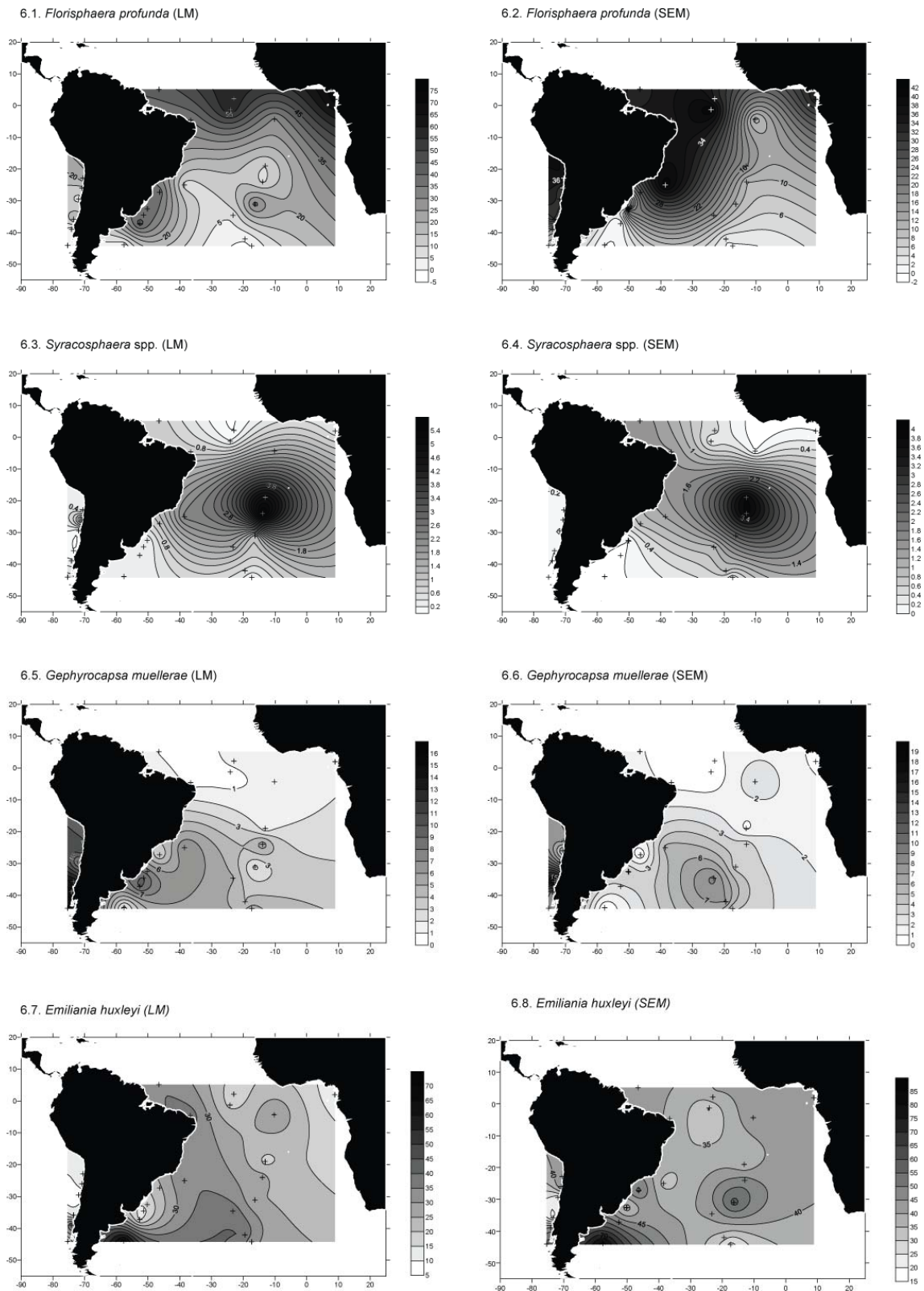


Figure 4. 6. Distributional map of relative abundance of: *Florisphaera profunda* obtained by LM (4.6.1) and SEM (4.6.2); *Syracosphaera* spp. obtained by LM (4.6.3) and SEM (4.6.4); *Gephyrocapsa muellerae* obtained by LM (4.6.5) and SEM (4.6.6); *Emiliana huxleyi* obtained by LM (4.6.7) and SEM (4.6.8).

(10) *Coccolithus pelagicus* (Plates I.3 and II.3) reaches its highest percentage (4.1% in LM, 3.3% in SEM) in samples situated in the southern part of the Chilean upwelling and has been found locally in the Atlantic Ocean (Figures 4.2c and 4.7.3-4.7.4). The LM and SEM contour maps resulted very close, although the maximum values differ substantially ($1.4 \cdot 10^7$ in LM and $7.1 \cdot 10^7$ in SEM, Figure 4.3c).

(11) *Oolithotus* spp. (Plate II.14, $r=0.52$, Table IV) is a delicate species with maxima of 8% in SEM reached in the Atlantic subtropical gyre and with absolute numbers of $1.1 \cdot 10^9$ (Figure 4.3p). Using LM the highest percentage (3.6%, Figures 4.2p and 4.8.1) is reached in the Pacific, although the maximum absolute number is located in the Atlantic gyre ($1.3 \cdot 10^8$, Figures 4.3p and 4.8.2).

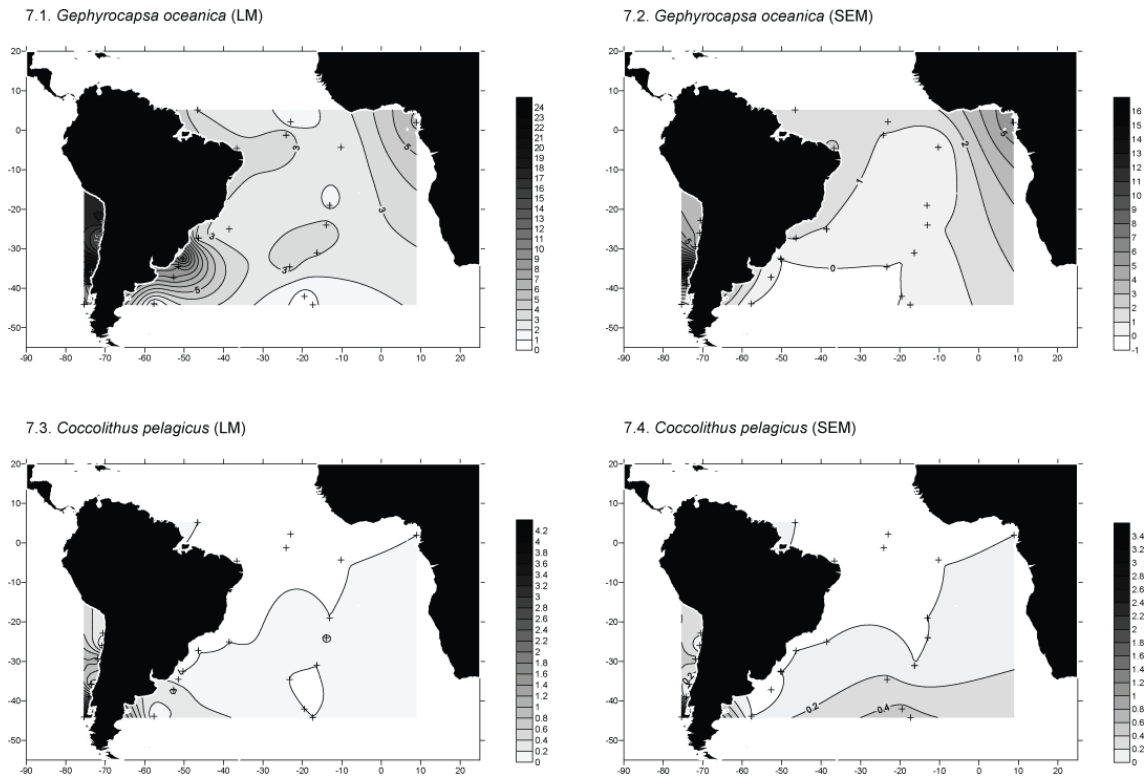


Figure 4. 7. Distributional map of relative abundance of: *Gephyrocapsa oceanica* obtained by LM (4.7.1) and SEM (4.7.2); *Coccolithus pelagicus* obtained by LM (4.7.3) and SEM (4.7.4).

(12) Another delicate species is *Umbellosphaera* spp. (Plates I.14, I.15 and II.15). Highest percentages reached using both methodologies differ (2.9% in LM and 8.4% in SEM, but they are always located in the Atlantic (Figures 4.8.3-4.8.4), as the absolute numbers ($1.4 \cdot 10^8$ in LM, $2.6 \cdot 10^8$). The coefficient of correlation obtained is rather acceptable ($r=0.64$, Table IV).

(13) *Calciosolenia* spp. (Plates I.1 and II.1), is a rare species that does not show any correlation; its highest percentages are 0.9% in LM and 2.1% in SEM (Figure 4.2b), with absolute numbers of $2.6 \cdot 10^8$ in SEM and $7.8 \cdot 10^7$ in LM (Figure 4.3b).

(14) "Small" *Gephyrocapsa* (Plates I.12 and II.12) is an abundant group. It shows important differences between highest percentages (31.9% in LM and 12% in SEM) and between maximum absolute numbers ($2.9 \cdot 10^9$ in LM, $1.1 \cdot 10^9$ in SEM) in the samples located in front of the South American atlantic coast (Figures 4.8.7-4.8.8).

IV.5. Discussion

IV.5.1. SEM versus LM counts

In both methods, but mainly in the settling one, potential carbonate dissolution has been regarded and the use of distilled and subsequently buffered water was constant. For the settling technique the temperature of the laboratory has always to be constant (the ideal one has to be around 20°C) for an optimum preparation. The technique described by Flores and Sierro (1997) looks faster than the filtration technique, because it allows to prepare sets of up to one hundred samples at one time, but it takes few hours to settle, whereas the filtering action is quicker for a low number of samples. Nevertheless, settling and filtering techniques are both suitable and allow calculating the number of coccoliths per gram of sediment, although Herrle and Bollmann (2004) showed that the use of different filtration devices appeared to affect the accuracy and reproducibility of the results. This is a general factor in each technique. Due to inherent variations, techniques that allow obtaining similar results should be investigated.

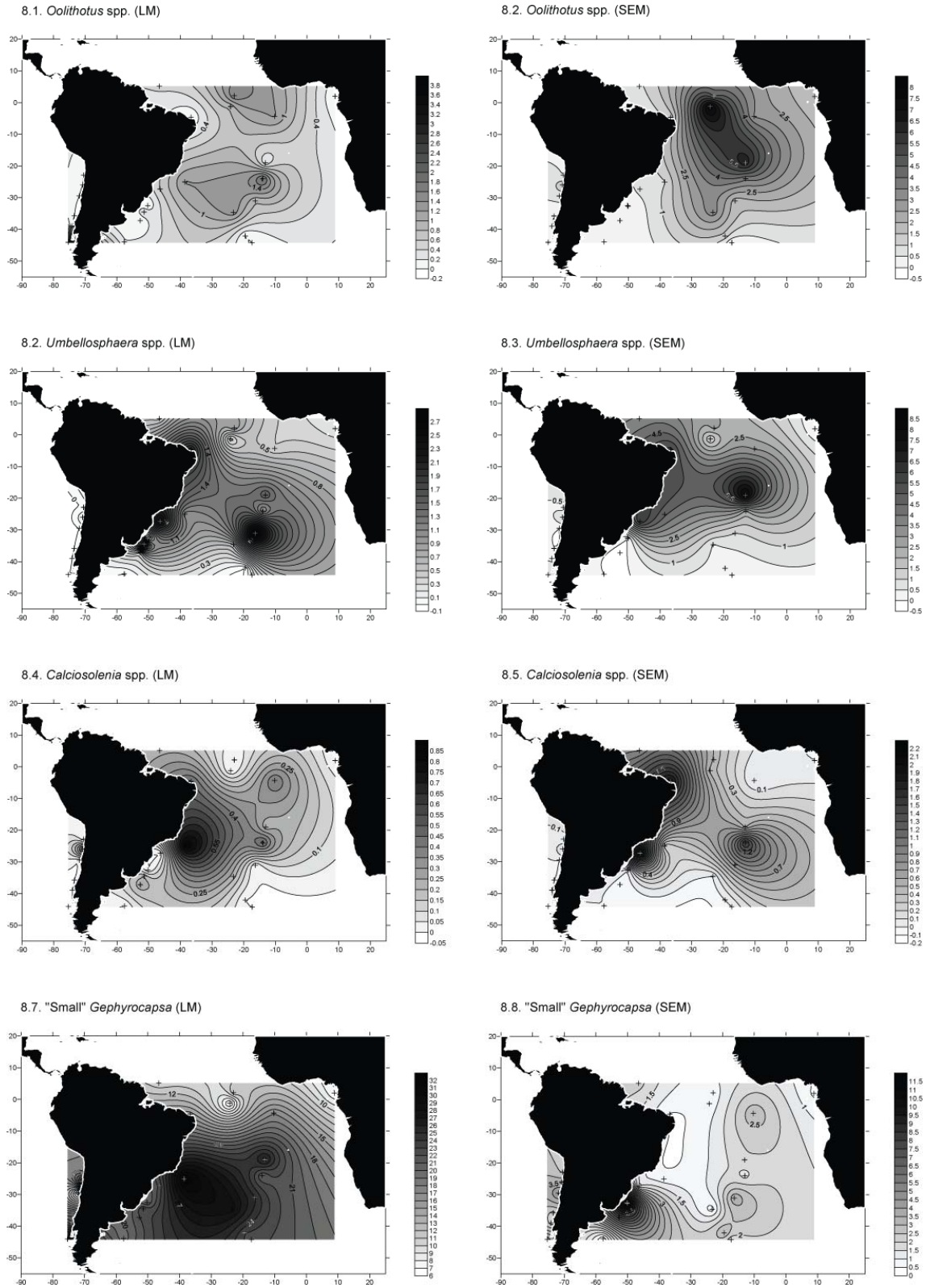


Figure 4. 8. Distributional map of relative abundance of: *Oolithotus* spp. obtained by LM (4.8.1) and SEM (4.8.2); *Umbellosphaera* spp. obtained by LM (4.8.3) and SEM (4.8.4); *Calciosolenia* spp. obtained by LM (4.8.5) and SEM (4.8.6); "small" *Gephyrocapsa* obtained by LM (4.8.7) and SEM (4.8.8).

In this work, the magnification varied from 5000X in SEM to just 1000X-1250X in LM. The main error resulting from the use of LM arises from its low resolution (Bollmann et al., 2002), so the recognition of small coccoliths using petrographic microscopy is limited (e.g. distinguish *G. aperta*, and *G. ericsonii* in LM is not practical, therefore all *Gephyrocapsa* <3 µm are grouped together). This was a key factor for the reduction of the number of species to the most identifiable ones. However, the LM allows recognizing small coccoliths hidden between other particles or coccoliths in proximal view by just looking at the extinction pattern. On the contrary, some of the nannoliths formed by a single calcite crystal, such as *F. profunda* (Plates I.5 and II.5), can be overlooked when the specimen is only extinct under polarized light.

IV.5.2. Comparison of absolute numbers

The total numbers of coccoliths per gram of sediment, obtained by the two methods, broadly follow the same pattern. Highest coccoliths numbers were detected in the subtropical gyre in the central south Pacific, and lowest on continental margin off Brazil, as has been observed by Baumann et al. (2004) and Boeckel et al. (2006). The numbers are generally higher for SEM methodology than for LM methodology, which is in good agreement to earlier findings (Herrle and Bollmann, 2004). A linear regression fit equation was calculated with the numbers of coccoliths per gram of sediment from LM and SEM datasets. Due to the logarithmic trend observed, log-transformations for the x (SEM absolute numbers) and y values (LM absolute numbers) were done, and a high r^2 coefficient of correlation was obtained ($r^2=0.90$), which indicates an acceptable reproducibility (see Figure 4.9). Nevertheless, this equation is less accurate for species numbers. As shown in that figure, numbers are higher for SEM methodology than for LM methodology (the average of the ratio LM measured numbers/SEM measured numbers is 0.65), and it's possible to estimate LM measured numbers from SEM known numbers and vice-versa using the equation obtained:

$$\log(LM)=2.244+[0.71*\log(SEM)]$$

Equation 4. 3.

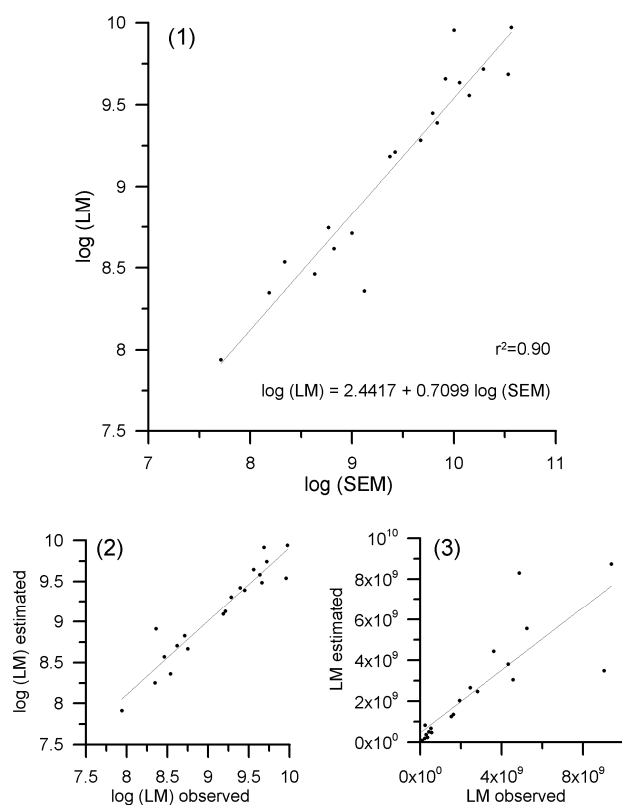


Figure 4. 9. (1) Number of coccoliths per gram of sediment from SEM dataset (X axis) versus the number of coccoliths per gram of sediment from LM dataset (Y axis) log-transformed. A linear regression fit equation is displayed. (2) Number of coccoliths per gram of sediment from LM dataset (X axis) versus the estimation of coccoliths per gram of sediment (Y axis) log-transformed. (3) Coccoliths per gram of sediment from LM dataset (X axis) versus estimated values of coccoliths per gram of sediment (Y axis).

IV.5.3. Comparison of the species numbers and abundances

The main objective of this work lays on the comparison of different techniques through the analysis of biogeographical patterns of coccolithophorid species. Owing to the fact that these distribution patterns have been broadly studied by several authors (e.g., McIntyre and Bé, 1967; Okada and Honjo, 1973; Okada and Honjo, 1975; Roth and Coulbourn, 1982; Tanaka, 1991; Winter et al., 1994; Winter and Siesser, 1994; Hagino et al., 2000; Boeckel and Baumann, 2004; Hagino and Okada, 2004; Ziveri et al., 2004; Boeckel et al., 2006; Saavedra-Pellitero et al., 2009) detailed ecological affinities will not be mentioned or discussed.

Regarding the results from the 14 taxa compared, four main groups were established and briefly explained in the following lines.

(1) Highly comparable results: those, which show high coefficients of correlation ($r \geq 0.65$) and similar LM-SEM contour maps. They are *Umbilicosphaera* spp., *Helicosphaera carteri*, *Rhabdosphaera clavigera*, *Calcidiscus leptoporus* and *Syracosphaera* spp.

Umbilicosphaera spp., *Rhabdosphaera clavigera* and *Syracosphaera* spp. contour maps show a comparable distribution between them, as well as similar ranges. Although the maximum percentages of *Umbilicosphaera* spp. are higher in LM and in SEM maps, their mean average is the same in both cases. Nevertheless, *Rhabdosphaera clavigera* and *Syracosphaera* spp. show slightly higher mean percentages in LM than in SEM.

The biogeographic distribution of *H. carteri* and *C. leptoporus* is rather the same in both data sets, although the latter species reaches higher percentages. Ziveri and Thunell (2000) also observed similar trends in the seasonal fluxes of these two species in the Guaymas Basin, Gulf of California. It should be noted that the classification of *C. leptoporus* into the three morphotypes proposed by Knappertsbusch et al. (1997) was just possible and accurate with SEM.

(2) Quite comparable results as well as a still acceptable coefficient of correlation are reached for the data of *E. huxleyi*, *G. muelleræ* and *F. profunda*.

There are big differences between LM and SEM abundances of up to 38% for the cosmopolitan species *E. huxleyi*. But this is not surprising because deviation in the same range has also been obtained by Bollmann et al. (2002). The high magnification of the SEM device allows considering the smallest specimens, which causes an increase in the percentage of tiny species compared to LM counts. In the study area, *E. huxleyi* shows a bad defined and patchy distributional pattern (Figures 4.6.7-4.6.8) with a general increase southwards in the Atlantic and Pacific oceans, although this enhancement is due to the marked decreasing of the rest of the taxa, in a large extent. Offshore Brazilian-Uruguayan coast, the decreased abundances of *E. huxleyi* in the western South Atlantic may be biased by low coccolith numbers and relatively high organic carbon contents (Boeckel *pers. comm.*). In addition, a classification of *E. huxleyi* into the three morphotypes (A, B and C) as defined by Young and Westbroek (1991) was only possible and accurate by using the SEM.

Numbers of *G. muelleræ* are higher in SEM counts than those obtained using LM (Figure 4.2f). Nevertheless, trends in patterns (Figures 4.6.5-4.6.6) and percentages are quite close to each other (Figure 4.3f), showing affinity to cold-water conditions agreeing with several authors (e.g., Winter et al., 1994; Findlay and Giraudeau, 2000; Ziveri et al., 2004).

The distribution maps of *F. profunda* differ significantly, although *r* is higher than from those of *E. huxleyi* or *G. muelleræ*. Both contour maps show the preference of this species for warm-waters. The percentage of *F. profunda* (Figure 4.2e) is higher in LM (in average) but differences vary depending on the station, possibly owing to the constant-sum constraint effect (Kucera and Malmgren, 1998). However, total numbers of *F. profunda* in LM are always below to the SEM ones (Figure 4.3e), in the same way as displayed by the absolute numbers.

(3) Reasonable and comparable results encloses species in which the coefficients of correlation between LM and SEM numbers are low ($r < 0.6$, hence there is no correlation), but the distributional trends result are still in close agreement. Their major representatives are *G. oceanica* and *C. pelagicus*.

Percentages and numbers obtained for *G. oceanica* are smaller with SEM (Figures 4.2g and 4.3g) owing to the ability of recognize extinction patterns in LM, even if the coccoliths are overlain by other particles or are in proximal view. Nevertheless, it can be observed certain affinity for fertile and eutrophic waters,

already noted by Mitchell-Innes and Winter (1987), Giraudeau (1992) or Brand (1994).

C. pelagicus reaches maxima towards the south of the study area linked to cold-water conditions, as already observed by different authors (e.g., McIntyre and Bé, 1967; Okada and McIntyre, 1979; Winter and Siesser, 1994) in polar and subpolar waters of the North Atlantic.

(4) Non-comparable results correspond to relatively scarce taxa such as *Oolithotus* spp., *Calciosolenia* spp. or *Umbellosphaera* spp., and “small” *Gephyrocapsa*.

Oolithotus spp. and *Umbellosphaera* spp. show well-defined patterns in SEM distribution map (Figures 4.8.2 and 4.8.4), which contrasts with the LM map where percentages reached are much lower and patchy (Figures 4.8.1 and 4.8.3). *Calciosolenia* spp. displays bad defined patterns in LM and SEM contour maps, but broadly, it's a rare species with a mean percentage <1%.

Finally, there are quite big shifts from LM and SEM abundances concerning one of the most abundant groups: the small placoliths (with a mean average of 44.5% in LM and 43.5% in SEM), and specifically, small-sized geophyrocapsids (Figures 4.2d, 4.2k and 4.2l). “Small” *Gephyrocapsa* percentages are much higher in LM than in SEM (Figure 4.2k, mean percentages 19.8% in LM and 2.4% in SEM). This is probably due to the magnification of the LM, that in some cases does not allow distinguishing accurately between tiny *E. huxleyi* and *Gephyrocapsa* <3 µm (Plates I.12 and II.12). However, considering small placoliths (“small” *Gephyrocapsa* + *E. huxleyi*) together as just one group (Figures 4.2l and 4.3l), the trend is much more similar between LM and SEM.

To conclude, coccolithophore percentages and numbers (absolute numbers and species numbers) vary using LM and SEM methodologies but distribution patterns are rather close in most of the cases. General comparison of the trends and complementary studies using different methodologies are highly helpful and absolutely advised. However, a common database including relative abundances derived from both methodologies would bias the results; hence is not fully recommended for ulterior environmental reconstructions.

IV.6. Conclusions

Two different preparation techniques have been used to study coccoliths both under SEM and LM . Both techniques have been extensively used in paleoceanographic reconstructions, and, therefore, a comparison of the results was made. The major findings are as following:

1) Most common species are recognized with SEM and LM, although SEM counts are necessary for species diversity analysis and morphotypes classification up to now.

Four main sections were defined considering numbers, percentages and distribution patterns of each one of the 14 coccolithophore taxa compared.

2) The most comparable results are given by the species *Umbilicosphaera* spp., *H. carteri*, *C. leptoporus*, *R. clavigera* and *Syracosphaera* spp. Quite comparable results include the species *F. profunda*, *G. muelleriae* and *E. huxleyi*. Still reasonable and comparable results encloses *G. oceanica* and *C. pelagicus*. Rather different results came from relatively scarce species and small sized gephyrocapsids, while species given non-comparable data are *Oolithotus* spp., *Umbellosphaera* spp., *Calciosolenia* spp. and “small” *Gephyrocapsa*.

3) Even if the absolute numbers are higher in the case of filtration technique than for the settling one, they can nicely be correlated; hence, it is possible to estimate LM numbers from SEM and vice-versa by the formula $\log(LM)=2.244+[0.71*\log(SEM)]$ Nonetheless, this equation is not valid for calculating species numbers.

4) Coccolithophore percentages vary using LM and SEM methodologies but distributional patterns are rather close for many of the species. Abundances derived from both methodologies should not be included into a common database for ulterior environmental reconstructions.

Acknowledgements

We are grateful the University of Bremen and the Sedimentology-Palaeoceanography group for the equipment and laboratories borrowed the scientific training and their full availability to help M. Saavedra Pellitero during the short stays in Germany. O. Romero, D. Hebbeln, M. Mohtadi, A. Mix and F. Abrantes, are acknowledged for the material supplied. A. Cortina is thanked for some of his suggestions.

This work was funded by Ministerio de Educación y Ciencia Project GRACCIE (CONSOLIDER-INGENIO CSD 2007-00067), by the MEC project CGL2006-10593, the Junta de Castilla y León GR34Project and a MEC FPU Grant (AP-2004-2374) awarded to Mariem Saavedra-Pellitero.

Appendix A. Taxonomic appendix

Calcidiscus leptoporus (Murray and Blackman, 1898) Loeblich and Tappan, 1978

Calciosolenia Gran, 1912 emend. Young et al. 2003

Coccolithus pelagicus (Wallich 1877) Schiller 1930 [*Coccosphaera*]

Coccolithus pelagicus ssp. *braarudii* (Gaarder 1962) Geisen et al., 2000

Emiliania huxleyi (Lohmann 1902) Hay & Mohler in Hay et al. 1967

Florisphaera profunda Okada and Honjo, 1973

Gephyrocapsa Kamptner, 1943

Gephyrocapsa aperta Kamptner, 1963

Gephyrocapsa ericsonii McIntyre and Bé, 1967 (grouped in “small”

Gephyrocapsa) *Gephyrocapsa* coccolith <3 µm long

- Gephyrocapsa muelleriae* Bréhéret, 1978
Gephyrocapsa oceanica Kamptner, 1943
Helicosphaera Kamptner, 1954
Helicosphaera carteri (Wallich, 1877) Kamptner, 1954 [Coccosphaera]
Helicosphaera hyalina Gaarder 1970
Helicosphaera wallichii (Lohmann, 1902) Okada & McIntyre, 1977
[Coccosphaera]
Oolithotus Reinhardt in Cohen & Reinhardt 1968
Pontosphaera Lohmann, 1902
Syracosphaera tumularis Sánchez-Suárez, 1990
Syracosphaera florida Sánchez-Suárez, 1990
Syracosphaera histrica Kampter 1941
Syracosphaera banockii (Borsetti and Cati 1976) Cros et al. 2000
Syracosphaera lamina Lecal-Schlauder 1951 (Farrell and Prell, 1989)
Syracosphaera pulchra Lohmann 1902
Rhabdosphaera clavigera Murray & Blackman 1898
Umbellosphaera Paasche in Markali and Paasche, 1955
Umbilicosphaera Lohmann 1902
Umbilicosphaera sibogae (Weber-van Bosse 1901) Gaarder 1970
[Coccosphaera]
Umbilicosphaera foliosa (Kamptner 1963, ex Kleijne 1993) Geisen in Sáez et al.
2003. [Cycloplacolithus]

IV.7. Bibliography

- Andrulleit, H., 1996. A filtration technique for quantitative studies of coccoliths. *Micropaleontology* 42 (4), 403-406.
- Backman, J. and Shackleton, N.J., 1983. Quantitative biochronology of Pliocene and early Pleistocene calcareous nannofossils from the Atlantic, Indian and Pacific oceans. *Marine Micropaleontology* 8 (2), 141-170. doi: 10.1016/0377-8398(83)90009-9.
- Baumann, K.H., Andrulleit, H. and Samtleben, C., 2000. Coccolithophores in the Nordic Seas: comparison of living communities with surface sediment assemblages. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 47 (9-11), 1743-1772. doi: 10.1016/S0967-0645(00)00005-9.
- Baumann, K.H., Boeckel, B. and Frenz, M., 2004. Coccolith contribution to South Atlantic carbonate sedimentation. In: H.R. Thierstein and J.R. Young (Editors), *Coccolithophores: from molecular processes to global impact*. Springer, Berlin-Heidelberg, Germany, pp. 367-402.
- Beaufort, L., 1991. Adaptation of the random settling method for quantitative studies of calcareous nannofossils. *Micropaleontology* 37 (4), 415-418.
- Bleil, U. and cruise participants, 1994. Report and preliminary results of METEOR-Cruise M 23/2, Rio de Janeiro-Recife, 27.2.-19.3.1993, Berichte, Fachbereich Geowissenschaften, Universität Bremen, 43.
- Boeckel, B. and Baumann, K.H., 2004. Distribution of coccoliths in surface sediments of the south-eastern South Atlantic Ocean: ecology, preservation and carbonate contribution. *Marine Micropaleontology* 51 (3-4), 301-320. doi: 10.1016/j.marmicro.2004.01.001.
- Boeckel, B., Baumann, K.H., Henrich, R. and Kinkel, H., 2006. Coccolith distribution patterns in South Atlantic and Southern Ocean surface sediments in relation to environmental gradients. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 53 (6), 1073-1099. doi: 10.1016/j.dsr.2005.11.006.
- Bollmann, J., Brabec, B., Cortés, M.Y. and Geisen, M., 1999. Determination of absolute coccolith abundances in deep-sea sediments by spiking with microbeads and spraying (SMS-method). *Marine Micropaleontology* 38 (1), 29-38. doi: 10.1016/S0377-8398(99)00032-8.
- Bollmann, J. et al., 2002. Techniques for quantitative analyses of calcareous marine phytoplankton. *Marine Micropaleontology* 44 (3-4), 163-185. doi: 10.1016/S0377-8398(01)00040-8.
- Brand, L.E., 1994. Physiological ecology of marine coccolithophores. In: A. Winter and W.G. Siesser (Editors), *Coccolithophores*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 39-49.
- Broerse, A.T.C., Ziveri, P., van Hinte, J.E. and Honjo, S., 2000. Coccolithophore export production, species composition, and coccolith-CaCO₃ fluxes in the NE Atlantic (34°N 21°W and 48°N 21°W). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 47 (9-11), 1877-1905. doi: 10.1016/S0967-0645(00)00010-2.
- Bryden, H.L. and Brady, E.C., 1985. Diagnostic model of the three-dimensional circulation in the upper equatorial Pacific Ocean. *Journal of Physical Oceanography* 15, 1255-1273.

- De Bernardi, B., Ziveri, P., Erba, E. and Thunell, R.C., 2005. Coccolithophore export production during the 1997-1998 El Niño event in Santa Barbara Basin (California). *Marine Micropaleontology* 55 (1-2), 107-125. doi: 10.1016/j.marmicro.2005.02.003.
- Farrell, J.W. and Prell, W.L., 1989. Climatic Change and CaCO₃ Preservation: An 800,000 Year Bathymetric Reconstruction from The Central Equatorial Pacific Ocean. *Paleoceanography* 4, 447-466. doi: 10.1029/PA004i004p00447.
- Feldberg, M.J. and Mix, A.C., 2002. Sea-surface temperature estimates in the Southeast Pacific based on planktonic foraminiferal species; modern calibration and Last Glacial Maximum. *Marine Micropaleontology* 44, 1-29. doi: 10.1016/S0377-8398(01)00035-4
- Findlay, C.S. and Giraudeau, J., 2000. Extant calcareous nannoplankton in the Australian Sector of the Southern Ocean (austral summers 1994 and 1995). *Marine Micropaleontology* 40 (4), 417-439. doi: 10.1016/S0377-8398(00)00046-3.
- Fischer, G. and cruise participants, 1996. Report and preliminary results of METEOR-Cruise M 34/4, Recife-Bridgetown, 19.3.-15.4.1996, Berichte, Fachbereich Geowissenschaften, Universität Bremen 80.
- Flores, J.A. and Sierro, F.J., 1997. Revised technique for calculation of calcareous nannofossil accumulation rates. *Micropaleontology* 43 (3), 321-324.
- Flores, J.A., Sierro, F.J., Francés, G., Vázquez, A. and 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 (3-4), 351-366. doi: 10.1016/S0377-8398(96)00029-1.
- Geisen, M., Bollmann, J., Herrle, J.O., Mutterlose, J. and Young, J.R., 1999. Calibration of the Random Settling Technique for Calculation of Absolute Abundances of Calcareous Nannoplankton. *Micropaleontology* 45 (4), 437-442.
- Giraudeau, J., 1992. Distribution of Recent nannofossils beneath the Benguela system: Southwest African continental margin. *Marine Geology* 108 (2), 219-237. doi: 10.1016/0025-3227(92)90174-G.
- Hagino, K. and Okada, H., 2004. Floral response of coccolithophores to progressive oligotrophication in the South Equatorial Current, Pacific Ocean. In: M. Shiyomi, H. Kawahata, H. Koizumi, A. Tsuda and Y. Awaya (Editors), *Global Environmental Change in the Ocean and on Land*. TERRAPUB, pp. 121–132.
- Hagino, K., Okada, H. and Matsuoka, H., 2000. Spatial dynamics of coccolithophore assemblages in the Equatorial Western-Central Pacific Ocean. *Marine Micropaleontology* 39 (1-4), 53-72. doi: 10.1016/S0377-8398(00)00014-1.
- Hebbeln, D. and cruise participants, 2001. PUCK: Report and preliminary results of R/V Sonne Cruise SO 156, Valparaiso (Chile)-Talcahuano (Chile), March 29–May 14, 2001, Berichte, Fachbereich Geowissenschaften, Universität Bremen, 182.
- Henriksson, A., 1993. A quick and easy method for estimating absolute abundances of calcareous nannofossils. *INA Newsletter* 15 (2), 68.

- Herrle, J.O. and Bollmann, J., 2004. Accuracy and reproducibility of absolute nanoplankton abundances using the filtration technique in combination with a rotary sample splitter. *Marine Micropaleontology* 53 (3-4), 389-404. doi: 10.1016/j.marmicro.2004.08.002.
- Huyer, A., Knoll, M., Paluszkiwicz, T. and Smith, R.L., 1991. The Peru undercurrent: A study in variability. *Deep-Sea Research* 38 (1), 247-271.
- Jordan, R.W., Cros, L. and Young, J.R., 2004. A revised classification scheme for living haptophytes. *Micropaleontology* 50 (1), 55-79.
- Jordan, R.W. and Kleijne, A., 1994. A classification system for living coccolithophores. In: A. Winter and W.G. Siesser (Editors), *Coccolithophores*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 83-105.
- Knappertsbusch, M. and Brummer, G.J.A., 1995. A sediment trap investigation of sinking coccolithophorids in the North Atlantic. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 42 (7), 1083-1109. doi: 10.1016/0967-0637(95)00036-6.
- Knappertsbusch, M., Cortes, M.Y. and 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. doi: 10.1016/S0377-8398(96)00053-9.
- Koch, C. and Young, J.R., 2007. A simple weighing and dilution technique for determining absolute abundances of coccoliths from sediment samples. *Journal of Nanoplankton Research* 29 (1), 67-69.
- Kucera, M. and Malmgren, B.A., 1998. Logratio transformation of compositional data: a resolution of the constant sum constraint. *Marine Micropaleontology* 34 (1-2), 117-120. doi: 10.1016/S0377-8398(97)00047-9.
- Lamy, F., Hebbeln, D., Röhl, U. and Wefer, G., 2001. Holocene rainfall variability in southern Chile: a marine record of latitudinal shifts of the Southern Westerlies. *Earth and Planetary Science Letters* 185 (3-4), 369-382. doi: 10.1016/S0012-821X(00)00381-2.
- Lamy, F., Hebbeln, D. and Wefer, G., 1998. Terrigenous sediment supply along the Chilean continental margin: modern regional patterns of texture and composition. *Geologische Rundschau* 87 (3), 477-494. doi: 10.1007/s005310050223.
- Matheron, G., 1960. Krigeage d'un panneau rectangulaire par sa périphérie. Note géostatistique, Ecole des Mines de Paris, Paris.
- McIntyre, A. and Bé, A.W.H., 1967. Modern coccolithophoridae of the Atlantic Ocean. Placoliths and Cyrtoliths. *Deep-Sea Research* 14, 561-597.
- McIntyre, A., Bé, A.W.H. and Preikstas, R., 1965. Coccoliths and the Pliocene-Pleistocene boundary. *Progress In Oceanography* 4, 3-8, IN1-IN6, 9-25. doi: 10.1016/0079-6611(65)90038-8.
- Mitchell-Innes, B.A. and Winter, A., 1987. Coccolithophores: a major phytoplankton component in mature upwelled waters off the Cape Peninsula, South Africa in March, 1983. *Marine Biology* 95 (1), 25-30.
- Okada, H., 1992. Use of microbeads to estimate the absolute abundance of nanofossils. *INA Newsletter* 14 (3), 96-97.
- Okada, H. and Honjo, S., 1973. The distribution of oceanic coccolithophorids in the Pacific. *Deep-Sea Research* 20, 355-374.

- Okada, H. and Honjo, S., 1975. Distribution of coccolithophores in marginal seas along the western Pacific Ocean and in the Red Sea. *Marine Biology* 31 (3), 271-285. doi: 10.1007/BF00387154.
- Okada, H. and McIntyre, A., 1979. Seasonal distribution of modern coccolithophores in the western North Atlantic Ocean. *Marine Biology* 54 (4), 319-328. 10.1007/BF00395438.
- Pätzold, J. and cruise participants, 1999. Report and preliminary results of METEOR-Cruise M 41/3, Vitoria-Salvador, 18.4.-15.5.1998, Berichte aus dem Fachbereich Geowissenschaften der Universität Bremen, 25.
- Peterson, R.G. and Stramma, L., 1991. Upper-level circulation in the South Atlantic Ocean. *Progress in Oceanography* 26 (1), 1-73. doi: DOI: 10.1016/0079-6611(91)90006-8.
- Roth, P.H. and Coulbourn, W.T., 1982. Floral and solution patterns of coccoliths in surface sediments of the North Pacific. *Marine Micropaleontology* 7 (1), 1-52. doi: 10.1016/0377-8398(82)90014-7.
- Saavedra-Pellitero, M., Flores, J.A., Baumann, K.H. and Sierro, F.J., 2009. Coccolith distribution patterns in equatorial and southeastern Pacific ocean surface sediments. *Geobios*, in press.
- Saavedra-Pellitero, M., Flores, J.A. and Sierro, F.J., 2008. Comparación de las asociaciones de cocolitóforos en distintos ambientes, desde un giro oligotrófico hasta zonas de alta productividad biológica, VII Congreso Geológico de España, Canarias.
- Samtleben, C. and Bickert, T., 1990. Coccoliths in sediment traps from the Norwegian Sea. *Marine Micropaleontology* 16 (1-2), 39-64. doi: 10.1016/0377-8398(90)90028-K.
- Schulz, H.D. and cruise participants, 1992. Bericht und erste Ergebnisse über die METEOR-Fahrt M 20/2, Berichte aus dem Fachbereich Geowissenschaften der Universität Bremen 25.
- Schulz, H.D. and cruise participants, 1998. Report and preliminary results of METEOR-Cruise M 41/1, Málaga-Libreville, 13.2.-15.3.1998, Berichte, Fachbereich Geowissenschaften, Universität Bremen 114.
- Schulz, H.D. and cruise participants, 2001. Report and preliminary results of METEOR-Cruise M 46/2, Recife (Brazil)-Montevideo (Uruguay), 2 December–29 December, 1999, Berichte, Fachbereich Geowissenschaften, Universität Bremen 172.
- Segl, M. and cruise participants, 1994. Report and preliminary results of METEOR-Cruise M 29/1, Buenos Aires-Montevideo, 17.6.-13.7.1994, Berichte, Fachbereich Geowissenschaften, Universität Bremen 58.
- Sprengel, C., Baumann, K.H. and Neuer, S., 2000. Seasonal and interannual variation of coccolithophore fluxes and species composition in sediment traps north of Gran Canaria (29°N 15°W). *Marine Micropaleontology* 39 (1-4), 157-178. doi: 10.1016/S0377-8398(00)00019-0.
- Stramma, L. and Peterson, R.G., 1990. The South Atlantic Current. *Journal of Physical Oceanography* 20, 846-859.
- Strub, P.T., Mesias, J.M., Montecino, V., Rutllant, J. and Salinas, S., 1998. Coastal ocean circulation off Western South America. In: E. R. Robinson and K. H. Brink (Editor), *The Global Coastal Ocean. Regional Studies and Syntheses*, Wiley, pp. 273-315.

- Tanaka, Y., 1991. Calcareous Nannoplankton Thanatocoenoses in Surface Sediments from Seas Around Japan. *Science Reports - Tohoku University, Second Series: Geology* 61 (2), 127-198.
- Wefer, G., Balzer, W. and Schulz, H.D., 2001. Geo Bremen South Atlantic 1999/2000, Cruise No. 46, 6 November-13 March 2000, METEOR Berichte, Universität Hamburg, 01–1.
- Wefer, G. and cruise participants, 1991. Bericht und erste Ergebnisse über die METEOR-Fahrt M 16/1, Pointe Noire-Recife, 27.3.-25.4.1991, Berichte, Fachbereich Geowissenschaften, Universität Bremen 18.
- Wefer, G. and cruise participants, 1996. Report and preliminary results of METEOR-Cruise M 34/3, Walvis Bay-Recife, 21.2.-17.3.1996, Berichte, Fachbereich Geowissenschaften, Universität Bremen 79.
- Wefer, G. and cruise participants, 2001. Report and preliminary results of METEOR-Cruise M 46/4, Mar del Plata (Argentina)-Salvador (Brazil), 10.2.-13.3.2000. With partial results of METEOR-Cruise 46/2, Berichte, Fachbereich Geowissenschaften, Universität Bremen 173.
- Wefer, G. and Shipboard Scientific Party, 1994. Report and Preliminary results of Meteor-Cruise M 23/3, Recife-Las Palmas, 21.3.-12.4.93, Berichte, Fachbereich Geowissenschaften, Universität Bremen, 44.
- Wei, W., 1988. A new technique for preparing quantitative nannofossil slides. *Journal of Paleontology* 62, 472-473.
- Williams, J.R. and Bralower, T.J., 1995. Nannofossil Assemblages, Fine Fraction Stable Isotopes, and the Paleoceanography of the Valanginian-Barremian (Early Cretaceous) North Sea Basin. *Paleoceanography* 10. doi: 10.1029/95pa00977.
- Winter, A., Jordan, R.W. and Roth, P.H., 1994. Biogeography of living coccolithophores in ocean waters. In: A. Winter and W.G. Siesser (Editors), *Coccolithophores*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 161-178.
- Winter, A. and Siesser, W.G., 1994. Atlas of living coccolithophores. In: A. Winter and W.G. Siesser (Editors), *Coccolithophores*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 107-160.
- Wyrki, K., 1981. An estimate of equatorial upwelling in the Pacific. *Journal of Physical Oceanography* 11 (9), 1205-1214.
- Young, J.R. and Westbroek, P., 1991. Genotypic variation in the coccolithophorid species *Emiliania huxleyi*. *Marine Micropaleontology* 18 (1-2), 5-23. doi: 10.1016/0377-8398(91)90004-P.
- Young, J.R. and Ziveri, P., 2000. Calculation of coccolith volume and its use in calibration of carbonate flux estimates. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 47 (9-11), 1679-1700. doi: 10.1016/S0967-0645(00)00003-5.
- Ziveri, P., Baumann, K.H., Boeckel, B., Bollmann, J. and Young, J.R., 2004. Biogeography of selected Holocene coccoliths in the Atlantic Ocean. In: H.R. Thierstein and J.R. Young (Editors), *Coccolithophores: from molecular processes to a global impact*. Springer, Berlin-Heidelberg, Germany, pp. 403-428.

- Ziveri, P., de Bernardi, B., Baumann, K.H., Stoll, H.M. and Mortyn, P.G., 2007. Sinking of coccolith carbonate and potential contribution to organic carbon ballasting in the deep ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 54 (5-7), 659-675. doi: 10.1016/j.dsr2.2007.01.006.
- Ziveri, P. and Thunell, R.C., 2000. Coccolithophore export production in Guaymas Basin, Gulf of California: response to climate forcing. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 47 (9-11), 2073-2100. doi: 10.1016/S0967-0645(00)00017-5.
- Ziveri, P., Thunell, R.C. and Rio, D., 1995. Export production of coccolithophores in an upwelling region: Results from San Pedro Basin, Southern California Borderlands. *Marine Micropaleontology* 24 (3-4), 335-358. doi: 10.1016/0377-8398(94)00017-H.

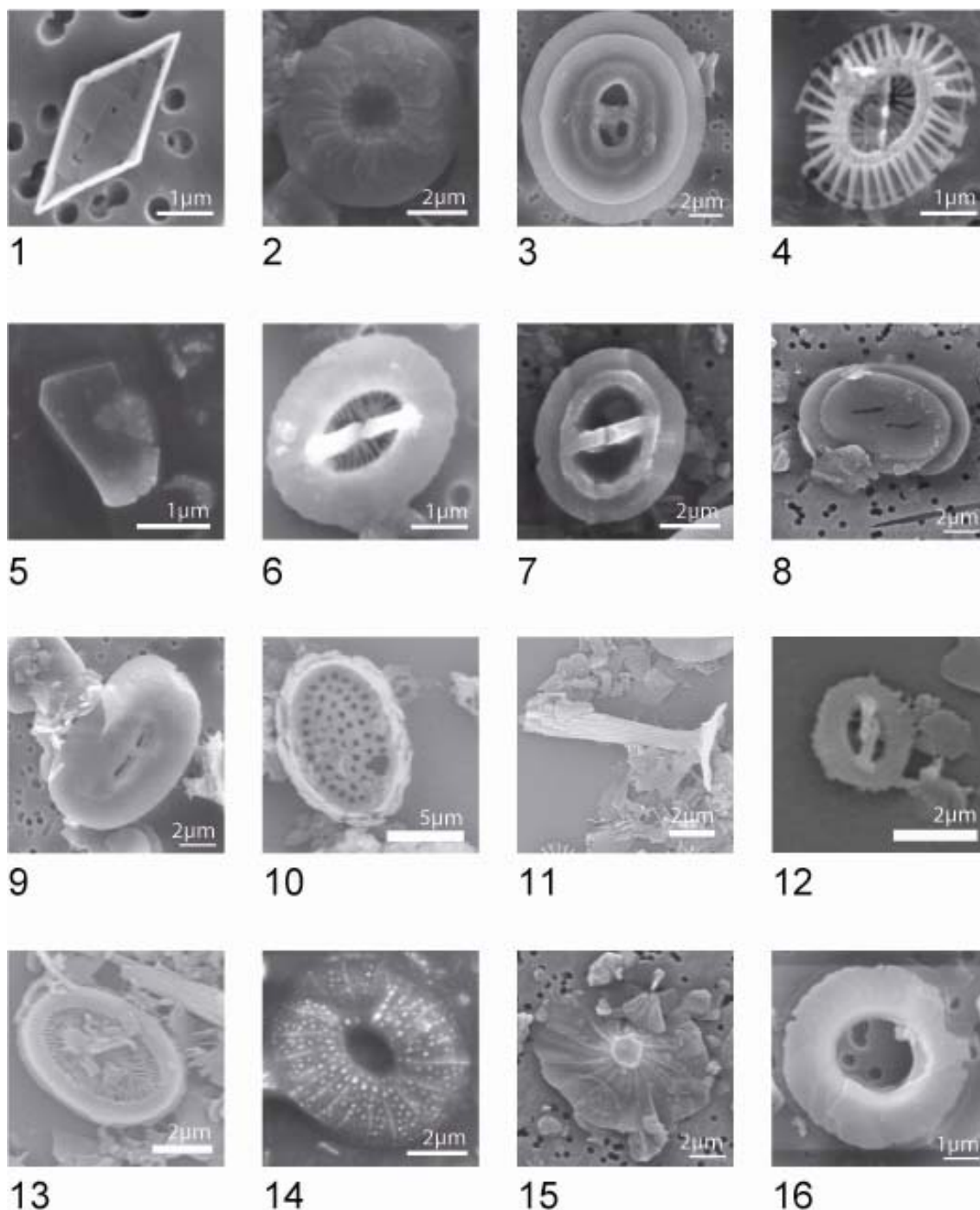


Plate I. SEM photographs taken at different magnifications (2000X, 5000X and 10000x): 1. *Calciosolenia murrayi* (sample GeoB-7118), 2. *Calcidiscus leptoporus* (GeoB-6424), 3. *Coccolithus pelagicus braarudii* (GeoB-7192), 4. *Emiliana huxleyi* (GeoB-7103), 5. *Florisphaera profunda* (GeoB-2213), 6. *Gephyrocapsa muelleriae* (GeoB-7192), 7. *Gephyrocapsa oceanica* (GeoB-7103), 8. *Helicosphaera wallichii* (proximal view Geo B-1514), 9. *Helicosphaera carteri* (distal view, GeoB-7118), 10. *Pontosphaera multipora* (GeoB-7118), 11. *Rhabdosphaera clavigera* (GeoB-5120), 12. "Small" *Gephyrocapsa* (GeoB-7118), 13. *Syracosphaera pulchra* (GeoB-7118), 14. *Umbellosphaera tenuis* type I (distal view, GeoB-2104), 15. *Umbellosphaera irregularis* (proximal view, GeoB- 5137), 16. *Umbilicosphaera sibogae* (GeoB-7118).

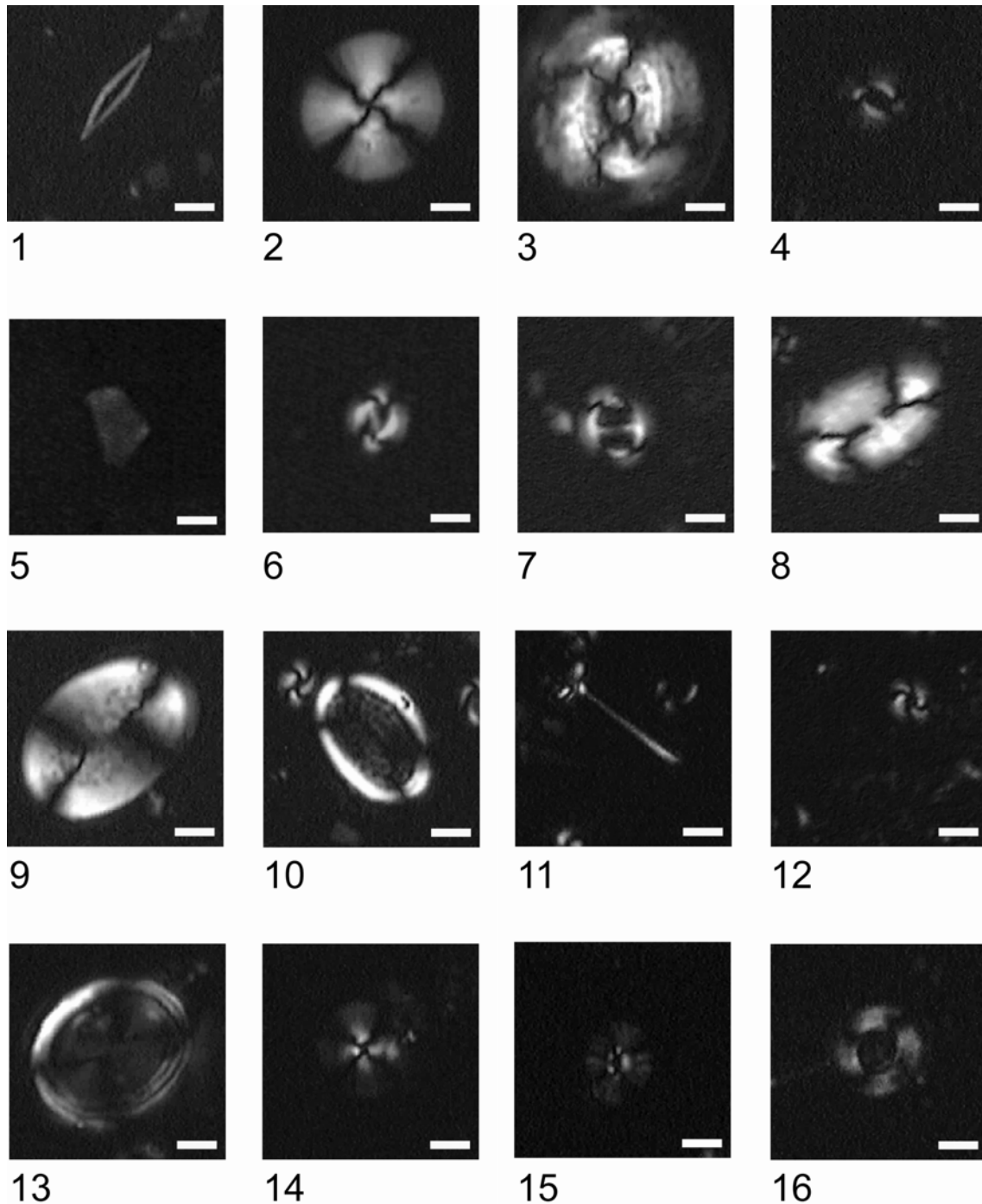


Plate II. LM photographs taken at a magnification of 1000X: 1. *Calciosolenia murrayi* (GeoB-2104), 2. *Calcidiscus leptoporus* (GeoB-7209), 3. *Coccolithus pelagicus* (GeoB-7209), 4. *Emiliana huxleyi* (GeoB-6407), 5. *Florisphaera profunda* (GeoB-2104), 6. *Gephyrocapsa muelleriae* (GeoB-7192), 7. *Gephyrocapsa oceanica* (GeoB-2104), 8. *Helicosphaera carteri* (GeoB-2104), 9. *Pontosphaera japonica* (GeoB-2104), 10. *Pontosphaera multipora* (GeoB-7118), 11. *Rhabdosphaera clavigera* (GeoB-2104), 12. "Small" *Gephyrocapsa* (*Gephyrocapsa* <3 μm) (GeoB-2104), 13. *Syracosphaera* spp. (GeoB-7118), 14. *Oolithotus* spp. (GeoB-2104), 15. *Umbellosphaera* spp. (GeoB-2104), 16. *Umbilicosphaera sibogae* (GeoB-2104).



**V. COCCOLITH
DISTRIBUTION PATTERNS**

V. Coccolith distribution patterns in surface sediments of equatorial and southeastern Pacific Ocean

Abstract. This study aims to contribute to a more detailed knowledge of the biogeography of coccolithophores in the equatorial and southeastern Pacific. Census data of fossil coccoliths are presented in a suite of core-top sediment samples from 5°N to 50.6°S and from 71°W to 93°W. Following standard preparation of smear slides, a total of 19 taxa were recognized in light microscopy and their relative abundances were determined for 134 surface sediment samples.

Considering the multivariate character of oceanic conditions and their effects on phytoplankton, an R-mode factor Principal Component Analysis was performed and three factors were retained. Factor 1, dominated by *Florisphaera profunda* and *Gephyrocapsa oceanica*, includes samples located under warm water masses and indicates the occurrence of calcite dissolution in the water column in the area offshore Chile. Factor 2 is related to cold, low-salinity surface-water masses from the Chilean upwelling, and is dominated by *Emiliania huxleyi*, *Gephyrocapsa* sp. <3µm, *Coccolithus pelagicus* and *Gephyrocapsa muellerae*. Factor 3 is linked to more saline, coastal upwelling areas where *Calcidiscus leptoporus* and *Helicosphaera carteri* are the dominant species.

Keywords: Coccolithophores; Surface sediment samples; Biogeography; Equatorial and southeastern Pacific.

Résumé. Cette étude représente une contribution à une meilleure connaissance de la biogéographie des coccolithophoridés dans le Pacifique équatorial et sud occidental. Une quantification des assemblages de coccolithes fossiles a été effectuée dans plusieurs échantillons de sédiments de surface, le long d'une transversale latitudinale de 5°N à 50.6°S et le long d'une bande longitudinale de 71°O à 93°O. Dix-neuf taxons ont été identifiés en microscopie optique et leurs abondances relatives ont été calculées dans 134 échantillons. Une Analyse en Composantes Principales a été appliquée à l'ensemble des données. Celle-ci a extrait trois facteurs. Le Facteur 1 est dominé par *Florisphaera profunda* et *Gephyrocapsa oceanica* et correspond aux échantillons de sédiments prélevés dans des régions caractérisées par des masses d'eaux chaudes. Le Facteur 1 définit également une région où une dissolution des carbonates a eu lieu au large du Chili. Le Facteur 2 est lié à des conditions de basse température et faible salinité des eaux de surface, en relation avec l'upwelling du Chili. Ce facteur reçoit une contribution importante de la part de *Emiliania huxleyi*, *Gephyrocapsa* sp. <3µm, *Coccolithus pelagicus* et *Gephyrocapsa muellerae*. Le Facteur 3, qui est représenté par *Calcidiscus leptoporus* et *Helicosphaera carteri*, correspond à des masses d'eaux à salinité plus élevée, en relation avec l'upwelling côtier.

Mots-clefs: Coccolithophoridés; Sédiments de surface; Biogéographie; Pacifique équatorial et sud occidental.

V.1.Introduction

The marine pelagic realm is the largest system on our planet, where only a few taxonomic groups and a relatively small number of species are responsible for most of the primary production (Baumann et al., 2004; Rost and Riebesell, 2004). Coccolithophores are a major component of the phytoplankton and the only calcareous primary producers that show a geographically widespread fossil preservation (Stoll and Ziveri, 2002). Accordingly, they can affect the global climatic system since they play a double role in the C cycle: as photosynthetic organisms (organic pump) and as calcite producers (inorganic counter-pump).

Coccolithophores live at different depths in the photic zone owing to their requirement of sunlight for photosynthesis (Winter, et al., 1994). Their distribution in the upper water column is influenced by surface oceanic circulation and different parameters such as temperature, salinity, and macro- and micro-nutrient availability. According to their life cycles, coccolithophore cells are surrounded by a coccosphere made of calcite plates (coccoliths) that after death are transported towards the oceanic floor as intact coccospheres or as individual coccoliths in faecal pellets, marine snow, or relatively large aggregate particles (Steinmetz, 1994). Although coccolith assemblages in sediments may be modified by selective destruction or dissolution, and may provide a distorted image of the living communities (Samtleben and Schröder, 1992; Baumann et al., 1999), knowledge about surface sediment distribution is a prerequisite for paleoecological and paleoceanographical studies of Quaternary sediments (Baumann et al., 2000; Boeckel et al., 2006).

Knowledge of the biogeography of coccolithophores is crucial for a better understanding of their biology and environmental preferences. However, only a few comprehensive compilations exist that include broad biogeographical regions and full assemblage studies (McIntyre and Bé, 1967; Okada and Honjo 1973; Okada and Honjo, 1975; Roth and Coulbourn, 1982; Winter et al., 1994; Ziveri et al., 2004). Okada and Honjo (1973) described the distribution of coccolithophores in the surface waters of the Northern and Central Pacific. They identified 90 species and established six coccolithophorid zones (Subartic, Transitional, Central North, Equatorial North, Equatorial South and Central South), in which they also traced a vertical zonation within the water column. Their study covered a broad area, the water samples collected from 50°N to 15°S. These findings were included in subsequent studies (Okada and McIntyre, 1977; Winter et al., 1994; Hagino and Okada, 2004). The spatial distribution of living coccolithophores has also been described in the equatorial current system of the western-central Pacific and in the east Australian current regime (Hagino, et al., 2000), and calcareous nannoplankton thanatocoenoses have been investigated in the Pacific seas around Japan (Tanaka, 1991) but, specifically, there is a lack of information about the biogeographical distribution of coccolithophores in the equatorial and southern Pacific.

This study aims to evaluate the distribution patterns of coccolithophorid

assemblages in surface sediments and to establish a Holocene biogeographical distribution in the equatorial and southeastern Pacific, taking into account that most of the samples are located along one of the largest major eastern boundary currents in the world: the Peru Current (Feldberg and Mix, 2002). This work provide new data that will improve our knowledge about biogeographical coccolithophores distribution already established for the Atlantic and northern Pacific (e.g., Ziveri et al., 2004; Boeckel et al., 2006).

V.2. Oceanographic settings

The zone of study covers a broad area from the Inter-Tropical Convergence Zone (ITCZ) to almost the Polar Front (between 15°N to 50.6°S; Fig. 5.1). The intense rainfall that accompanies the ITCZ decreases surface water salinity (Fig. 5.2), and increases stratification of the upper ocean waters off Panama, Colombia and Ecuador (Strub et al., 1998). Off southern Chile, strong westerly winds are accompanied by important rainfall and continental runoff, which generates a tongue of low-salinity water that spreads northward from the fjord region (Strub et al., 1998; Lamy et al., 2002). The Peru Current (PC) is the largest eastern boundary current in the World, and covers the majority of the study area (Fig. 1). Spreading along almost the entire west coast of South America, it is a major stream allowing the exchange of heat and nutrients between high and low latitudes in the Southern Pacific Ocean (Strub et al., 1998). The Peru Current represents the eastern portion of the southern anti-cyclonic subtropical gyre, flowing towards the equator at a speed of ~2 cm/s between 0 and 100 m depth (Shaffer et al., 1995) with an average transport of 15-20 SV (Wooster and Reid, 1963). Off southern Chile, cool waters from the Antarctic Circumpolar Current/West Wind Drift (WWD) impinge on the continent and form a transition zone between the southward-flowing Cape Horn Current (CHC) and the northward flowing PC. Here, the westerly winds induce important rainfall to the coastal mountains and the Andes, resulting in high fluvial sediment fluxes to the ocean (Lamy et al., 1998a; Lamy et al., 2001).

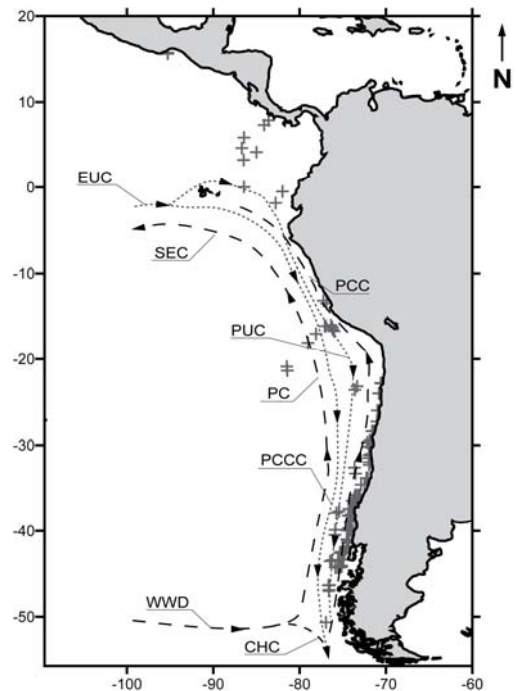


Figure 5. 1. Region of study and location of the 134 surface sediment samples (marked with a cross) analyzed. Major surface and subsurface oceanic circulation patterns in the South Pacific Ocean are indicated. Major surface currents (black dashed lines): West Wind Drift (WWD), Cape Horn Current (CHC), Peru Current (PC) Peru Coastal Current (PCC) and South Equatorial Current (SEC). The subsurface currents (dotted lines) are the Peru-Chile Countercurrent (PCCC), the Peru Undercurrent (PUC), and the Equatorial Undercurrent (EUC). Modified from Feldberg and Mix (2002), and Strub et al. (1998).

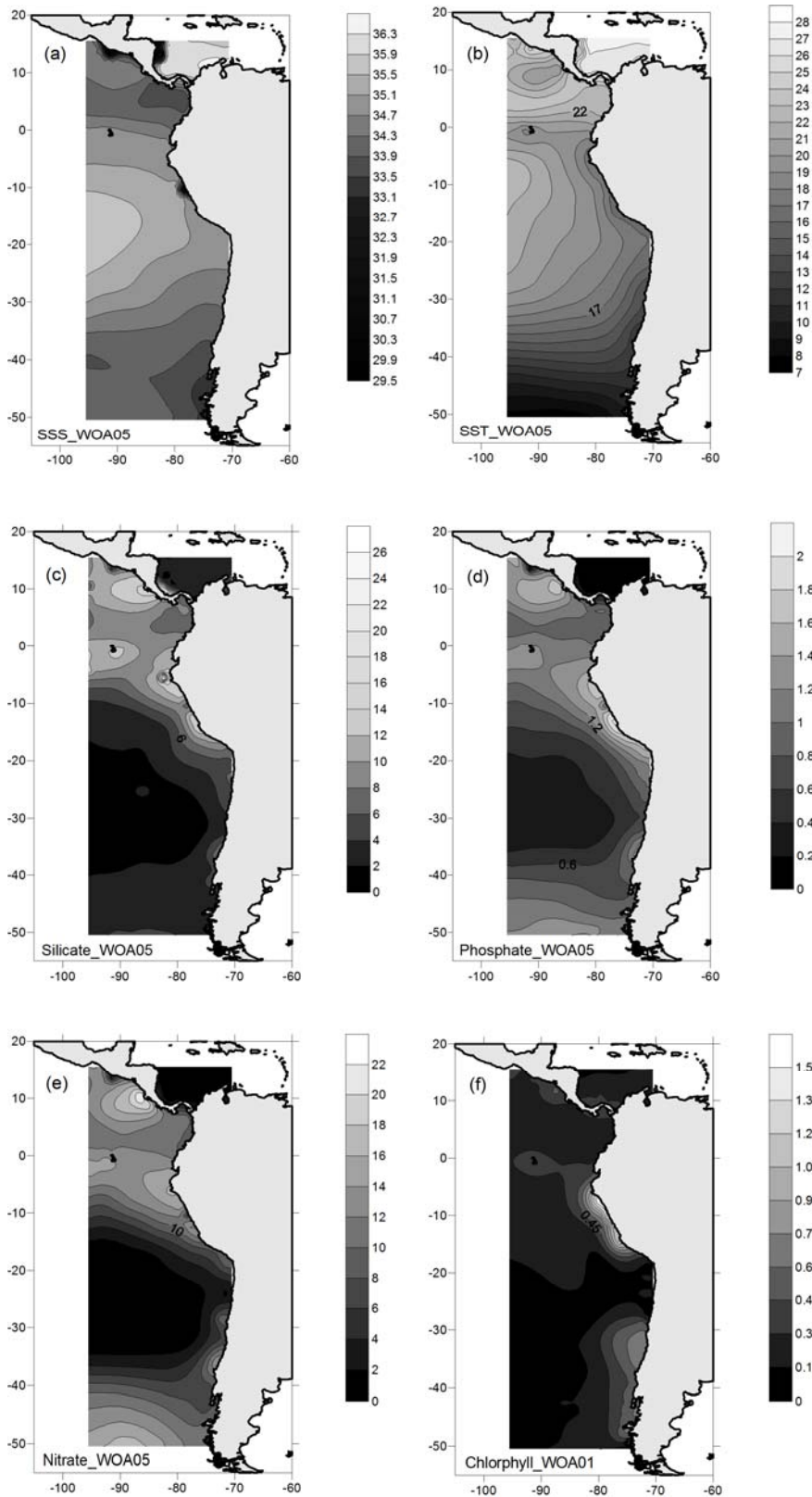


Figure 5. 2. Physical, chemical and biological variables in the study area; (a) mean annual Sea Surface Salinity (SSS in PSU), (b) Sea Surface Temperature (SST in °C), (c) silicate (micromole/l), (d) phosphate (micromole/l), (e) nitrate (micromole/l) and (f) chlorophyll concentration (micrograms/l) expressed as an average from 0m to 75 m water depth. Data from the World Ocean Atlas 2005 (Antonov et al., 2006; Garcia et al., 2006; Locarnini et al. 2006) and from the World Ocean Atlas, 2001 (Conkright and Boyer, 2002; Levitus, 1982).

Coastal upwelling driven by southerly winds along the coast of central Chile and Peru brings cold, nutrient-rich waters to the sea surface along the coast of Chile and Peru towards the equator (Wyrтки, 1981; Bryden and Brady, 1985; Strub et al., 1998; Fig. 5.2). Phytoplankton biomass is high throughout the year in the coastal upwelling system (Rojas de Mendiola, 1981). The sites of high productivity are often associated with capes and adjacent bays off Peru (i.e., at 6°, 9°, 12°, 15°S) (Zuta and Guillen, 1970; Rojas de Mendiola, 1981; Thomas et al., 2001) as well as off northern Chile (at 23°, 27°, 30°, 33° and 35-38°S; Strub et al., 1998). A majority of the upwelled waters come from the Poleward Undercurrent (PUC), also known as the Gunther Undercurrent. The PUC is located mainly between depths of 50 m and 300 m, and is especially strong at depths close to 150 m off Peru (Huyer et al., 1991).

Inshore of the Peru Current is the Peru-Chile Countercurrent (PCCC) (Fig. 5.1), a weak and irregular surface current flowing to the south and located approximately 200 km offshore (Huyer et al., 1991). This current transports relatively warm waters southwards, and separates the PC from its coastal branch, the Peru Coastal Current (PCC). Close to 5°S, the PC is deflected away from the coast to become part of the South Equatorial Current (SEC; Wyrтки, 1965). Beneath the SEC lies the Equatorial Undercurrent (EUC), which flows eastward across the Pacific at depths of 200-250 m. The upper portion of this current is the source of the 19-24°C water upwelling along the equator near the Galapagos (Wyrтки, 1981). The lower portion of the current continues eastward, upwelling cold water (11-14°C) off the coast of Peru (Toggweiler et al., 1991). Both the SEC and EUC contribute to the equatorial cold tongue, which extends westward to 130°W (Wyrтки, 1965). Further offshore beneath the Peru Current, the PUC is a deeper and slower current flowing southwards, located between 100 m and 400 m depth (Shaffer et al., 1995) (Fig. 5.1). The PUC, which originates in the EUC near the Galapagos Islands, is characterized by cold temperatures, high salinities, and low dissolved oxygen (Wyrтки, 1965; Strub et al., 1998).

Station	Latitude (S -, N +)	Longitude (W-, E +)	Water depth (m)	Coccoliths per visual field	Preservation (Flores y Marino, 2002)	<i>Florisphaera profunda</i>	<i>Calcidiscus leptoporus</i>	<i>Helicosphaera carteri</i>	<i>Gephyrocapsa oceanica</i>	<i>Gephyrocapsa muelleriae</i>	<i>Syracosphaera</i> spp.	<i>Umbellosphaera</i> spp.	<i>Umbellosphaera</i> spp.	<i>Calciolosolenia</i> sp.	<i>Pontosphaera</i> spp.	<i>Coccolithus pelagicus</i>	<i>Rhabdosphaera clavigera</i>	<i>Oolithus</i> sp.	<i>Emiliania huxleyi</i>	Others	<i>Gephyrocapsa</i> <3 µm
Geo B 7103	-22.87	-70.54	-889.00	4.05	G	22.8	12.0	5.4	18.6	10.1	0.2	0.5	0.0	0.0	0.0	0.2	0.0	0.0	11.3	0.9	17.9
Geo B 7104	-22.87	-70.49	-312.00	3.31	M	23.6	1.8	9.1	17.8	11.8	0.0	0.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.3	2.1	13.0	0.3	19.6
Geo B 7106	-22.80	-70.61	-1351.00	1.95	G	58.6	7.9	0.0	9.8	7.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.9	5.1	1.9	8.8
Geo B 7108	-22.84	-70.58	-1006.00	2.92	P/M	7.1	7.3	3.1	1.8	9.4	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	4.5	0.0	0.0	22.8	0.0	43.7
Geo B 7112	-24.03	-70.82	-2508.00	2.47	M/G	39.0	10.9	1.4	13.6	11.3	0.5	0.2	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	8.3	0.2	14.3
Geo B 7114	-24.00	-70.83	-1395.00	5.39	M	36.6	9.4	1.9	7.7	10.4	0.7	0.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	0.0	13.3	0.2	18.8
Geo B 7116	-26.00	-71.00	-1996.00	11.22	M	12.5	29.2	7.0	11.6	10.1	0.2	2.9	0.5	0.0	0.2	0.5	0.0	0.0	8.7	1.4	15.2
Geo B 7118	-26.00	-70.81	-460.00	6.34	M/G	13.5	9.2	9.0	14.2	10.8	1.8	2.3	0.2	0.5	0.2	0.0	0.0	0.0	12.8	0.9	24.5
Geo B 7119	-26.00	-70.87	-954.00	8.19	M	22.4	22.4	4.8	8.8	11.8	0.5	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	12.9	0.2	15.9
Geo B 7121	-26.00	-70.90	-1442.00	8.96	M	20.0	27.1	5.5	9.1	6.8	0.2	1.6	0.2	0.0	0.2	0.2	0.2	0.0	12.8	0.5	15.5
Geo B 7122	-26.00	-70.84	-673.00	4.70	M	18.9	22.3	7.0	13.4	9.4	0.0	2.8	0.0	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0	8.5	0.6	16.8
Geo B 7123	-27.29	-71.05	-557.00	2.60	M	13.1	11.0	5.2	10.6	13.6	0.7	2.3	0.5	0.0	0.2	0.0	0.2	0.0	12.9	0.0	29.6
Geo B 7127	-28.38	-71.47	-1462.00	6.54	M	16.7	30.1	11.2	14.3	7.5	0.2	0.5	0.0	0.0	0.2	0.0	0.2	0.0	7.5	0.5	10.9
Geo B 7129	-28.42	-71.33	-476.00	4.56	M/G	9.6	12.8	13.3	11.8	14.0	0.5	1.7	0.2	0.0	0.2	0.0	0.5	0.0	16.5	0.0	18.7
Geo B 7130	-28.42	-71.61	-2080.00	9.68	M/G	10.6	29.6	12.7	10.1	6.1	0.0	1.9	0.0	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0	16.0	0.2	12.7
Geo B 7131	-28.38	-71.50	-1650.00	15.43	M	16.7	21.3	9.3	4.6	15.7	0.0	0.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	13.9	0.9	16.7
Geo B 7132	-29.47	-71.89	-3253.00	5.67	M	8.1	42.3	11.1	14.5	7.5	0.0	1.1	0.0	0.0	0.0	1.1	0.0	0.0	5.9	1.1	7.2
Geo B 7133	-29.38	-71.64	-635.00	6.63	M	23.1	14.6	12.1	7.5	10.6	0.0	2.0	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	14.6	1.5	13.6
Geo B 7134	-29.72	-71.77	-1888.00	5.63	M/G	15.3	23.8	7.8	15.6	13.6	0.2	0.9	0.0	0.0	0.4	0.2	0.2	0.0	9.1	0.2	12.7
Geo B 7135	-29.67	-71.68	-1432.00	6.18	M	13.0	26.1	9.4	10.3	11.0	0.0	2.0	0.0	0.0	0.0	0.2	0.2	0.0	7.2	0.9	19.6
Geo B 7136	-29.72	-72.17	-3189.00	18.86	M/G	19.0	23.1	4.8	10.8	13.5	0.2	1.9	0.0	0.0	0.0	1.2	0.0	0.0	11.3	0.7	13.3
Geo B 7137	-30.17	-71.73	-1199.00	11.89	M	12.3	22.6	10.3	11.3	13.7	0.2	0.7	0.0	0.0	0.2	0.7	0.0	0.0	10.6	0.0	17.3
Geo B 7138	-30.13	-71.87	-2733.00	7.12	M/G	16.6	34.0	3.0	12.3	12.1	0.0	0.6	0.0	0.0	0.0	1.3	0.2	0.0	6.8	0.9	12.1
Geo B 7139	-30.20	-71.98	-3267.00	7.45	M/G	13.8	24.0	6.8	19.2	12.0	0.2	0.4	0.0	0.0	0.2	0.4	0.2	0.0	7.2	0.4	15.1
Geo B 7140	-31.00	-71.75	-345.00	0.00	?																
Geo B 7141	-31.09	-71.75	-301.00	2.00	M	15.7	7.6	10.9	9.4	15.9	0.0	1.1	0.0	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0	11.5	0.0	27.7
Geo B 7142	-31.18	-71.75	-481.00	6.55	M	18.5	12.6	11.3	12.6	16.5	0.0	0.5	0.0	0.0	0.2	0.2	0.0	0.0	9.6	0.0	18.0
Geo B 7144	-31.16	-71.97	-1961.00	11.97	M	12.6	22.0	11.2	6.9	13.4	0.2	1.7	0.0	0.0	0.0	1.2	0.0	0.0	12.4	0.0	18.4
Geo B 7146	-31.97	-71.63	-183.00	2.33	M	6.7	7.9	21.1	17.0	14.6	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.2	0.0	0.0	5.3	0.0	26.1
Geo B 7147	-31.98	-71.67	-398.00	4.82	P/M	15.3	9.4	10.0	9.8	15.7	0.2	2.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	11.8	0.0	25.8
Geo B 7148	-31.97	-71.93	-2289.00	9.41	G	10.6	21.3	10.2	11.0	13.8	0.4	0.8	0.0	0.0	0.2	1.7	0.0	0.0	12.5	0.6	16.9
Geo B 7149	-31.48	-72.00	-3086.00	14.17	M	23.5	7.8	1.4	8.0	13.2	0.2	2.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	25.9	0.0	17.9
Geo B 7150	-32.28	-71.95	-1591.00	11.02	M/G	12.9	19.8	7.0	8.6	14.1	0.2	1.5	0.0	0.0	0.0	0.4	0.0	0.0	14.3	0.0	21.1
Geo B 7152	-33.80	-72.11	-420.00	3.08	P/M	13.6	8.9	3.5	13.3	24.3	0.0	0.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	13.1	0.2	22.2
Geo B 7153	-33.80	-72.16	-863.00	2.16	P	13.4	19.6	4.0	23.0	19.1	0.2	0.2	0.0	0.0	0.0	0.7	0.0	0.0	6.9	1.0	11.9
Geo B 7154	-33.80	-72.27	-1385.00	6.68	M	9.9	11.5	2.3	21.9	18.7	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0	0.9	0.2	0.0	14.1	0.5	19.6
Geo B 7155	-34.58	-72.89	-2746.00	5.67	P/M	14.3	9.7	2.2	32.4	14.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.7	0.0	0.0	8.5	1.7	16.7
Geo B 7156	-34.58	-72.51	-1247.00	1.72	M	16.8	9.2	0.0	16.0	19.8	0.0	1.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	9.2	6.1	21.4
Geo B 7157	-35.78	-73.59	-2107.00	2.46	M	13.3	7.4	0.0	20.7	17.0	0.0	0.7	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	15.0	0.2	24.6
Geo B 7158	-35.78	-73.48	-1563.00	2.70	M/G	19.4	8.2	0.0	23.6	14.2	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0	0.5	0.0	0.0	12.7	0.7	20.1
Geo B 7167	-36.45	-73.91	-2060.00	1.13	M	20.4	8.0	0.0	9.7	17.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.8	17.7	3.5	21.2
Geo B 7169	-37.40	-74.32	-3249.00	3.68	G	19.8	5.7	0.7	13.1	17.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.5	0.0	0.7	17.0	2.0	23.2
Geo B 7171	-37.40	-73.95	-1386.00	2.31	M	19.9	5.2	0.0	12.6	20.3	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	0.0	0.4	14.7	2.2	23.8
Geo B 7172	-42.41	-74.79	-297.00	2.53	M	5.5	10.3	0.8	5.5	16.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.4	7.9	0.0	1.6	23.3	0.0	28.5
Geo B 7175	-42.45	-75.21	-1973.00	34.96	M/G	3.5	13.9	1.5	3.7	13.9	0.7	0.0	0.0	0.0	0.0	1.7	0.0	0.2	29.6	0.0	31.1
Geo B 7177	-42.58	-74.84	-905.00	18.36	M/G	5.2	4.5	0.7	7.7	14.1	0.2	0.2	0.0	0.0	0.0	3.2	0.0	0.5	25.2	0.2	38.1
Geo B 7179	-42.57	-75.34	-2760.00	32.32	M/G	7.2	13.1	0.2	8.4	17.1	0.5	0.7	0.0	0.0	0.0	1.2	0.0	0.5	23.0	0.5	27.5
Geo B 7180	-43.37	-75.57	-3485.00	4.92	M/G	12.7	8.8	0.9	8.8	9.7	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	16.2	0.0	1.2	15.5	0.7	25.2

Table V. Position, depth, preservation (VG = excellent, G = good, M = moderate and P = poor), coccoliths per field of view and relative abundances of coccolithophore taxa for each of the investigated surface sediment samples. Samples barren of coccoliths are indicated in grey.

Capítulo V: Coccolith distribution patterns in surface sediments

Station	Latitude (S -, N +)	Longitude (W -, E +)	Water depth (m)	Coccoliths per visual field	Preservation (Flores y Marino, 2002)	<i>Florisphaera profunda</i>	<i>Calcidiscus leptoporus</i>	<i>Helicosphaera carteri</i>	<i>Gephyrocapsa oceanica</i>	<i>Gephyrocapsa muellerae</i>	<i>Syracosphaera</i> spp.	<i>Umbellosphaera</i> spp.	<i>Umbellosphaera</i> spp.	<i>Calciolosia</i> sp.	<i>Pontosphaera</i> spp.	<i>Coccolithus pelagicus</i>	<i>Rhabdosphaera clavigera</i>	<i>Oolithotus</i> sp.	<i>Emiliania huxleyi</i>	Others	<i>Gephyrocapsa</i> <3 µm
Geo B 7181	-43.37	-75.28	-1212.00	7.52	M/G	7.1	14.2	4.4	9.5	12.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	11.5	0.0	2.0	17.5	0.0	20.6
Geo B 7182	-43.37	-74.92	-301.00	2.34	M	4.7	11.5	1.7	14.1	17.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	10.3	0.0	4.3	15.0	0.4	20.1
Geo B 7183	-44.06	-75.13	-444.00	4.98	M	9.3	6.8	2.0	3.6	10.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	6.8	0.0	0.0	11.3	1.1	48.5
Geo B 7186	-44.15	-75.16	-1171.00	15.10	M/G	3.5	9.3	2.0	6.4	16.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	6.2	0.0	1.5	25.6	0.9	28.0
Geo B 7187	-44.20	-75.17	-476.00	6.66	P/M	5.1	8.5	1.0	9.4	24.7	0.2	0.0	0.2	0.0	0.0	5.3	0.0	1.0	17.9	0.5	26.2
Geo B 7189	-44.28	-75.39	-868.00	9.04	M/G	3.6	9.1	0.7	6.5	16.3	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0	6.3	0.2	1.4	20.4	0.7	34.4
Geo B 7190	-44.28	-75.86	-3285.00	2.98	G	15.1	15.1	1.0	15.1	15.4	0.0	0.3	0.3	0.0	0.0	5.4	0.0	0.0	14.1	0.7	17.4
Geo B 7191	-44.28	-75.59	-1939.00	17.65	P/M	6.2	9.6	2.2	7.1	17.7	0.2	0.2	0.0	0.0	0.0	5.7	0.0	0.0	18.7	0.7	31.5
Geo B 7192	-44.09	-75.36	-1014.00	15.22	M/G	3.2	5.8	3.2	11.7	15.8	0.7	0.5	0.0	0.0	0.0	4.1	0.0	3.6	19.0	1.2	31.1
Geo B 7194	-41.42	-74.43	-308.00	3.55	P	4.5	4.5	1.7	18.3	18.9	0.0	0.8	0.0	0.0	0.0	3.9	0.0	4.8	17.2	3.9	21.4
Geo B 7195	-41.20	-74.42	-209.00	3.72	M	4.0	3.5	1.7	2.1	16.3	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0	1.7	0.0	0.0	38.0	0.0	32.3
Geo B 7197	-41.00	-74.55	-816.00	4.47	P/M	3.5	3.1	0.5	3.5	14.6	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	2.8	0.0	0.0	32.5	0.2	39.1
Geo B 7198	-38.17	-74.38	-2287.00	0.90	P	10.3	6.5	1.6	12.5	21.7	1.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.5	0.0	0.0	15.2	0.0	30.4
Geo B 7199	-38.20	-74.33	-1673.00	0.00	P																
Geo B 7207	-38.00	-73.36	-2236.00	2.60	P/M	11.1	3.7	0.0	8.8	9.8	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	3.7	0.0	0.0	18.2	1.2	43.2
Geo B 7209	-38.98	-74.16	-1525.00	6.69	M	1.9	7.7	0.5	9.2	15.2	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	1.7	0.0	0.0	22.4	0.0	41.2
Geo B 7211	-39.93	-74.27	-890.00	11.23	M	4.3	6.4	3.0	4.3	14.2	0.9	0.7	0.0	0.0	0.0	1.1	0.0	0.0	26.3	0.0	38.8
Geo B 7212	-39.70	-74.38	-1469.00	4.53	M	7.9	4.4	2.3	5.1	7.9	0.5	0.2	0.0	0.0	0.0	0.9	0.0	0.0	23.0	0.0	47.7
Geo B 7213	-39.73	-74.28	-1190.00	6.77	M	5.5	8.0	1.6	4.5	7.0	0.9	0.0	0.0	0.0	0.0	3.2	0.0	0.0	26.8	0.0	42.5
Geo B 7214	-39.88	-74.17	-772.00	4.70	P/M	3.4	5.4	3.4	2.2	10.0	0.7	0.5	0.0	0.0	0.0	2.4	0.0	0.0	24.2	0.0	47.7
Geo B 7215	-38.82	-74.06	-498.00	3.63	M	6.0	3.6	1.4	4.3	7.7	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0	1.7	0.0	0.0	21.1	0.0	53.7
Pacifico Me 04 mc4	15.65	-95.28	-725.00	8.53	M	14.5	4.4	4.1	41.4	11.3	0.0	1.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.7	2.8	19.5
Pacifico Me 07 mc3	15.71	-95.29	-577.00	10.00	G/VG	13.5	1.4	2.6	56.3	5.8	0.7	1.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.5	3.0	0.0	14.9
Pacifico Me 08 mc3	15.58	-95.28	-1079.00	1.31	M	15.6	4.3	0.0	55.4	8.9	0.0	0.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.8	4.0	9.5
Pacifico Me 14 mc7	5.85	-86.45	-2045.00	11.00	G	35.9	4.3	3.6	24.6	4.5	0.2	3.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	1.9	0.7	20.8
Pacifico Me 15 mc4	4.61	-86.70	-904.00	6.88	G	51.5	2.5	1.6	13.9	2.5	1.8	2.9	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	8.5	0.2	14.3
Pacifico Me 20 mc2	3.21	-86.49	-2675.00	42.40	G	30.0	3.8	0.9	24.3	5.4	0.0	5.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	5.2	0.0	24.8
Pacifico Me 21 mc7	0.02	-86.46	-2942.00	61.71	G	40.0	4.4	1.2	26.4	5.8	0.0	1.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.5	0.5	17.8
Pacifico Me 25 mc2	-1.85	-82.79	-2203.00	78.17	G	12.2	6.6	1.9	36.9	5.8	0.0	0.6	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	8.5	1.1	26.0
Pacifico Me 29 mc7	-0.51	-82.00	-1343.00	14.65	G	45.6	2.0	0.4	15.6	4.6	0.9	2.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	14.1	0.9	13.4
Pacifico Me 38 mc1	7.32	-84.11	-1003.00	11.60	G	22.2	3.9	5.9	25.9	9.1	0.0	1.0	0.0	0.0	0.0	0.2	0.0	0.2	5.2	0.0	26.4
Pacifico Me 41 mc7	7.86	-83.61	-1370.00	2.33	P/M	47.6	1.4	0.2	18.1	12.4	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	4.0	1.0	15.0
Pacifico RR 01 mc4	-50.65	-76.96	-3964.00	3.43	M	3.3	46.2	7.3	1.7	4.3	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	2.4	0.0	0.0	5.9	1.7	27.0
Pacifico RR 04 mc5	-47.00	-76.62	-3354.00	1.69	M	6.6	29.5	3.6	1.8	8.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	0.0	0.0	7.3	0.2	41.8
Pacifico RR 10 mc2	-46.32	-76.54	-2879.00	2.78	M	3.7	16.1	4.5	0.0	11.6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.0	0.0	0.0	8.7	0.4	50.0
Pacifico RR 20 mc4	-39.97	-74.47	-1055.00	2.15	P	4.6	9.0	1.0	3.4	14.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	6.1	0.0	0.0	8.6	1.0	51.8
Pacifico RR 22 mc3	-40.01	-74.12	-430.00	1.03	P	10.3	6.0	0.0	6.9	11.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	2.3	0.0	0.0	9.5	1.4	52.4
Pacifico RR 24 mc3	-41.30	-74.32	-246.00	0.54	M	5.1	6.3	2.5	2.5	10.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	3.2	0.0	0.0	11.4	0.6	58.2
Pacifico RR 25 mc2	-39.89	-75.89	-4087.00	0.00	?																
Pacifico RR 29 mc2	-37.85	-75.75	-4051.00	0.00	P																
Pacifico RR 34 mc5	-36.53	-73.45	-133.00	0.00	?																
Pacifico RR 42 mc1	-36.17	-73.68	-1028.00	0.93	M	31.1	2.3	0.5	20.5	11.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.5	0.0	0.0	7.3	0.9	26.0
Pacifico RR 46 mc1	-33.28	-73.53	-3852.00	7.56	G	27.1	12.8	1.8	23.3	5.6	0.0	0.2	0.0	0.0	0.2	0.2	0.0	0.0	8.3	0.0	20.4
Pacifico RR 48 mc4	-32.59	-73.65	-3920.00	10.80	M	26.4	26.6	0.7	16.9	7.0	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0	4.3	0.0	0.0	4.7	0.5	12.6
Pacifico RR 50 mc2	-23.61	-73.61	-3396.00	24.06	VG	37.9	24.2	0.2	4.2	6.1	0.0	2.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	7.8	0.5	16.9
Pacifico RR 52 mc3	-23.19	-73.35	-3418.00	51.75	G	32.4	30.4	0.0	12.1	4.3	0.0	3.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.8	1.2	10.6
Pacifico RR 54 mc2	-21.36	-81.44	-1323.00	51.75	VG	19.1	13.0	1.7	1.7	5.3	0.5	4.1	0.2	0.2	0.0	0.0	2.4	0.0	34.3	0.0	17.4
Pacifico RR 60 mc1	-20.88	-81.50	-2480.00	275.33	VG	9.2	14.0	1.5	1.9	4.1	1.7	6.3	0.2	0.5	0.0	0.0	1.7	0.2	37.0	0.0	21.5
Pacifico RR 62 mc2	-18.09	-79.04	-2937.00	159.27	VG	12.8	15.8	1.8	12.3	6.4	0.5	2.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.7	0.0	28.8	0.7	17.6
Pacifico RR 64 mc3	-17.04	-78.11	-2930.00	51.00	G	20.5	19.4	2.2	28.5	4.6	0.0	1.5	0.0	0.0	0.0	0.4	0.0	0.0	12.0	0.9	10.0
Pacifico RR 66 mc3	-16.13	-77.10	-2575.00	3.64	M	36.0	7.4	0.9	21.7	5.3	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0	1.2	0.0	0.0	9.2	3.2	14.8
Pacifico RR 70 mc3	-16.73	-76.01	-4124.00	0.02	?																
Pacifico RR 74 mc1	-16.24	-76.24	-3476.00	0.00	?																
Pacifico RR 77 mc1	-16.13	-76.98	-2588.00	2.78	M	42.3	6.5	0.2	30.8	5.6	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0	0.5	0.0	0.0	3.5	5.4	4.9
Pacifico RR 80 mc7	-13.48	-76.89	-448.00	0.69	M	22.5	5.1	1.4	18.1	6.5	0.0	0.7	0.0	0.0	0.0	1.4	0.0	0.0	15.9	0.0	28.3

Table V. (Continuation). Position, depth, preservation (VG = excellent, G = good. M = moderate and P = poor), coccoliths per field of view and relative abundances of coccolithophore taxa for each of the investigated surface sediment samples. Samples barren of coccoliths are indicated in grey.

V.3. Material and methods

V.3.1. Core-top samples

The samples analysed were recovered during three cruises: Génesis III RR9702A, NEMO-Me0005A and PUCK: Valparaiso-Talcahuano; 88 of these samples were from multicorers (GeoB 7xxx), while 46 were from boxcorers (RR-xx and Me-xx) (Table V). For the analysis of coccolithophores, the uppermost undisturbed centimetre was sampled from core-tops recovered from depths ranging between 120 m and 4124 m (Fig. 5.1). The same surface samples have also been used to characterize upwelling and productivity offshore Chile with planktic foraminifera (Mohtadi et al., 2005), and environmental properties with diatoms (Abrantes et al., 2007). The sample distribution is rather patchy, with samples concentrating at intermediate latitudes in eutrophic areas offshore Chile. The temporal resolution of samples is unknown, so it could range from few centuries to several thousand years. However, to provide a general idea about ages a table with sedimentation rates is presented in this work (Table VI). Since almost none of the surface sediments has been dated, the age and sedimentation rates of the sites studied here has to be estimated by extrapolation of adjacent core locations from previous studies (Marchant, 1997; Lamy et al., 1998b; Lamy et al., 1999; Lamy et al., 2001; Mohtadi and Hebbeln., 2004; Mohtadi et al., 2007; Pena et al., 2008). Sedimentation rates for recent sediments diverge considerably, ranging from 0.044 m/kyr at site ODP 1240 (Pena et al., 2008), located on the northern flank of the Carnegie Ridge (0° 1.31'N, 86° 27.76'W), to 1.8-4 m/kyr at site GeoB 7186-3 (Mohtadi et al., 2007) from the continental slope offshore Chile (44° 8.96'S, 75° 9.49'W; Fig. 5.3.1). These estimations were taken from the age model of different cores based on the youngest ¹⁴C AMS datations (although in some cases the first sample dated corresponds to an age older than 10 ky, e.g. GeoB 3375 or GeoB 3302). Focusing on offshore Chile, where more data are available, the lowest sedimentation rates correspond to the northern flank of the upwelling system (from ~18°S to ~35.5°S) and the highest ones are found in the southern part of the study area. These differences reflect the distinct sedimentation regimes (eolian *versus* fluvial), and point to the increase in dilution due to high terrigenous input from the continent, already noted by Hebbeln et al. (2000) and Mohtadi et al. (2005).

Different sample preparation techniques, methods have been used by several authors (McIntyre and Bé, 1967; Okada and Honjo, 1973; Backman and Shackleton, 1983; Wei, 1988; Beufort, 1991; Okada 1992; Henrikson, 1993; Williams and Bralower, 1995; Andruleit, 1996; Flores and Sierro, 1997; Bollmann et al., 1999; Koch and Young, 2007). The use of different methods may result in biased estimations of nannofossil quantities (Bollmann et al., 1999; Geisen et al., 1999; Bollmann et al., 2002) and makes difficult to compare results obtained with different techniques (Herrle and Bollmann, 2004; Henderiks and Törner, 2006). Hence the establishment of a worldwide database of surface sediment samples is not easy. To ensure the homogeneity and reproducibility of coccolith countings, in this work the following method was used, specifically

completed by auxiliary methodologies of analysis (filtering and the use of SEM). Smear slides were prepared following the procedures of Backman and Shackleton (1983), and Flores and Sierro (1997). Coccolith identification was done using a Leica DMRXE® and a Nikon Eclipse 80i® polarized microscope at a magnification of 1000X, occasionally 1250X, and at least 400 coccoliths per sample were counted.

Core	Latitude	Longitude	Latitude total	Longitude total	Depth (m)	Sedimentation rate (m/ka)	Reference
Site ODP 1240	0° 1.31'N	86° 27.76' W	0.02	-86.46	2921	0.04	Pena et al., 2008
GeoB 7112-5	24° 1.99'S	70° 49.41'W	-24.03	-70.82	2507	0.17	Mohtadi and Hebbeln., 2004
GeoB 3375 (*)	27° 28'S	71°15'W	-27.47	-71.25	1947	0.08	Lamy et al., 1998b
GeoB 7139-2	30° 12'S	71° 58.99'W	-30.20	-71.98	3267	0.09	Mohtadi and Hebbeln., 2004
GIK 17748-2	32° 45'S	72° 2'W	-32.75	-72.03	2545	0.09	Lamy et al., 1999 (based on Marchant 1997)
GeoB 3302 (*)	33° 13'S	72° 06'W	-33.22	-72.10	1498	0.06	Lamy et al., 1999
GeoB 3313	41° 00'S	74° 27'W	-41.00	-74.45	852	1.25	Lamy et al., 2001
GeoB 7186-3	44° 8.96'S	75° 9.49'W	-44.15	-75.16	1169	1.8-4	Mohtadi et al., 2007

Table VI. Sedimentation rates from different regions of the study area calculated with data derived from different works (Marchant, 1997; Lamy et al., 1998b; Lamy et al., 1999; Lamy et al., 2001; Mohtadi and Hebbeln., 2004; Mohtadi et al., 2007; Pena et al., 2008). Cores in which the first sample dated corresponds to an age older than 10 ky are marked with an asterisk. Remarks: In core GIK 17748-2, the uppermost 13 cm of the core is missing (Stoffers et al., 1992); in GeoB 3302, sedimentation rates vary between ~5 and 20 cm/kyr for the Holocene, and in core GeoB 3313 sedimentation rates are on average in the range of 1 m/kyr.

Carbonate calcium dissolution in the deeper waters can modify the taxonomic composition of recent planktonic microfossil assemblages (Thierstein, 1980), so the location of the present-day lysocline was taken into account in this work. Studies of surface sediments from the South Pacific suggest a present-day Carbonate Compensation Depth (CCD) at ~4500 m depth, and a Carbonate Lysocline (CL) at ~3600-3800 m depth (Hebbeln et al., 2000). These data are broadly in accordance with data from other authors and from other regions: southern Pacific (CL: ~3500 m, CCD: ~4100 m; Broecker and Broecker, 1974; Berger et al., 1976), western Pacific (CL: 3500 m, CCD: 4800 m; Berger et al., 1982), equatorial Pacific (CL: 3800–4000 m; Thompson, 1976; Farrell and Prell, 1989), and the Peru Basin (CL: 3700 m, CCD: 4300 m; Weber et al., 1995). In our study, all the samples considered were located above the present-day lysocline. Only 3 samples at depths between 3500 and 4000 m were considered owing to their acceptable coccolith preservation, estimated by means of microscopic observation. Samples located below 4000 m were bare of coccoliths, and were therefore excluded.

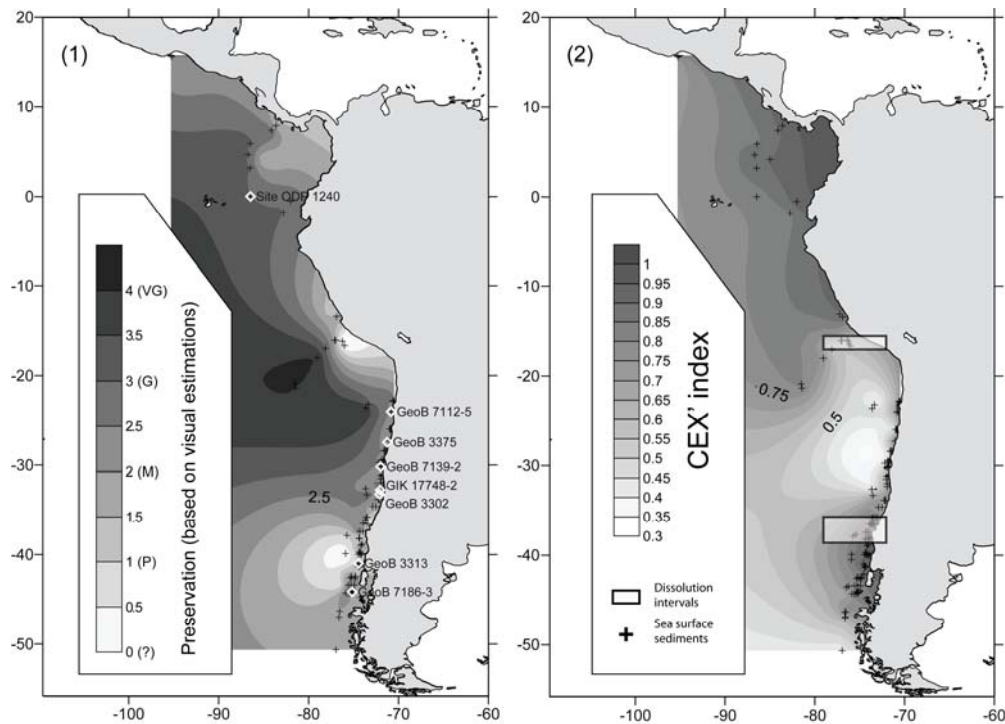


Figure 5.3. Preservation contour maps generated with Golden Software Surfer 8® using kriging method. 5.3.1. Distribution map based on a numerical ranking based on Flores and Marino (2002): 4 = "VG" (very good/excellent), 3 = "G" (good), 2 = "M" (moderate), 1 = "P" (poor), 0 = "?" (absence of coccoliths). Core-top samples excluded from the statistical analysis, and samples barren in coccoliths are included in the contour map. Diamonds indicate the location of cores where recent sedimentation rates are known (see also Table V). 5.3.2. Distribution map of the CEX' index calculated for each surface-sediment sample considered in this study (excluding dissolution-bearing core-top samples). Main dissolution areas defined in light microscope are indicated with rectangles.

A total of 134 core-top samples were studied, but only 96 samples were considered as valid for statistical analysis. 38 samples were excluded owing to the low number of coccoliths (which led to unrealistic percentages in the associations) and to their poor preservation (Fig. 5.3). In seven of the samples excluded no coccoliths were detected, and in the remaining 31 the number of coccoliths was lower than 100 coccoliths in 100 fields of view in optical microscope.

V.3.2. Taxonomy

The identification and taxonomy of the species mainly followed the work of Jordan and Kleijne (1994) and the subsequent modification of Jordan et al. (2004), although additional considerations from other authors were also taken into account (e.g., the group of *Gephyrocapsa* <3µm defined by Flores et al., 1997).

V.3.3. Dissolution and preservation

The distribution, preservation and accumulation of coccoliths at the sea floor depends on the balance between the biogenic production of CaCO_3 in the supersaturated surface waters, and its dissolution in the undersaturated deep waters (Farrell and Prell, 1989). First, to determine the preservation degree of coccoliths, a scale based on visual estimations, similar to the one of Flores and Marino (2002) was established, considering etching and overgrowth: "VG" = excellent preservation (no evidence of dissolution at all); "G" = good (little or no evidence of dissolution and/or secondary overgrowth of calcite; diagnostic characters fully preserved); "M" = moderate (dissolution and/or secondary overgrowth; partially altered primary morphological characteristics; however, nearly all specimens can be identified at species level); "P" = poor (severe dissolution, fragmentation, and/or secondary overgrowth with primary features largely destroyed; many specimens cannot be identified at species level and/or generic level) and "?" = absence of coccoliths (total dissolution) (Table V). A numerical ranking was defined (4 = "VG", 3 = "G", 2 = "M", 1 = "P", 0 = "?"), and a contour map was generated with the Golden Software Surfer 8® using the kriging method. In regard to the preservation conditions of the coccoliths, the core-tops excluded and the barren samples were plotted in order to check their geographical distribution (Fig. 5.3.1). Dissolution is an important issue in the study area, especially in the main upwelling sites. A slight modification of a coccolith dissolution index (CEX'), was used to estimate the effect of carbonate dissolution on the coccolith assemblages (Boeckel et al., 2006). This index is based on the CEX from Dittert et al. (1999), namely *Calcidiscus leptoporus* - *Emiliana huxleyi* Dissolution Index = $(\% E. huxleyi) / (\% E. huxleyi + \% C. leptoporus)$. The CEX' index (Boeckel and Baumann, 2004) is a ratio of two coccolithophore species that compares the small and delicate placoliths of *E. huxleyi* and *Gephyrocapsa ericsonii* to strongly calcified coccoliths such as *Calcidiscus leptoporus*. $CEX' = (\% E. huxleyi + \% G. ericsonii) / (\% E. huxleyi + \% G. ericsonii + \% C. leptoporus)$. Carbonate dissolution has a more important effect on small placoliths than on *C. leptoporus*, and hence the ratio of these taxa will change with increasing dissolution. According to Boeckel and Baumann (2004), CEX' values lower than 0.6 coincide with a depositional environment below the calcite lysocline, and hence a CEX' = 0.6 represents a critical boundary. In this work, *Gephyrocapsa* sp. <3µm was considered instead of *Gephyrocapsa ericsonii*. A contour map with CEX' values was generated with Golden Software Surfer 8® using the kriging method. Samples excluded from the statistical analysis were not plotted in this graphic (Fig. 5.3.2).

V.3.4. Distribution maps

Because of the irregularly spaced samples, a kriging method was chosen for the interpolation by using a search ellipse oriented N-S (ratio = 0.85) owing to the fact that most of the samples showed a preferred orientation parallel to the American coast. Broadly, the search ellipse specifies the size of the local neighbourhood in which looking for data (Goovaerts, 1997). Contour maps were generated using Golden Software Surfer 8®. The relative abundances of each taxon were plotted separately. Present-day

environmental variables, such as Sea Surface Temperature (SST in °C; Locarnini et al., 2006), Sea Surface Salinity (SSS in PSU; Antonov et al., 2006), Nitrate (micromole/l; Garcia et al., 2006), Phosphate (micromole/l; Garcia et al., 2006), Silicate (micromole/l; Garcia et al., 2006) and Chlorophyll concentrations (micrograms/l; Levitus 1982; Conkright and Boyer, 2002), were obtained from the World Ocean Atlas 2005 and from the World Ocean Atlas 2001 Data Sets, National Oceanographic Data Centre, Washington DC (see <http://ingrid.ldgo.columbia.edu/SOURCES/.NOAA/.NODC>). The interpolation method was kriging, without any search ellipse. These environmental variables are calculated annually for a 1° latitude and longitude square block. Euclidean distances between each station and World Ocean Atlas database (1° grid) were calculated and the smallest one was chosen. When there were two equal minimum distances, the average was chosen. Diversity in coccolithophores species is generally higher in the upper photic zone than in the lower photic zone, so data from 0 m, 10 m, 20 m, 30 m, 50 m and 75 m were included. An interpolation of data from 0 to 75m was performed in order to have values every 5 m. An average of the interpolated new data was considered as a reference values (SST, SSS, etc.) at each location corresponding to surface water conditions of living coccolithophores.

V.3.5. Statistical analyses

Owing to the non-Gaussian distribution observed in the histograms (percentage of the species or group of coccolithophore (x) *versus* number of observations), a log-transformation of $\log(x+1)$ was applied to the dataset to obtain a normal distribution. In the factor analysis, log-transformation amplifies the importance of less abundant species, and thus minimizes the dominance of few abundant species (Mix et al., 1999). Owing to the multivariate character of oceanic conditions and their effects on phytoplankton in the study area, factor analysis was applied to the core-top data set generated. An R-mode factor analysis of Principal Component Analysis (PCA) was carried out using a varimax normalized rotation with the Statistica 7.0® software package. Our analysis included 14 species showing variable abundances from rare to abundant and accounting for 100% of the assemblage, but excluded the reworked species that only appeared rarely (e.g., *Cycligargolithus floridanus*, *Discoaster* spp., etc.). The p-value in the marked cells of the correlation matrix is smaller than 0.05, therefore, correlations are statistically significant. Factor analysis is a statistical approach that reduces the information brought by an important number of original variables into a smaller set of dimensions (factors) with a minimum loss of information (Hair et al., 1992). In the study area, variables (which are the different stations) are highly correlated each other. By applying factor analysis, we can identify how many statistically independent artificial end-members (factors) are, and which taxa dominate in each factor.

To investigate the relationship of the factors obtained with different environmental parameters, we examined the Pearson product-moment correlation coefficients from a correlation matrix (Statistica 7.0®) between the factor loadings from the factor analysis and some of the environmental variables selected: SST (°C), SSS (PSU), nitrate (micromole/l), phosphate (micromole/l), silicate (micromole/l) and chlorophyll (micrograms/l) concentrations.

V.4.Results

V.4.1. Dissolution and preservation

Coccolith preservation, resulting from both burial diagenesis and water column dissolution, is shown in Figure 5.3.1, that shows the geographic distribution of the numerical transformation of the preservation indices based on visual estimations. Observations in LM reveals that the preservation of coccoliths is variable, from heavily dissolved to well preserved, although most of the samples display a moderate preservation. The well-preserved samples are recorded in tropical areas (i.e., samples RR50, RR54, RR60, RR62 or Me07). Poor preservation usually coincides with a very low quantity of coccoliths in the smear slides. Poorly preserved samples are more widespread southwards in the study area. The data concerning coccolith preservation from different samples are given in Table V.

Figure 5.3.2 shows the effects of dissolution in the water column based upon the CEX' index. Two rectangles indicate the areas of the poorest preservation and strongest dissolution, where coccoliths are very scarce. It can also be noted that values of the CEX' index (>0.6) are generally high except for some locations offshore Chile coinciding with a moderate-to-good preservation, observed in LM, and with relatively low sedimentation rates (0.06-0.17 m/ky; values from Lamy et al. 1999; Mohtadi and Hebbeln, 2004).

To summarize, the two indices displayed in Figure 5.3 show different results. Lower CEX' values (<0.6) appear from $\sim 20^{\circ}\text{S}$ to $\sim 34^{\circ}\text{S}$ and poorer preservations estimated by LM observations occur mainly in two areas, from $\sim 15.5^{\circ}\text{S}$ to $\sim 17^{\circ}\text{S}$ and $\sim 39^{\circ}\text{S}$ to $\sim 41^{\circ}\text{S}$. Additionally, the majority of the samples barren in coccoliths due to dissolution are located in areas from from $\sim 15.5^{\circ}\text{S}$ to $\sim 17^{\circ}\text{S}$ and $\sim 35.5^{\circ}\text{S}$ to $\sim 39^{\circ}\text{S}$.

V.4.2. Regional distribution of selected species and their ecological significance

V.4.2.1. Coccolithophore taxa

In order to obtain a better overall understanding of the geographical distribution patterns of coccolithophores in the surface sediments of the study area, it is useful to analyse the contour maps generated in this work. The interpolation values of the contour maps should not be taken as absolute values due to the uneven distribution of the samples. A total of 19 taxa were recognized in light microscopy, but we will briefly comment only on the 14 taxa selected for subsequent statistical analysis from the most abundant to the scarcest taxon. The highest concentration of coccoliths based on visual estimation (coccoliths per field of view in LM) is higher in oligotrophic areas and lower offshore Chile, decreasing southward due to the increase in dilution of the biogenic flux (Hebbeln et al., 2000; Mohtadi et al., 2005; Fig. 5.4). This section has been organized in two blocks; the first one includes the abundant taxa (0-60%), and the second one

includes the rarer taxa (0-10%), based on statistical mean values.

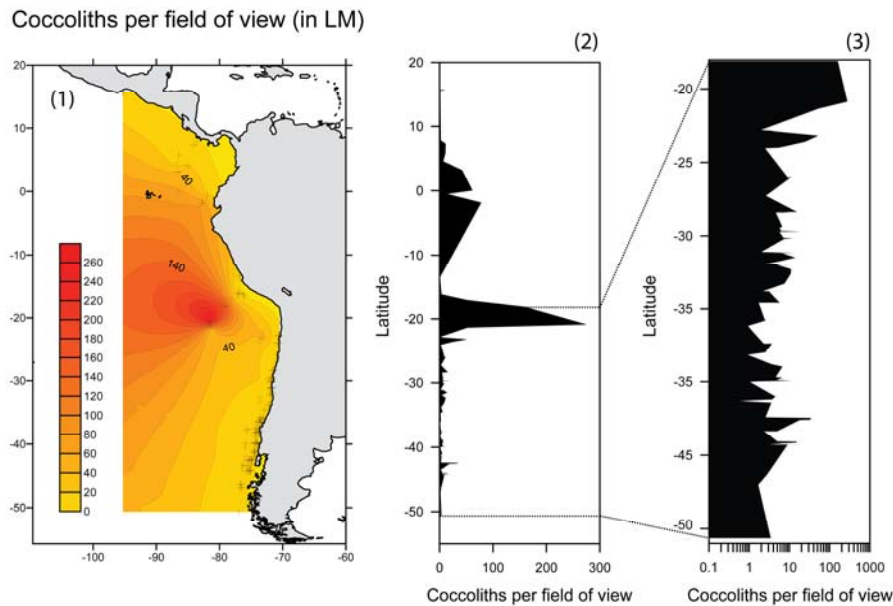


Figure 5. 4. 1. Distribution map showing the number of coccoliths per field of view in light microscopy in Equatorial and Southeastern Pacific Ocean. 5.4.2. N-S transect in the study area with the variations in the number of coccoliths per field of view. 5.4.3. Coccoliths per field of view from 18°S to 50.6°S. Note the logarithmic scale.

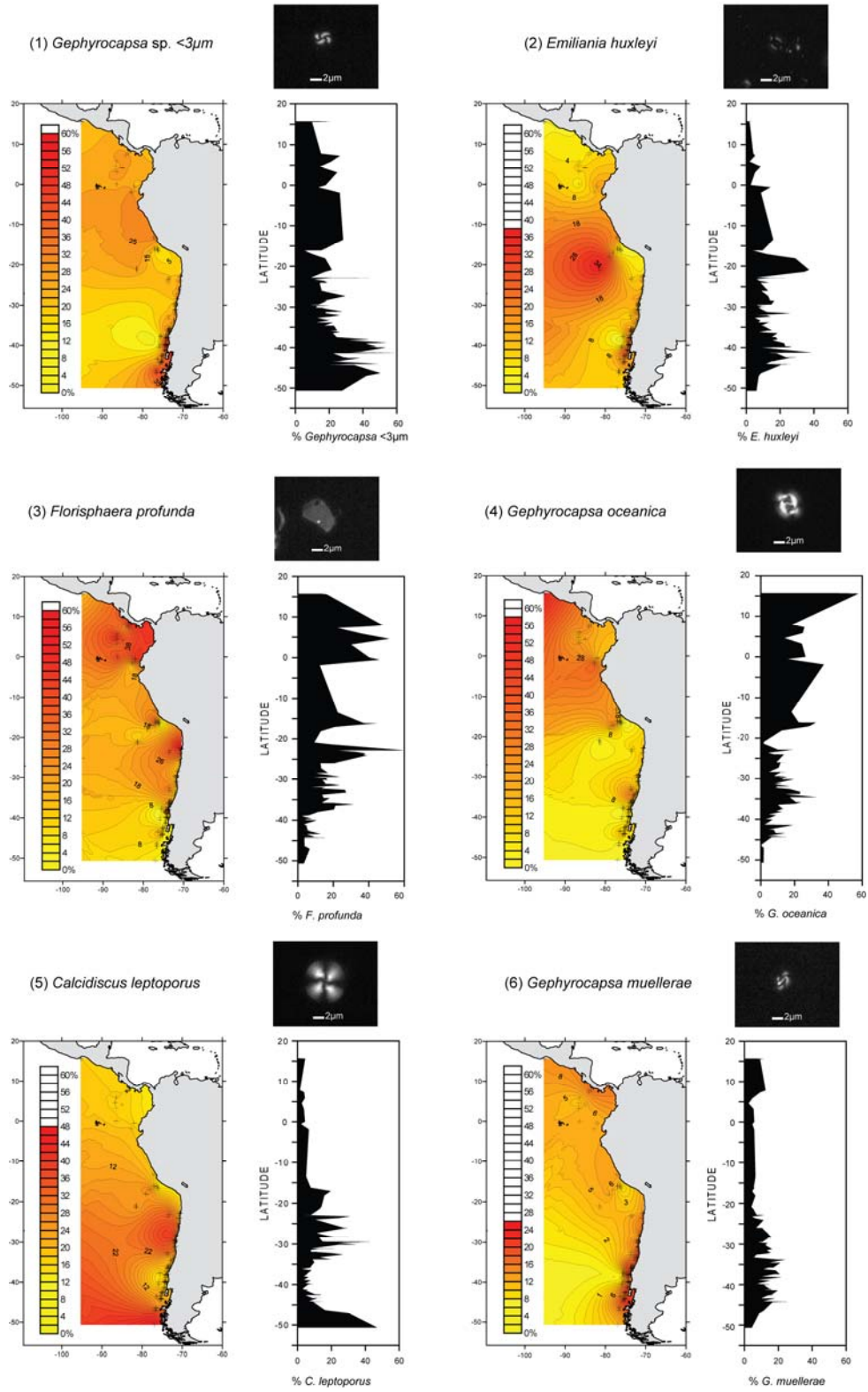
V.4.2.1.1. Abundant taxa

The most abundant group is represented by “small” placoliths (average 37.9%), including *Gephyrocapsa* sp. <3 μ m (average 24.1%; maxima 58.2%; Fig. 5.5.1) and *Emiliana huxleyi* (average 13.8%, maxima 38%, Fig. 5.5.2). Relative abundance values fluctuate and reach maxima off Peru and off Chile in the case of *Gephyrocapsa* sp. <3 μ m and in the subtropical oligotrophic gyre in the case of *E. huxleyi*.

Although *F. profunda* (a species typical of the lower photic zone, LPZ) presents a mean abundance of 16.4% (Fig. 5.5.3), its relative abundance fluctuates considerably reaching a maximum of 58.6% in the Equatorial zone. Its percentage decreases to the south, except for some maxima recorded from 15°S to 16°S and from 21°S to 24°S. At approximately 39°S, this nannolith species becomes very rare in the assemblage towards the south.

Figure 5. 5. (Next page). Distribution maps of relative abundance of abundant taxa (0-60%): (1) *Gephyrocapsa* sp. <3 μ m, (2) *Emiliana huxleyi*, (3) *Florisphaera profunda*, (4) *Gephyrocapsa oceanica*, (5) *Calcidiscus leptoporus* and (6) *Gephyrocapsa muelleriae* in the Equatorial and Southeastern Pacific Ocean. On the right of each map a N-S transect with the percentage variations of each taxon and a photograph in LM are shown.

ABUNDANT SPECIES: average >10% and maximum in the scale 60%



Gephyrocapsa oceanica fluctuates strongly in the study area (with an average of 13.4%), reaching the highest percentages (56.3%) in Equatorial samples. In the coastal upwelling off Chile this species also occurs locally. Its mean abundance is rather low because of its progressive decrease in abundance to the south (Fig. 5.5.4).

Calcidiscus leptoporus appears in different oceanic environments (average 12.5%), but maxima (46.2%) are reached from 20° to 50°S, especially close to the Polar Front (Fig. 5.5.5). A marked decrease in abundance takes place from 36° to 44°S.

RARE SPECIES: average <10% and maximum in the scale 25%

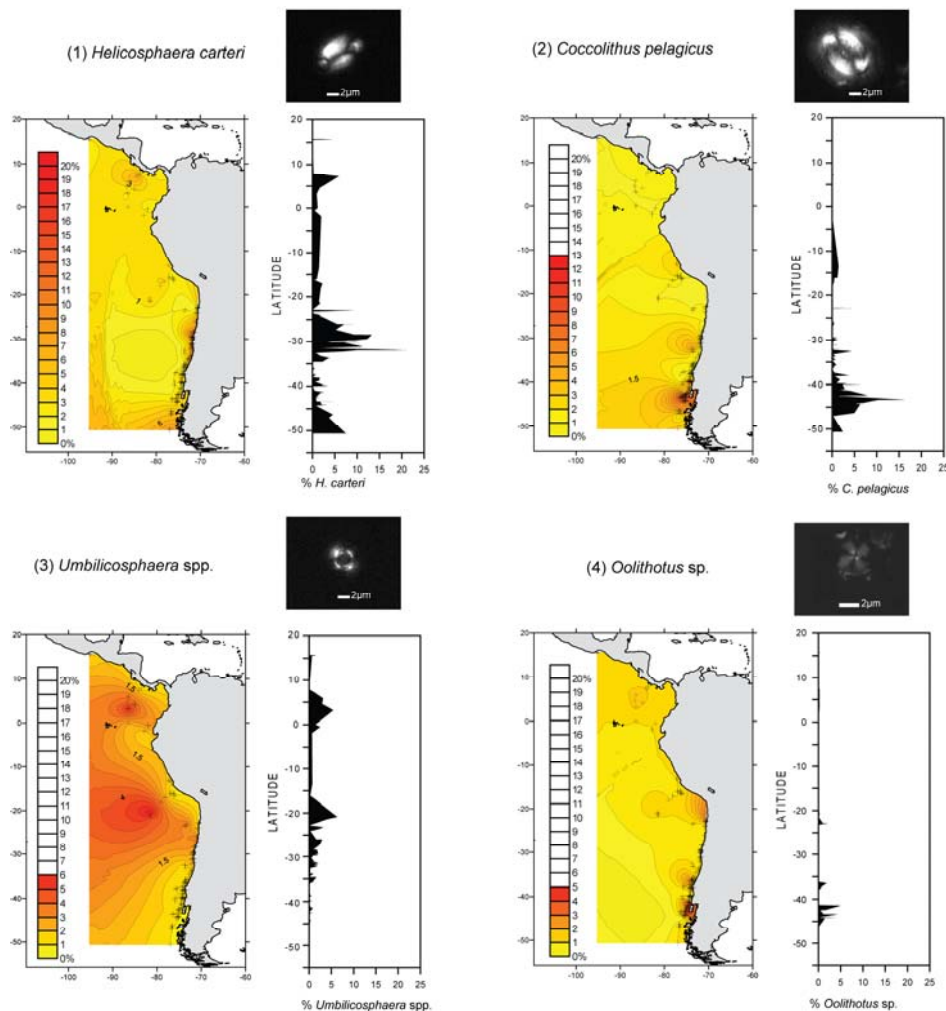


Figure 5. 6. Distribution map of relative abundance of rare taxa (0-25%; average<10%): (1) *Helicosphaera carteri*, (2) *Coccolithus pelagicus*, (3) *Umbilicosphaera* spp. and (4) *Oolithotus* sp. in the Equatorial and Southeastern Pacific Ocean. On the right of each map a N-S transect with the percentage variations of each taxon and a photograph in LM are shown.

The percentage of *G. muellerae* does not fluctuate much (average 11.8%), but its distribution pattern shows the highest abundances (24.7%) offshore Chile from 25°S, increasing to the south, in cold and high-nutrient upwelled waters (Fig. 5.5.6).

RARE SPECIES: average <10% and maximum in the scale 25%

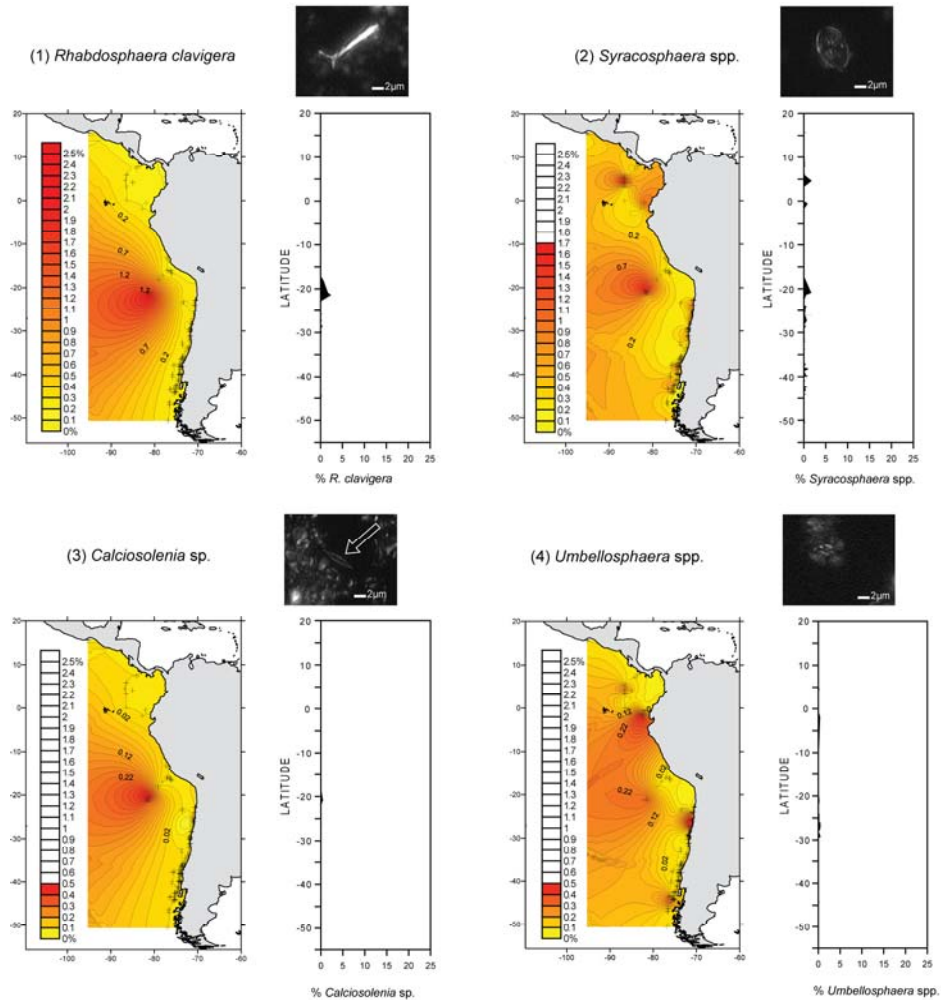


Figure 5. 7. Distribution map of relative abundance of rare taxa (0-25%; average<10%): (1) *Rhabdosphaera clavigera*, (2) *Syracosphaera* spp., (3) *Calciosolenia* sp. and (4) *Umbellosphaera* spp. On the right of each map a N-S transect with the percentage variations of each taxon and a photograph in LM are shown.

V.4.2.1.2. Rare taxa

Helicosphaera carteri (average 3.8%; maxima 21.1%; Fig. 5.6.1) shows a similar distribution with respect to *C. leptoporus* from 25° to 35°S, where some highest values are recorded. This species is not recorded in the subtropical, oligotrophic gyre.

Coccolithus pelagicus is a rare species (1.7% average), except in the southern part of the Chile upwelling, where maxima of 16.2% are found (Fig. 5.6.2). Observations and biometric studies in SEM have indicated that the only sub-species present in this setting is *Coccolithus pelagicus* ssp. *braarudii* (temperate form, Geisen et al., 2002) and that there are no specimens of *C. pelagicus* ssp. *pelagicus* (Arctic form, Geisen et al., 2002).

Umbilicosphaera sibogae is the most abundant species of the genus within the samples studied. The presence of *U. foliosa* was confirmed by SEM observations. It occurs in low abundances (average 1%; maxima 6.3%; Fig. 5.6.3), but reaches highest percentages in oligotrophic regions. Two sites of relatively high abundance of this taxon are recorded, the first one is located in an area from 1° to 6°N and 84° to 91° W, and the second one from 15° to 25°S and from 79°W, extending westward.

Some other taxa were found with mean relative abundances below 1%. These include *Oolithotus* sp., which is also characteristic of LPZ, is a delicate species that is rarely recorded in the studied samples (average 0.3%). It reaches the highest values (4.8%) offshore Chile (Fig. 5.6.4). Its distribution is restricted to tropical and subtropical areas.

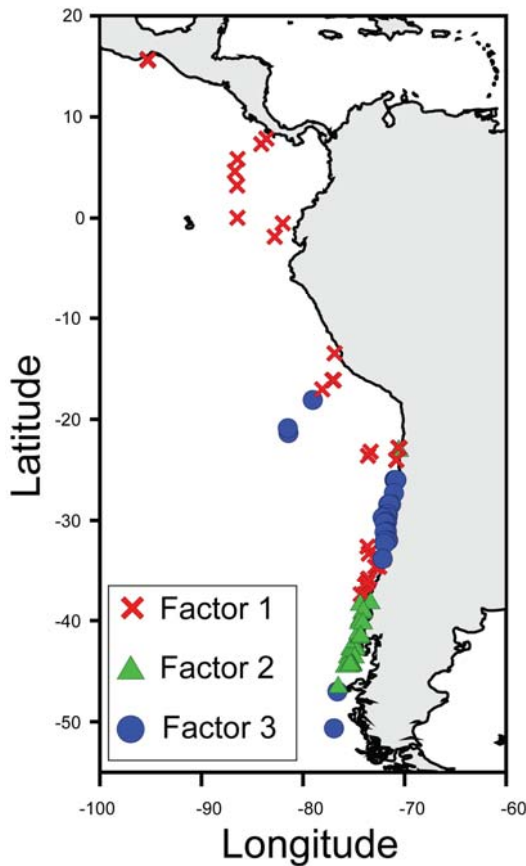
Rhabdosphaera clavigera appears only in the subtropical oligotrophic gyre (average 0.1%; maximum 2.4%, Fig. 5.6.5). *Calciosolenia* sp. shows the same distributional pattern as *R. clavigera*, but it is even more scarce (average 0.01%; maximum 0.5%; Fig. 5.7.2).

Syracosphaera spp. (average 0.2%) reaches its maxima (1.8%) in low productivity zones, mainly located in two areas: from 7°N to 1°S and from 15° to 23°S (Fig. 5.6.6). The presence of some coccoliths of *Syracosphaera* spp. offshore Chile is also recorded.

Umbellosphaera is a delicate genus that is present in very low percentages (average 0.04%; maximum 0.5%, Fig. 5.7.1). SEM observations allowed us to identify fragments of mainly *U. tenuis* type II coccoliths. Occasionally types III and IV were also found.

V.4.3. Factor analysis

The PCA factor analysis performed in the present dataset retained three factors. These explain the 93.6% of the total variance. The distribution of the dominant factor at each station is shown in Figure 5.8 and was plotted using Golden Software Surfer 8®. The geographical distribution of dominant factors define regions linked to different



oceanic regimes. For further ecological analysis and interpretation, factors are briefly explained and commented separately.

V.4.3.1. Factor 1

Two main species contribute to this factor, which explains 31.6% of the variance: *F. profunda* and *G. oceanica* (Table VII). This factor shows high values in the equatorial/tropical region (from 15°N to 25°S in the study area), linked to warm water conditions, and offshore Chile from ~33° to 38°S (Fig. 5.8). Accordingly, the region offshore Chile is a relatively low-temperature and high-nutrient area in which species typical of warm regions are relatively abundant. This transitional zone has been detected as statistically significant according to factor 1, and separates an area corresponding mainly to factor 3 from an area represented by factor 2 (Figs. 5.8 and 5.9). This factor 1 is highly correlated to the silicate content ($r = 0.73$) and SST ($r = 0.67$) and, to a lesser extent, to phosphate ($r = 0.53$), SSS ($r = 0.45$) and nitrate ($r = 0.32$) (Table VIII).

Figure 5. 8. Dominant factors in the study area indicated as follows: crosses (factor 1), triangles (factor 2) and dots (factor 3).

	Factor 1	Factor 2	Factor 3
<i>F.profundata</i>	2.12	-0.54	0.32
<i>C.leptoporus</i>	-0.46	0.15	1.93
<i>H.carteri</i>	-1.15	-0.85	2.03
<i>G.oceanica</i>	2.17	-0.35	-0.23
<i>G.muellarae</i>	0.33	1.07	0.22
<i>Syracosphaera</i>	-0.43	-0.59	-0.62
<i>Umbilicosphaera</i>	-0.05	-1.19	0.16
<i>Umbellosphaera</i>	-0.45	-0.72	-0.67
<i>Calciosolenia</i>	-0.47	-0.70	-0.72
<i>C.pelagicus</i>	-1.00	1.23	-1.28
<i>R.clavigera</i>	-0.51	-0.72	-0.59
<i>Oolithotus</i>	-0.34	-0.18	-1.18
<i>E.huxleyi</i>	-0.16	1.59	0.30
Small G.	0.40	1.82	0.32

Table VII. Factor scores obtained in the PCA factor analysis. Rotation: Varimax normalized, extraction: Principal Components.

	Factor 1	Factor 2	Factor 3
SSS_average	0.45	-0.71	0.44
SST_average	0.67	-0.73	0.01
Nitrate_average	0.32	-0.02	-0.37
Phosphate_average	0.53	-0.16	-0.41
Silicate_average	0.73	-0.50	-0.24
Chlorophyll_average	-0.05	0.26	-0.12

Table VIII Correlation matrix performed between the 3 factors and the selected environmental variables (SST, SSS, nitrate, phosphate, silicate and chlorophyll content). Marked correlations are significant at $p < 0.05$.

V.4.3.2. Factor 2

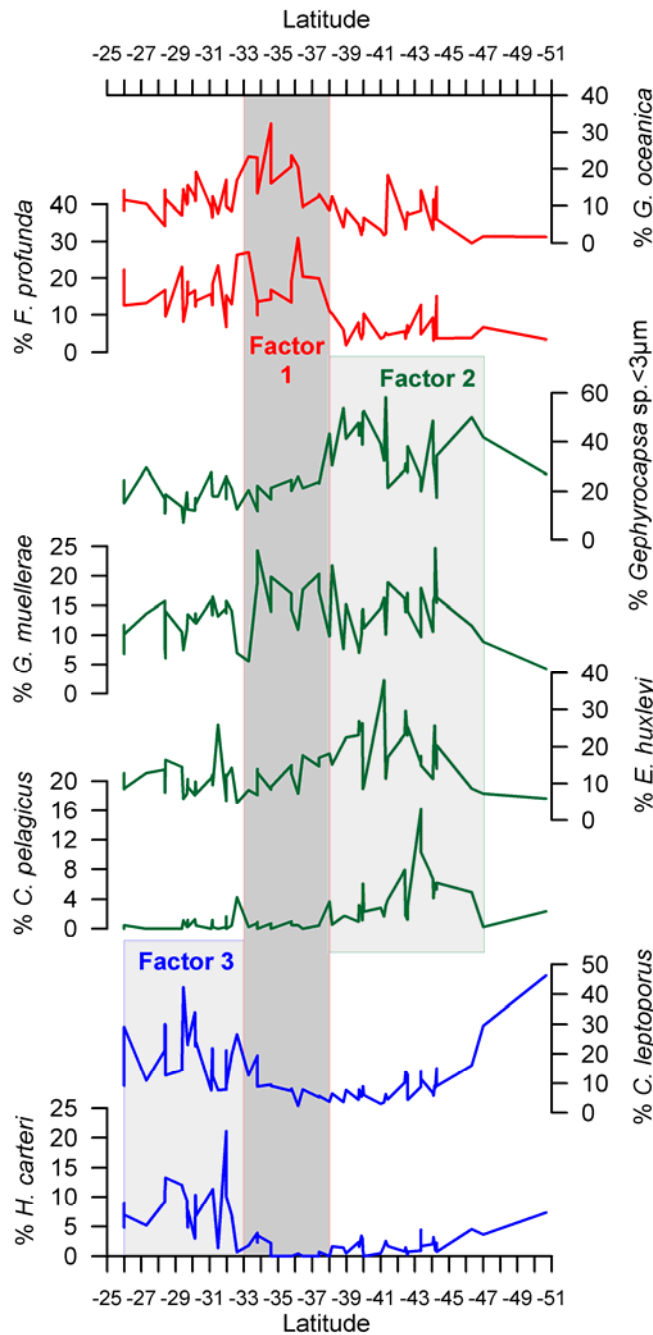
Gephyrocapsa sp. $< 3\mu\text{m}$, *E. huxleyi*, *C. pelagicus* and *G. muelleriae* (Table VII) are the main score species contributing to this factor, which explains 33.9% of the total variance. This factor is strongly anticorrelated to SST and to SSS ($r = -0.73$ and -0.71) and to a lesser extent to silicate content ($r = -0.50$, Table VIII). It is dominant off the Chilean upwelling, in the Fjords region (38°S to 47°S , Figs. 5.8 and 5.9), in an area where upwelling is prevented due to the yearly onshore blowing winds (Miller, 1976; Strub et al., 1998; Kim et al., 2002), and where low-salinity water masses flow to the North along the southern and central Chilean margin (Kaiser et al., 2005). In this area, dilution is higher in comparison to the northern part offshore the Chilean upwelling.

V.4.3.3. Factor 3

This factor explains 28.2% of the variance. Its major contributors are *H. carteri* and *C. leptoporus* (Table VII). It predominates from 25° to 33°S (Figs. 5.8 and 5.9), a zone of coastal upwelling driven by persistent south-eastern winds, resulting in an upward flow of subsurface waters (Shaffer et al., 1995). This factor is also important at two stations south of the study area, where a strong increase in *C. leptoporus* occurs due to the proximity of the South Antarctic Zone region (Gravalosa et al., 2008). This factor is correlated to SSS ($r = 0.44$) and anticorrelated to phosphate and nitrate ($r = -0.41$ and -0.37 ; Table VIII).

V.5. Discussion/Ecological preferences of the dominant taxa

Concerning the accuracy of the results obtained with factor analysis, it is worth to take into account that the distribution of samples is inhomogeneous, and they are mainly lined up in a N-S direction relatively close to the American coast. Furthermore, preservational factors may control the abundance of species at some stations, mainly in eutrophic environments, owing to the fact that underneath high productive zones degradational processes of organic matter may favour enhanced carbonate dissolution (Boeckel et al., 2004). Factors are commented separately in the following lines.



V.5.1. Factor 1: *Florisphaera profunda* and *Gephyrocapsa oceanica*

The distribution of *G. oceanica* mirrors warm water masses, as already reported by Brand (1994) and Roth (1994), and also shows a high affinity for fertile waters (Giraudeau, 1992). High abundances of this taxon are located in equatorial areas where there is a high Primary Productivity (Antoine and Morel, 1996; Abrantes et al., 2007), but its percentage decreases gradually to the South. The local increase in the relative abundance of this taxon in the coastal upwelling of Chile can be explained by the fact that this species is resistant to dissolution, and its relative abundance is passively enhanced by the dissolution of other species more delicate. Furthermore, *G. oceanica* reacts rapidly to elevated nutrient conditions by an increase in population size (Kleijne et al., 1989).

Figure 5. 9. Percentages of major species that define the three most important factors offshore Chile (from 25°S to 50.6°S). From bottom to top: *Helicosphaera carteri* and *Calcidiscus leptoporus* (factor 3), *Coccolithus pelagicus*, *Emiliana huxleyi*, *Gephyrocapsa muelleriae* and *Gephyrocapsa* sp. <3µm (factor 2), *Florisphaera profunda* and *Gephyrocapsa oceanica* (factor 1). The dominance of each factor is indicated with grey rectangles and the suggested dissolution area (from 35°S to 38°S), corresponding to the most intense and persistent upwelling activity offshore Chile is indicated with a darker rectangle.

Florisphaera profunda is a lower photic zone inhabitant (Okada and Honjo, 1973). Little is known about the ecology of this species, but it has been reported that its distribution is associated with low-light conditions (Cortés et al., 2001), elevated nutrient contents (Brand, 1994), sea water transparency and/or turbidity (Ahagon, et al., 1993), and lower euphotic zone temperature (Okada and Wells, 1997). Fluctuations in *F. profunda* have been used to interpret past changes in the thermocline and nutricline (Molfino and McIntyre, 1990b) and in productivity (Beaufort et al., 1997; Beaufort et al., 2001). In the study area, *F. profunda* is abundant in the Inter-Tropical Converge Zone, where low SSS and high stratification of the upper ocean waters occur off Panama (Strub et al., 1998). The highest relative abundances have been recorded in the Panama basin, similar to the results of Martinez et al. (2005) in this area. Drops in the abundance of *F. profunda* can be related to a shallower position of the nutricline (Molfino and McIntyre, 1990a and b), especially in areas outside upwelling zones (Fig. 5.5.3). This species shows very low abundance values close to 50°S (Fig. 5.9). In our samples, specimens of *F. profunda* var. *profunda* were recorded as more abundant than the other variety (Okada and Honjo, 1973; Okada and McIntyre, 1977; 1979; 1980; Quinn, et al., 2005).

Broadly, high values of factor 1 are recorded in the equatorial region and in the area from ~33° to 38°S. However, the high values offshore Chile might be related to intense dissolution in this region, and to the fact that *G. oceanica* and *F. profunda* are robust species (selective preservation). In fact in the dissolution area from 35.5° to 39°S important dissolution in the water column has been already inferred on the basis of LM observations (Fig. 5.3.2). This area also corresponds to the most intense and persistent upwelling activity in central Chile described by Strub et al. (1998). The interference of carbonate dissolution at the sediment-water interface was already noted with planktonic foraminifera by Mohtadi et al. (2005) from 36° to 38°S.

V.5.2. Factor 2: *Gephyrocapsa* sp. <3µm, *Emiliania huxleyi*, *Coccolithus pelagicus* and *Gephyrocapsa muellerae*

Confusion is possible in LM between *E. huxleyi* and *Gephyrocapsa* sp. <3µm, both taxa, however, have been grouped as co-occurring in the same factor. In the study area, *Gephyrocapsa* sp. <3µm shows affinity for low-salinity and high-nutrient water masses in a region in which upwelling does not occur. *Gephyrocapsa ericsonii*, which is here considered as the equivalent of *Gephyrocapsa* sp. <3µm, was observed in low-temperature waters (16-20°C) in the Southern California Bight (Ziveri et al., 1995). Apparently, this taxon does not show preference for a narrow salinity range, although it is limited by nutrients, basically nitrates (Cortés et al., 2001). Boeckel and Baumann (2004) reported that elevated percentages of *G. ericsonii* could be attributed to intermediate-to-low nutrient conditions in surface waters, in agreement with Giraudeau and Bailey (1995), who stated that this species was more abundant in stratified, warm oceanic waters. *Emiliania huxleyi* does not show a clear distribution pattern as *Gephyrocapsa* sp. <3µm, because *E. huxleyi* reaches abundance maxima in upwelling

and oligotrophic areas, suggesting an adaptation to a wide range of environmental conditions and a cosmopolitan behaviour, already described by many authors (Geitzenauer et al., 1977; Tanaka, 1991; Brand, 1994; Roth, 1994; Winter et al., 1994). Specimens of this species occur in broad temperature ranges from 1° to 31°C, and in a salinity range from 10 to 20‰ (Bukry, 1974) and from 40 to 45‰ (Winter et al., 1979; Winter, 1982). Recognition of different morphotypes of *E. huxleyi*, referred to as Types A, B and C (Young and Westbroek, 1991) was done. The presence of Types A and B in the studied samples has been observed in SEM; conversely C Types were not recorded, probably due to preservational factors. C Type is characterized by coccoliths with small size and shield elements that are well-separated. This morphology is responsible for the susceptibility to dissolution of C type coccoliths which provide a distinctive delicate appearance to the coccolith (Young and Westbroek, 1991). More detailed morphometric studies are needed for a better understanding of morphological patterns of this species in the study area.

Gephyrocapsa muelleriae shows a preference for very cold and relatively high productivity water masses off southern Chile, and maxima in abundance of this species appear in the Fjord zone (Fig. 5.9). This observation is in agreement with Boeckel and Baumann (2004), who recorded this species in association with *Gephyrocapsa* spp. and *C. pelagicus* under elevated nutrient conditions in the southeastern South Atlantic.

Coccolithus pelagicus is recorded in the Chilean upwelling linked to high fertility and low temperature environments (Fig. 5.9). It is a robust species observed living within polar and subpolar water masses from the North Atlantic (McIntyre and Bé, 1967; Baumann et al., 2000), and has been generally considered as a cold water proxy (McIntyre and Bé, 1967; McIntyre et al., 1970). It has also been recorded in other upwelling regions, such as the Portuguese shelf (Cachão and Moita, 2000), and off North West Africa (Blasco et al., 1980).

High marine productivity in the region where factor 2 dominates is mainly related to high continental runoff and an important supply of micronutrients (basically iron) to coastal regions, and to the delivery of macronutrients such as phosphate and nitrate by the ACC (Conkright et al., 1994). These are assumed to be the most important nutrients for coccolithophores (Brand, 1994).

V.5.3. Factor 3: *Helicosphaera carteri* and *Calcidiscus leptoporus*

In the study area, the contour map of *H. carteri* indicates a weak preference for high salinity, low-nutrient content, owing to the maximum percentages reached in central and north offshore Chile (Figs. 5.8 and 5.9). We suggest that this species is adapted to mesotrophic water-masses, in agreement with Ziveri et al. (2004). The absence of *H. carteri* in the oligotrophic gyres was also reported by Knappertsbuch (1993) and Ziveri et al. (2004). Ecological preferences of *H. carteri* are rather complex; this has been classically regarded as a coastal taxon and as a marker of high-to-moderate nutrient levels and turbidity (Giraudeau, 1992; Ziveri et al., 1995), but it has been also related to fresh water in the upper layer and hence to low salinity conditions (Colmenero-Hidalgo et al., 2004). The presence of *H. carteri* in upwelling areas was observed in San Pedro

Basin (Ziveri et al., 1995) and in Guaymas Basin in the Gulf of California (Ziveri and Thunell, 2000) associated with low to intermediate nutrient concentrations.

Calcidiscus leptoporus presents a fairly similar distribution with respect to *H. carteri* (Fig. 5.9), and it is dominant in the region of enhanced upwelling offshore Chile, and south of the study area. Some authors did not record any significant correlation between environmental parameters and the abundances of *C. leptoporus* (Renaud and Klaas, 2001), but others have stated that intraspecific groups exhibit geographic and temporal differences that reflect variations in morphotype ecology (Kleijne, 1993; Knappertsbusch et al., 1997; Baumann et al., 2000; Baumann and Sprengel, 2000; Renaud et al., 2002; Quinn et al., 2004; Boeckel et al., 2006). Recent research, combining biometric data and qualitative observations of coccolith ultrastructure, has led to a three-fold division of the extant *Calcidiscus* population (e.g. Young et al., 2003, Quinn et al., 2004), namely *C. quadriperforatus* (large), *C. leptoporus* (intermediate) and *C. leptoporus* (small). They differ in geographical distribution, ecological preferences and perhaps in life cycles (Quinn et al., 2004). Larger coccospheres of *C. leptoporus* are restricted to tropical and subtropical latitudes (McIntyre et al., 1970; Knappertsbusch 1990; Kleijne, 1993; Knappertsbusch et al., 1997); the intermediate-sized morphotype has a more cosmopolitan distribution (Kleijne, 1993; Knappertsbusch et al., 1997) with an affinity for cool, nutrient-poor waters; but the ecology of the small-size form is unclear, as it shows a patchy distribution (Ziveri et al., 2004). In our study area offshore Chile, the intermediate-size morphotype of *C. leptoporus* is the most abundant, but a more exhaustive study is needed to check whether there is any biogeographic significance of the morphotypes of this species. It is worth to note that the three morphotypes of *C. leptoporus* were recently raised to the species rank (Sáez et al., 2003)

Regarding the geographical distribution of factor 3 (Fig. 5.8), it should be considered that besides the eutrophic conditions in the surface water masses, the composition of coccolithophore assemblages in the core-tops could have been also biased by dissolution processes (Boeckel et al., 2006). In fact, high productivity in the upper water column can generate large amount of organic matter exported to the sediments. Subsequent, degradation of this excess organic matter by organisms which live within the sediment produces CO₂. This metabolic CO₂ contributes to the dissolution of calcite even above the lysocline (Emerson and Bender, 1981; Jahnke et al., 1994; Freiwald 1995). Values of CEX' index are lower than 0.6 offshore Chile (~20°S to ~34°S). This would lead us to think that the prone-to-dissolution taxa disappeared and dissolution-resistant species record (*H. carteri* and *C. leptoporus*) was enhanced. However, in the area where factor 3 dominates, sedimentation rates are relatively low (0.06-0.17 m/ky; values from Lamy et al. 1999; Mohtadi and Hebbeln, 2004) as compared to those situated further south in the study area. The organic carbon content in a latitudinal transect from 25°S to 45°S (Hebbeln et al., 2000) is relatively low (C_{org} <1.4%) in marine sediments, and increases notably around 35° and 36°S (C_{org} >1.8%) coinciding with the area where factor 1 dominates offshore Chile (Hebbeln et al., 2000). These measurements allowed us to confirm the border between factor 3 and 1 which marks a transition from an area of moderate-to-high productivity and moderate dissolution rate (in factor 3 moderate-to-good preservation of coccoliths was observed in LM) to an area of high productivity and high dissolution rate, corresponding to factor 1.

Hence, we suggest that the *C. leptoporus* and *H. carteri* dominance within factor 3 is rather depending on paleoenvironmental conditions than on dissolution.

V.5.4. Few notes about rare species: *Umbilicosphaera* spp., *Syracosphaera* spp. and *Rhabdosphaera clavigera*

Some rare taxa will not be discussed, owing to their low abundances (i.e., *Umbellosphaera* spp., *Calciosolenia* sp.) or their tendency towards dissolution (i.e., *Oolithotus* sp.). Regarding the rest of rare species, *Umbilicosphaera* spp. is recorded in this work in areas of low primary productivity in tropical and equatorial areas, where it reaches its highest relative abundances. *Umbilicosphaera foliosa* and *U. sibogae* were not differentiated in LM in this study, but a dominance of *U. sibogae* over *U. foliosa* was observed in SEM. Ziveri et al. (2004) also considered these two species together, and recorded their highest occurrences at tropical to subtropical latitudes, close to the oligotrophic gyre in the Atlantic. However, these two species may have different ecological preferences, namely: *U. foliosa* shows an affinity for mesotrophic conditions, whereas *U. sibogae* occurs under warmer and oligotrophic waters (Okada and McIntyre, 1979; Ziveri and Thunell, 2000; Boeckel and Baumann, 2004).

In the study area, *R. clavigera* and *Syracosphaera* spp. show both an affinity for nutrient-depleted, tropical-to-subtropical waters located mainly in the subtropical gyre. In oligotrophic areas characterized by well-stratified water masses, K-selected coccolithophore species (e.g., *Rhabdosphaera clavigera*) do not dominate the assemblage but occur in low percentages in assemblages characterized by a high species diversity. Haidar and Thierstein (2001) report that *R. clavigera* proliferates in warm waters depleted in nitrate. Conversely, *Syracosphaera* spp. shows a wider oceanic distribution (Boeckel et al., 2006), although some authors (Young, 1994; Andrleit and Rogalla, 2002) consider this taxon as an indicator of oligotrophic conditions.

V.6. Summary and conclusions

Our knowledge about coccolithophore biogeography is still limited and rather patchy. Although living and surface-sediment coccolithophore census were intensively studied in the Atlantic and North Pacific, only scatter research was done on coccolithophores in south equatorial and southeastern Pacific.

This study reports on the different abundance distribution of various coccolithophore taxa in surface sediment samples from 15°N to 50°S and from 71°W to 93°W, with respect to different sea-surface oceanic conditions. It also complements previous research done in the study area using the same surface-samples but different microfossil groups, such as diatoms or planktic foraminifera (e.g., Mohtadi et al., 2005; Abrantes et al., 2007).

Although the exact age of the studied surface-sediment samples cannot be ascertained and may range from few centuries to thousand years, we can assume that the results of this study correspond to a present-day biogeographical distribution of

coccolithophores for the study area.

Contour distribution maps were produced for 14 taxa. The most abundant taxa, with averages between 60% and 10%, are: *Gephyrocapsa* sp. <3µm, *F. profunda*, *E. huxleyi*, *G. oceanica*, *C. leptoporus* and *G. muellerae*. Rare taxa also occur, with average relative abundances lower than 10%. These include: *H. carteri*, *C. pelagicus*, *Umbilicosphaera* spp., *Oolithotus* sp., *Syracosphaera* spp., *R. clavigera*, *Calciosolenia* sp. and *Umbellosphaera* spp.

SEM observations indicate the presence of *C. pelagicus* ssp. *braarudii* and rule out the presence of *C. pelagicus* ssp. *pelagicus* in the studied samples.

Carbonate dissolution of coccoliths is an important issue in the study area, especially in the main upwelling sites. To estimate it, two different dissolution indices were calculated. Lower CEX' values (<0.6) appear from ~20°S to ~34°S, and the most important dissolution takes place from ~15.5°S to ~17°S and ~35.5°S to ~39°S, according to LM observations.

Factor analysis applied to the whole dataset resulted in three significant factors that are well-related to oceanographic conditions in the study area. Factor 1 comprises the samples located under warm water masses (dominated by *F. profunda* and *G. oceanica*) and defines a dissolution area coinciding with the most intense and persistent upwelling activity offshore central Chile. Factor 2 receives contribution from *E. huxleyi*, *Gephyrocapsa* sp. <3µm, *C. pelagicus* and *G. muellerae*, which have been related to cold, low-salinity surface water-masses offshore Chile. Factor 3 is linked to more a saline coastal upwelling dominated mainly by *C. leptoporus* and *H. carteri*.

Acknowledgements

B. Boeckel is greatly acknowledged for her assistance and the helpful suggestions that improved the original manuscript. A. Cortina kindly assisted in statistical analyses. The authors wish to thank O. Romero, A. Mix, F. Abrantes, D. Hebbeln and M. Mohtadi for the material supplied. E. Mattioli, J. Henderiks and one anonymous reviewer are acknowledged for their critical evaluation, constructive opinion and helpful suggestions. This work was funded by Ministerio de Educación y Ciencia Project GRACCIE (CONSOLIDER-INGENIO CSD 2007-00067), by the MEC project CGL2006-10593, the Junta de Castilla y León GR34Project and a MEC FPU Grant (AP-2004-2374) awarded to Mariem Saavedra-Pellitero.

Appendix A. Taxonomic appendix

Calcidiscus leptoporus (Murray and Blackman, 1898) Loeblich and Tappan, 1978

Calciosolenia Gran, 1912 emend. Young et al. 2003

Coccolithus pelagicus (Wallich, 1877) Schiller, 1930

Coccolithus pelagicus ssp. *braarudii* (Gaarder 1962) Geisen et al., 2000

Coccolithus pelagicus (Wallich 1877) Schiller 1930 ssp. *pelagicus*

Emiliania huxleyi (Lohmann, 1902) Hay and Mohler in Hay et al., 1967

Florisphaera profunda Okada and Honjo, 1973
Gephyrocapsa ericsonii McIntyre and Bé, 1967
Gephyrocapsa muelleriae Bréhéret, 1978
Gephyrocapsa oceanica Kamptner, 1943
Helicosphaera carteri (Wallich, 1877) Kamptner, 1954
Oolithotus (Cohen, 1964) Reinhardt, in Cohen and Reinhardt, 1968
Rhabdosphaera clavigera (Murray and Blackman, 1898)
Syracosphaera Lohmann, 1902
Umbellosphaera Paasche, in Markali and Paasche, 1955
Umbilicosphaera Lohmann 1902

V.7. Bibliography

- Abrantes, F., Lopes, C., Mix, A., Pisias, N., 2007. Diatoms in Southeast Pacific surface sediments reflect environmental properties. *Quaternary Science Reviews* 26, 155-169.
- Ahagon, N., Tanaka, Y., Ujiie, H., 1993. *Florisphaera profunda*, a possible nanoplankton indicator of late Quaternary changes in sea-water turbidity at the northwestern margin of the Pacific. *Marine Micropaleontology* 22, 255-273.
- Andrulleit, H., 1996. A filtration technique for quantitative studies of coccoliths. *Micropaleontology* 42, 403-406.
- Andrulleit, H., Rogalla, U., 2002. Coccolithophores in surface sediments of the Arabian Sea in relation to environmental gradients in surface waters. *Marine Geology* 186, 505-526.
- Antoine, D., Morel, A., 1996. Oceanic Primary Production 1. Adaptation of a Spectral Light-Photosynthesis Model in View of Application to Satellite Chlorophyll Observations. *Global Biogeochemical Cycles* 10, 43-55.
- Antonov, J.I., Locarnini, R.A., Boyer, T.P., Mishonov, A.V., Garcia, H.E., 2006. World Ocean Atlas 2005. In: Levitus, S. (Ed.), NOAA Atlas NESDIS 61. U.S. Government Printing Office, Washington, D.C., pp. 182.
- Backman, J., 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.
- Baumann, K.H., Cepek, Kinkel, H., 1999. Coccolithophores as indicators of ocean water masses, surface-water temperature, and paleoproductivity-examples from the South Atlantic. In: Fischer, G., Wefer, G. (Eds.), *Use of Proxies in Paleoceanography: Examples from the South Atlantic*. Springer, Berlin-Heidelberg, pp. 117-144.
- Baumann, K.H., Sprengel, C., 2000. Morphological variations of selected coccolith species in a sediment trap north of the Canary Islands. *Journal of Nannoplankton Research* 22, 185-193.
- Baumann, K.H., Andrulleit, H., Samtleben, C., 2000. Coccolithophores in the Nordic Seas: comparison of living communities with surface sediment assemblages. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 47, 1743-1772.
- Baumann, K.H., Cepek, Kinkel, H., 1999. Coccolithophores as indicators of ocean water masses, surface-water temperature, and paleoproductivity-examples from the South Atlantic. In: Fischer, G., Wefer, G. (Eds.), *Use of Proxies in Paleoceanography: Examples from the South Atlantic*. Springer, Berlin-Heidelberg, pp. 117-144.
- Baumann, K.H., Boeckel, B., Frenz, M., 2004. Coccolith contribution to South Atlantic carbonate sedimentation. In: Thierstein, H.R., Young, J.R. (Eds.), *Coccolithophores: from molecular processes to global impact*. Springer, Heidelberg, Germany, pp. 367-402.
- Beaufort, L., 1991. Adaptation of the random settling method for quantitative studies of calcareous nannofossils. *Micropaleontology* 37, 415-418.
- Beaufort, L., de Garidel-Thoron, T., Mix, A.C., Pisias, N.G., 2001. ENSO-like Forcing on Oceanic Primary Production During the Late Pleistocene. *Science* 293, 2440-2444.

- Beaufort, L., Lancelot, Y., Camberlin, P., Cayre, O., Vincent, E., Bassinot, F., Labeyrie, L., 1997. Insolation Cycles as a Major Control of Equatorial Indian Ocean Primary Production. *Science* 278, 1451-1454.
- Berger, W.H., Adelseck, C.G., Mayer, L.A., 1976. Distribution of carbonate in surface sediments of the Pacific Ocean. *Journal of Geophysical Research* 81, 2617-2627.
- Berger, W.H., Bonneau, M.C., Parker, F.L., 1982. Foraminifera on the deep-sea floor: lysocline and dissolution rate. *Oceanologica Acta* 5, 249-258.
- Blasco, D., Estrada, M., Jones, B., 1980. Relationship between the phytoplankton distribution and composition and the hydrography in the northwest African upwelling region near Cabo Corbeiro. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 27, 799-821.
- Boeckel, B., Baumann, K.-H., 2004. Distribution of coccoliths in surface sediments of the south-eastern South Atlantic Ocean: ecology, preservation and carbonate contribution. *Marine Micropaleontology* 51, 301-320.
- Boeckel, B., Baumann, K.-H., Henrich, R., Kinkel, H., 2006. Coccolith distribution patterns in South Atlantic and Southern Ocean surface sediments in relation to environmental gradients. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 53, 1073-1099.
- Bollmann, J., Brabec, B., Cortés, M.Y., Geisen, M., 1999. Determination of absolute coccolith abundances in deep-sea sediments by spiking with microbeads and spraying (SMS-method). *Marine Micropaleontology* 38, 29-38.
- Bollmann, J., Cortés, M.Y., Haidar, A.T., Brabec, B., Close, A., Hofmann, R., Palma, S., Tupas, L., Thierstein, H.R., 2002. Techniques for quantitative analyses of calcareous marine phytoplankton. *Marine Micropaleontology* 44, 163-185.
- Brand, L.E., 1994. Physiological ecology of marine coccolithophores. In: Winter, A., Siesser, W.G. (Eds.), *Coccolithophores*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 39-49.
- Broecker, W.S., Broecker, S., 1974. Carbonate dissolution on the western flank of the East Pacific Rise. In: Hay, W.W. (Ed.), *Studies in Pale-Oceanography*. Soc. of Econ. Paleontol. and Mineral. Spec. Publ., Tulsa, Oklahoma, pp. 44-57.
- Bryden, H.L., Brady, E.C., 1985. Diagnostic model of the three-dimensional circulation in the upper equatorial Pacific Ocean. *Journal Physical Oceanography* 15, 1255-1273.
- 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., Moita, M.T., 2000. *Coccolithus pelagicus*, a productivity proxy related to moderate fronts off Western Iberia. *Marine Micropaleontology* 39, 131-155.
- Colmenero-Hidalgo, E., Flores, J.-A., Sierro, F.J., Bárcena, M.Á., Löwemark, L., Schönfeld, J., Grimalt, J.O., 2004. 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* 205, 317-336.
- Conkright, M.E., Boyer, T.P., 2002. World Ocean Atlas 2001: Objective Analyses, Data Statistics, and Figures. In: Silver Spring, M. (Ed.), CD-ROM Documentation. National Oceanographic Data Center, Washington, D.C., pp. 17.
- Conkright, M.E., Levitus, S., Boyer, T.P., 1994. World Ocean Atlas 1994. In: Silver Spring, M. (Ed.), NOAA Atlas NESDIS 1, Washington, D.C., pp. 150.

- Cortés, M.Y., Bollmann, J., Thierstein, H.R., 2001. Coccolithophore ecology at the HOT station ALOHA, Hawaii. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 48, 1957-1981.
- Dittert, N., Baumann, K.H., Bickert, T., Henrich, R., Kinkel, H., Meggers, H., 1999. Proxies for carbonate dissolution. In: Fischer, G., Wefer, G. (Eds.), *Proxies in paleoceanography: Examples from the South Atlantic*. Springer, Berlin, pp. 255-284.
- Emerson, S., Bender, M., 1981. Carbon fluxes at the sediment- water interface of the deep-sea: calcium carbonate preservation. *Journal of marine Research* 39, 139-162.
- Farrell, J.W., Prell, W.L., 1989. Climatic Change and CaCO₃ Preservation: An 800,000 Year Bathymetric Reconstruction from The Central Equatorial Pacific Ocean. *Paleoceanography* 4, 447-466.
- Feldberg, M.J., Mix, A.C., 2002. Sea-surface temperature estimates in the Southeast Pacific based on planktonic foraminiferal species; modern calibration and Last Glacial Maximum. *Marine Micropaleontology* 44, 1-29.
- Flores, J.A., Marino, M., 2002. Pleistocene calcareous nannofossil stratigraphy for ODP Leg 177 (Atlantic sector of the Southern Ocean). *Marine Micropaleontology* 45, 191-224.
- Flores, J.A., Sierro, F.J., 1997. Revised technique for calculation of calcareous nannofossil accumulation rates. *Micropaleontology* 43, 321-324.
- Flores, J.A., Sierro, F.J., Francés, G., Vázquez, A., 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.
- Freiwald, A., 1995. Bacteria-induced carbonate degradation; a taphonomic case study of *Cibicides lobatulus* from a high-boreal carbonate setting. *Palaios* 10, 337-346.
- Garcia, H.E., Locarnini, R.A., Boyer, T.P., Antonov, J.I., Mishonov, A.V., 2006. World Ocean Atlas 2005. In: Levitus, S. (Ed.), *NOAA Atlas NESDIS 61*. U.S. Government Printing Office, Washington, D.C., pp. 396.
- Geisen, M., Bollmann, J., Herrle, J.O., Mutterlose, J., Young, J.R., 1999. Calibration of the Random Settling Technique for Calculation of Absolute Abundances of Calcareous Nannoplankton. *Micropaleontology* 45, 437-442.
- Geitzenauer, K.R., Roche, M.B., McIntyre, A., 1977. Coccolith biogeography from North Atlantic and Pacific surface sediments; a comparison of species distribution and abundances. In: Ramsay, A.T.S. (Ed.), *Oceanic Micropaleontology*. Academic Press, London, pp. 973-1008.
- Giraudeau, J., 1992. Distribution of Recent nannofossils beneath the Benguela system: Southwest African continental margin. *Marine Geology* 108, 219-237.
- Giraudeau, J., Bailey, G.W., 1995. Spatial dynamics of coccolithophore communities during an upwelling event in the Southern Benguela system. *Continental Shelf Research* 15, 1825-1852.
- Goovaerts, P., 1997. *Geostatistics for Natural Resources Evaluation*. Applied Geostatistics Series. Oxford University Press, New York, pp. 483.
- Gravalosa, J.M., Flores, J.-A., Sierro, F.J., Gersonde, R., 2008. Sea surface distribution of coccolithophores in the eastern Pacific sector of the Southern Ocean (Bellingshausen and Amundsen Seas) during the late austral summer of 2001. *Marine Micropaleontology* 69, 16-25.

- Hagino, K., Okada, H., 2004. Floral response of coccolithophores to progressive oligotrophication in the South Equatorial Current, Pacific Ocean. In: Shiyomi, M., Kawahata, H., Koizumi, H., Tsuda, A., Awaya, Y. (Eds.), *Global Environmental Change in the Ocean and on Land*. TERRAPUB, pp. 121–132.
- Hagino, K., Okada, H., Matsuoka, H., 2000. Spatial dynamics of coccolithophore assemblages in the Equatorial Western-Central Pacific Ocean. *Marine Micropaleontology* 39, 53-72.
- Haidar, A.T., Thierstein, H.R., 2001. Coccolithophore dynamics off Bermuda (N. Atlantic). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 48, 1925-1956.
- Hair, J.F., Anderson, R.E., Tatham, R.L., Black, W.C., 1992. *Multivariate Data Analysis with Readings*. Macmillan Publishing Company, New York, pp. 544.
- Hebbeln, D., Marchant, M., Freudenthal, T., Wefer, G., 2000. Surface sediment distribution along the Chilean continental slope related to upwelling and productivity. *Marine Geology* 164, 119-137.
- Henderiks, J., Törner, A., 2006. Reproducibility of coccolith morphometry: Evaluation of spraying and smear slide preparation techniques. *Marine Micropaleontology* 58, 207-218.
- Henriksson, A., 1993. A quick and easy method for estimating absolute abundances of calcareous nannofossils. *INA Newsletter* 15, 68.
- Herrle, J.O., Bollmann, J., 2004. Accuracy and reproducibility of absolute nannoplankton abundances using the filtration technique in combination with a rotary sample splitter. *Marine Micropaleontology* 53, 389-404.
- Huyer, A., Knoll, M., Paluszkiwicz, T., Smith, R.L., 1991. The Peru undercurrent: A study in variability. *Deep-Sea Research* 38, 247-271.
- Jahnke, R.A., Craven, D.B., Gaillard, J.F., 1994. The influence of organic matter diagenesis on CaCO₃ dissolution at the deep-sea floor. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 58, 2799-2809.
- Jordan, R.W., Kleijne, A., 1994. A classification system for living Coccolithophores. In: Winter, A., Siesser, W.G. (Eds.), *Coccolithophores*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 83-105.
- Jordan, R.W., Cros, L., Young, J.R., 2004. A revised classification scheme for living haptophytes. *Micropaleontology* 50, 55-79.
- Kaiser, J., Lamy, F., Hebbeln, D., 2005. A 70-kyr sea surface temperature record off southern Chile (Ocean Drilling Program Site 1233). *Paleoceanography* 20, PA4009. doi: 10.1029/2005PA001146.
- Kim, J.-H., Schneider, R.R., Hebbeln, D., Müller, P.J., Wefer, G., 2002. Last deglacial sea-surface temperature evolution in the Southeast Pacific compared to climate changes on the South American continent. *Quaternary Science Reviews* 21, 2085-2097.
- Kleijne, A., 1993. Morphology, taxonomy and distribution of extant coccolithophores (calcareous nannoplankton). PhD Thesis. Vrije Universiteit, Amsterdam, pp. 321.
- Kleijne, A., Kroon, D., Zevenboom, W., 1989. Phytoplankton and foraminiferal frequencies in northern Indian Ocean and Red Sea surface waters. *Netherlands Journal of Sea Research* 24, 531-539.
- Knappertsbusch, M., 1990. Geographic distribution of modern coccolithophorids in the Mediterranean Sea and morphologic evolution of *Calcidiscus leptoporus*, ETH (Eidgenössische Technische Hochschule), Zurich, pp. 141.

- Knappertsbusch, M., 1993. Geographic distribution of living and Holocene coccolithophores in the Mediterranean Sea. *Marine Micropaleontology* 21, 219-247.
- Knappertsbusch, M., Cortes, M.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, 293-317.
- Koch, C., Young, J.R., 2007. A simple weighing and dilution technique for determining absolute abundances of coccoliths from sediment samples. *Journal of Nannoplankton Research* 29, 67-69.
- Lamy, F., Hebbeln, D., Wefer, G., 1998a. Terrigenous sediment supply along the Chilean continental margin: modern regional patterns of texture and composition. *Geologische Rundschau* 87, 477-494.
- Lamy, F., Hebbeln, D., Wefer, G., 1998b. Late Quaternary precessional cycles of terrigenous sediment input off the Norte Chico, Chile (27.5°S) and palaeoclimatic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 141, 233-251.
- Lamy, F., Hebbeln, D., Wefer, G., 1999. High-Resolution Marine Record of Climatic Change in Mid-latitude Chile during the Last 28,000 Years Based on Terrigenous Sediment Parameters. *Quaternary Research* 51, 83-93.
- Lamy, F., Hebbeln, D., Röhl, U., Wefer, G., 2001. Holocene rainfall variability in southern Chile: a marine record of latitudinal shifts of the Southern Westerlies. *Earth and Planetary Science Letters* 185, 369-382.
- Lamy, F., Rühlemann, C., Hebbeln, D., Wefer, G., 2002. High- and low-latitude climate control on the position of the southern Peru-Chile Current during the Holocene. *Paleoceanography* 17, 1028. doi: 10.1029/2001PA000727.
- Levitus, S.E., 1982. Climatological atlas of the world ocean. In: United States Government Printing Office (Ed.), NOAA Professional Paper, Washington DC.
- Locarnini, R.A., Mishonov, A.V., Antonov, J.I., Boyer, T.P., Garcia, H.E., 2006. World Ocean Atlas 2005. In: Levitus, S. (Ed.), NOAA Atlas NESDIS 61. U.S. Government Printing Office, Washington, D.C., pp. 182.
- Marchant, M., 1997. Rezente und spätquartäre Sedimentation planktischer Foraminiferen im Peru-Chile Strom. PhD Thesis. Universität Bremen, Bremen, pp: 115.
- Martínez, I., Rincon, D., Yokoyama, Y., Barrows, T., 2005. Foraminifera and coccolithophorid assemblage changes in the Panama Basin during the last deglaciation: Response to sea-surface productivity induced by a transient climate change. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 234, 114-126.
- McIntyre, A., Bé, A.W.H., 1967. Modern coccolithophoridae of the Atlantic Ocean. Placoliths and Cyrtoliths. *Deep-Sea Research* 14, 561-597.
- McIntyre, A., Bé, A.W.H., Roche, M.B., 1970. Modern Pacific Coccolithophorida: a paleontological thermometer. *Transactions of the New York Academy of Sciences Series II* 32, 720-731.
- Miller, A., 1976. The climate of Chile., in: Schwerdtfeger, W.E. (Ed.), *Climates of Central and South America*. Elsevier, Amsterdam, pp. 113-145.
- Mix, A.C., Morey, A.E., Pisias, N.G., Hostetler, S.W., 1999. Foraminiferal Faunal Estimates of Paleotemperature: Circumventing the No-Analog Problem Yields Cool Ice Age Tropics. *Paleoceanography* 14, 350-359.

- Mohtadi, M., Hebbeln, D., 2004. Mechanisms and variations of the paleoproductivity off northern Chile (24°S-33°S) during the last 40,000 years. *Paleoceanography* 19. doi: 10.1029/2004PA001003.
- Mohtadi, M., Hebbeln, D., Marchant, M., 2005. Upwelling and productivity along the Peru-Chile Current derived from faunal and isotopic compositions of planktic foraminifera in surface sediments. *Marine Geology* 216, 107-126.
- Mohtadi, M., Romero, O.E., Kaiser, J., Hebbeln, D., 2007. Cooling of the southern high latitudes during the Medieval Period and its effect on ENSO. *Quaternary Science Reviews* 26, 1055-1066.
- Molfino, B., McIntyre, A., 1990a. Nutricline Variation in the Equatorial Atlantic Coincident with the Younger Dryas. *Paleoceanography* 5, 997-1008.
- Molfino, B., McIntyre, A., 1990b. Precessional Forcing of Nutricline Dynamics in the Equatorial Atlantic. *Science* 249, 766-769.
- Okada, H., 1992. Use of microbeads to estimate the absolute abundance of nannofossils. *INA Newsletter* 14, 96-97.
- Okada, H., Honjo, S., 1973. The distribution of oceanic coccolithophorids in the Pacific. *Deep-Sea Research* 20, 355-374.
- Okada, H., Honjo, S., 1975. Distribution of coccolithophores in marginal seas along the western Pacific Ocean and in the Red Sea. *Marine Biology* 31, 271-285.
- Okada, H., McIntyre, A., 1977. Modern coccolithophores of the Pacific and North Atlantic oceans. *Micropaleontology* 23, 1-54.
- Okada, H., McIntyre, A., 1979. Seasonal distribution of modern coccolithophores in the western North Atlantic Ocean. *Marine Biology* 54, 319-328.
- Okada, H., McIntyre, A., 1980. Validation of *Florisphaera profunda*, var. *elongata* (2). *International Nannoplankton Association Newsletter* 2, 81.
- Okada, H., 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, 413-432.
- Pena, L.D., Cacho, I., Ferretti, P., Hall, M.A., 2008. El Niño-Southern Oscillation-like variability during glacial terminations and interlatitudinal teleconnections. *Paleoceanography* 23, PA3101. doi: 10.1029/2008PA001620.
- Quinn, P.S., Cortés, M.Y., Bollmann, J., 2005. Morphological variation in the deep ocean-dwelling coccolithophore *Florisphaera profunda* (Haptophyta). *European Journal of Phycology* 40, 123 - 133.
- Quinn, P.S., Sáez, A.G., Baumann, K.H., Steel, B.A., Sprengel, C., Medlin, L.K., 2004. Coccolithophorid biodiversity: evidence from the cosmopolitan species *Calcidiscus leptoporus*. In: Thierstein, H.R., Young, J.R. (Eds.), *Coccolithophores, from molecular processes to a global impact*. Springer, Berlin, pp. 299-326.
- Renaud, S., Klaas, C., 2001. Seasonal variations in the morphology of the coccolithophore *Calcidiscus leptoporus* off Bermuda (N. Atlantic). *Journal of Plankton Research* 23, 779-795.
- Renaud, S., Ziveri, P., Broerse, A.T.C., 2002. Geographical and seasonal differences in morphology and dynamics of the coccolithophore *Calcidiscus leptoporus*. *Marine Micropaleontology* 46, 363-385.
- Rojas de Mendiola, B., 1981. Seasonal phytoplankton distribution along the Peruvian Coast, in: Richards, F.A.E. (Ed.), *Coastal Upwelling*. Coastal Estuarine Studies. AGU, Washington, pp. 339-347.

- Rost, B., Riebesell, U., 2004. Coccolithophore calcification and the biological pump: response to environmental changes. In: Thierstein, H.R., Young, J.R. (Eds.), *Coccolithophores: from molecular processes to global impact*. Springer, Heidelberg, Germany, pp. 99-125.
- Roth, P.H., 1994. Distribution of coccoliths in oceanic sediments. In: Winter, A., Siesser, W.G. (Eds.), *Coccolithophores*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 199-218.
- Roth, P.H., Coulbourn, W.T., 1982. Floral and solution patterns of coccoliths in surface sediments of the North Pacific. *Marine Micropaleontology* 7, 1-52.
- Sáez, A.G., Probert, I., Quinn, P.S., Young, J.R., Geisen, M., Medlin, L.K., 2003. Pseudo-cryptic speciation in coccolithophores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100 (12), 7163-7168.
- Samtleben, C., Schröder, A., 1992. Living coccolithophore communities in the Norwegian-Greenland Sea and their record in sediments. *Marine Micropaleontology* 19, 333-354.
- Shaffer, G., Salinas, S., Pizarro, O., Vega, A., Hormazabal, S., 1995. Currents in the deep ocean off Chile (30°S). *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 42, 425-436.
- Steinmetz, J.C., 1994. Sedimentation of coccolithophores. In: Winter, A., Siesser, W.G. (Eds.), *Coccolithophores*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 179-197.
- Stoll, H.M., Ziveri, P., 2002. Separation of monospecific and restricted coccolith assemblages from sediments using differential settling velocity. *Marine Micropaleontology* 46, 209-221.
- Strub, P.T., Mesias, J.M., Montecino, V., Rutllant, J., Salinas, S., 1998. Coastal ocean circulation off Western South America. In: R. Robinson and K.H. Brink, E. (Ed.), *The Global Coastal Ocean. Regional Studies and Syntheses*, Wiley, pp. 273-315.
- Tanaka, Y., 1991. Calcareous Nannoplankton Thanatocoenoses in Surface Sediments from Seas Around Japan. *Science Reports - Tohoku University, Second Series: Geology* 61, 127-198.
- Thierstein, H.R., 1980. Selective dissolution of late cretaceous and earliest tertiary calcareous nannofossils: Experimental evidence. *Cretaceous Research* 1, 165-176.
- Thomas, A.C., Carr, M.E., Strub, P.T., 2001. Chlorophyll Variability in Eastern Boundary Currents. *Geophysical Research Letters* 28.
- Thompson, P.R., 1976. Planktonic foraminiferal dissolution and the progress towards a Pleistocene equatorial Pacific transfer function. *Journal of Foraminiferal Research* 6, 208-227.
- Toggweiler, J.R., Dixon, K., Broecker, W.S., 1991. The Peru Upwelling and the Ventilation of the South Pacific Thermocline. *Journal of Geophysical Research* 96, 20467-20497.
- Weber, M.E., Wiedicke, M., Riech, V., Erlenkeuser, H., 1995. Carbonate Preservation History in the Peru Basin: Paleoceanographic Implications. *Paleoceanography* 10, 775-800.
- Wei, W., 1988. A new technique for preparing quantitative nannofossil slides. *Journal of Paleontology* 62, 472-473.

- Williams, J.R., Bralower, T.J., 1995. Nannofossil Assemblages, Fine Fraction Stable Isotopes, and the Paleoceanography of the Valanginian-Barremian (Early Cretaceous) North Sea Basin. *Paleoceanography* 10. doi: 10.1029/95pa00977.
- Winter, A., 1982. Paleoenvironmental interpretation of the Quaternary coccolith assemblages from the Gulf of Aqaba (Elat), Red Sea. *Revista Española de Micropaleontología* 14, 291-314.
- Winter, A., Reiss, Z., Luz, B., 1979. Distribution of living coccolithophore assemblages in the Gulf of Elat ('Aqaba). *Marine Micropaleontology* 4, 197-223.
- Winter, A., Jordan, R.W., Roth, P.H., 1994. Biogeography of living coccolithophores in ocean waters. In: Winter, A., Siesser, W.G. (Eds.), *Coccolithophores*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 161-178.
- Wooster, W.S., Reid, J.L., 1963. Eastern boundary currents, in: Hill, M.N. (Ed.), *The Sea*. Interscience, New York, pp. 253-280.
- Wyrtki, K., 1965. Surface currents of the Eastern Tropical Pacific Ocean. *Inter-American Tropical Tuna Communications Bulletin* 4, 271-304.
- Wyrtki, K., 1981. An estimate of equatorial upwelling in the Pacific. *Journal of Physical Oceanography* 11, 1205-1214.
- Young, J.R., 1994. Functions of coccoliths. In: Winter, A., Siesser, W.G. (Eds.), *Coccolithophores*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 63-82.
- Young, J.R., Westbroek, P., 1991. Genotypic variation in the coccolithophorid species *Emiliania huxleyi*. *Marine Micropaleontology* 18, 5-23.
- Young, J.R., Geisen, M., Cros, L., Kleijne, A., Sprengel, C., Probert, I., Østergaard, J., 2003. A guide to extant coccolithophore taxonomy. *Journal of Nannoplankton Research (Special Issue 1)*, pp. 125.
- Ziveri, P., Thunell, R.C., 2000. Coccolithophore export production in Guaymas Basin, Gulf of California: response to climate forcing. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 47, 2073-2100.
- Ziveri, P., Thunell, R.C., Rio, D., 1995. Export production of coccolithophores in an upwelling region: Results from San Pedro Basin, Southern California Borderlands. *Marine Micropaleontology* 24, 335-358.
- Ziveri, P., Baumann, K.H., Boeckel, B., Bollmann, J., Young, J.R., 2004. Biogeography of selected Holocene coccoliths in the Atlantic Ocean. In: Thierstein, H.R., Young, J.R. (Eds.), *Coccolithophores, from molecular processes to a global impact*. Springer, Berlin, pp. 403-428.
- Zuta, S., Guillen, O., 1970. Oceanografía de las Aguas Costeras del Peru. *Boletín Instituto del Mar del Peru-Callao* 2, 161-323.

M. Saavedra Pellitero



VI. FUNCIONES DE TRANSFERENCIA

VI. Métodos de reconstrucción basados en las asociaciones de microfósiles

La reconstrucción y caracterización de ambientes del pasado ha sido siempre uno de los principales objetivos perseguido por la Paleontología. Encontrar análogos actuales de ejemplares fósiles aparecidos en sedimentos es difícil. Sin embargo, se pueden hacer multitud de inferencias en sedimentos recientes (decenas o centenas de miles de años), puesto que éstos están plagados de asociaciones fósiles con representantes vivos (Sachs *et al.*, 1977).

Existen básicamente dos técnicas cuantitativas que han sido empleadas para la reconstrucción de datos paleoambientales, en concreto de paleotemperaturas. Estas son: La función de transferencia de Imbrie y Kipp (Imbrie y Kipp, 1971) y la técnica de los análogos modernos de Hutson (1980) (MAT, "Modern Analog Technique"), posteriormente modificada por Prell (1985). A estas dos técnicas de reconstrucción podemos añadir una más, un tanto diferente de las anteriores: las redes neuronales artificiales.

VI.1. Función de transferencia de Imbrie y Kipp

La estimación de parámetros ambientales en el pasado a partir de datos micropaleontológicos se ha convertido en una herramienta muy útil desde el desarrollo del método o función de transferencia desarrollada por Imbrie y Kipp (IKM. Imbrie and Kipp method), para el que se emplearon foraminíferos planctónicos (Imbrie y Kipp, 1971; Klován y Imbrie, 1971). El IKM proporciona estimaciones cuantitativas de parámetros hidrográficos del pasado (*e.g.*, SST) preservados en el registro sedimentario reciente.

Este método se basa en que las asociaciones de fauna o flora (microfósiles) que vivieron en aguas superficiales y se preservaron en el registro sedimentario, reflejan las condiciones ambientales que existían en el pasado, por ejemplo, SST o productividad. Esta suposición, permite en un punto de muestreo determinado, estimar el valor ciertos parámetros ambientales para periodos pasados a partir de las asociaciones fósiles de los depósitos correspondientes.

Fue el método estándar para estimar SST en el Proyecto CLIMAP (Climate: Long-Range Investigation Mapping and Prediction 1976; 1981; 1984), y es uno de los más usados para reconstruir paleoambientes (*e.g.*, Sachs *et al.*, 1977; Moore Jr *et al.*, 1980; Molino *et al.*, 1982), empleando foraminíferos planctónicos (*e.g.*, Kipp, 1976; Thompson, 1976; Hutson, 1977; Hutson, 1978; Thompson, 1981; Dowsett y Poore, 1990; Mix *et al.*, 1999), con radiolarios (*e.g.*, Pisias *et al.*, 1997; Abelmann *et al.*, 1999), con diatomeas (*e.g.*, Zielinski *et al.*, 1998) o con coccolitóforos (*e.g.*, Geitzenauer *et al.*, 1976)

Existen una serie de supuestos básicos que se deben cumplir para poder emplear funciones de transferencia (Sachs *et al.*, 1977).

1. Se asume que un enfoque multivariado es mejor para estimar condiciones del pasado que el uso de una única especie.

2. Se necesita que las respuestas biológicas estén sistemáticamente relacionadas con parámetros físicos del ambiente y que esos parámetros sean importantes en el control del desarrollo de los organismos (e.g. SST y foraminíferos planctónicos), o en su defecto, que estén relacionados linealmente con otros factores que lo controlen directamente.

3. Se asume que existen relaciones simples entre condiciones actuales y del pasado, por tanto: (a) No se han producido cambios evolutivos importantes y las preferencias ecológicas de las especies han permanecido constantes a lo largo de los últimos cientos de miles de años. (b) Las condiciones oceanográficas o climáticas que se pretenden reconstruir tienen un representante actual. (c) No se han producido fenómenos de disolución, y las condiciones de preservación se han mantenido constantes a lo largo del tiempo.

VI.1.1. Funciones de transferencia convencionales

Para el desarrollo de este método se necesitan una serie de datos detallados a continuación.

- Una base de datos compuesta por asociaciones de microfósiles (*i.e.*, foraminíferos, cocolitos diatomeas o radiolarios) encontrados en muestras de sedimento superficial actuales (“core-tops”), procedentes de numerosas localidades (situadas a diferente latitud y longitud) En ella aparecen las abundancias relativas (porcentajes) de cada una de las especies encontradas en la asociación.
- Los parámetros ambientales actuales (SST, SSS, etc.) correspondientes a cada uno de los puntos de muestreo, tomados en esta investigación del “World Ocean Atlas” 2001 y 2005.
- Una base de datos que incluya las asociaciones de microfósiles de las muestras del testigo oceánico para el cual queremos reconstruir determinado(s) parámetro(s) ambiental(es). En esta base de datos deben aparecer los mismos taxones que en la base de datos actual.

Se han seguido una serie de pasos:

- Análisis factorial. Para reducir el número de variables (especies) existentes, se realiza un análisis factorial en modo Q (con rotación Varimax normalizada), que permite agrupar alrededor de un mismo factor aquellas especies que presentan un comportamiento similar. El análisis factorial en modo Q define cada asociación fósil como combinación lineal de las especies de partida (Mix *et al.*, 1999). El peso de cada especie (variable) en un factor viene indicado por el “factor

loading” y el peso de cada factor al describir una muestra (caso) por el “factor score”.

- Regresión múltiple. El siguiente paso es calcular una ecuación que prediga el parámetro ambiental a reconstruir (e.g. SST). Se trata de establecer una relación entre los parámetros biológicos y ambientales del medio. Normalmente se hace mediante una regresión múltiple. Ésta regresión puede ser lineal (la variable independiente son los factores y, la dependiente las SST), o curvilínea (en la que la variable independiente son los factores y su combinación cuadrática), que fue la empleada por Imbrie y Kipp (Imbrie y Kipp, 1971), puesto que es más precisa (Sachs *et al.*, 1977; Le y Shackleton, 1994).
- Estimaciones. Finalmente, las definiciones de los factores actuales y las ecuaciones calibradas, se aplican a los datos testigo para hacer estimaciones de las propiedades ambientales del pasado.

VI.2. Método de los Análogos Modernos

Los supuestos básicos que se deben cumplir para poder emplear este método son muy similares a los de las funciones de transferencias, por tanto no podemos olvidar los siguientes puntos:

- Asociaciones similares de fauna o flora se producen por condiciones ambientales similares.
- La SST (o variable que queramos reconstruir) debe ser la variable ambiental que determina variaciones en las asociaciones o está correlacionada con variables ambientales que condicionan la variación de la fauna o la flora.

Prell (1985) comprobó el MAT de Hutson (1980) y demostró que haciendo una ligera modificación se obtenían SST muy similares a aquellas derivadas de la función de transferencia de Imbrie y Kipp (1971). Al contrario que en el caso anterior (sección 5.1), el MAT no genera una única fórmula de calibración entre los datos micropaleontológicos y las propiedades ambientales. Si no que busca en la base de datos actual la muestra más parecida a la del registro fósil, es decir, determina los análogos modernos que más se asemejan a las muestras del testigo estudiado (Kucera *et al.*, 2005).

Las condiciones ambientales correspondientes a estos análogos nos sirven para reconstruir parámetros físicos (tales como SST, SSS...) del pasado. Para identificar los mejores análogos, el MAT proporciona un índice de disimilaridad.

Trabajando en el Pleistoceno superior, Hutson (1980) utilizó la distancia coseno- θ para relacionar las muestras actuales del océano Indico, con las de su testigo; posteriormente empleó una media de las SST y SSS de los mejores análogos para las estimaciones del pasado. Sin embargo, Overpeck *et al.* (1985) investigaron en profundidad los resultados de 8 índices de disimilaridad distintos con las mismas muestras de polen. Aunque todos los índices fueron

similares, el cálculo del coeficiente de disimilaridad resultó ser más preciso empleando la “square chord distance”.

$$\text{Ecuación 6.1. } d_{i,j} = \sum_k \{(P_{i,k})^{1/2} - (P_{j,k})^{1/2}\}^2$$

$d_{i,j}$ = Índice de disimilaridad entre i y j

i = muestra fósil

j = muestra actual

k = número de especies

$P_{i,k}$ = proporción de especies k en la muestra i

El MAT indica cuánto se asemeja la muestra fósil a las actuales por medio de índices de disimilaridad, que varían de cero a uno (0 que las muestras son iguales y 1 indicaría una similitud muy baja). Se consideran valores de análogos aceptables aquellos entre 0 y 0.2, de acuerdo a las consideraciones de Dowsett y Robinson (1997) o entre 0 y 0.15 según Overpeck *et al.* (1985).

Si la finalidad del trabajo que estamos realizando es, por ejemplo, reconstruir paleotemperaturas, la SST de la muestra fósil corresponderá a la media ponderada de las temperaturas de los “x” mejores análogos que escojamos, habitualmente, de 5 a 12 (Kucera *et al.*, 2005).

Para la aplicación de esta técnica se pueden emplear varios programas informáticos, entre los que existe el “Paleoanalog”, que ha sido desarrollado en el seno del GGO (Grupo de Geociencias Oceánicas, de la Universidad de Salamanca) por Therón *et al.* (2004). La aplicación puede descargarse en: http://carpe.usal.es/~paleotools/PaleoAnalog/UserMan_es/HTML/indice.htm.

Del MAT existen varias modificaciones, tales como son el SIMMAX (Pflaumann *et al.*, 1996) y el método de los análogos modernos revisados (RAM, “Revised Analog Method”; Waelbroeck *et al.*, 1998).

VI.3. Redes neuronales artificiales

Las redes neuronales artificiales (ANN, “Artificial Neural Networks”), pertenecen a una rama de la inteligencia artificial, que se basa en la suposición de que existe alguna relación entre la distribución de la fauna o flora actual y las propiedades físicas del ambiente en el cual viven estos organismos.

Las ANN tienen la habilidad de resolver complicadas relaciones no lineales entre un conjunto de variables de entrada y uno de salida (Malmgren *et al.*, 2001). Se trata de un sistema computacional basado en un algoritmo que posee la capacidad autónoma de “aprender” de una relación entre dos grupos de números (Wasserman, 1989; Beale y Jackson, 1990). Una vez entrenada, la red neuronal sirve como una función de transferencia, aunque al mismo tiempo es una función no lineal y recurrente, tan compleja que tiene la capacidad de simular a un algoritmo de decisión. Las redes neuronales se han empleado en muchas disciplinas para la predicción, clasificación, o control de varios procesos (Pozzi *et al.*, 2000). Las ANN tienden a ser más fiables que otros métodos cuando existen bases de datos incompletas, ya que son bastante

tolerantes a fallos analíticos. Los principios generales y la arquitectura de una red de retropropagación (“back propagation ANN”) están descritos en Malmgren y Nordlund (1997) y su uso en reconstrucciones paleoceanográficas ha sido demostrado (Malmgren *et al.*, 2001).

VI.4. Aplicación de estos métodos en el Pacífico ecuatorial y suroriental

Como el mismo título de esta Tesis indica, el proyecto inicial contemplaba desarrollo de una función de análogos con coccolitóforos para la zona de estudio.

Desde un principio se escogió la técnica de los MAT, anteriormente empleada en el GGO de la Universidad de Salamanca con foraminíferos planctónicos (Pérez-Folgado *et al.*, 2003; Reguera, 2004; González-Mora *et al.*, 2006), pero nunca antes empleada con coccolitóforos.

Adelantándonos a los siguientes capítulos, merece la pena que mencionemos que los resultados no fueron tan satisfactorios como cabría esperar, fundamentalmente debido a varios problemas (que hemos venido detectando a lo largo de esta investigación).

VI.4.1. La distribución de las muestras

Una zona de estudio demasiado extensa puede implicar una mayor cantidad de ruido y una mayor tendencia a la agrupación de especies de naturaleza desconocida, lo que se traduce en un incremento en error a la hora de reconstruir, por ejemplo, SST (Kucera *et al.*, 2005).

Existe una importante falta de muestras, sobre todo en áreas correspondientes a condiciones oligotróficas del giro Pacífico subtropical y en áreas muy frías (sobre todo a latitudes mayores de 45-50°S) debido fundamentalmente a limitaciones en la preservación de los coccolitos en dichas áreas.

No haber podido incluir en la base de datos actual muchas muestras correspondientes condiciones muy frías (SST<10-11°C) será una limitación de partida a la hora de reconstruir el último periodo glacial; puede surgir el problema de la falta de análogos (the “non-analog” problem).

VI.4.2. Los datos del World Ocean Atlas (WOA, 2001 y 2005)

Ausencia de datos sobre todo de las medias anuales en “píxeles” costeros. Esto añade pequeñas imprecisiones al calibrado de la base de datos actual.

VI.4.3. Efectos de la disolución de los coccolitos

La aplicación de MAT o de funciones de transferencia es limitada en zonas de intenso upwelling (*e.g.*, Kim *et al.*, 2002). En todo momento se ha

intentado descartar las muestras que presentaban signos de elevada disolución, pero debido a que la preservación es moderada en la mayoría de las muestras de sedimento superficial, la búsqueda de análogos con MAT no es la esperada: se habría podido anteponer la disolución a la ecología coccolitoforal.

Aparte de emplear el programa “Paleoanalogs”, se aplicaron ANN con el programa TRAJAN®. Se consiguió entrenar la red bien y la verificación fue buena, pero las predicciones no cumplieron del todo las expectativas previstas.

Debido a todas estas limitaciones, se diseñó una función de transferencia con cocolitos, pionera en el Pacífico suroriental. Este proceso se basa en una serie de análisis, resumidos a continuación.

Análisis factorial. Este análisis se realizó en modo R (con rotación Varimax normalizada), puesto que en modo Q, los distintos factores obtenidos correspondían o bien a condiciones oligotróficas o bien a eutróficas, sin poder distinguir ningún rasgo característico a lo largo del upwelling chileno. Además, las muestras aparecen altamente correlacionadas, característica necesaria para este tipo de análisis.

Este análisis implica la transposición de la matriz original de la base de datos actual, con lo que las muestras pasan a ser variables y las especies, casos. Se agrupan alrededor de un mismo factor aquellas estaciones que presentan un comportamiento similar. Este análisis factorial realizado con el programa STATISTICA® define cada muestra fósil como combinación lineal de las muestras de partida. El peso de cada muestra (variable) en un factor viene indicado por el “factor loading” y el peso de cada factor al describir una especie (caso) por el “factor score” (al igual que en el trabajo de Esparza-Alvarez *et al.*, 2007).

Caracterización de los factores. Se realizó una matriz de correlación entre los factores obtenidos en el apartado anterior y los parámetros oceánicos (medias anuales procedentes del WOA01 y WOA05). También se hizo una distribución geográfica de estos factores con el programa Golden Software Surfer 8® para ver qué patrones definían.

Testigo ODP 1233. Se realizó un análisis factorial en modo R (incluyendo la rotación Varimax normalizada) con la base de datos del pasado, correspondiente a este testigo.

Relación entre los factores y estimaciones. Se realizó una matriz de correlación entre los “factor loadings” del presente y del pasado, y con los resultados obtenidos, se obtuvo una ecuación para reconstruir SST.

Con el desarrollo de esta función de transferencia, se pueden resaltar una serie de puntos positivos que se han logrado.

Primero, no existe disparidad debido al empleo de varios métodos de recuento, puesto que todas las muestras han sido cuidadosamente examinadas

y, posteriormente contadas por la misma persona, siguiendo una metodología estándar.

Segundo, se ha comprobado que la variable que queríamos reconstruir (SST) es uno de los parámetros físicos que determina variaciones en las asociaciones coccolitoforales, por tanto, es factible y está justificada la reconstrucción de SST.

Y tercero, el análisis factorial nos ha permitido identificar una falsa señal causada por disolución y reconstruir las SST únicamente con el factor más adecuado para ello, reduciendo el error de manera notable.

Este procedimiento que ha sido brevemente expuesto, se detalla en el siguiente capítulo (VII), donde se desarrolla la aplicación de la función de transferencia y se ofrece una reconstrucción de SST para el último ciclo glacial, con especial énfasis en la deglaciación.

VI.5. Bibliografía

- Abelmann, A., Brathauer, U., Gersonde, R., Sieger, R. y Zielinski, U., 1999. Radiolarian-Based Transfer Function for the Estimation of Sea Surface Temperatures in the Southern Ocean (Atlantic Sector). *Paleoceanography* 14. doi: 10.1029/1998pa900024.
- Beale, R. y Jackson, T., 1990. *Neural Computing: An Introduction*. Adam Hilger, Bristol 240 pp.
- Climate: Long Range Investigation, Mapping, and Prediction (CLIMAP), 1976. The Surface of the Ice-Age Earth. *Science* 191 (4232), 1131-1137.
- Climate: Long Range Investigation, Mapping, and Prediction (CLIMAP), 1981. Seasonal reconstruction of the earths surface at the last glacial maximum. *Geological Society of America, Map and Chart Series*, 36, 1-18.
- Climate: Long Range Investigation, Mapping, and Prediction (CLIMAP), 1984. The last interglacial ocean: Quaternary Research. 21, 123-224.
- Dowsett, H.J. y Poore, R.Z., 1990. A new planktic foraminifer transfer function for estimating Pliocene-Holocene paleoceanographic conditions in the North Atlantic. *Marine Micropaleontology* 16 (1-2), 1-23.
- Dowsett, H.J. y Robinson, M.M., 1997. Application of the Modern Analog Technique (MAT) of sea surface temperature estimation to Middle Pliocene North Pacific planktonic foraminifer faunas. *Palaeontologia Electronica* 1 (1).
- Esparza-Alvarez, M.A., Herguera, J.C. y Lange, C., 2007. Last century patterns of sea surface temperatures and diatom (>38 μ m) variability in the Southern California current. *Marine Micropaleontology* 64 (1-2), 18-35.
- Geitzenauer, K., Roche, M.B. y McIntyre, A., 1976. Modern Pacific coccolith assemblages: derivation and application to Late Pleistocene paleotemperature analysis. . In: R.M. Cline and J.D. Hays (Editors), *Investigation of Late Quaternary Paleoceanography and Paleoclimatology*. Geological Society of America pp. 423-428.
- González-Mora, B., Sierro, F.J. y Flores, J.A., 2006. Estudio de paleotemperaturas en el Mar de Alborán entre 250 y 150 ka utilizando la técnica de los análogos modernos. *Geogaceta* 40, 219-222.
- Hutson, W.H., 1977. Transfer functions under no-analog conditions: Experiments with Indian Ocean planktonic Foraminifera. *Quaternary Research* 8 (3), 355-367.
- Hutson, W.H., 1978. Application of transfer functions to Indian Ocean planktonic Foraminifera. *Quaternary Research* 9 (1), 87-112.
- Hutson, W.H., 1980. The Agulhas Current during the late Pleistocene: analysis of modern faunal analogs. *Science* 207, 64-66.
- Imbrie, J. y Kipp, N.G., 1971. A new micropaleontological method for Quantitative Paleoclimatology: Application to a late Pleistocene Caribbean Core. In: K.K. Turekian (Editor), *The Late Cenozoic Glacial Ages*. Yale University Press, New Haven, Connecticut, pp. 71-181.
- Kim, J.-H., Schneider, R.R., Hebbeln, D., Müller, P.J. y Wefer, G., 2002. Last deglacial sea-surface temperature evolution in the Southeast Pacific compared to climate changes on the South American continent. *Quaternary Science Reviews* 21 (18-19), 2085-2097.

- Kipp, N.G., 1976. New transfer function for estimating past sea-surface conditions from sea-bed distribution of planktonic foraminiferal assemblages in the North Atlantic. In: R.M. Cline and J.D. Hays (Editors), Investigations of Late Quaternary paleoceanography and paleoclimatology. Geol. Soc. Am. Mem., pp. 3-41.
- Klovan, J.E. y Imbrie, J., 1971. An algorithm and FORTRAN-IV program for large scale Q-mode factor analysis and calculation of factor scores. Math. Geol. 3, 61-77.
- Kucera, M. y Malmgren, B.A., 1998. Logratio transformation of compositional data: a resolution of the constant sum constraint. Marine Micropaleontology 34 (1-2), 117-120.
- Kucera, M., Weinelt, M., Kiefer, T., Pflaumann, U., Hayes, A., Weinelt, M., Chen, M.-T., Mix, A.C., Barrows, T.T., Cortijo, E., Duprat, J., Juggins, S. y Waelbroeck, C., 2005. Reconstruction of sea-surface temperatures from assemblages of planktonic foraminifera: multi-technique approach based on geographically constrained calibration data sets and its application to glacial Atlantic and Pacific Oceans. Quaternary Science Reviews 24 (7-9), 951-998.
- Le, J. y Shackleton, N.J., 1994. Reconstructing paleoenvironment by transfer function: Model evaluation with simulated data. Marine Micropaleontology 24 (2), 187-199.
- Malmgren, B.A., Kucera, M., Nyberg, J. y Waelbroeck, C., 2001. Comparison of Statistical and Artificial Neural Network Techniques for Estimating Past Sea Surface Temperatures from Planktonic Foraminifer Census Data. Paleoceanography 16. doi: 10.1029/2000pa000562.
- Malmgren, B.A. y Nordlund, U., 1997. Application of artificial neural networks to paleoceanographic data. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 136 (1-4), 359-373.
- Mix, A.C., Morey, A.E., Pisias, N.G. y Hostetler, S.W., 1999. Foraminiferal Faunal Estimates of Paleotemperature: Circumventing the No-Analog Problem Yields Cool Ice Age Tropics. Paleoceanography 14 (3), 350-359.
- Molfino, B., Kipp, N.G. y Morley, J.J., 1982. Comparison of Foraminiferal, Cocolithophorid, and Radiolarian paleotemperature equations: Assemblage coherency and estimate concordancy. Quaternary Research 17 (3), 279-313.
- Moore Jr, T.C., Burckle, L.H., Geitzenauer, K., Luz, B., Molina-Cruz, A., Robertson, J.H., Sachs, H., Sancetta, C., Thiede, J., Thompson, P. y Wenkam, C., 1980. The reconstruction of sea surface temperatures in the Pacific Ocean of 18,000 B.P. Marine Micropaleontology 5, 215-247.
- Overpeck, J.T., Webb, T. y Prentice, I.C., 1985. Quantitative interpretation of fossil pollen spectra: Dissimilarity coefficients and the method of modern analogs. Quaternary Research 23 (1), 87-108.
- Pérez-Folgado, M., Sierro, F.J., Flores, J.A., Cacho, I., Grimalt, J.O., Zahn, R. y Shackleton, N., 2003. Western Mediterranean planktonic foraminifera events and millennial climatic variability during the last 70 kyr. Marine Micropaleontology 48 (1-2), 49-70.
- Pflaumann, U., Duprat, J., Pujol, C. y Labeyrie, L.D., 1996. SIMMAX: A Modern Analog Technique to Deduce Atlantic Sea Surface Temperatures from Planktonic Foraminifera in Deep-Sea Sediments. Paleoceanography 11. doi: 10.1029/95pa01743.

- Pisias, N.G., Roelofs, A. y Weber, M., 1997. Radiolarian-Based Transfer Functions for Estimating Mean Surface Ocean Temperatures and Seasonal Range. *Paleoceanography* 12. doi: 10.1029/97PA00582.
- Pozzi, M., Malmgren, B.A. y Monechi, S., 2000. Sea surface-water temperature and isotopic reconstructions from nanoplankton data using artificial neural networks. *Palaeontologia Electronica* 3 (2).
- Prell, W.L., 1985. The stability of low-latitude sea-surface temperatures: an evaluation of the CLIMAP reconstruction with emphasis on the positive SST anomalies, US Department of Energy, Washington D.C., 60 pp.
- Prentice, I.C., 1980. Multidimensional scaling as a research tool in Quaternary palynology: A review of theory and methods *Review of Paleobotany and Palynology* 31, 71-104.
- Reguera, I., 2004. Respuesta del Mediterráneo Occidental profundo a los cambios climáticos bruscos ocurridos durante el último ciclo glacial: Estudio de la asociación de Foraminíferos, Universidad de Salamanca, Salamanca, 231 pp.
- Sachs, H.M., Webb, T. y Clark, D.R., 1977. Paleoecological Transfer Functions. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 5, 159-178.
- Theron, R., Paillard, D., Cortijo, E., Flores, J.-A., Vaquero, M., Sierro, F.J. y Waelbroeck, C., 2004. Rapid reconstruction of paleoenvironmental features using a new multiplatform program. *Micropaleontology* 50 (4), 391-395.
- Thompson, P.R., 1976. Planktonic foraminiferal dissolution and the progress towards a Pleistocene equatorial Pacific transfer function. *Journal of Foraminiferal Research* 6 (3), 208-227.
- Thompson, P.R., 1981. Planktonic foraminifera in the Western North Pacific during the past 150 000 years: Comparison of modern and fossil assemblages. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 35, 241-279.
- Waelbroeck, C., Labeyrie, L., Duplessy, J.C., Guiot, J., Labracherie, M., Leclaire, H. y Duprat, J., 1998. Improving Past Sea Surface Temperature Estimates Based on Planktonic Fossil Faunas. *Paleoceanography* 13. doi: 10.1029/98pa00071.
- Wasserman, P.D., 1989. *Neural computing : theory and practice*. Van Nostrand Reinhold, New York, 230 pp.
- Zielinski, U., Gersonde, R., Sieger, R. y Fütterer, D., 1998. Quaternary Surface Water Temperature Estimations: Calibration of a Diatom Transfer Function for the Southern Ocean. doi: *Paleoceanography* 13. doi: 10.1029/98pa01320.

A grayscale micrograph showing several coccolithophores, which are single-celled organisms with intricate, plate-like structures called coccoliths. The organisms are arranged in a cluster, with some showing their characteristic circular or oval shapes and others showing more complex, multi-lobed structures. The background is a light, textured gray.

VII. COCCOLITHOPHORE ESTIMATES OF SST

VII. Coccolithophore estimates of paleotemperature changes during the last deglaciation in the southeastern Pacific.

Abstract. We report a new paleotemperature reconstruction of the last deglaciation in the southeast Pacific based on coccolithophore census data. Our reconstruction is based on factor analyses of modern census data from surface sediments in the equatorial and southeast Pacific area. These data suggest the existence of three main factors: one related to warm water masses and partial dissolution (“tropical and dissolution” factor); the second related to colder, low-salinity surface water masses offshore Chile (“cold-water” factor), and the third one linked to more saline conditions in the northern part of the Chilean upwelling (“upwelling” factor). Two of the three factors dominate our downcore record from Site ODP 1233 and represent the paleoceanographic variations that occurred offshore southern Chile during the last deglaciation. The new approach has allowed us to obtain a high-resolution sea surface temperature (SST) reconstruction that is largely consistent with previous alkenone-based SST estimations at the same site [Lamy *et al.*, 2004]. Coccolithophore floral estimates of paleotemperature together with the calculated fluxes of coccoliths indicate an equatorward displacement of the Southern Westerlies and the northern margin of the Antarctic Circumpolar Current (ACC) system during Last Glacial Maximum (LGM; 19–23 kyr BP), together with a southward shift during the Holocene Climatic Optimum (HCO; 8–12 kyr BP). During the deglaciation, which occurred in three main steps, different episodes of increased and decreased productivity are observed.

Index terms:

- 4900 Paleoceanography (0473, 3344)
- 4901 Abrupt/rapid climate change (1605)
- 4944 Micropaleontology (0459, 3030)
- 4954 Sea surface temperature
- 4800 Oceanography: biological and chemical (0460)
- 4855 Phytoplankton
- 3000 Marine geology and geophysics
- 3030 Micropaleontology (0459, 4944)

Keywords: coccolithophores, deglaciation, paleotemperature, factor analysis, SE Pacific, paleoceanography

VII.1. Introduction

In the past several years, there has been a shift in the perceived importance of the Pacific Ocean for global climate at glacial-interglacial and millennial time scales. Most studies have focused on the tropical area [Rosenthal and Broccoli, 2004], where many SST reconstructions have been performed, with significant discrepancies depending on the method used (e.g. faunal based studies or Mg/Ca-based SST). In contrast, little research has been carried out on the southeastern Pacific. It has been reported that transfer functions based on diatom and radiolarian species are a reliable tool for

estimating paleoceanographic changes in the SE Pacific [Abrantes *et al.*, 2007; Pisias *et al.*, 1997; Pisias *et al.*, 2006], together with planktonic foraminifera [Feldberg and Mix, 2002; Kucera *et al.*, 2005; Mix *et al.*, 1999; Morey *et al.*, 2005]. South of $\sim 30^{\circ}\text{S}$ off Chile, reconstructions using modern analog techniques [Hutson, 1980] or transfer functions [Imbrie and Kipp, 1971] have not been successful, mainly due to the influence of a strong upwelling in the Pacific Eastern Boundary Current system [Kim *et al.*, 2002].

In this study, we provide new insight into oceanographic changes in the southeastern Pacific using coccolithophore assemblages as a new methodological approach to reconstruct oceanographic parameters over the last deglaciation. Coccolithophores are a group that includes all haptophyte algae with highly characteristic calcified scales called coccoliths at some stage of their life cycle [Billard and Inouye, 2004; Pienaar, 1994]. This carbonate-producing alga group thrives under a broad spectrum of oceanic regimes. They predominate in the photic zones of stratified waters from the subtropical and tropical regions of the world [Brand, 1994], but they are also significant contributors to the total phytoplankton community in coastal upwelling domains [Boeckel and Baumann, 2004; Giraudeau *et al.*, 2000; Mitchell-Innes and Winter, 1987].

Calcareous nannoplankton have been used in detailed taxonomic studies; paleobiogeographic mapping; paleoclimatic/paleoceanographic reconstructions; evolutionary lineage studies; biostratigraphy; diagenesis, and stable-isotope investigations [Siesser, 1994; Winter and Siesser, 1994]. They form an adequate test group for investigating fine-scale differentiation within phytoplankton because their taxonomy is quite well documented and because coccoliths provide a rich suite of qualitative and quantitative morphological characteristics and a unique, extensive fossil record [Geisen *et al.*, 2004].

The main goal proposed in this study is the examination and analysis of different factors controlling the modern record of coccolithophores at large geographical scale (i.e., covering the southeastern Pacific), and application of the data to reconstruct, at high time-resolution, past oceanographic conditions offshore Chile during the last deglaciation as one of the last major climate transitions of the Earth's recent geological history. The biogeographical distribution of coccolithophores and its relationship with environmental factors has already been established for the study area [Saavedra-Pellitero *et al.*, 2009] and forms a robust basis for our studies. Furthermore, we apply our approach to correctly dated sediments from ODP Site 1233, which have provided important insight into paleoceanographic changes over the past ~ 70 kyr [e.g. Kaiser *et al.*, 2005; Lamy *et al.*, 2004; Lamy *et al.*, 2007].

Our surface sediment study revealed three main factors that can be related to oceanographic factors such as SST and paleosalinity. Application of these factors downcore afforded results similar to independent alkenone-based SST reconstructions from the same site, suggesting that our coccolith-based reconstructions are a very reliable tool, at least in the realm of the SE Pacific.

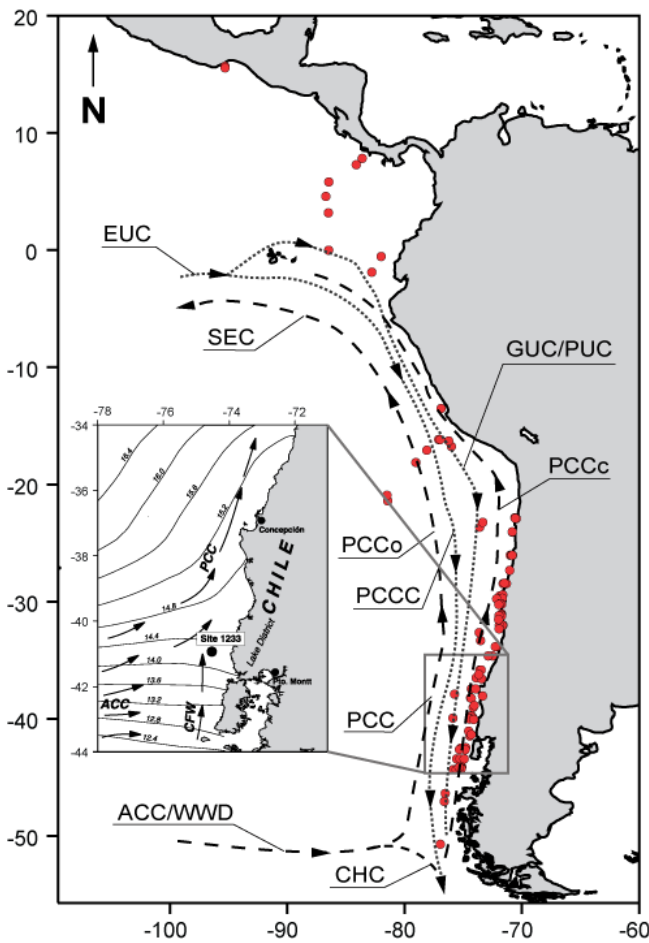
VII.2. Oceanographic and atmospheric setting of the southern Pacific Ocean

The oceanographic features of the study area are described in detail in *Strub et al.* [1998] and *Shaffer et al.* [1995]. The region is bounded by the Inter-Tropical Convergence Zone (ITCZ) in the north, and by the northern margin of the ACC to the south (Figure 7.1). The large-scale circulation is revealed by fields of surface temperature and salinity [*Strub et al.*, 1998]. Drops in salinity and increases in stratification of the upper surface water masses occur off Panama, Colombia and Ecuador owing to the extreme precipitation that accompanies the ITCZ. Southward, the circulation pattern is dominated by the equatorward flowing Peru-Chile Current (PCC) starting between 40-45°S, where the Antarctic Circumpolar Current (ACC) approaches the South American continent. The steepest SST gradient within the ACC is strongly related to the main atmospheric circulation member of the Southern Hemisphere; i.e., the westerly wind belt [*Streten and Zillmann*, 1984]. The ACC splits at ~43°S into the northward flowing Peru Current PCC and the southward flowing Cape-Horn Current, CHC [*Strub et al.*, 1998]. The PCC flows northward along the western South American coast before it turns westward close to the equator to form the South Equatorial Current (SEC). Beneath the SEC lies the Equatorial Undercurrent (EUC), which flows eastward. Both the EUC and the SEC contribute to the equatorial cold tongue that extends westward to 10°W longitude [*Wyrtki*, 1981] (Figure 7.1). The PCC along the Pacific coast of South America is the latitudinally most extensive Eastern Boundary Current system in the world [*Strub et al.*, 1998]. The resulting offshore Ekman flow drives a perennial upwelling of cool, nutrient-rich waters that results in one of the biologically most productive regions of the world's oceans [*Berger et al.*, 1987]. The PCC can be divided into a coastal branch (PCCcoast) extending to ~100 km off the coast and an oceanic branch (PCCocean or Humboldt current), the latter having little direct effect on coastal currents [*Bernal et al.*, 1982; *Fonseca*, 1989; *Robles*, 1979]. The coastal and oceanic branches of the PCC are separated 100-300 km offshore by the poleward-flowing subtropical surface waters of the Peru-Chile Counter current (PCCC), a weak and irregular surface current that transports relatively warm waters southward along the coasts of Peru and Chile.

Off Peru, *Rojas de Mendiola* [1981] identified major upwelling centers at 6°, 9°, 12°, and 15°S, and *Strub et al.* [1998] recognized another five off Chile at 23°, 27°, 30°, 33°S, and from 35° to 38°S. The coastal upwelling is limited to a band of 60 km off the coast, but filaments and eddies extend up to a few hundred kilometres offshore [*Strub et al.*, 1998]. Both coastal upwelling along the eastern boundary (driven by shore-parallel equatorward winds) and open ocean upwelling (driven by wind-stress curl) are important features of the circulation off western South America [*Abrantes et al.*, 2007]. South of ~38°S, the year-round onshore blowing winds (the southern westerlies) generally prevent coastal upwelling [*Kim et al.*, 2002; *Miller*, 1976; *Strub et al.*, 1998]. Regarding subsurface water mass dynamics, the equatorial subsurface waters of the Gunther Undercurrent (GUC, or Peru-Chile Undercurrent, PUC) flow poleward, mainly located at a depth between 100 and 400m over the continental slope and outer shelf [*Strub et al.*, 1998]. The GUC reaches the

surface within the coastal upwelling driven by southerly to southeasterly winds and brings high salinity waters to the surface. Intermediate Water (AAIW) flows equatorward, underlain by the southward flowing Pacific Deep Water (PDW). The northward flowing Antarctic Bottom Water (AABW) fills the deepest parts of the Chile trench [Ingle *et al.*, 1980].

A strong N-S segmentation can be observed in the continental climate of Chile regarding precipitation [Garleff *et al.*, 1991; Heusser, 1984; Miller, 1976]. A hyper-arid zone occurs north of 27°S (due to the influence of the subtropical high pressure); a semi-arid region is located between ca. 27°S and ca. 39°S, and a humid zone extends south of 39°S [Miller, 1976]. In this southern zone, the westerlies and associated storm tracks bring heavy rainfall, resulting in large fresh water fluxes to the costal ocean, and they are the origin of the low salinity



tongue spreading northward along the southern and central Chilean margin [Dávila *et al.*, 2002]. The increasing influence of storm tracks southward offshore Chile together with the steep Chilean topography result in a huge input of terrigenous material and a clear dominance of terrigenous sediments along the Chilean continental slope [Lamy *et al.*, 1998]. The pattern of increasing terrigenous sediment accumulation from north to south also results in an increasing dilution of the biogenic flux [Hebbeln *et al.*, 2000].

Figure 7. 1. Major surface and subsurface oceanic circulation patterns in the study area (Modified from Feldberg and Mix [2002], Strub *et al.* [1998] and Lamy *et al.* [2004]). Surface currents (black dashed lines): Antarctic Circumpolar Current or West Wind Drift (ACC/WWD), Cape Horn Current (CHC), Peru-Chile Current (PCC), Peru-Chile Coastal Current (PCCcoast, PCCc), Peru-Chile Oceanic Current (PCCocean, PCCo) and South Equatorial Current (SEC). The subsurface currents (dotted lines) are the Peru-Chile Countercurrent (PCCC), the Peru Undercurrent (PUC), and the Equatorial Undercurrent (EUC). The inset shows the location of the ODP Site 1233. Annual mean sea surface temperatures in °C and major surface currents shown; Chilean Fjord Water (CFW).

VII.3. Material and methods

VII.3.1. Surface sediment samples

Our surface sediment dataset consists of 96 samples from the equatorial and southeast Pacific area (15.71°N to 50.65°S and from 70.49°W to 95.29°W) (Figure 7.1) that were retrieved during three cruises: Génesis III-RR9702A, NEMO-Me0005A, and Sonne Cruise SO 156, Valparaiso-Talcahuano. The surface samples include coretops from gravity and piston cores, multicores (GeoB 7xxx), and boxcores (RR-xx y Me-xx). All the samples considered were located above the present Carbonate Compensation Depth (CCD at ~4500 m depth) and a carbonate lysocline (CL at ~3600-3800 m depth) according to *Hebbeln et al.* [2000]. Only 3 samples retrieved at depths between 3500 and 4000 m were considered, owing to their acceptable preservation, which was estimated by microscopic observation. Samples located below 4000 m were devoid of coccoliths and were therefore excluded. For the analysis of coccolithophores, the uppermost undisturbed centimetre was selected, assuming that surface sediment samples might possibly represent present-day conditions.

Each station is characterized by different physical, chemical and biological variables. For this study, data from the World Ocean Atlas 2005 and from the World Ocean Atlas 2001 (only in the case of Chlorophyll) were selected: SST in °C [*Locarnini et al.*, 2006], sea surface salinity (SSS in PSU) [*Antonov et al.*, 2006], nitrate in $\mu\text{mol/l}$ [*Garcia et al.*, 2006], phosphate in $\mu\text{mol/l}$ [*Garcia et al.*, 2006], silicate in $\mu\text{mol/l}$ [*Garcia et al.*, 2006] and chlorophyll concentrations in $\mu\text{g/l}$ [*Conkright and Boyer*, 2002; *Levitus*, 1982].

Euclidean distances between each station and the World Ocean Atlas database (1° grid) were calculated and the shortest one was chosen. In cases of two equal minimum distances, the average was chosen. Diversity in coccolithophore species is generally higher in the upper photic zone than in the lower one, so we included data from 0 m, 10 m, 20 m, 30 m, 50 m and 75 m. An interpolation was made every 5 m and subsequently an average was calculated to obtain the mean value closest to real conditions for the oceanographic variables that characterize the water conditions of living coccolithophores.

VII.3.2. Fossil dataset: ODP Site 1233

ODP Site 1233 is located off southern Chile (41°00'S, 74°27'W) at 838 m water depth, 38 km offshore (20 km off the continental shelf) in a small forearc basin on the upper continental slope. The sediments at this site are dominated by terrigenous components (clay and silty clay), with varying but generally low amounts of calcareous components; primarily nannofossils and foraminifera [*Mix et al.*, 2003].

This site was chosen owing its strategic location away from the pathways of major turbidity currents [Mixer *et al.*, 2003], which ensures a continuous record. Furthermore, the site is under the influence of the Southern Westerlies and is close to the Subantarctic Front. The surrounding area is affected by a prominent low-salinity tongue originating from fresh-water input in the southward-located Chilean Fjord region. In the past, mean sedimentation rates at Site 1233 were extremely high (ca. 100 cm/kyr in the Holocene and even higher during the last glacial, [Kaiser *et al.*, 2005; Lamy *et al.*, 2001]), offering the possibility of studying climate and ocean variability at submillennial-to-millennial timescales [Kaiser *et al.*, 2007].

Five Advanced Piston Corer holes were drilled at Site 1233 to ensure a complete stratigraphic overlap between cores from different holes, and a composite section was constructed representing 135.65 mcd (meters composite depth) [Mixer *et al.*, 2003].

The age model for the sedimentary sequence of site 1233 has been published previously [Lamy *et al.*, 2004] and updated [Kaiser *et al.*, 2005; Lamy *et al.*, 2007]. Briefly, the age model of the 135.65 mcd-long composite sequence was constructed as follows: (1) The uppermost ~9 mcd were correlated with the Accelerator Mass Spectrometry (AMS) ¹⁴C-dated gravity core GeoB 3313-1 from the same location [Lamy *et al.*, 2001] using magnetic susceptibility and Ca content records. (2) An age control for the ~10 to ~70 mcd interval was provided by 24 AMS ¹⁴C datings of mixed planktonic foraminifera samples [Lamy *et al.*, 2004; Lamy *et al.*, 2007] and the record of the Laschamp magnetic field excursion [Lund *et al.*, 2005]. (3) The older part of the record was tuned to the Antarctic Byrd ice core record using a minimum number of correlation points between the SST dataset and the $\delta^{18}\text{O}$ record of the Byrd ice core [Kaiser *et al.*, 2005].

Ninety-four samples for the interval, ranging from 30 kyr BP to 10 kyr BP, were chosen to record millennial-scale changes, mainly during the last deglaciation (also named Termination I, Appendix I), although a further 20 samples were added as control points from site ODP 1233 covering the last 70 kyr.

VII.3.3. Techniques for preparation and identification of taxa

For this study, we followed the Backman and Shackleton [1983] and Flores and Sierro [1997] techniques, which allowed us to obtain quantitative results (absolute abundances, coccoliths/g of sediment and fluxes, Nannofossil Accumulation Rate (NAR), coccoliths cm⁻² kyr⁻¹).

Coccolith identification was carried out using a Leica DMRXE® and a Nikon Eclipse 80i® polarized microscope at magnifications of 1000X and 1250X. All slides were analyzed with a uniform counting procedure, and a minimum of 400 coccoliths were counted per sample to ensure minimum error [Fatela and Taborda, 2002]. The 14 most common taxa or groups of coccoliths considered in this study are: *Calciosolenia* sp., *Calcidiscus leptoporus*, *Coccolithus pelagicus*, *Emiliana huxleyi*, *Florisphaera profunda*, *Gephyrocapsa*

muellerae, *Gephyrocapsa oceanica*, *Helicosphaera carteri*, *Rhabdosphaera clavigera*, “small” *Gephyrocapsa* (that include *Gephyrocapsa* <3 μm), *Syracosphaera* spp., *Umbellosphaera* spp., *Umbilicosphaera* spp. and *Oolithotus* sp. Some taxa appeared infrequently (i.e. the nannolith *Braarudosphaera bigelowii* at ODP Site 1233) and because of this they were excluded from the statistical treatment. Our analysis included these 14 groups, accounting for 100%.

One potential error in floral analysis is due selective preservation. Since dissolution modifies the relative abundances of coccolithophore assemblages, the transfer function equation based on floral percentages will produce biased estimates [Mix *et al.*, 1999]. Regarding the degree of preservation of coccoliths, a scale based on visual estimations, similar to that of Flores and Marino [2002], was established considering etching and overgrowth [Saavedra-Pellitero *et al.*, 2009]. The general preservation is good-to-moderate, which implies little or no evidence of dissolution and/or secondary overgrowth of calcite, allowing the observer to identify nearly all the specimens at species level both with light and scanning electron microscopy (LM and SEM). The samples with poor preservation (Figure 7.3a) are mainly located below the major upwelling centers [Rojas de Mendiola, 1981; Strub *et al.*, 1998] and were excluded from the database. A modification of the CEX' index [Boeckel and Baumann, 2004; Dittert *et al.*, 1999] was used to estimate the effect of carbonate dissolution on the coccolith assemblages in the fossil dataset: $CEX' = (\% E.huxleyi + \% Gephyrocapsa \text{ sp. } <3 \mu\text{m}) / (\% E. huxleyi + \% Gephyrocapsa \text{ sp. } <3 \mu\text{m} + \% C. leptoporus)$. This index is based on the differential dissolution behaviour of certain coccolith types, and in all samples from ODP Site 1233 the values are higher than 0.7, revealing low dissolution rates during last deglaciation (Figure 7.2).

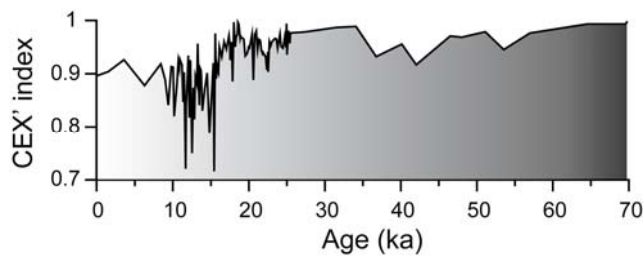


Figure 7. 2. Dissolution index (CEX') calculated for ODP Site 1233.

VII.3.4. Statistics

Our method can be described in terms of six sequential procedures (performed with the Statistica 7.0® software package).

(1) The raw paleontological data were collated and suitably log-transformed.

(2) Present-day data were R-mode factor-analyzed into varimax normalized assemblages.

(3) A correlation matrix was elaborated to investigate the relationship of present-day factors with oceanographic parameters.

(4) A geographical distribution of the stations at which each factor dominated was plotted, and a subsequent examination was performed.

(5) ODP Site 1233 data was R-mode factor-analyzed into varimax normalized assemblages.

(6) A correlation matrix was made to investigate the relationship between the factor scores from the present and from past factors.

Finally, the SST estimated were compared with those derived from alkenones [Lamy *et al.*, 2004; Lamy *et al.*, 2007] in order to validate our methodological approach to the paleodata. Additionally, we compared our new SST estimation with other records from Site 1233 (radiolarian and pollen records [Pisias *et al.*, 2006]) and temperature records from Antarctic ice-cores such as the Byrd ice core [Blunier and Brook, 2001], the Dome C Ice Core (EDC3) [Jouzel *et al.*, 2007; Parrenin *et al.*, 2007], and the EPICA Dronning Maud Land ice core [EPICA community members, 2006].

VII.3.4.1. Statistical strategies

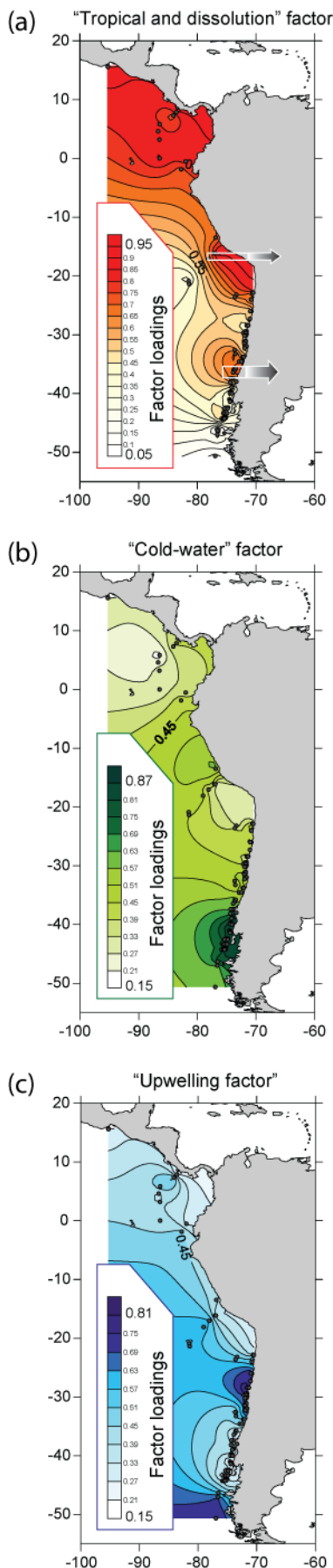
A non-Gaussian distribution was observed in the dataset, and hence a log-transformation of $\log(x+1)$, where x is the percentage of the species or group of coccolithophores, was applied to obtain a more normally distributed variable. Lognormal distributions of relative species abundances are commonly observed in many ecosystems and are consistent with biological theory [MacArthur, 1960]. In the factor analysis, log transforms amplify the importance of the less abundant species and thus minimize the dominance in the analysis of a few abundant species [Mix *et al.*, 1999].

In this study, an R-mode Principal Component Analysis (PCA), involving a transposition of the original matrix and obtaining a new one with stations in columns and coccolithophore taxa in rows, was applied to the present dataset. A PCA factor analysis plus a varimax normalized rotation was performed.

Factor analysis techniques are generally used to reduce the number of variables and to detect structures in the relationships among variables (i.e., to classify variables). In this study, the variables were highly correlated, such that grouping stations into factors would allow us to know how many statistically independent artificial end-members there were in the equatorial and southeastern Pacific and to analyze their distribution patterns together with the taxa dominant in each of them.

In practical terms this meant that the most correlated stations would be grouped together in a specific factor. A higher factor loading of a station indicates that the station is more important in that particular factor than in the rest of the factors. Regarding the factor scores it is also possible to know which taxa dominate.

Based on the scree plot obtained from the PCA factor analysis applied to the present dataset [compiled by Saavedra-Pellitero *et al.*, 2009], three factors were defined (Figure 7.3). They explain 93.6% of the total variance and communalities are high, with a mean value of 0.94, and they are always above 0.64. The location of the surface sediment samples where each factor reaches the highest loadings was plotted using Golden Software Surfer 8®. The



geographic distribution of dominant factors defined regions linked to different oceanic regimes.

For the environmental calibration of the three factors obtained in the present-day database, we used Pearson product-moment correlation coefficients, calculating the correlation matrix between the factor loadings previously obtained from the factor analysis and certain select environmental variables (SST, SSS, nitrate, phosphate...). Regarding the sedimentary record, an R-mode PCA factor analysis was applied to 114 samples from the fossil dataset (ODP Site 1233). A PCA plus a varimax normalized rotation was performed. Based on the scree plot, three factors were obtained. They account for 95.90% of the total variance and communalities are always above 0.82, with a mean value of 0.96.

Finally, to determine possible connections between the present-day database and the sedimentary record, a correlation matrix was generated between the factor scores previously obtained from the factor analysis performed with the present-day set of data and that from ODP Site 1233.

VII.4. Results and discussion

VII.4.1. Floral factors

VII.4.1.1. Surface sediments

The study area covers a broad spectrum of different oceanic regimes, so it is necessary to know which regime characterizes each factor and how it should be interpreted. The PCA factor analysis performed on the present-day dataset suggests the existence of three main groups. The distributions of the three factors retained in this analysis are shown in Figure 7.3 and have been compared to diatom results derived from factor analysis by *Abrantes et al.* [2007].

Figure 7. 3. Contour map of the factor loadings for (a) the "Tropical and dissolution" factor, (b) the "cold-water" factor and (c) the "upwelling" factor in the stations that configure the present-day dataset. Main dissolution intervals defined by LM observations has been marked with arrows [Saavedra-Pellitero et al., submitted to *Geobios*, 2009].

Factor 1 (“tropical and dissolution” factor)

Two main species contribute to this factor, which explains about 31.58% of the variance; namely *F. profunda* and *G. oceanica* (Table IX). Saavedra-Pellitero *et al.* (2009) reported that these species are correlated to SST, such that factor 1 can be specifically linked to warm surface waters and is therefore referred to as the “tropical and dissolution” factor. The dominance of this factor covers the equatorial region under present-day conditions (from 15°N to 25°S in the study area) but its predominance is reduced toward the south of the study area, except in the area offshore Chile from ~33° to 38°S, where an increase in the factor loadings breaks up this N-S decreasing trend (Figure 7.3a). We interpret this pattern in terms of a selective preservation of the most robust species (typical warm water species), such as *G. oceanica* and *F. profunda*, coinciding exactly with the dissolution region already traced by LM observations [Saavedra-Pellitero *et al.*, 2009] from 35.5° to 39°S (see arrows in Figure 7.3a). This upwelling region is characterized by relatively low temperatures and high nutrient contents, leading to higher selective dissolution. In sum, the group of stations where the “tropical and dissolution” factor dominates is linked to warm water regions in the tropical and subtropical northern region and enhanced upwelling offshore central Chile, resulting in enhanced dissolution rates.

	"Tropical and dissolution" factor (present)	"Cold-water" factor (present)	"Upwelling" factor (present)
<i>F.profundus</i>	2.12	-0.54	0.32
<i>C.leptoporus</i>	-0.46	0.15	1.93
<i>H.carteri</i>	-1.15	-0.85	2.03
<i>G.oceanica</i>	2.17	-0.35	-0.23
<i>G.muellarae</i>	0.33	1.07	0.22
<i>Syracosphaera</i>	-0.43	-0.59	-0.62
<i>Umbilicosphaera</i>	-0.05	-1.19	0.16
<i>Umbellosphaera</i>	-0.45	-0.72	-0.67
<i>Calciosolenia</i>	-0.47	-0.70	-0.72
<i>C.pelagicus</i>	-1.00	1.23	-1.28
<i>R.clavigera</i>	-0.51	-0.72	-0.59
<i>Oolithotus</i>	-0.34	-0.18	-1.18
<i>E.huxleyi</i>	-0.16	1.59	0.30
"small" G	0.40	1.82	0.32

Table IX. (Equivalent to Table VII in chapter V) Factor scores obtained in the PCA factor analysis performed in the present-day dataset (surface sediment samples). Rotation: varimax normalized, extraction: Principal Components.

The environmental calibration was performed with the correlation matrix shown in Table X. Upon comparing each of the derived factor loadings from the “tropical and dissolution” factor with the environmental variables (physical, chemical and biological data [Antonov *et al.*, 2006; Conkright and Boyer, 2002; Garcia *et al.*, 2006; Levitus, 1982; Locarnini *et al.*, 2006]), we conclude that this factor is highly correlated with the silicate content (0.73) and SST (0.67), and, to a lesser extent, with phosphate (0.53) and SSS (0.45), but there is no significant correlation with the chlorophyll or nitrate contents (Table X). This is the relatively warm end member that contrasts with the other two factors, which represent colder conditions. In any case, this factor would not be useful for environmental reconstructions, mainly due to its dissolution-distorting effect.

	"Tropical and dissolution" factor (present)	"Cold-water" factor (present)	"Upwelling" factor (present)
SSS_average	0.45	-0.71	0.44
SST_average	0.67	-0.73	0.01
Nitrate_average	0.32	-0.02	-0.37
Phosphate_average	0.53	-0.16	-0.41
Silicate_average	0.73	-0.50	-0.24
Chlorophyll_average	-0.05	0.26	-0.12

Table X (Equivalent to Table VIII in chapter V) Correlation matrix obtained between the factors from the present data set and the selected environmental variables (SST, SSS, Nitrate, Phosphate, Silicate and Chlorophyll content). Marked correlations are significant at $p < 0.05$.

In comparison with the diatom-based results of *Abrantes et al.*, [2007], it should be noted that the geographic distribution of the “tropical and dissolution” factor loadings would result from a combination of factor 3, whose highest loadings are located in the northernmost area of Peru and which is considered to be a record of the El Niño conditions, and factor 4, which is important in the Eastern Equatorial Pacific and is considered to represent equatorial upwelling.

Owing to the low “tropical and dissolution” factor loadings at 41°S, in order to reconstruct SST at ODP Site 1233 this factor was discarded from the beginning. Despite this, the factor could be useful for future reconstructions at equatorial and tropical latitudes by excluding selective preservation as occurs off central Chile.

Factor 2 (“cold-water” factor)

E. huxleyi and “small” *Gephyrocapsa*, and to a lesser extent *C. pelagicus* and *G. muelleriae* (Table IX), are the main score species in this factor, which explains 33.87% of the total variance. Regarding the environmental calibration

(Table X), factor 2 is strongly anticorrelated with SST and SSS (-0.73 and -0.71), and to a lesser extent with the silicate content (-0.50). It is dominant from 38°S to 47°S, i.e. south of the central Chilean upwelling zone, and in the northern fjord region (Figure 7.3b), where year-round onshore-blowing winds prevent coastal upwelling [Kim *et al.*, 2002; Miller, 1976; Strub *et al.*, 1998]. This factor, which we call the “cold-water” factor, includes samples corresponding to colder surface water masses with reduced SSS (linked to fresh water fluxes to the coastal ocean and broadly to the above-mentioned low-salinity tongue) in the northern fjords. It is of potential use for estimating SST. This factor corresponds to factor 2 defined by Abrantes *et al.*, [2007], especially important off the Chilean fjords area and associated with the continuous fluvial input of nutrients.

Factor 3 (“upwelling” factor)

This factor explains ~28% of the variance. Its major contributors are *C. leptoporus* and *H. carteri* (Table IX). The loadings of the “upwelling” factor are highest from 25° to 33°S (Figure 7.3c), a zone located in the northernmost area of the Chilean upwelling system that is driven by persistent southeastern winds, resulting in an offshore Ekman flow of surface waters and in a consequent upward flow of subsurface waters [Shaffer *et al.*, 1995]. Along the northern Chilean coast, a low pigment concentration (below 0.3 mg pigment m⁻¹) appears in Coastal Zone Color Scanner images [Romero and Hebbeln, 2003; Thomas, 1999]. Between 25° and 33°S relatively low values of nitrate, phosphate and chlorophyll contents have also been measured (see WOA01 and WOA05), and a moderate primary productivity has been estimated (~150-200 g C m⁻² y⁻¹ according to Antoine and Morel [1996], and ~400-500 g C m⁻² y⁻¹ according to Behrenfeld *et al.* [2001], see also Abrantes *et al.* [2007]). Southward and close to the most intense and persistent upwelling activity, at 33°S, studies of coastal upwelling events have indicated that during the mature state of coastal upwelling offshore Chile a drop in temperature and dissolved oxygen occurs, together with an increase in salinity and nutrient contents [Silva and Valdenegro, 2003; Strub *et al.*, 1998].

High “upwelling” factor loadings also appear at two stations south of the study area owing to the proximity of the Subantarctic Zone, where a strong increase in *C. leptoporus* has been observed [Gravalosa *et al.*, 2008] and where the signal is probably influenced by dissolution.

The correlation matrix comparing the loadings of factor 3 to environmental variables revealed that it is correlated with SSS, anticorrelated with phosphate (0.44 and -0.41) and, to a lesser extent, negatively correlated with nitrate contents (-0.37, Table X). We link these correlation coefficients to cold, upwelled salty waters with relatively low nutrient contents in areas where moderate primary production occurs.

Accordingly, there is a trend of *H. carteri* and *C. leptoporus* toward cool waters and moderate-to-low nutrient environments. The occurrence of both species in upwelling areas was also reported in the San Pedro Basin [Ziveri *et al.*, 1995] and in the Gulf of California [Ziveri and Thunell, 2000], linked to

intermediate to low nutrient concentrations. The behaviour of *H. carteri* is rather complex: it has classically been regarded as a coastal taxon tolerant to high-to-moderate nutrient levels and turbidity [Giraudeau, 1992]. Following the same trend, the relationship of *C. leptoporus* to relatively fertile conditions has already been suggested [Andruleit *et al.*, 2000; Roth and Berger, 1975], although classically this species has been considered to be oligotrophic [Brand, 1994]. Some authors even failed to find a significant correlation between environmental parameters and the abundances of *C. leptoporus* [Renaud and Klaas, 2001]. Owing to the existence of three well defined intra-specific groups [Quinn *et al.*, 2004], in the future a more exhaustive study would be useful to ascertain the ecological preferences of the different morphotypes of *C. leptoporus*.

It is worth mentioning that at three stations from the whole present-day dataset the communalities are relatively low (0.60 and 0.74). These samples were considered in the dataset for the statistical analyses and were finally grouped in the “upwelling” factor although the coccolithophore assemblage in this zone differs substantially from the rest of the assemblages in the overall study zone since it is influenced by the oligotrophic subtropical gyre conditions. These variables can be explained by a new factor (a fourth one), but it accounts for only 4.5% of the variance. Hence, we did not consider it owing to its low relevance for interpreting the ODP Site 1233 data.

Our “upwelling” factor has a similar distribution pattern to that of factor 1 from Abrantes *et al.*, [2007]. Those authors linked this factor to cold, nutrient-rich waters, corresponding to upwelling systems. The main difference with our “upwelling factor” lies in the fact that those authors included a relevant database offshore Peru.

Focusing on offshore Chile, the “tropical and dissolution” factor is located off central Chile, where intensified and favorable upwelling conditions occur. Northwards, the “upwelling” factor dominates at locations where upwelling conditions are not so intense. From ~33° to 38°S, the surface water characteristics determine a specific ecological response of coccolithophores, which is subsequently modified by the interference of carbonate dissolution at the sediment-water interface with planktonic foraminifera already noted from 36° to 38°S by Mohtadi *et al.*, [2005]. Taking into account that the original signal was probably biased by dissolution (note that only resistant species characterize this factor), this factor is somewhat different from “upwelling” and not so many similarities can be traced between them.

VII.4.1.2. Evaluating transfer function bias: why use PCA and not MAT?

Even though application of the modern analog technique or transfer function techniques to foraminiferal assemblages down-core in order to estimate past SST in the study area has been problematic for some authors owing to the strong upwelling (e.g. Kim *et al.* [2002]), we attempted to reconstruct SST following these methodologies, using a floral census with some previous considerations. A primary condition for transfer functions [Imbrie and

Kipp, 1971] and MATs [*Hutson*, 1980] is whether the modern (core-top) faunas (or flora) adequately represent the range of past variations in organic assemblages within an oceanographic setting. If not, then it is unlikely that either the classical transfer functions or methodological approaches built on them would predict the past range of temperatures correctly [*Mix et al.*, 1999].

In this regard, several sources of uncertainties that arise when using the transfer function in our study area must be taken into account. First, the large geographic coverage of present-day dataset samples, and hence the inherent amount of noise generated. Second, a strong degree of lumping of cryptic species, already proposed by *Kucera et al.* [2005]. Third, the dataset from the World Ocean Atlas is not complete in some areas close to the coast, and missing values of oceanic variables limit accuracy. Fourth, the lack of stations to the south of the study area and the poor sample coverage of the present-day dataset in many areas, especially from cold-water masses (note that in the present database, only 3 stations record average SST < 11°C, and for the time window selected, alkenone SST values [*Lamy et al.*, 2007] reach minima of ~7.8°C). In any case, the use of a slightly different approach as compared to the classical transfer function methodology helped us to consider only the factors that represent the variations that occurred in the past. This approach includes well known factors from present-day conditions and excludes the noisy ones (such as the “tropical and dissolution” factor) to obtain a more accurate SST reconstruction at ODP Site 1233; this would not have been possible using the above-mentioned classical methodologies (e.g. MAT). In addition, this approach allowed us detect the presence of a factor in the sedimentary record without a present-day equivalent (“non-analog” factor).

VII.4.1.3. Sedimentary record and paleoenvironmental calibration

We suggest that three factors are sufficient to describe the temporal downcore variability at Site 1233. For paleoenvironmental calibration, comparison of the factors from the present-day database and from the sedimentary record by means of a correlation matrix revealed that two of the factors from the sedimentary record are equivalent to the modern “cold-water” and “upwelling” factors ($r=0.85$ and $r=0.92$, Table XII, Figure 7.4), although there is a third factor that dominates during early marine isotope stage (MIS) 3 and MIS 4 (~46 to 70 kyr).

	"Cold-water" factor (past)	"Upwelling" factor (past)	"Non-analog" factor (past)
<i>F.profunda</i>	-0.24	0.48	-0.86
<i>C.leptoporus</i>	-0.36	1.64	-0.67
<i>H.carteri</i>	-1.01	1.57	-0.85
<i>G.oceanica</i>	-1.85	0.33	2.71
<i>G.muelleriae</i>	1.29	0.08	1.02
<i>Syracosphaera</i>	-0.21	-0.58	-0.62
<i>Umbellosphaera</i>	-0.64	-0.39	-0.17
<i>Umbellosphaera</i>	-0.24	-0.83	-0.39
<i>Calciosolenia</i>	-0.24	-0.88	-0.40
<i>C.pelagicus</i>	0.76	-1.61	0.17
<i>R.clavigera</i>	-0.26	-0.74	-0.47
<i>Oolithotus</i>	-0.27	-0.84	-0.38
<i>E.huxleyi</i>	1.54	1.17	-0.31
"small" G	1.73	0.60	1.22

Table XI. Factor scores obtained in the PCA factor analysis performed in the past dataset (ODP Site 1233). Rotation: varimax normalized, extraction: Principal Components.

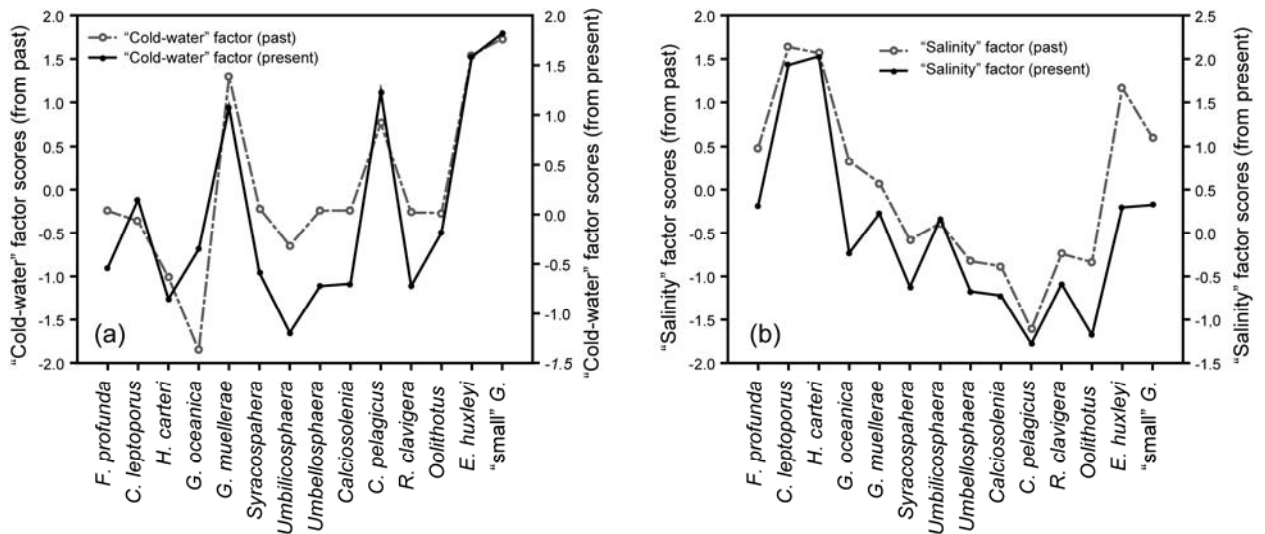


Figure 7. 4. (a) Derived factor score graphics for the "cold-water" factor (from the present-day dataset and from the sedimentary record). In the x axis coccolithophore taxa and in the y axis factor score values are represented. (b) Derived factor score graphics for the "upwelling" factor (from the present-day dataset and from the sedimentary record). In x axis coccolithophore taxa and in y axis factor score values are represented.

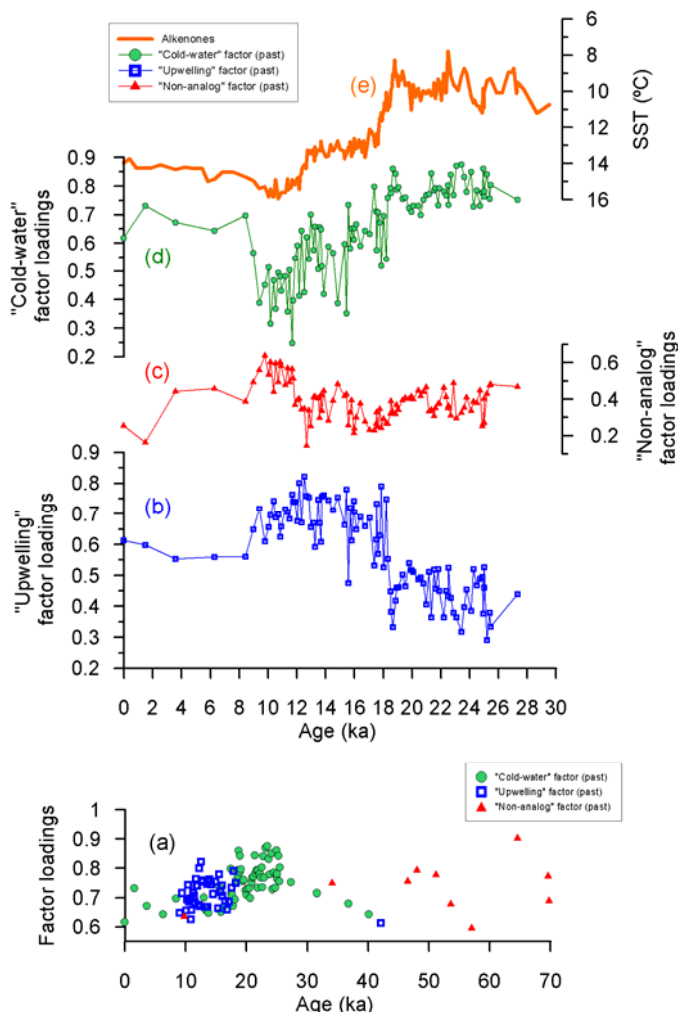
This third factor, which we call the "non-analog" factor, is not identical to the factors found in present-day conditions. Therefore, it cannot be directly linked to any environmental parameter (Figure 7.5a). This factor corresponds to a time-frame that was studied at low resolution, and we infer that it most likely represents fertile water conditions because the dominant species is small G.

oceanica, which classically has been observed to respond to intermittent fertile waters by increasing its population size and which, under certain favorable conditions, might even reach bloom proportions [Broerse et al., 2000; Brown and Yoder, 1994; Giraudeau and Bailey, 1995; Kleijne et al., 1989; Winter et al., 1994; Young, 1994]. In any case, the exact interpretation of this factor remains unresolved.

	"Tropical and dissolution" factor (present)	"Cold-water" factor (present)	"Upwelling" factor (present)
"Cold-water" factor (past)	-0.20	0.85	-0.09
"Upwelling" factor (past)	0.20	0.17	0.92
"Non-analog" factor (past)	0.54	0.36	-0.15

Table XII. Correlation matrix between present and past factors. Marked correlations are significant at $p < 0.05$.

We thus only used the “cold-water” and the “upwelling” factors for our downcore reconstructions. The “cold-water” factor dominates in the past, explaining ~43% of the total variance (Table XI, Figure 7.4a), with the score species: “small” *Gephyrocapsa*, *E. huxleyi*, *G. muellerae* and *C. pelagicus*. Its



predominance runs from late MIS 3 to the Holocene (~40 kyr BP to the present time), except during the last deglaciation, where the “upwelling” factor stands out (specifically from ~18.5 to ~8.5 kyr BP, Figure 7.5), suggesting the onset of different oceanographic conditions during deglaciation. The score species for the “upwelling” factor, which explains 33.37% of the variance, are *C. leptoporus* and *H. carteri* (Table XI, Figure 7.4b).

Figure 7. 5. (a) Distribution of the dominant factors for each sampling point at ODP Site 1233 for the last ~70 kyr (sedimentary record), indicated as follows: “cold-water” factor with circles, “upwelling” factor with squares and “non-analog” factor with triangles, (b) detail of the previous graph showing the “upwelling” factor loadings for the last ~30 kyr, (c) “non-analog” factor loadings, (d) “cold-water” factor loadings and (e) SST estimates derived from alkenones [Lamy et al., 2004].

VII.4.2. SST estimation at ODP Site 1233

The correlation matrix generated using factor loadings from the coccolith assemblage that characterize the “cold-water” factor at Site 1233 and SST values from alkenones indicates that this factor is strongly and negatively correlated with alkenone-derived SSTs ($r=-0.64$, Table XIII) This is consistent with our results concerning the modern “cold-water” factor correlation with SST ($r=-0.73$, Table X). These high correlation coefficients provide us with the necessary confidence to explore the use of this relationship for estimating paleotemperatures from fossil assemblages.

	"Cold-water" factor (past)	"Upwelling" factor (past)	"Non-analog" factor (past)
Alkenones	-0.6425	0.74	0.08

Table XIII. Correlation matrix between past factors and the SST Alkenones

To estimate SST, we compared the log-transformed average annual SST and “cold-water” factor loadings and obtained a linear regression equation with a significant correlation of $r^2=0.57$. The transfer function equation is:

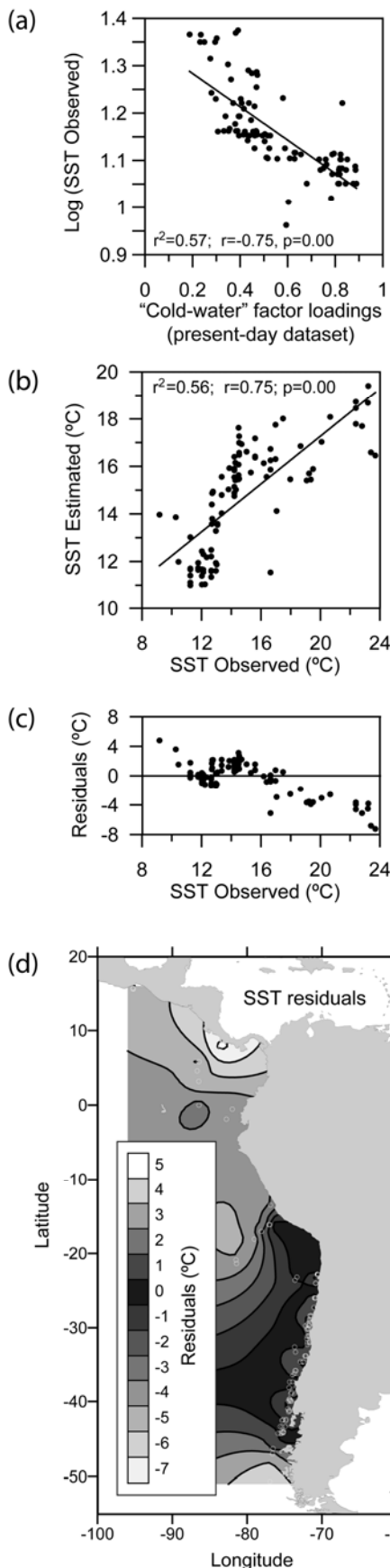
$$\text{Equation 7. 1. } y=1.3538-0.3515x$$

In this formula, y is the logarithm of SST and x is the “cold-water” factor loading (Figure 7.6a). To assess potential biases in the transfer function, which might yield inaccurate results, we calculated the correlation coefficient between the estimated mean annual SST and the observed (or measured) mean annual SST ($r=0.75$, Figure 7.6b) and the temperature residuals (the difference between the estimated minus the observed SST).

Comparison of temperature residuals and the measured SST (Figure 7.6c) indicates that at stations where present-day SST are below 11°C, the SST using our function are overestimated, due to the absence of data south of 45°-50°S. In contrast, the high negative values of SST residuals indicate an underestimation of SST at stations where the “tropical and dissolution” factor dominates (thus, the “cold-water” factor is not valid for reconstructing SST at these locations, Figure 7.6d).

Alkenones, a series of long-chain (C_{37} , C_{38} , C_{39}) primarily di- and tri-unsaturated methyl or ethyl ketones, are produced by a specific class of phytoplankton broadly represented by the genus *Gephyrocapsa* [Marlowe et al., 1990] and specifically by *E. huxleyi* [Volkman et al., 1980], both belonging to the class *Prymnesiophyceae*. Changes in environmental conditions affect the lipid composition of microscopic algae [Volkman et al., 1980] and sea surface water temperatures can be estimated from the analysis of long-chain ketone

compositions preserved in sediment cores [Prah1 and Wakeham, 1987]. It is therefore of interest to compare SST derived from alkenones and SST obtained from the assemblages of their recognized sources: coccolithophores. In this study, a comparison of the alkenone SST record [Lamy et al., 2004] with our



data validates our procedure for reconstructing oceanographic parameters. Focusing exclusively on the results obtained for the last deglaciation, a simple linear correlation between SST estimated by coccolithophore assemblages and alkenones for the interval from ~27 kyr BP to 10 kyr BP (Figure 7.7) was performed and the resulting high coefficient ($r=0.81$) validated our SST reconstruction for this time-frame. To improve the accuracy of the results, a confidence interval at the 95% level was calculated (Figure 7.7a).

In general, our new SST record shares many features of the alkenone SST dataset, in particular regarding the timing of the deglacial warming, the early Holocene warming, and some millennial-scale fluctuations. The Last Glacial Maximum (LGM: 19-23 kyr BP) is not clearly defined, but the millennial-scale fluctuations observed in our SST reconstruction between 19 and 25 kyr BP broadly parallel the fluctuations in the alkenone SST record and Byrd ice-core data (Figures 7.7b and 7.7e). Deglacial warming in our coccolithophore SST reconstruction starts after a final cold event at ~18.6 kyr BP, with an SST of ~11.3°C. This is consistent with the alkenone SST obtained by Lamy et al. [2007], who documented the onset of deglaciation at 18.8 kyr BP, and broadly coincides with the ice-core records at Byrd located in the Pacific sector of Antarctica [Blunier and Brook, 2001] or Dronning Maud Land, EDML [EPICA community members, 2006] in the Atlantic sector, where deglacial warming began shortly after 18 kyr BP (Figures 7.7b, 7.7d and 7.7e).

Figure 7. 6. (a) Factor loadings from the "cold-water" factor (from the present-day dataset) versus measured SST (in degrees Celsius), (b) SST measured versus SST estimated and (c) SST observed versus SST residuals (estimated minus measured, in degrees Celsius) and (d) SST residuals at core-top locations in the equatorial and southeastern Pacific.

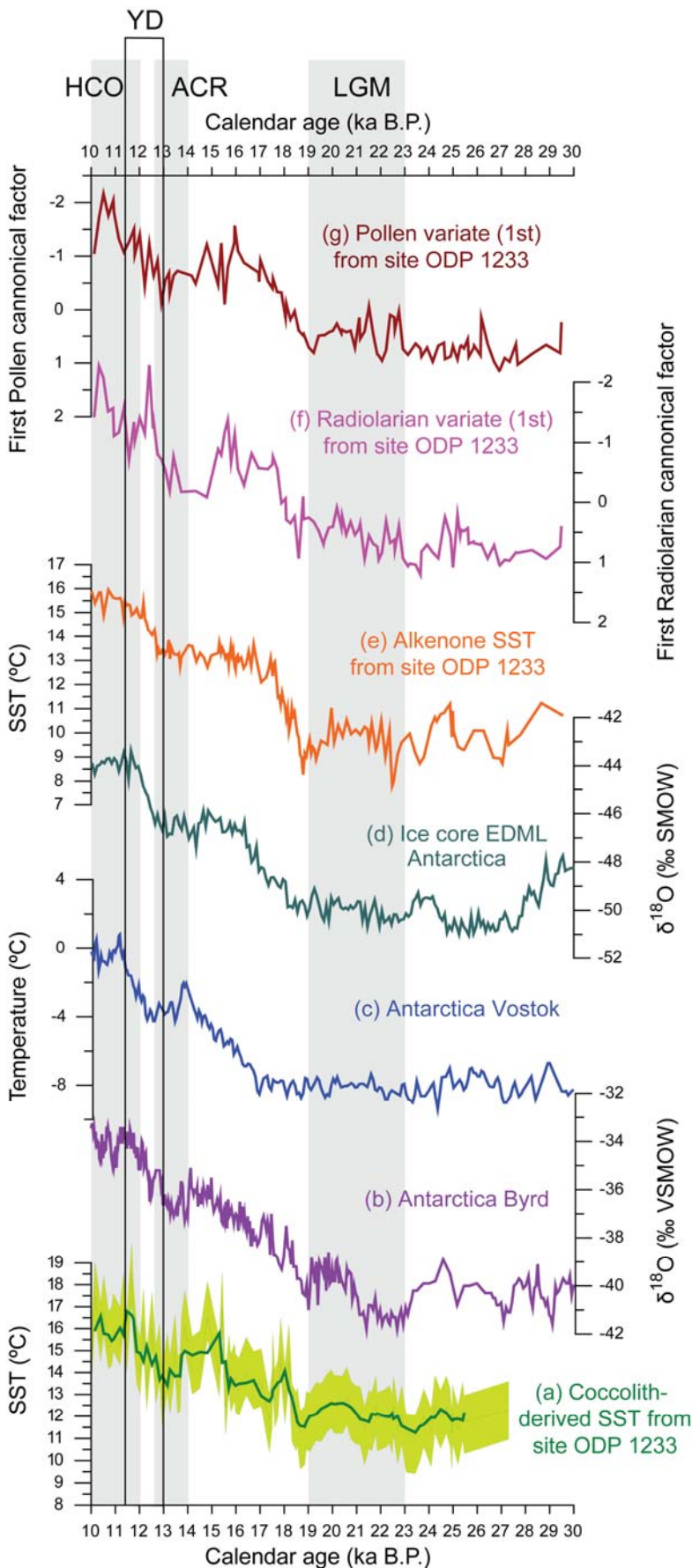


Figure 7. 7. Comparison of coccolith derived SST records to other relevant records from 30 to 10 kyr: (a) SST reconstruction derived from the coccolithophore based temperature equation with a confidence interval stated at the 95% confidence level, (b) Oxygen isotope ($\delta^{18}\text{O}_{\text{‰}} \text{SMOW}$) data from the Byrd ice core, Antarctica [Blunier and Brook, 2001], (c) SST derived from deuterium content ($\delta^2\text{H}_{\text{‰}} \text{SMOW}$) in the Dome C Ice Core, Antarctica [Jouzel et al., 2007] with the updated timescale EDC3 [Parrenin et al., 2007], (d) Oxygen isotope ($\delta^{18}\text{O}_{\text{‰}} \text{SMOW}$) data from EPICA Dronning Maud Land ice core (EDML) drilled in Antarctica, (e) Alkenone record from ODP Site 1233 [Lamy et al., 2004], (f) first canonical variate from radiolarian multivariate data sets from ODP Site 1233 [Pisias et al., 2006] and (g) first canonical variate from pollen multivariate data sets from the same site [Pisias et al., 2006]. The gray bars indicate the Last Glacial Maximum (LGM), the Antarctic Cold Reversal (ACR) and the Holocene Climatic Optimum (HCO). In addition, the Younger Dryas (YD) cold period has been marked with a rectangle.

The SST pattern of our reconstruction suggests that deglaciation is not recorded as a gradual continuous warming in South America, as stated by some authors (e.g. *Ashworth and Hoganson* [1993]). Our SST record shows three major warming steps: from 18.6 to 18 kyr BP, 15.7 to 15.3 kyr BP, and from 13 to 11.4 kyr BP. The first and third warming steps are broadly similar to the alkenone SST warmings. However, the 15.7-15.3 kyr BP warming, and in particular the ensuing cooling between 15.3 and 13 kyr BP, are not shown in the alkenone record, in which the two warming steps are separated by a “plateau” in the record [*Lamy et al.*, 2007]. The cooling broadly coincides with the Antarctic Cold Reversal (ACR: 14-12.5 kyr BP) [*Jouzel et al.*, 1995] found in other Southern Hemisphere proxy records, such as the oxygen isotope record ($\delta^{18}\text{O}$) from the Byrd ice core in Antarctica [*Blunier and Brook*, 2001] or the SST estimates derived from radiolarians (specifically, the first canonical variate extracted from the radiolarian record at ODP Site 1233) [*Pisias et al.*, 2006] in-phase with respect to marine pollen assemblages that provide a proxy for regional continental climate changes (first canonical variate extracted from the pollen record at ODP Site 1233) [*Pisias et al.*, 2006]. As in the alkenone SST record from ODP Site 1233, the ACR cooling does not appear in the EDML $\delta^{18}\text{O}$ record [*EPICA community members*, 2006]. These differences regarding the ACR suggest that this event is not as clearly documented as the millennial-fluctuations during MIS 3 and the ACR appears to vary among proxy records and locations.

After the third warming step during the Northern Hemisphere Younger Dryas, the warmest temperatures are recorded during the early Holocene and likely document the Holocene Climatic Optimum in the region, as suggested by the alkenone SST record [*Kaiser et al.*, 2005]. The amplitude of reconstructed SST (maximum SST minus minimum SST calculated) variations from ~27 kyr BP to 10 kyr BP is about 7.35°C, although the warming reconstructed over the last deglaciation is ~5-6°C, and hence slightly lower than the ~6-7°C revealed by the alkenone SST record. However, considering the intrinsic limitations of the method, the 95% lower limit of confidence interval traced for SST reconstruction (Fig. 7.7a) led us to consider that the warming amplitude during deglaciation would be closer to 7°C.

VII.4.3. Paleoproductivity estimates

All phytoplankton require certain nutrients for their growth and biochemical reactions. In the case of coccolithophores, nitrate is essential for growth and calcification, and phosphate seems to act as a controlling agent of calcification [*Baumann et al.*, 2005]. Coccolithophore diversity is highest in warm low-productivity waters [*Winter and Siesser*, 1994], although the traditional view of coccolithophores as indicators of such regions has changed on the basis of results obtained in studies carried out in polar regions [*Winter et al.*, 1999], in which the authors observed wider SST tolerances than previously believed.

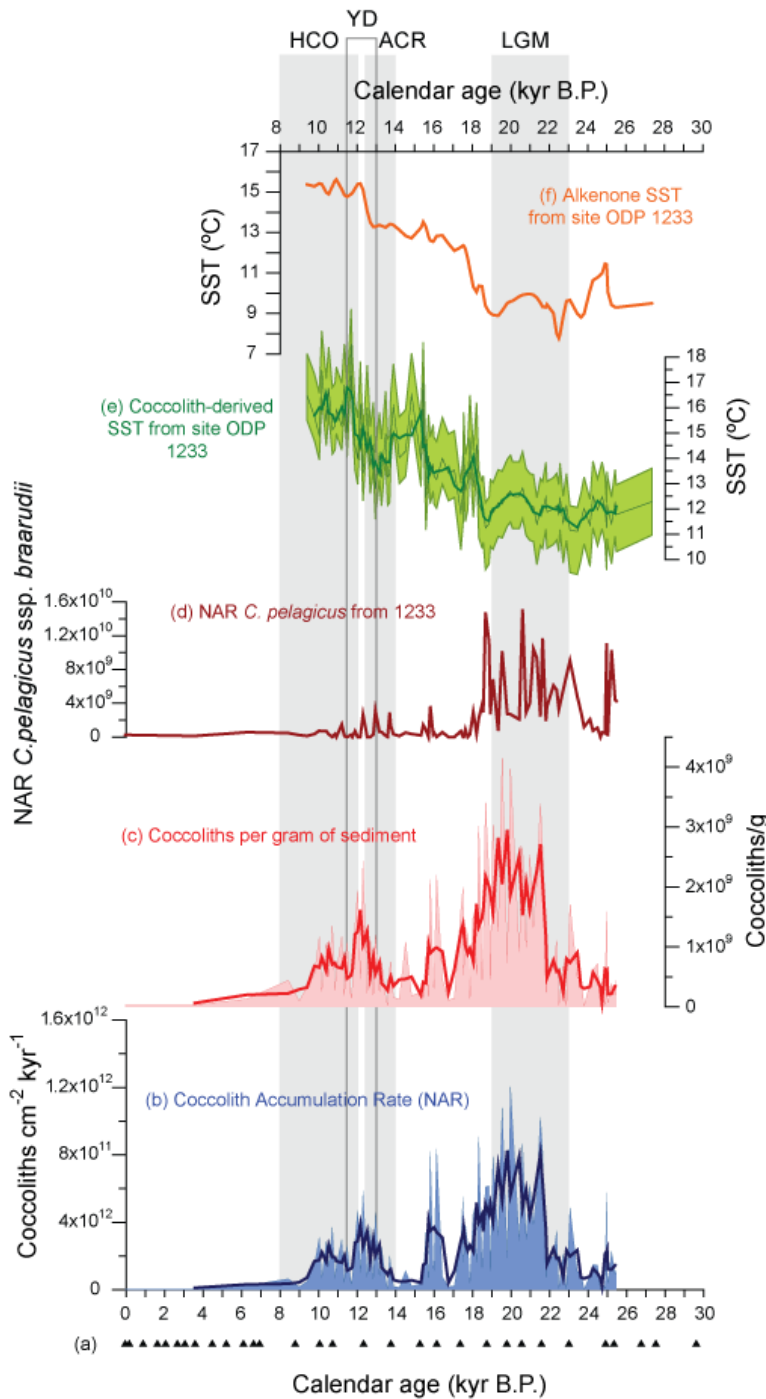


Figure 7. 8. Productivity related coccolith proxy data compared to the SST records from 30 to 0 kyr. (a) Radiocarbon datings (^{14}C) marked with triangles [updated from Lamy et al., 2004, Lamy et al., 2007], (b) Nannofossil accumulation rate (NAR) in coccoliths $\text{cm}^{-2} \text{ kyr}^{-1}$, (c) Coccoliths per gram of sediment, (d) Relative abundance of *C. pelagicus*, (e) NAR of *C. pelagicus* in coccoliths $\text{cm}^{-2} \text{ kyr}^{-1}$, (f) SST reconstruction derived from the coccolithophore based temperature equation with a confidence interval stated at the 95% confidence level and (g) Alkenone record from OPD core 1233 (including just the values used for comparison with our SST reconstruction, which have been interpolated from [Lamy et al., 2004]. The gray bars indicate the Last Glacial Maximum (LGM), the Antarctic Cold Reversal (ACR) and the Holocene Climatic Optimum (HCO). In addition, the Younger Dryas (YD) cold period has been marked with a rectangle.

Our coccolith-based SST results were completed with additional estimations of the number of coccoliths per gram of sediment and accumulation rates. In a sediment trap from the San Pedro Basin, Ziveri et al., [1995] observed that total coccolithophore production was highest when upper ocean conditions were relatively stable and nutrient concentrations moderately low. In studies carried out in South Atlantic surface sediment samples Baumann et al. [2004] stated that coccoliths are the main contributors to the carbonate mass in oligotrophic gyres and that they are of minor importance in sediments accumulating on the continental margins, accounting for only about one fifth of

the carbonate fraction there. Furthermore, in the presence of high nutrient levels, coccolithophores are often outcompeted by diatoms, forming relatively minor components of the total communities. Because productivity is much greater in eutrophic conditions, a very large proportion of total coccolith production occurs under such conditions [Baumann *et al.*, 2005]. Hence, for this study we assume that higher coccolith accumulation rates (NAR) in the absence of dissolution correspond to higher nutrient availability and primary productivity.

The absolute abundances of coccoliths (coccoliths/g) and NAR (coccoliths $\text{cm}^{-2} \text{kyr}^{-1}$) at ODP Site 1233 follow the same trend, reaching higher values during the last glacial period than during Holocene times (see Figure 7.8). Maximum values are recorded between ~19 and 22 kyr BP, coinciding with the LGM (~ 3×10^9 coccoliths/g and NAR: ~ 1.2×10^{12} coccoliths $\text{cm}^{-2} \text{kyr}^{-1}$). The values decrease during the deglaciation, reaching minima between ~17-16.5 kyr BP and ~15.5-13.5 kyr BP. Higher absolute abundances of coccoliths and higher NAR values are seen again at around 16 kyr BP and from ~13 to 10 kyr BP (~ 2.5×10^9 coccoliths/g and ~ 5×10^{11} coccoliths $\text{cm}^{-2} \text{kyr}^{-1}$). The values are very low during the rest of the Holocene.

Under present-day conditions, none of the Chilean upwelling cells is located southwards of 38°S, where the prevailing onshore southern westerly winds prevent upwelling [Strub *et al.*, 1998]. However, high marine productivity south of 39°S has been observed [Mohtadi *et al.*, 2005], with no evidence of increased upwelling. Focusing on the area surrounding Site 1233, there are two likely sources for the nutrients: the ACC, and the continental hinterland of Chile. The ACC is a typical high nutrient/low chlorophyll water mass, where use of the available nutrients such as nitrate or phosphate is limited by the low availability of micronutrients, especially iron [de Baar *et al.*, 1995]. Close to coastal areas, the availability of iron increases mainly due to fluvial and airborne input, allowing very high productivity. The combination of macronutrients supplied by the ACC and the micronutrients washed into the ocean by high precipitation in this part of Chile results in high regional productivity [Hebbeln *et al.*, 2000].

VII.4.3.1. LGM

Our proxies indicate lower SST and higher NAR during the LGM than today, interpreted in terms of higher primary productivity. The LGM assemblages are dominated by cold water species (e.g. *G. muellerae* or *C. pelagicus*). *C. pelagicus* is the dominant species in the subarctic sector of the North Atlantic, but it is not found at high latitudes in the Southern Ocean [Winter *et al.*, 1999]. We carried out a SEM biometric analysis to estimate the amount of *C. pelagicus* ssp. *braarudii* (mean average of 1.2%, reaching maxima of 8.41%). This subspecies prefers temperate and cold waters and has been observed at low abundances in upwelling regimes [Baumann *et al.*, 2000; Cachão and Moita, 2000; Geisen *et al.*, 2002; Parente *et al.*, 2004]. Because *C. pelagicus* is not a species found at high abundances in the SH at high latitudes (e.g. close to the Subantarctic Zone, [Gravalosa *et al.*, 2008]), our data suggest that the maximum NAR of this species during the LGM could have been linked to a high-fertility, cold, and relatively mixed environment in which primary productivity occurred (Figure 7.8d). The radiolarian assemblages at Site 1233

[Pisias *et al.*, 2006] also support this conclusion, suggesting that the paleocenographic data from the LGM would primarily reflect changes in the subpolar open-ocean circulation rather than changes in coastal upwelling.

We propose two possible mechanisms for the enhanced glacial productivity observed at Site 1233 that probably worked in tandem:

1) An increase in the supply of macronutrients (such as nitrate or phosphate) due to an equatorward displacement of the ACC. This northward displacement of the oceanographic system has been suggested previously in a number of studies and has been related to an equatorward shift of the westerlies concomitant with a northward expansion of Antarctic sea ice [e.g., Kaiser *et al.*, 2005; Kim *et al.*, 2002; Lamy *et al.*, 2004; Mohtadi and Hebbeln, 2004], which influenced the whole oceanographic system along the Chilean slope and continental paleoclimate.

2) A higher iron input via rivers could have stimulated marine productivity during the LGM. Owing to the significant expansion of the Patagonian ice sheet, reaching the island of Chiloé (41° 40' at LGM and 45° 45' today), glacial erosion processes strongly enhanced the glaciofluvial sediment flux from Fe-rich basaltic volcanics in the Andes [Lamy *et al.*, 2004]. Although coccolithophores are better able to utilize Fe at low concentrations [Gregg and Casey, 2007; Martin *et al.*, 1989], some recent shipboard experiments (LOHAFEX, 2009) have shown that iron fertilization first generates a high growth of diatoms and, few days later, of coccolithophores, leading to a bloom of haptophytes. Thus, in our case Fe input would have acted as a source of micronutrients for coccolithophore proliferation.

Our results are consistent with previous paleoproductivity estimates off Chile [e.g., Mohtadi and Hebbeln, 2004] suggesting an increase in the advection of cold water in the ACC/PCC, even reaching subtropical latitudes [Feldberg and Mix, 2002; Feldberg and Mix, 2003; Martínez *et al.*, 2003; Mohtadi and Hebbeln, 2004].

VII.4.3.2. Deglaciation

During deglaciation we record a warming and gradual decrease in coccolith accumulation rates disrupted by three major NAR maxima (Figure 7.8) and two main NAR minima, which occurred from 15.5 to 14 kyr BP and from 17.25 to 16.5 kyr BP. The minima in coccolithophore production are not in-phase with maxima or minima SST, coinciding with periods of relatively stable SSTs. We relate NAR fluctuations to intermittencies in primary productivity.

From (~18 to ~9 kyr BP), the “upwelling” factor mainly dominates over the other two factors (Fig. 7.5), suggesting a decrease in phosphate and nitrate contents. In our SST reconstruction the unidirectional glacial-to-interglacial transition is interrupted from 15.3 to 13 kyr BP by a cold reversal that was coincident in time with the ACR and that is characterized by an increase in the coccolithophore NAR.

In general, our results indicate a decrease in primary productivity from the LGM toward the Holocene. We relate changes in the NAR and in floral assemblages to variations in the dynamics of the surface water masses offshore Chile and in the two main potential sources of (macro- and micro-) nutrients: the PIS and the ACC. The decreasing trend of the NAR during deglaciation can be linked to the fresh water input from PIS melting and the subsequent stratification of the upper water column. The drop in nutrient content indicated by the predominance of the “upwelling” factor can be related to a reduction in the influence of the ACC and a general poleward displacement of the whole system.

A temporary return to glacial conditions occurred during the climate reversal, when colder temperatures and an increasing trend of absolute abundances are recorded, probably linked to a slight northward movement of the atmospheric and oceanic systems, in agreement with *Pisias et al.* [2006]. The sudden higher availability of phosphate and nitrate would have been associated with the ACC nutrient supply.

The change from high primary productivities during the LGM to lower productivities in the Holocene has also been recorded in other cores such as GeoB-3302 (32°S) offshore Chile with planktonic foraminifera [*Mohtadi and Hebbeln*, 2004]. However, SST patterns off central-south Chile reveal that warming during deglaciation was not uniform regionally and they imply different local responses [*Mohtadi et al.*, 2008].

VII.4.3.3. Toward the Holocene

During the HCO, the warmest SSTs are recorded and a general lowering in the coccolithophore NAR occurs, except for a slight increase from ~9.5 kyr BP to ~11.5 kyr BP in the coccolith NAR and in the “non-analogue” factor loadings. The inferred broad reduction in the nutrient supply would correspond to the maximum poleward shift of the atmospheric and oceanic systems, together with a lowering of Fe contents due to the establishment of control by the rainfall [*Lamy et al.*, 2001].

Locally, weak coastal upwelling conditions would have influenced the coccolithophore assemblage in the early Holocene optimum, as noted from the increase in *G. oceanica*, a species typically found in fertile water conditions [*Giraudeau and Bailey*, 1995], and also in the “non-analogue” factor loadings, coincident with the slight drop in “upwelling” factor loadings (Fig. 7.5). We propose a temporary enrichment in nutrients when the ACC reached its southernmost position for the time-frame studied.

VII.5. Conclusions

The coccolithophore census data from surface sediments in the south equatorial and southeastern Pacific and from the glacial to Holocene record at ODP Site 1233 (41°S off southern Chile) allow us to state the following:

1. A new tool is proposed for SST estimation using a paleoproxy (coccolithophore assemblages) rarely used in the study area. Floral SST estimates show excellent concordance with alkenone SST values for the last deglaciation [Lamy *et al.*, 2004; Lamy *et al.*, 2007] obtained at the same site.

2. The new approach designed for this study circumvents the impossibility of reconstructing oceanic parameters using classical transfer functions or MATs owing to the relatively low number of samples and their inhomogeneous distribution, mainly lined up N-S close to the American coast, and it offers the possibility of distinguishing the different factors that have conditioned the coccolithophore assemblages and dissolution frames not clearly detected by light microscopy analysis.

3. R-mode factor analysis suggests the existence of three main groups at the present time: the “tropical and dissolution” factor, comprising the samples located under warm water masses (dominated by *F. profunda* and *G. oceanica*); the “cold-water” factor, dominated by *E. huxleyi* and “small” *Gephyrocapsa*, and to a lesser extent by *C. pelagicus* and *G. muelleræ*, which has been related to colder low-salinity surface water masses from upwelling offshore Chile, and the “upwelling” factor, linked to more saline coastal upwelling, and mainly dominated by *C. leptoporus* and *H. carteri*. An additional upwelling area can be traced as a dissolution frame off the Chilean coast between ca. 33° and 38°S, within the “tropical and dissolution” factor and coinciding with intense upwelling conditions.

4. The low “tropical and dissolution” factor loadings at ODP Site 1233 and the selective preservation offshore Chile under present-day conditions have led us to exclude this factor when reconstructing SST.

5. Two of the three factors obtained from the ACP in the sedimentary record are equivalent to “cold-water” and “upwelling” factors. Owing to the high correlation of the “cold-water” factor with SST derived from alkenones [Lamy *et al.*, 2004] it has been possible to obtain a high-resolution record of SST for the last deglaciation.

6. Combining the SST reconstruction with coccolith absolute abundances and accumulation rates, we show that colder temperatures during the LGM are linked to higher primary productivity offshore Chile and to a northward displacement of the southern westerlies and the ACC. During the HCO, warmer SST and lower primary productivities with indications of weak coastal upwelling suggest a poleward shift of the whole system; i.e. to a more southward location than today.

Acknowledgments

A. Cortina is greatly acknowledged for his excellent help and assistance with the statistical analyses. The authors wish to thank O. Romero, A. Mix, F. Abrantes, D. Hebbeln and M. Mohtadi for the material supplied. Karl-Heinz Baumann and Babette Boeckel are thanked for their helpful suggestions. This work was funded by the Spanish “Ministerio de Educación y Ciencia” Project GRACCIE (CONSOLIDER-INGENIO CSD 2007-00067), by the MEC project CGL2006-10593, the Regional government of Castilla&Leon project GR34 and a MEC FPU Grant (AP-2004-2374) awarded to Mariem Saavedra-Pellitero.

Appendix A. Taxonomic appendix

- Braarudosphaera bigelowii* (Gran & Braarud 1935) Deflandre 1947
Calcidiscus leptoporus (Murray and Blackman, 1898) Loeblich and Tappan, 1978
Calciosolenia Gran, 1912 emend. Young et al. 2003
Coccolithus pelagicus (Wallich 1877) Schiller 1930 [Coccosphaera]
Coccolithus pelagicus ssp. *braarudii* (Gaarder 1962) Geisen et al., 2000
Emiliana huxleyi (Lohmann 1902) Hay & Mohler in Hay et al. 1967
Florisphaera profunda Okada and Honjo, 1973
Gephyrocapsa Kamptner, 1943
Gephyrocapsa ericsonii McIntyre and Bé, 1967 (grouped in “small”
Gephyrocapsa, *Gephyrocapsa coccolith* <3 µm long)
Gephyrocapsa muelleræ Bréhéret, 1978
Gephyrocapsa oceanica Kamptner, 1943
Helicosphaera Kamptner, 1954
Helicosphaera carteri (Wallich, 1877) Kamptner, 1954 [Coccosphaera]
Oolithotus Reinhardt in Cohen & Reinhardt 1968
Rhabdosphaera clavigera Murray & Blackman 1898
Umbellosphaera Paasche in Markali and Paasche, 1955
Umbilicosphaera Lohmann 1902

VII.6. Bibliography

- Abrantes, F., C. Lopes, A. Mix, and N. Pias (2007), Diatoms in Southeast Pacific surface sediments reflect environmental properties, *Quat. Sci. Rev.*, 26 (1-2), 155-169, doi: 10.1016/j.quascirev.2006.02.022.
- Andruleit, H. A., U. von Rad, A. Bruns, and V. Ittekkot (2000), Coccolithophore fluxes from sediment traps in the northeastern Arabian Sea off Pakistan, *Mar. Micropaleontol.*, 38 (3-4), 285-308, doi: 10.1016/S0377-8398(00)00007-4.
- Antoine, D., and A. Morel (1996), Oceanic Primary Production 1. Adaptation of a Spectral Light-Photosynthesis Model in View of Application to Satellite Chlorophyll Observations, *Global Biogeochem. Cycles*, 10, 43-55, doi: 10.1029/95GB02831.
- Antonov, J. I., R. A. Locarnini, T. P. Boyer, A. V. Mishonov, and H. E. Garcia (2006), World Ocean Atlas 2005 Volume 2: Salinity, in *NOAA Atlas NESDIS 61*, edited by S. Levitus, pp. 182, U.S. Government Printing Office, Washington, D.C.
- Ashworth, A. C., and J. W. Hoganson (1993), The magnitude and rapidity of the climate change marking the end of the Pleistocene in the mid-latitudes of South America, *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 101 (3-4), 263-270, doi: 10.1016/0031-0182(93)90018-E.
- Backman, J., and N. J. Shackleton (1983), Quantitative biochronology of Pliocene and early Pleistocene calcareous nannofossils from the Atlantic, Indian and Pacific oceans, *Mar. Micropaleontol.*, 8 (2), 141-170, doi: 10.1016/0377-8398(83)90009-9.
- Baumann, K. H., H. Andruleit, and C. Samtleben (2000), Coccolithophores in the Nordic Seas: comparison of living communities with surface sediment assemblages, *Deep Sea Res. Part II*, 47 (9-11), 1743-1772, doi: 10.1016/S0967-0645(00)00005-9.
- Baumann, K. H., B. Boeckel, and M. Frenz (2004), Coccolith contribution to South Atlantic carbonate sedimentation, in *Coccolithophores: from molecular processes to global impact*, edited by H. R. Thierstein and J. R. Young, pp. 367-402, Springer, Berlin-Heidelberg, Germany.
- Baumann, K. H., H. Andruleit, B. Böckel, M. Geisen, and H. Kinkel (2005), The significance of extant coccolithophores as indicators of ocean water masses, surface water temperature, and palaeoproductivity: a review, *Paläontologische Zeitschrift*, 79 (1), 93-112, doi: 10.1007/BF03021756.
- Behrenfeld, M. J., J. T. Randerson, C. R. McClain, G. C. Feldman, S. O. Los, C. J. Tucker, P. G. Falkowski, C. B. Field, R. Frouin, W. E. Esaias, D. D. Kolber, and N. H. Pollack (2001), Biospheric Primary Production During an ENSO Transition, *Science*, 291 (5513), 2594-2597, doi: 10.1126/science.1055071.
- Berger, W. H., K. Fischer, C. Lai, and G. Wu (1987), Ocean productivity and organic flux Part I: overview and maps of primary production and export production, *Scripps Institution of Oceanography Reference Series*, 67, 87-130.
- Bernal, P. A., F. L. Robles, and O. Rojas (1982), Variabilidad física y biológica en la región meridional del sistema de corrientes de Chile-Peru, *Monogr. Biol.*, 2, 75-102.

- Billard, C., and I. Inouye (2004), What is New in Coccolithophore Biology?, in *Coccolithophores: from Molecular Processes to Global Impact*, edited by H. R. Thierstein and J. R. Young, pp. 1–30, Springer, Berlin-Heidelberg, Germany.
- Blunier, T., and E. J. Brook (2001), Timing of Millennial-Scale Climate Change in Antarctica and Greenland During the Last Glacial Period, *Science*, 291 (5501), 109-112, doi: 10.1126/science.291.5501.109.
- Boeckel, B., and K. H. Baumann (2004), Distribution of coccoliths in surface sediments of the south-eastern South Atlantic Ocean: ecology, preservation and carbonate contribution, *Mar. Micropaleontol.*, 51 (3-4), 301-320, doi: 10.1016/j.marmicro.2004.01.001.
- Brand, L. E. (1994), Physiological ecology of marine coccolithophores, in *Coccolithophores*, edited by A. Winter and W. G. Siesser, pp. 39–49, Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Broerse, A. T. C., G. J. A. Brummer, and J. E. V. Hinte (2000), Coccolithophore export production in response to monsoonal upwelling off Somalia (northwestern Indian Ocean), *Deep Sea Res. Part II*, 47 (9-11), 2179-2205, doi: 10.1016/S0967-0645(00)00021-7.
- Brown, C. W., and J. A. Yoder (1994), Coccolithophorid blooms in the global ocean, *J. Geophys. Res.*, 99, doi: 10.1029/93JC02156.
- Cachão, M., and M. T. Moita (2000), Coccolithus pelagicus, a productivity proxy related to moderate fronts off Western Iberia, *Mar. Micropaleontol.*, 39 (1-4), 131-155, doi: 10.1016/S0377-8398(00)00018-9.
- Conkright, M. E., and T. P. Boyer (2002), World Ocean Atlas 2001: Objective Analyses, Data Statistics, and Figures, in *CD-ROM Documentation. National Oceanographic Data Center*, edited by M. Silver Spring, pp. 17, Washington, D.C.
- Dávila, P. M., D. Figueroa, and E. Müller (2002), Freshwater input into the coastal ocean and its relation with the salinity distribution off austral Chile (35-55°S), *Cont. Shelf Res.*, 22 (3), 521-534, doi: 10.1016/S0278-4343(01)00072-3.
- de Baar, H. J. W., J. T. M. de Jong, D. C. E. Bakker, B. M. Loscher, C. Veth, U. Bathmann, and V. Smetacek (1995), Importance of iron for plankton blooms and carbon dioxide drawdown in the Southern Ocean, *Nature*, 373 (6513), 412-415, doi: 10.1038/373412a0.
- Dittert, N., K. H. Baumann, T. Bickert, R. Henrich, H. Kinkel, and H. Meggers (1999), Proxies for carbonate dissolution, in *Proxies in paleoceanography: Examples from the South Atlantic*, edited by G. Fischer and G. Wefer, pp. 255-284, Springer, Berlin.
- EPICA community members (2006), One-to-one coupling of glacial climate variability in Greenland and Antarctica, *Nature*, 444 (7116), 195-198, doi: 10.1038/nature05301.
- Fatela, F., and R. Taborada (2002), Confidence limits of species proportions in microfossil assemblages, *Mar. Micropaleontol.*, 45 (2), 169-174, doi: 10.1016/S0377-8398(02)00021-X.
- Feldberg, M. J., and A. C. Mix (2002), Sea-surface temperature estimates in the Southeast Pacific based on planktonic foraminiferal species; modern calibration and Last Glacial Maximum, *Mar. Micropaleontol.*, 44, 1-29, doi: 10.1016/S0377-8398(01)00035-4.

- Feldberg, M. J., and A. C. Mix (2003), Planktonic foraminifera, sea surface temperatures, and mechanisms of oceanic change in the Peru and south equatorial currents, 0–150 ka BP, *Paleoceanography*, 18, doi: 10.1029/2001PA000740.
- Flores, J. A., and F. J. Sierro (1997), Revised technique for calculation of calcareous nannofossil accumulation rates, *Micropaleontology*, 43, 321-324.
- Flores, J. A., and M. Marino (2002), Pleistocene calcareous nannofossil stratigraphy for ODP Leg 177 (Atlantic sector of the Southern Ocean), *Mar. Micropaleontol.*, 45 (3-4), 191-224, doi: 10.1016/S0377-8398(02)00030-0.
- Fonseca, T. (1989), An overview of the Poleward Undercurrent and upwelling along the Chilean coast, in *Poleward Flows Along Eastern Ocean Boundaries*, edited by C. N. K. M. S. J. Neshyba, R. L. Smith and R. T. Barber, Eds., pp. 203-228, Springer-Verlag, New York.
- Garcia, H. E., R. A. Locarnini, T. P. Boyer, J. I. Antonov, and A. V. Mishonov (2006), World Ocean Atlas 2005, in *NOAA Atlas NESDIS 61*, edited by S. Levitus, pp. 396, U.S. Government Printing Office, Washington, D.C.
- Garleff, K., F. Schäbitz, H. Stingl, and H. Veit (1991), Jungquartäre Landschaftsentwicklung und Klimageschichte beiderseits der Ariden Diagonale Südamerikas, *Bamberger Geographische Schriften*, 11, 359-394.
- Geisen, M., C. Billard, A. T. C. Broerse, L. Cros, I. Probert, and J. R. Young (2002), Life-cycle associations involving pairs of holococcolithophorid species: intraspecific variation or cryptic speciation?, *Eur. J. Phycol.*, 37 (4), 531-550.
- Geisen, M., J. R. Young, I. Probert, A. G. Sáez, K. H. Baumann, J. Bollmann, L. Cros, D. V. C., L. K. Medlin, and C. Spegel (2004), Species level variation in coccolithophores, in *Coccolithophores: from Molecular Processes to Global Impact*, edited by H. R. Thierstein and J. R. Young, pp. 327-366, Springer, Berlin-Heidelberg, Germany.
- Giraudeau, J. (1992), Distribution of Recent nannofossils beneath the Benguela system: Southwest African continental margin, *Mar. Geol.*, 108 (2), 219-237, doi: 10.1016/0025-3227(92)90174-G.
- Giraudeau, J., and G. W. Bailey (1995), Spatial dynamics of coccolithophore communities during an upwelling event in the Southern Benguela system, *Cont. Shelf Res.*, 15 (14), 1825-1852, doi: 10.1016/0278-4343(94)00095-5.
- Giraudeau, J., G. W. Bailey, and C. Pujol (2000), A high-resolution time-series analyses of particle fluxes in the Northern Benguela coastal upwelling system: carbonate record of changes in biogenic production and particle transfer processes, *Deep Sea Res. Part II*, 47 (9-11), 1999-2028, doi: 10.1016/S0967-0645(00)00014-X.
- Gravalosa, J. M., J.-A. Flores, F. J. Sierro, and R. Gersonde (2008), Sea surface distribution of coccolithophores in the eastern Pacific sector of the Southern Ocean (Bellingshausen and Amundsen Seas) during the late austral summer of 2001, *Mar. Micropaleontol.*, 69 (1), 16-25, doi: 10.1016/j.marmicro.2007.11.006.

- Gregg, W. W., and N. W. Casey (2007), Modeling coccolithophores in the global oceans, *Deep Sea Res. Part II*, 54 (5-7), 447-477, doi: 10.1016/j.dsr2.2006.12.007.
- Hebbeln, D., M. Marchant, T. Freudenthal, and G. Wefer (2000), Surface sediment distribution along the Chilean continental slope related to upwelling and productivity, *Mar. Geol.*, 164 (3-4), 119-137, doi: 10.1016/S0025-3227(99)00129-2.
- Heusser, C. J. (1984), Late Quaternary climates of Chile, in *Late Cenozoic Paleoclimates of the Southern Hemisphere*, edited by J. C. Vogel, pp. 59-83, Balkema, Rotterdam.
- Hutson, W. H. (1980), The Agulhas Current during the late Pleistocene: analysis of modern faunal analogs, *Science*, 207, 64-66.
- Imbrie, J., and N. G. Kipp (1971), A new micropaleontological method for Quantitative Paleoclimatology: Application to a late Pleistocene Caribbean Core, in *The Late Cenozoic Glacial Ages*, edited by K. K. Turekian, pp. 71-181, Yale Univ. Press, New Haven, Connecticut.
- Ingle, J. C., G. Keller, and R. L. Kolpack (1980), Benthic foraminiferal biofacies, sediments and water masses of the southern Peru-Chile Trench area, southeastern Pacific Ocean, *Micropaleontology*, 26 (2), 113-150.
- Jouzel, J., R. Vaikmae, J. R. Petit, M. Martin, Y. Duclos, M. Stievenard, C. Lorius, M. Toots, M. A. Mélières, L. H. Burckle, N. I. Barkov, and V. M. Kotlyakov (1995), The two-step shape and timing of the last deglaciation in Antarctica, *Clim. Dyn.*, 11 (3), 151-161, 10.1007/BF00223498.
- Jouzel, J., V. Masson-Delmotte, O. Cattani, G. Dreyfus, S. Falourd, G. Hoffmann, B. Minster, J. Nouet, J. M. Barnola, J. Chappellaz, H. Fischer, J. C. Gallet, S. Johnsen, M. Leuenberger, L. Loulergue, D. Luethi, H. Oerter, F. Parrenin, G. Raisbeck, D. Raynaud, A. Schilt, J. Schwander, E. Selmo, R. Souchez, R. Spahni, B. Stauffer, J. P. Steffensen, B. Stenni, T. F. Stocker, J. L. Tison, M. Werner, and E. W. Wolff (2007), Orbital and Millennial Antarctic Climate Variability over the Past 800,000 Years, *Science*, 317 (5839), 793-796, doi: 10.1126/science.1141038.
- Kaiser, J., F. Lamy, and D. Hebbeln (2005), A 70-kyr sea surface temperature record off southern Chile (Ocean Drilling Program Site 1233), *Paleoceanography*, 20, doi: 10.1029/2005PA001146.
- Kaiser, J., F. Lamy, H. W. Arz, and D. Hebbeln (2007), Dynamics of the millennial-scale sea surface temperature and Patagonian Ice Sheet fluctuations in southern Chile during the last 70 kyr (ODP Site 1233), *Quat. Int.*, 161 (1), 77-89, doi: 10.1016/j.quaint.2006.10.024.
- Kim, J.-H., R. R. Schneider, D. Hebbeln, P. J. Müller, and G. Wefer (2002), Last deglacial sea-surface temperature evolution in the Southeast Pacific compared to climate changes on the South American continent, *Quat. Sci. Rev.*, 21 (18-19), 2085-2097, doi: 10.1016/S0277-3791(02)00012-4.
- Kleijne, A., D. Kroon, and W. Zevenboom (1989), Phytoplankton and foraminiferal frequencies in northern Indian Ocean and Red Sea surface waters, *Netherlands J. Sea Res.*, 24, 531-539.

- Kucera, M., M. Weinelt, T. Kiefer, U. Pflaumann, A. Hayes, M. Weinelt, M.-T. Chen, A. C. Mix, T. T. Barrows, E. Cortijo, J. Duprat, S. Juggins, and C. Waelbroeck (2005), Reconstruction of sea-surface temperatures from assemblages of planktonic foraminifera: multi-technique approach based on geographically constrained calibration data sets and its application to glacial Atlantic and Pacific Oceans, *Quat. Sci. Rev.*, 24 (7-9), 951, 0277-3791, doi: 10.1016/j.quascirev.2004.07.014.
- Lamy, F., D. Hebbeln, and G. Wefer (1998), Terrigenous sediment supply along the Chilean continental margin: modern regional patterns of texture and composition, *Geologische Rundschau*, 87 (3), 477-494, doi: 10.1007/s005310050223.
- Lamy, F., D. Hebbeln, U. Röhl, and G. Wefer (2001), Holocene rainfall variability in southern Chile: a marine record of latitudinal shifts of the Southern Westerlies, *Earth Planet. Sci. Lett.*, 185 (3-4), 369-382, doi: 10.1016/S0012-821X(00)00381-2.
- Lamy, F., J. Kaiser, U. Ninnemann, D. Hebbeln, H. W. Arz, and J. Stoner (2004), Antarctic Timing of Surface Water Changes off Chile and Patagonian Ice Sheet Response, *Science*, 304, 1959-1962.
- Lamy, F., J. Kaiser, H. W. Arz, D. Hebbeln, U. Ninnemann, O. Timm, A. Timmermann, and J. R. Toggweiler (2007), Modulation of the bipolar seesaw in the Southeast Pacific during Termination 1, *Earth Planet. Sci. Lett.*, 259 (3-4), 400-413, doi: 10.1016/j.epsl.2007.04.040.
- Levitus, S. E. (1982), Climatological atlas of the world ocean, in *NOAA Professional Paper*, edited by U. S. Government Printing Office, Washington D.C.
- Locarnini, R. A., A. V. Mishonov, J. I. Antonov, T. P. Boyer, and H. E. Garcia (2006), World Ocean Atlas 2005, in *NOAA Atlas NESDIS 61*, edited by S. Levitus, pp. 182, U.S. Government Printing Office, Washington, D.C.
- Lund, S. P., M. Schwartz, L. Keigwin, and T. Johnson (2005), Deep-sea sediment records of the Laschamp geomagnetic field excursion (~41,000 calendar years before present), *J. Geophys. Res.*, 110, doi: 10.1029/2003JB002943.
- MacArthur, R. (1960), On the Relative Abundance of Species, *The American Naturalist*, 94 (874), 25.
- Marlowe, I. T., S. C. Brassell, G. Eglinton, and J. C. Green (1990), Long-chain alkenones and alkyl alkenoates and the fossil coccolith record of marine sediments, *Chem. Geol.*, 88 (3-4), 349-375, doi: 10.1016/0009-2541(90)90098-R.
- Martin, J. H., R. M. Gordon, S. Fitzwater, and W. W. Broenkow (1989), Vertex: phytoplankton/iron studies in the Gulf of Alaska, *Deep Sea Res. Part A*, 36 (5), 649-680, doi: 10.1016/0198-0149(89)90144-1.
- Martínez, I., L. Keigwin, T. T. Barrows, Y. Yokoyama, and J. Southon (2003), La Niña-like conditions in the eastern equatorial Pacific and a stronger Choco jet in the northern Andes during the last glaciation, *Paleoceanography*, 18, doi: 10.1029/2002PA000877.
- Miller, A. (1976), The climate of Chile., in *Climates of Central and South America*, edited by W. E. Schwerdtfeger, pp. 113-145, Elsevier, Amsterdam.

- Mitchell-Innes, B. A., and A. Winter (1987), Coccolithophores: a major phytoplankton component in mature upwelled waters off the Cape Peninsula, South Africa in March, 1983, *Mar. Biol.*, 95 (1), 25-30.
- Mix, A. C., A. E. Morey, N. G. Pisias, and S. W. Hostetler (1999), Foraminiferal Faunal Estimates of Paleotemperature: Circumventing the No-Analog Problem Yields Cool Ice Age Tropics, *Paleoceanography*, 14 (3), 350–359.
- Mix, A. C., R. Tiedemann, P. Blum, and Shipboard Scientists (2003), *Leg 202 Summary*, 145 pp., Ocean Drill. Program, College Station, Tex.
- Mohtadi, M., and D. Hebbeln (2004), Mechanisms and variations of the paleoproductivity off northern Chile (24°S-33°S) during the last 40,000 years, *Paleoceanography*, 19, doi: 10.1029/2004PA001003.
- Mohtadi, M., D. Hebbeln, and M. Marchant (2005), Upwelling and productivity along the Peru-Chile Current derived from faunal and isotopic compositions of planktic foraminifera in surface sediments, *Mar. Geol.*, 216 (3), 107-126, doi: 10.1016/j.margeo.2005.01.008.
- Mohtadi, M., P. Rossel, C. B. Lange, S. Pantoja, P. Böning, D. J. Repeta, M. Grunwald, F. Lamy, D. Hebbeln, and H.-J. Brumsack (2008), Deglacial pattern of circulation and marine productivity in the upwelling region off central-south Chile, *Earth Planet. Sci. Lett.*, 272 (1-2), 221-230, doi: 10.1016/j.epsl.2008.04.043.
- Morey, A. E., A. C. Mix, and N. G. Pisias (2005), Planktonic foraminiferal assemblages preserved in surface sediments correspond to multiple environment variables, *Quat. Sci. Rev.*, 24 (7-9), 925, doi: 10.1016/j.quascirev.2003.09.011.
- Parente, A., M. Cachao, K. H. Baumann, L. de Abreu, and J. Ferreira (2004), Morphometry of *Coccolithus pelagicus* s.l. (Coccolithophore, Haptophyta) from offshore Portugal, during the last 200 kyr, *Micropaleontology*, 50 (1), 107-120, doi: 10.2113/50.Suppl_1.107.
- Parrenin, F., J.-M. Barnola, J. Beer, T. Blunier, E. Castellano, J. Chappellaz, G. Dreyfus, H. Fischer, S. Fujita, J. Jouzel, K. Kawamura, B. Lemieux-Dudon, L. Loulergue, V. Masson-Delmotte, B. Narcisi, J.-R. Petit, G. Raisbeck, D. Raynaud, U. Ruth, J. Schwander, M. Severi, R. Spahni, J. P. Steffensen, A. Svensson, R. Udisti, C. Waelbroeck, and E. Wolff (2007), The EDC3 chronology for the EPICA Dome C ice core, *Clim. Past*, 3 (3), 485-497.
- Pienaar, R. N. (1994), Ultrastructure and calcification of coccolithophores, in *Coccolithophores*, edited by E. A. Winter and W. G. Siesser, pp. 13–39, Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Pisias, N. G., A. Roelofs, and M. Weber (1997), Radiolarian-Based Transfer Functions for Estimating Mean Surface Ocean Temperatures and Seasonal Range, *Paleoceanography*, 12, doi: 10.1029/97PA00582.
- Pisias, N. G., L. Heusser, C. Heusser, S. W. Hostetler, A. C. Mix, and M. Weber (2006), Radiolaria and pollen records from 0 to 50 ka at ODP Site 1233: continental and marine climate records from the Southeast Pacific, *Quat. Sci. Rev.*, 25 (5-6), 455-473, 0277-3791, doi: 10.1016/j.quascirev.2005.06.009.
- Prahl, F. G., and S. G. Wakeham (1987), Calibration of unsaturation patterns in long-chain ketone compositions for palaeotemperature assessment, *Nature*, 330 (6146), 367-369, doi: 10.1038/330367a0.

- Quinn, P. S., A. G. Sáez, K. H. Baumann, B. A. Steel, C. Sprengel, and L. K. Medlin (2004), Coccolithophorid biodiversity: evidence from the cosmopolitan species *Calcidiscus leptoporus*, in *Coccolithophores: from molecular processes to a global impact*, edited by H. R. Thierstein and J. R. Young, pp. 299-326, Springer, Berlin-Heidelberg, Germany.
- Renaud, S., and C. Klaas (2001), Seasonal variations in the morphology of the coccolithophore *Calcidiscus leptoporus* off Bermuda (N. Atlantic), *J. Plankton Res.*, 23 (8), 779-795, doi: 10.1093/plankt/23.8.779.
- Robles, F. L. (1979), Water masses and circulation in the SE Pacific and the El Niño event, University of Wales, Wales, United Kingdom.
- Rojas de Mendiola, B. (1981), Seasonal phytoplankton distribution along the Peruvian Coast, in *Coastal Upwelling. Coastal Estuarine Studies*, edited by F. A. E. Richards, pp. 339-347, AGU, Washington.
- Romero, O., and D. Hebbeln (2003), Biogenic silica and diatom thanatocoenosis in surface sediments below the Peru-Chile Current: controlling mechanisms and relationship with productivity of surface waters, *Mar. Micropaleontol.*, 48 (1-2), 71-90, doi: 10.1016/S0377-8398(02)00161-5.
- Rosenthal, Y., and A. J. Broccoli (2004), ATMOSPHERIC SCIENCE: In Search of Paleo-ENSO, *Science*, 304 (5668), 219-221, doi: 10.1126/science.1095435.
- Roth, P. H., and W. H. Berger (1975), Dissolution of deep-sea Carbonates, in *Cushman Foundation for Foraminiferal Research Special Publication* edited by W. V. Sliter, A. W. H. Bé and W. H. Berger, pp. 87-113.
- Shaffer, G., S. Salinas, O. Pizarro, A. Vega, and S. Hormazabal (1995), Currents in the deep ocean off Chile (30°S), *Deep Sea Res. Part I*, 42 (4), 425-436, doi: 10.1016/0967-0637(95)99823-6.
- Siesser, W. G. (1994), Composition and morphology of coccolithophore skeletons, in *Coccolithophores*, edited by E. A. Winter and W.G. Siesser, pp. 51-62, Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Silva, N., and A. Valdenegro (2003), Evolución de un evento de surgencia frente a punta Curaumilla, Valparaíso, *Investigaciones marinas*, 31, 73-89.
- Saavedra-Pellitero, M., Flores, J.A., Baumann, K-H., and Sierro, F.J. (2009), Coccolith distribution patterns in surface sediments of equatorial and southeastern Pacific Ocean, *Geobios*, in press.
- Streten, N. A., and J. W. Zillmann (1984), Climate of the South Pacific Ocean, in *Climate of the Oceans*, edited by E. van Loon, pp. 263-429.
- Strub, P. T., J. M. Mesias, V. Montecino, J. Ruttlant, and S. Salinas (1998), Coastal ocean circulation off Western South America, in *The Global Coastal Ocean. Regional Studies and Syntheses*, edited by E. R. Robinson and K. H. Brink, pp. 273-315, Wiley.
- Thomas, A. C. (1999), Seasonal distributions of satellite-measured phytoplankton pigment concentration along the Chilean coast, *J. Geophys. Res.*, 104, doi: 10.1029/1999JC900171.
- Volkman, J. K., G. Eglinton, E. D. S. Corner, and T. E. V. Forsberg (1980), Long-chain alkenes and alkenones in the marine coccolithophorid *Emiliania huxleyi*, *Phytochemistry*, 19 (12), 2619-2622, doi: 10.1016/S0031-9422(00)83930-8.

- Winter, A., R. W. Jordan, and P. H. Roth (1994), Biogeography of living coccolithophores in ocean waters, in *Coccolithophores*, edited by A. Winter and W. G. Siesser, pp. 161-178, Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Winter, A., and W. G. Siesser (1994), *Coccolithophores*, Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Winter, A., M. Elbrächter, and G. Krause (1999), Subtropical coccolithophores in the Weddell Sea, *Deep Sea Res. Part I*, 46 (3), 439-449, doi: 10.1016/S0967-0637(98)00076-4.
- Wyrski, K. (1981), An estimate of equatorial upwelling in the Pacific, *J. Phys. Ocean.*, 11 (9), 1205-1214.
- Young, J. R. (1994), Functions of coccoliths, in *Coccolithophores*, edited by A. Winter and W. G. Siesser, pp. 63-82, Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Ziveri, P., R. C. Thunell, and D. Rio (1995), Export production of coccolithophores in an upwelling region: Results from San Pedro Basin, Southern California Borderlands, *Mar. Micropaleontol.*, 24 (3-4), 335-358, doi: 10.1016/0377-8398(94)00017-H.
- Ziveri, P., and R. C. Thunell (2000), Coccolithophore export production in Guaymas Basin, Gulf of California: response to climate forcing, *Deep Sea Res. Part II*, 47 (9-11), 2073-2100, doi: 10.1016/S0967-0645(00)00017-5.



VIII. CONCLUSIONS

Conclusions

The main conclusions obtained in this Thesis are referred to three sections:

1. Comparison of different methodologies (filtration-settling, SEM-LM) extensively used in paleoceanographic reconstructions.

1.1. Absolute numbers are higher in the case of filtration technique than for the settling technique, but they are correlated; hence, it is possible to estimate LM numbers from SEM and *vice-versa* with a formula. This equation is not valid for estimation of species numbers.

1.2. Coccolithophore percentages vary using LM and SEM methodologies but distribution patterns are rather close for most of the species. Relative abundances of taxa combining both methodologies should not be included into a common database for ulterior environmental reconstructions

2. Biogeography of coccolithophores in the equatorial and southeastern Pacific.

2.1. Factor analysis applied to the core-top dataset (including the 14 taxa considered) resulted in three significant factors that are well-related to oceanographic conditions:

- The “tropical and dissolution” factor, comprising the samples located under warm water masses (dominated by *F. profunda* and *G. oceanica*) and the area linked to dissolution off the Chilean coast between *ca.* 33° and 38°S, coinciding with intense upwelling conditions.
- The “cold-water” factor, dominated by *E. huxleyi* and “small” *Gephyrocapsa* (*G.* < 3µm), and to a lesser extent by *C. pelagicus* and *G. muelleriae*, which has been related to colder low-salinity surface water masses from upwelling offshore south Chile.
- The “upwelling” factor, linked to more saline coastal upwelling, and mainly dominated by *C. leptoporus* and *H. carteri*.

3. Coccolithophore estimates of paleotemperature at ODP site 1233 (41°S off southern Chile).

3.1. A tool based on factor analysis is proposed for SST estimation using coccolithophore assemblages. It circumvents the impossibility of reconstructing oceanic parameters in upwelling areas using classical transfer functions or MAT. Floral SST estimates show excellent concordance with alkenone SST values for the last deglaciation obtained at the same site.

3.2. Two of the three factors obtained from the factor analysis in the sedimentary record are equivalent to “cold-water” and “upwelling”. Owing to the

high correlation of the “cold-water” factor with SST derived from alkenones it was possible to obtain a high-resolution record of SST for the last deglaciation.

3.3. Combining the SST reconstruction with coccolith absolute abundances and accumulation rates, we show that colder temperatures during the LGM are linked to higher primary productivity offshore Chile and to a northward displacement of the southern westerlies and the ACC. During the HCO, warmer SST and lower primary productivity as well as a weak coastal upwelling suggest a poleward shift of the whole system; *i.e.* to a more southward location than today.

Conclusiones

Las principales conclusiones de esta Tesis se refieren a tres apartados:

1. Comparación de distintas metodologías (filtrado-decantación, LM-SEM) ampliamente empleadas en reconstrucciones paleoceanográficas.

1.1. Los números absolutos son mayores en el caso de técnica de filtrado que en la de decantación, pero están correlacionados; por tanto, es posible estimar los números que se obtendrían en LM a partir de números obtenidos en SEM y viceversa por medio de una fórmula. Esta ecuación no es válida para estimar números para cada una de las especies.

1.2. Los porcentajes de cocolitóforos varían según se emplee una metodología u otra, pero los patrones de distribución son muy similares en la mayoría de los casos. Se recomienda no incluir las abundancias relativas obtenidas empleando distintas metodologías en una base de datos común para realizar reconstrucciones ambientales.

2. Biogeografía de los cocolitóforos en el Pacífico ecuatorial y suroriental.

2.1. El análisis factorial aplicado a la base de datos de muestras de sedimento superficial (que incluye 14 taxones considerados) generó tres factores fundamentales relacionados con diversas condiciones oceanográficas:

- Factor “tropical o de disolución” incluye las muestras situadas bajo masas de agua cálidas (las especies predominantes son *F. profunda* y *G. oceanica*) y aquellas que se encuentran en un área de disolución frente a la costa Chilena (entre 33° y 38°S) donde tiene lugar una intensificación del “upwelling”.

- El factor “aguas frías”, donde las especies más importantes son *E. huxleyi* y “small” *Gephyrocapsa* ($G.<3\mu\text{m}$) y en menor medida *C. pelagicus* y *G. muelleriae*, está ligado a las aguas superficiales frías y de baja salinidad en la parte sur del upwelling de Chile.

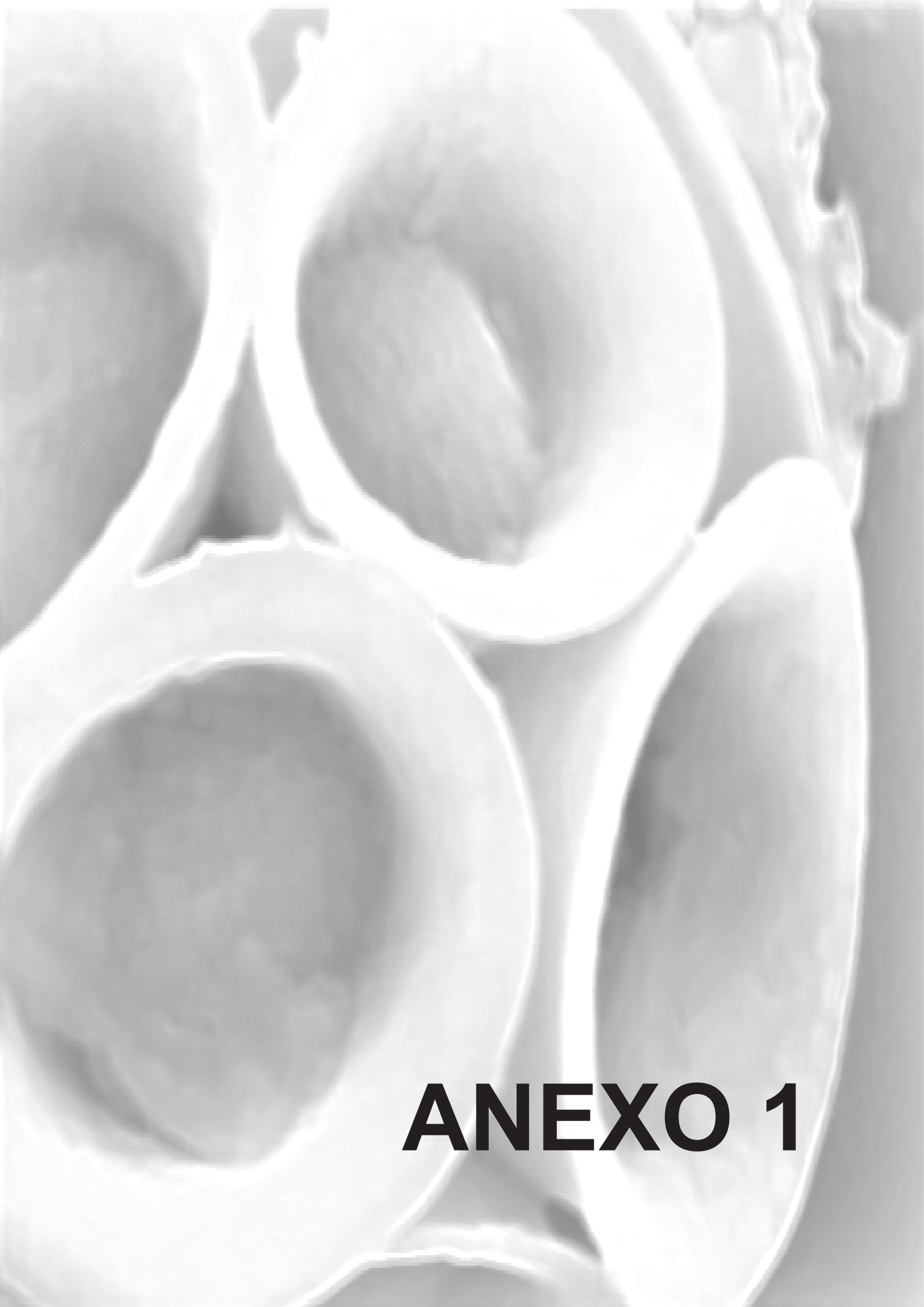
- El factor “upwelling” comprende las muestras situadas bajo las masas de agua más salinas del upwelling de upwelling costero, y las especies dominantes son *C. leptoporus* and *H. carteri*.

3. Estimaciones de paleotemperaturas empleando coccolitóforos en el testigo ODP 1233 (41°S frente a la costa chilena)

3.1. Se ha propuesto una herramienta basada en el análisis factorial para estimar SST empleando asociaciones de coccolitóforos. Ésta evita el impedimento de reconstruir parámetros oceanográficos en áreas de “upwelling” empleando funciones de transferencia convencionales o técnicas de análogos modernos. Las estimaciones de SST obtenidas con este método concuerdan perfectamente con los valores de SST obtenidos empleando alquenonas en el mismo testigo.

3.2. Dos de los tres factores obtenidos del análisis factorial realizado con los datos del testigo ODP 1233 son equivalentes a “aguas frías” y “upwelling”. Debido a la alta correlación del factor “aguas frías” con las SST procedentes de las alquenonas, se realizó una reconstrucción de alta resolución de paleotemperaturas durante la última deglaciación.

3.3. Combinando la reconstrucción de SST con las abundancias absolutas de coccolitos y tasas de acumulación, se propuso el modelo siguiente. Temperaturas más frías durante el LGM están ligadas a mayor productividad primaria frente a Chile y a un desplazamiento hacia el Norte de los contraalísios (del sur) y de la ACC. Durante el HCO, se registran SST más cálidas junto a una menor productividad primaria y se infiere un ligero upwelling costero. Todo ello, se justifica por un desplazamiento de todo el sistema hacia el sur; llegando a situarse incluso más al sur que en la actualidad.



ANEXO 1

Appendix 1. Depth and relative abundances of the most common taxa or groups of coccoliths from ODP Site 1233 (past dataset) covering the last 70 kyr.

Depth (mcd)	Calendar age (ka)	% <i>F.profundus</i>	% <i>C.leptoporus</i>	% <i>H.carteri</i>	% <i>G.oceanica</i>	% <i>G.muelleriae</i>	% <i>Syracosphaera sp</i>	% <i>Umbilicosphaera</i>	% <i>Umbellosphaera</i>	% <i>Calcosolenia</i>	% <i>C.pelagicus</i>	% <i>Rhabdosphaera clavigera</i>	% <i>Oolithotus</i>	% <i>E.huxleyi</i>	% small <i>Geph.</i>
0.0	-0.05	8.75	7.75	3.25	2.00	6.00	0.00	0.25	0.00	0.00	5.25	0.00	0.00	21.50	45.25
2.3	1.48	4.11	8.45	0.97	0.24	5.07	0.24	0.00	0.00	0.00	1.45	0.00	0.00	25.36	54.11
4.3	3.57	3.42	5.62	0.98	3.18	13.69	0.24	0.00	0.00	0.00	2.20	0.00	0.00	18.09	52.57
8.0	6.27	3.61	8.65	0.48	4.09	18.51	0.00	0.24	0.00	0.00	2.16	0.00	0.00	21.63	40.63
10.2	8.42	1.18	6.87	0.24	1.90	10.66	0.00	0.71	0.00	0.00	0.71	0.00	0.24	30.81	46.68
10.9	8.99	0.95	8.29	2.13	5.92	15.17	0.00	0.24	0.00	0.00	1.18	0.00	0.00	26.07	40.05
11.7	9.40	1.21	10.17	3.39	11.62	17.68	0.24	1.69	0.00	0.00	0.24	0.00	0.00	15.50	38.26
12.4	9.78	1.15	5.52	1.38	12.18	20.46	0.00	0.92	0.00	0.00	0.23	0.00	0.00	13.56	44.60
12.9	10.03	0.95	6.21	1.91	7.88	16.71	0.48	0.95	0.00	0.00	0.24	0.00	0.24	25.54	38.90
13.2	10.16	0.73	11.65	5.58	15.05	12.38	0.00	0.49	0.00	0.00	0.97	0.00	0.00	7.52	45.63
13.6	10.39	0.49	10.32	4.67	6.63	14.25	0.98	0.49	0.00	0.00	0.25	0.00	0.00	28.01	33.91
13.8	10.52	2.65	6.84	3.75	13.25	22.74	0.00	0.88	0.00	0.00	0.22	0.66	0.00	9.71	39.29
14.2	10.71	1.34	5.36	3.13	6.47	17.41	0.22	1.34	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	22.99	41.74
14.4	10.85	1.24	5.45	2.48	9.90	24.50	0.00	0.25	0.00	0.00	0.50	0.00	0.25	13.37	42.08
14.6	10.92	2.91	4.26	2.47	13.23	21.30	0.22	0.45	0.67	0.22	0.00	0.00	0.22	20.40	33.63
15.0	11.20	1.47	5.90	3.93	8.35	13.51	0.74	0.74	0.25	0.00	0.49	0.00	0.00	34.40	30.22
15.3	11.34	0.48	9.42	5.07	11.59	18.84	0.00	2.17	0.00	0.00	0.24	0.00	0.00	12.80	39.37
15.5	11.47	1.70	6.07	2.18	7.04	25.24	0.49	0.97	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	26.94	29.37
15.9	11.68	1.44	15.07	7.42	18.90	16.27	0.00	1.44	0.00	0.00	0.72	0.00	0.00	11.24	27.51
16.0	11.75	3.43	9.84	2.97	10.53	20.37	0.00	1.14	0.23	0.00	0.00	0.00	0.00	17.16	34.32
16.2	11.89	2.62	8.10	3.10	4.29	17.38	0.48	0.48	0.24	0.00	0.24	0.00	0.00	36.67	26.43
16.5	12.03	2.35	4.47	2.35	3.53	22.59	0.24	0.47	0.00	0.00	0.00	0.00	0.47	34.82	28.71
16.7	12.16	3.92	11.75	5.07	6.68	17.51	0.00	1.38	0.23	0.00	0.00	0.23	0.46	20.74	32.03
17.0	12.30	2.04	5.66	2.26	2.49	15.38	0.45	0.45	0.45	0.00	0.45	0.00	0.00	38.24	32.13
17.4	12.52	2.14	16.67	7.14	4.52	19.05	0.24	0.48	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	16.90	32.86
17.8	12.68	4.75	9.75	3.50	0.75	13.25	0.25	0.00	0.25	0.00	0.00	0.00	0.00	39.75	27.75
18.2	12.84	1.76	14.73	3.30	3.30	10.77	0.44	0.22	0.44	0.00	0.44	0.00	0.00	23.96	40.66
18.4	12.94	1.83	8.47	1.60	0.92	14.19	0.00	0.00	0.00	0.00	0.69	0.00	0.00	40.27	32.04
18.9	13.16	0.96	10.07	1.20	4.32	7.43	0.00	0.24	0.00	0.00	0.72	0.00	0.00	38.85	36.21
19.1	13.26	0.92	3.70	0.69	3.00	9.70	0.46	0.00	0.00	0.00	0.23	0.00	0.00	42.03	39.26
19.6	13.48	1.48	12.10	2.72	4.94	13.58	0.00	0.99	0.00	0.00	0.25	0.00	0.00	30.86	33.09
19.8	13.58	0.46	7.80	1.83	1.38	8.94	0.23	0.00	0.00	0.00	0.23	0.00	0.00	38.76	40.37
20.1	13.69	0.24	6.95	2.64	2.88	17.75	0.24	0.24	0.00	0.00	1.44	0.24	0.00	28.06	39.33
20.2	13.74	0.91	7.99	7.76	3.88	7.99	0.46	0.00	0.00	0.00	0.91	0.00	0.00	34.70	35.39
20.3	13.88	1.37	11.42	8.90	8.22	11.87	0.00	0.46	0.00	0.00	1.60	0.23	0.00	21.92	34.02
20.6	14.19	1.47	10.51	4.16	2.20	10.02	0.00	0.00	0.00	0.00	0.73	0.00	0.00	39.61	31.30
20.8	14.51	1.60	7.78	2.75	4.35	11.21	0.69	0.00	0.00	0.00	0.46	0.00	0.00	34.78	36.38

Depth (mcd)	Calendar age (ka)	% <i>F.profundus</i>	% <i>C.leptoporus</i>	% <i>H.carteri</i>	% <i>G.oceanica</i>	% <i>G.muellerae</i>	% <i>Syracosphaera</i> sp	% <i>Umbilicosphaera</i>	% <i>Umbellosphaera</i>	% <i>Calcosolenia</i>	% <i>C.pelagicus</i>	% <i>Rhabdosphaera clavigera</i>	% <i>Oolithotus</i>	% <i>E.huxleyi</i>	% small <i>Geph.</i>
21.1	14.82	1.12	13.71	7.87	10.34	13.48	0.00	0.67	0.00	0.00	1.57	0.45	0.00	19.33	31.46
21.5	15.31	1.24	6.20	1.74	4.22	13.65	0.50	0.50	0.00	0.00	0.50	0.00	0.00	41.19	30.27
21.8	15.43	1.39	19.91	6.94	11.11	7.64	0.23	0.46	0.00	0.00	2.08	0.23	0.00	25.69	24.31
22.2	15.57	6.13	1.89	0.00	1.18	12.50	1.89	0.00	0.47	0.00	0.24	0.00	0.24	46.23	29.25
22.6	15.70	3.22	8.91	1.73	2.72	9.90	0.25	0.25	0.00	0.00	0.00	0.50	0.00	27.48	45.05
22.8	15.79	0.23	6.56	2.04	2.26	15.84	1.13	0.00	0.00	0.00	0.45	0.23	0.00	23.76	47.51
23.2	15.94	4.35	7.55	3.66	1.60	10.53	0.46	0.00	0.69	0.00	0.23	0.00	0.23	37.53	33.18
23.3	15.99	3.30	7.08	4.25	0.94	18.87	0.00	0.24	0.00	0.00	0.47	0.24	0.00	25.47	39.15
23.7	16.12	2.16	3.73	2.75	1.57	15.88	1.18	0.00	0.20	0.20	0.00	0.00	0.39	30.00	41.96
24.0	16.42	1.42	4.96	6.15	2.84	15.37	0.00	0.00	0.00	0.00	0.71	0.24	0.47	22.22	45.63
24.4	16.74	5.07	2.96	3.17	1.48	14.16	0.85	0.00	0.00	0.00	0.00	0.42	0.21	23.26	48.41
24.8	17.05	3.49	4.24	4.74	0.75	11.22	0.00	0.00	0.00	0.50	0.00	0.50	0.00	15.96	58.60
25.2	17.38	1.16	2.33	1.40	0.00	14.42	0.00	0.00	0.23	0.00	0.23	0.23	0.23	30.23	49.53
25.4	17.50	1.65	3.76	2.12	0.71	16.71	1.41	0.00	0.00	0.00	0.00	0.24	0.00	25.88	47.53
25.5	17.53	2.46	5.41	5.16	2.46	16.46	0.25	0.00	0.00	0.00	0.00	0.49	0.00	24.08	43.24
25.7	17.61	0.24	3.10	4.06	0.48	18.38	2.39	0.00	0.00	0.00	0.24	0.72	0.00	22.91	47.49
25.9	17.74	0.50	3.25	3.00	1.25	17.75	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.25	0.00	28.25	45.75
26.2	17.85	4.94	8.40	9.38	2.22	9.38	0.00	0.00	0.00	0.00	0.74	0.00	0.00	22.47	42.47
26.5	18.03	1.25	0.21	7.29	0.63	18.54	0.00	0.00	0.00	0.00	0.63	0.42	0.00	26.25	44.79
26.9	18.20	3.04	3.27	11.92	2.10	16.36	0.00	0.00	0.00	0.00	0.23	0.23	0.00	30.84	32.01
27.1	18.32	0.49	2.46	2.71	0.00	18.72	0.00	0.00	0.00	0.00	0.25	0.00	0.00	18.23	57.14
27.5	18.49	0.00	2.13	2.61	0.24	12.56	0.00	0.00	0.00	0.00	2.84	0.00	0.00	18.96	60.66
27.6	18.55	0.00	0.25	2.22	0.25	17.98	0.00	0.00	0.00	0.00	0.99	0.00	0.00	11.08	67.24
27.8	18.66	0.00	0.49	0.97	0.00	22.82	0.00	0.00	0.00	0.00	2.43	0.00	0.00	29.13	44.17
28.2	18.85	0.23	2.75	0.23	0.23	16.28	0.00	0.00	0.00	0.00	1.83	0.00	0.00	36.47	41.97
28.3	18.92	2.84	2.13	0.71	1.18	20.85	0.00	0.00	0.00	0.00	2.37	0.00	0.00	30.33	39.57
28.5	19.05	0.22	2.41	1.10	0.44	21.71	1.10	0.00	0.00	0.00	0.88	0.00	0.00	21.49	50.66
29.0	19.32	0.23	2.76	0.46	0.92	18.66	0.00	0.00	0.00	0.00	0.23	0.00	0.00	26.27	50.46
29.4	19.53	0.24	4.75	0.48	0.71	26.13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.95	0.00	0.00	12.35	54.39
29.9	19.79	0.48	5.05	0.72	1.92	13.22	0.00	0.24	0.00	0.00	1.44	0.00	0.00	37.74	39.18
30.2	19.96	0.22	3.35	1.34	0.89	30.36	0.00	0.00	0.00	0.00	0.22	0.00	0.00	11.16	52.46
30.5	20.07	0.24	3.61	2.41	0.96	24.58	0.24	0.00	0.00	0.00	1.45	0.00	0.00	13.01	53.49
31.2	20.42	0.00	1.91	1.44	1.44	22.25	0.00	0.00	0.00	0.00	0.72	0.00	0.00	21.29	50.96
31.6	20.59	0.00	6.01	2.00	1.11	41.20	0.00	0.00	0.00	0.00	1.78	0.00	0.00	10.24	37.64
31.9	20.77	0.25	1.98	1.23	1.23	23.21	0.00	0.00	0.00	0.00	0.99	0.00	0.00	19.26	51.85
32.3	20.96	0.43	1.28	0.43	1.07	33.26	0.00	0.00	0.00	0.00	0.64	0.00	0.00	14.71	48.19
32.7	21.15	0.49	4.44	1.23	0.99	13.58	0.00	0.25	0.00	0.00	2.72	0.00	0.00	40.25	36.05
33.0	21.33	0.46	2.30	0.46	0.00	32.26	0.23	0.00	0.23	0.00	1.61	0.00	0.00	11.98	50.46
33.4	21.51	0.24	3.13	0.72	0.24	16.35	0.00	0.00	0.00	0.00	0.24	0.00	0.00	28.85	50.24
33.6	21.63	0.24	4.08	0.96	0.24	24.94	0.00	0.00	0.00	0.00	1.44	0.00	0.00	12.95	55.16

Depth (mcd)	Calendar age (ka)	% <i>F.profundus</i>	% <i>C.leptoporus</i>	% <i>H.carteri</i>	% <i>G.oceanica</i>	% <i>G.muelleriae</i>	% <i>Syracosphaera</i> sp	% <i>Umbilicosphaera</i>	% <i>Umbellosphaera</i>	% <i>Calcosolenia</i>	% <i>C.pelagicus</i>	% <i>Rhabdosphaera clavigera</i>	% <i>Oolithotus</i>	% <i>E.huxleyi</i>	% small <i>Geph.</i>
34.0	21.80	1.51	5.03	0.50	2.01	12.56	0.00	0.50	0.00	0.00	2.51	0.00	0.00	45.73	29.65
34.1	21.86	0.49	4.88	0.00	0.98	14.88	0.00	0.00	0.00	0.00	1.95	0.00	0.00	33.17	43.66
34.8	22.19	0.73	4.40	0.00	1.22	30.32	0.00	0.00	0.00	0.00	3.18	0.00	0.00	11.49	48.66
35.2	22.36	0.68	6.58	0.00	1.13	25.40	0.23	0.00	0.00	0.00	1.59	0.00	0.00	17.23	47.17
35.4	22.47	0.00	4.92	0.00	0.67	13.87	0.00	0.00	0.22	0.00	1.79	0.00	0.00	37.36	41.16
35.6	22.53	1.41	7.75	0.47	1.88	12.91	0.00	0.00	0.47	0.00	2.58	0.00	0.00	36.38	36.15
35.9	22.70	0.48	2.91	0.73	0.24	22.76	0.00	0.00	0.00	0.00	2.66	0.00	0.00	32.69	37.53
36.3	22.87	0.97	3.41	0.00	2.43	20.68	0.00	0.00	0.00	0.00	4.14	0.00	0.00	24.57	43.80
36.6	23.05	0.42	2.91	0.00	0.00	22.87	0.00	0.00	0.83	0.00	1.87	0.00	0.00	30.56	40.54
37.2	23.43	0.00	2.48	0.23	0.00	22.07	0.00	0.00	0.00	0.00	4.50	0.00	0.00	25.45	45.27
37.5	23.62	0.97	2.66	0.00	0.72	19.32	0.00	0.00	0.00	0.00	2.66	0.00	0.00	40.34	33.33
37.8	23.78	0.47	4.03	0.00	1.18	19.67	0.00	0.00	0.00	0.00	1.18	0.00	0.00	28.91	44.55
38.3	24.09	1.57	1.79	0.45	0.22	25.11	0.00	0.00	0.00	0.00	2.47	0.00	0.00	20.18	48.21
38.5	24.25	1.00	3.98	0.00	1.74	15.17	0.00	0.25	0.00	0.00	0.50	0.00	0.00	46.27	31.09
38.9	24.48	1.23	3.93	0.00	0.74	21.38	0.00	0.00	0.00	0.00	0.74	0.00	0.00	20.39	51.60
39.2	24.72	0.69	2.55	0.23	2.31	13.19	0.00	0.00	0.00	0.00	0.93	0.00	0.00	38.89	41.20
39.5	24.87	5.56	3.70	1.62	0.69	13.43	0.00	0.00	0.00	0.00	5.09	0.00	0.00	30.56	39.35
39.7	24.95	1.93	0.48	0.72	0.00	13.29	0.24	0.00	0.00	0.00	1.93	0.00	0.00	30.92	50.48
39.8	24.98	3.03	3.03	0.00	1.40	24.24	0.00	0.00	0.00	0.00	0.93	0.23	0.00	22.61	44.52
39.9	25.02	2.42	4.59	0.24	0.24	25.12	0.24	0.00	0.00	0.00	0.24	0.00	0.00	24.64	42.27
40.7	25.21	0.98	1.46	0.00	0.73	16.34	0.00	0.00	0.00	0.00	4.63	0.00	0.00	15.61	60.24
41.3	25.40	0.47	3.32	0.00	2.84	14.45	0.00	0.00	0.00	0.00	4.74	0.00	0.00	39.10	35.07
41.4	25.46	0.73	1.71	0.00	1.71	21.22	0.00	0.00	0.00	0.00	3.66	0.00	0.00	24.15	46.83
45.0	27.30	0.73	1.47	1.47	1.96	25.43	0.00	0.00	0.24	0.00	1.96	0.24	0.00	21.76	44.74
51.2	31.56	1.67	0.96	0.24	2.63	20.81	0.00	0.24	0.00	0.00	0.96	0.00	0.00	12.68	59.81
55.7	34.09	0.00	0.73	0.24	8.47	24.46	0.00	0.00	0.00	0.00	2.18	0.00	0.00	5.08	58.84
58.8	36.76	0.31	4.05	0.93	4.98	25.55	0.00	0.00	0.00	0.00	8.41	0.00	0.00	19.94	35.83
63.7	40.11	3.26	3.26	2.10	3.50	16.08	0.00	0.00	0.00	0.00	1.63	0.00	0.00	15.85	54.31
70.8	42.03	1.42	4.96	3.78	4.02	29.08	0.00	0.24	0.47	0.00	1.18	0.00	0.00	14.66	40.19
80.0	46.49	1.19	1.67	0.00	24.58	16.71	0.00	0.00	0.00	0.00	0.24	0.00	0.00	14.32	41.29
82.4	48.03	0.50	1.00	3.74	45.89	16.46	0.00	0.00	0.75	0.00	0.75	0.00	0.25	11.72	18.95
87.4	51.10	0.48	1.21	0.00	18.36	21.74	0.00	0.00	0.00	0.00	2.42	0.00	0.00	11.84	43.96
93.4	53.54	0.23	2.79	2.09	15.12	31.40	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	12.56	35.81
101.7	56.99	3.13	1.69	1.20	7.71	16.63	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	9.64	60.00
122.9	64.55	0.30	0.30	0.00	43.28	9.25	0.00	0.00	0.00	0.00	1.79	0.00	0.00	3.88	41.19
134.9	69.57	0.25	0.49	0.00	16.79	6.91	0.00	0.00	0.00	0.00	0.49	0.00	0.00	8.89	66.17
135.3	69.73	0.49	0.24	0.00	12.38	4.37	0.00	0.00	0.00	0.00	0.24	0.00	0.24	16.26	65.78



ANEXO 2

Nuevas aportaciones a la biogeografía de cocolitóforos en el Pacífico ecuatorial y suroriental.

New contributions to the biogeography of coccolithophores in the Equatorial and Southeastern Pacific.

M. Saavedra-Pellitero, J.A. Flores y F.J. Sierro

Departamento de Geología, Universidad de Salamanca, Plaza de la Merced s/n 37008, Salamanca, España. mariemsaavedra@usal.es, flores@usal.es, sierro@usal.es

ABSTRACT

For this proposal 114 surface sediment samples from the Equatorial and Southwestern Pacific were analysed, recovered during three cruises: Génesis III-RR9702A, NEMO-Me0005A and PUCK: Valparaíso-Talcahuano. A total of 19 different species (or groups in some cases) were identified using petrographic microscope. Five biogeographic coccolithophore zones have been established taking into account the distribution patterns of the taxa and some physical parameters such as temperature and salinity. These zones are:

-Tropical North, characterized by an assemblage mainly composed of *Gephyrocapsa oceanica*, *Florisphaera profunda*, «small» *Gephyrocapsa* and *Gephyrocapsa muelleriae*.

- Equatorial, basically dominated by placoliths.

-Tropical South, where *F.profundata*, *G.oceanica*, «small» *Gephyrocapsa*, *Calcidiscus leptoporus*, *Emiliana huxleyi* and *G.muelleriae* are dominant. Characteristic taxa are *Umbilicosphaera* sp., *Calcosolenia* sp., *Oolithotus* sp., *Syracosphaera* spp. and *Rhabdosphaera clavigera*.

-Subtropical South, with an assemblage dominated by *Gephyrocapsa* spp., *F.profundata*, *C.leptoporus* and *Helicosphaera carteri*.

-Transitional-Subpolar, where «small» *Gephyrocapsa* is the most abundant taxa, although *E.huxleyi*, *G.muelleriae*, *C.leptoporus*, *G.oceanica*, *F.profundata*, *C.pelagicus* (very abundant in this zone) and *H.carteri* are also well represented.

Key words: Pacific Ocean, biogeography, patterns of distribution, coccolithophores.

Geogaceta, 42 (2007), 91-94

ISSN: 0213683X

Introducción

El clima de la Tierra está fuertemente relacionado con el contenido de CO₂, uno de los gases invernadero más importantes en la atmósfera. Una de las mayores fuentes y sumideros para el CO₂ atmosférico es el océano (Broecker, 1982). Entre los procesos que afectan a la concentración de este gas destacan la «bomba física», que describe el hundimiento del CO₂ debido a la formación de masas de agua profundas, por un lado, y la cantidad de CO₂ liberado debido a surgencias de masas de agua ricas en CO₂, por el otro (Archer *et al.*, 2000) y la «bomba biológica», que describe el carbono fijado por la materia orgánica y exportado al océano profundo. Aproximadamente el 50% de la productividad marina tiene lugar solamente en el 15% del área oceánica global, en zonas de divergencia ecuatorial y subpolar y en corrientes de margen Este (Berger *et al.*, 1989). Entre otras corrientes de margen Este, la de Perú o de Humboldt (Fig.1) destaca con un continuo régimen de *upwelling* que se traduce

en una productividad biológica alta, haciendo de esta corriente uno de los ambientes marinos más productivos y una parte fundamental del ciclo del carbono (Berger *et al.*, 1987; Lamy *et al.*, 2002).

Los cocolitóforos son importantes productores primarios carbonatados que viven en la zona fótica de todos océanos del planeta y responden a variaciones de los parámetros ambientales, tales como disponibilidad de nutrientes, temperatura, salinidad y estabilidad en la columna de agua (Brand, 1994; Winter *et al.*, 1994). Las asociaciones de cocolitos preservados en el suelo oceánico, a pesar de ser afectadas por destrucción o disolución, se pueden relacionar con condiciones actuales en la parte superior de la columna de agua (McIntyre y Bé, 1967; Roth, 1994) y su estudio es un prerrequisito fundamental en estudios paleoecológicos y paleoceanográficos de sedimentos cuaternarios (Boeckel *et al.*, 2006).

Con ese trabajo se pretenden evaluar los patrones de distribución de las distintas asociaciones de cocolitóforos a

partir de los cocolitos encontrados en las muestras de sedimento superficial («core-tops») tomadas en el Pacífico ecuatorial y suroriental, abarcando prácticamente toda la longitud de la corriente de Humboldt.

Materiales y métodos

El área de estudio ocupa una franja entre los 15°N y 50°S y 71°W y 93°W (Fig. 2). Se han estudiado un total de 114 muestras; de las cuales 92 fueron consideradas en los análisis estadísticos y 22 fueron desestimadas. Del total de las muestras, 46 fueron recuperadas con «box-corer», 11 de ellas se obtuvieron a bordo del buque oceanográfico Roger Revelle durante el crucero Génesis III, RR9702A (Febrero-Abril de 1997) y 35 a bordo del buque oceanográfico Melville, durante la expedición NEMO, Me0005A (Mayo-Junio de 2000). Las 68 muestras restantes fueron tomadas con «multicorer» en la expedición alemana PUCK, R/V SONNE Cruise SO-156

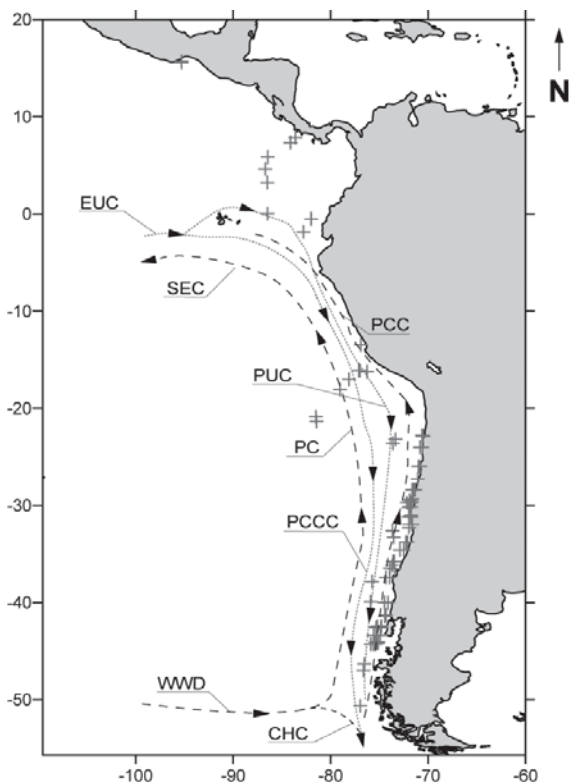


Fig.1.- Surface and subsurface oceanic circulation in the South Pacific Ocean.

Major surface currents (black dashed lines): West Wind Drift (WWD), Cape Horn Current (CHC), Peru Current (PC) Peru Coastal Current (PCC) and South Equatorial Current (SEC).

The subsurface currents (dotted lines) are the Peru-Chile Countercurrent (PCCC), the Peru Undercurrent (PUC), and the Equatorial Undercurrent (EUC).

Modified from M.J. Feldberg and A.C. Mix (2002) and Strub et al. (1998).

Valparaiso-Talcahuano (29 de Marzo-14 de Mayo de 2001).

Las muestras presentan gran variedad de tamaño de grano, aunque siempre inferior a 0.2mm. Predominan los limos y limos arcillosos de colores marrones y beige. Aparecen también limos arenosos y arcillas en menor cantidad. Las arenas son escasas y aparecen asociadas a cierto lavado del material.

Para el análisis de cocolitóforos se realizaron frotis (Backman y Shackleton, 1983), permitiendo la obtención de abundancias relativas de los taxones identificados. Estos análisis se realizaron en microscopios petrográficos (Nikon eclipse 80i y Leica DMR) a 1000X aumentos. Se ha contado un mínimo de 400 cocolitos por muestra en el fin de considerar especies que aparecen con una proporción superior al 0.01, asumiendo un error del 1% (Fatela y Taborda, 2001); sólo en los casos en que la abundancia es baja se ha reducido ese número.

Puntualmente se realizaron observaciones al microscopio electrónico de barrido (Zeiss DSM 940), empleando la técnica

de decantación de Flores y Siervo (1997).

Antecedentes

Los patrones de distribución biogeográfica de cocolitóforos han sido estudiados por pocos autores puntualmente, por lo que existe un gran desconocimiento en este tema. A pesar de ello, las investigaciones de algunos como McIntyre y Bé (1967), cuyo ámbito principal de trabajo fue el Atlántico, Okada y Honjo (1973), que trabajaron en el Pacífico, y las posteriores modificaciones de Winter (1994) permitieron el establecimiento de 5 zonas biogeográficas a nivel general.

Resultados y discusión

El análisis de las asociaciones de cocolitóforos llevado a cabo en esta zona nos permite la identificación de una serie de regiones con características comunes a las previamente definidas según los modelos anteriores, al mismo tiempo que ha

servido para completarla, aportando nuevos datos y haciendo que se tenga una visión más global de la distribución de cocolitóforos en los océanos actuales.

Se han generado una serie de mapas de distribución con los porcentajes de las distintas especies y grupos de cocolitóforos característicos del Pacífico ecuatorial y suroriental con el objeto de relacionar los diversos patrones con factores ambientales como temperatura y salinidad. Se han establecido una serie de zonas biogeográficas, cuyas características se detallan a continuación y quedan resumidas en la figura. 2:

Asociación Tropical (Norte):

Ocupa, aproximadamente, la franja 10°N a 30°N (Okada y Honjo, 1973)

Gephyrocapsa oceanica domina en la asociación y, en menor medida, aparecen *Florisphaera profunda*, «small» *Gephyrocapsa* y *Gephyrocapsa muellerae*.

Como taxones minoritarios, se observan *Calcidiscus leptopus*, *Helicosphaera carteri*, *Emiliania huxleyi* y *Umbilicosphaera* spp.

Aparecen con porcentajes inferiores al 1%: *E.huxleyi* >3µm, *Oolithotus* sp., *Syracosphaera* spp., *Pontosphaera* spp. y *Ceratolithus cristatus* var. *telesmus*.

En la zona Central Norte de Okada y Honjo (1973) también se observaron multitud de especies e, incluso, en determinados puntos, las máximas abundancias son de placolitos por lo que esta zona (establecida en el presente trabajo) tendría características similares a la definida previamente. La única especie que Okada y Honjo consideraron dominante y que en las muestras estudiadas no aparece es *Umbellosphaera* sp., pero su ausencia estaría justificada por un problema de preservación.

De todos modos, no se puede definir una asociación sin cierto margen de error, ya que de esta zona se ha estudiado un número muy bajo de muestras de sedimento superficial, situadas muy próximas a la costa mejicana. La asociación corresponde a la del *upwelling* costero que encontramos en esa posición.

La temperatura de esta zona se sitúa en torno a 28°C y la salinidad oscila entre 33.5‰ y 34.5‰ (Mix et al., 2003).

Asociación Ecuatorial:

Ocupa, aproximadamente, la franja 10°N a 10°S

Constituyen la asociación: *F. profunda*, *G. oceanica*, «small» *Gephyrocapsa*, *E. huxleyi* y *G. muellerae*, predominando las tres primeras claramente sobre el resto.

Aparecen en menor medida: *C. leptoporus*, *Helicosphaera carteri*, *G. caribbeanica*, *E. huxleyi* $>3\mu\text{m}$ y *Umbellosphaera* spp.

Como especies escasas aparecen: *Syracosphaera* spp., *Umbellosphaera* sp. y *Oolithotus* spp.

C. leptoporus no es especie dominante pero sí está presente en la asociación.

Si se compara esta zona biogeográfica con otras propuestas anteriormente se ve que los placolitos siempre predominan en las asociaciones ecuatoriales.

Oolithotus fragilis, que Okada y Honjo (1973) consideran como una de las tres especies más abundantes, apenas aparece en las muestras estudiadas, posiblemente sea debido a que sus cocolitos son realmente frágiles (en comparación con otros, tales como los de *Gephyrocapsa* o *F. profunda*) y su conservación haya sido pobre debido a que la disolución haya jugado un papel importante.

Los rangos de temperaturas y salinidades que caracterizan esta zona varían de 22°C a 28°C, y de 31.5‰ a 35‰ respectivamente (Mix *et al.*, 2003).

Asociación Tropical (Sur):

Ocupa, aproximadamente, la franja 10°S a 20°S

Dominan la asociación: *F. profunda*, *G. oceanica*, «small» *Gephyrocapsa*, *C. leptoporus* (cuyo porcentaje aumenta a medida que la situación de la muestra es más distal), *E. huxleyi* y *G. muelleriae*.

En pequeña proporción se presentan *H. carteri* y *Umbellosphaera* spp.

En menor porcentaje están: *E. huxleyi* $>3\mu\text{m}$, *Syracosphaera* spp., *Rhabdosphaera clavigera*, *Oolithotus* sp., *Umbellosphaera* sp. y *Coccolithus pelagicus*.

Esta asociación es muy similar a la que definieron McIntyre y Bé en 1967. Hay una alta diversidad. Aparecen especies como *F. profunda*, *Syracosphaera* spp., *Rhabdosphaera clavigera*, *Umbellosphaera* sp. y también, como definieron Okada y Honjo (1973), predominan los placolitos. Por tanto, hay bastantes similitudes entre las zonas descritas previamente y la propuesta en este trabajo.

El rango de temperaturas que se da en esta zona varía de 19°C a 22°C y de 35‰ a 35.5‰ en lo referente a salinidad (Mix *et al.*, 2003).

Asociación Subtropical (Sur):

Ocupa, aproximadamente, la franja 20°S a 40°S

Predominan claramente los placolitos de pequeño tamaño, «small»

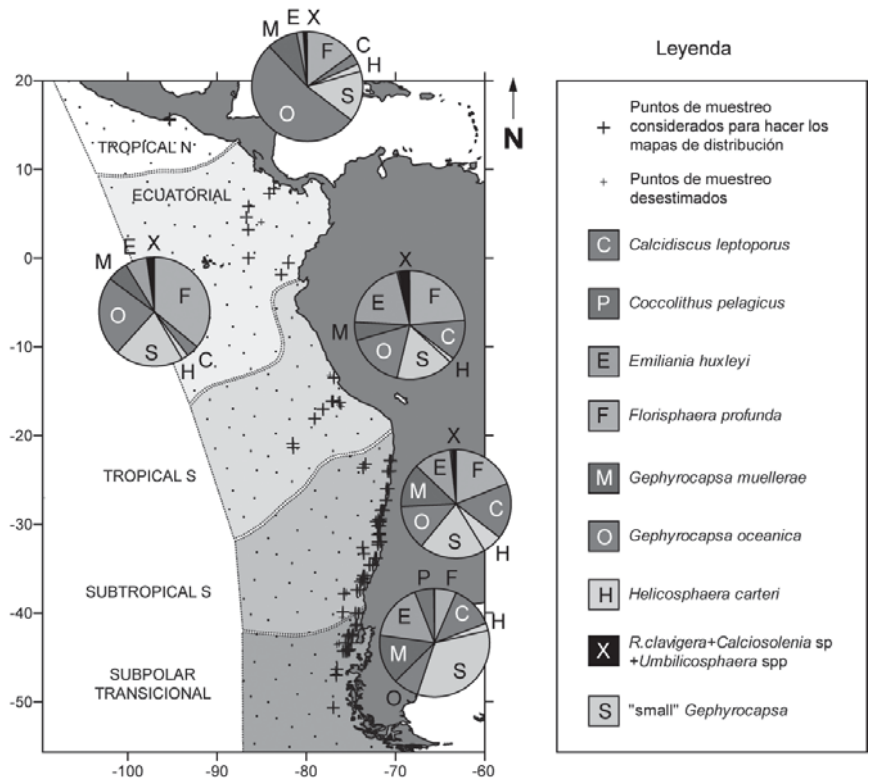


Fig.2.- Mapa resumen del Pacífico ecuatorial y suroriental en el que se muestran cada una de las zonas biogeográficas caracterizadas por el promedio de los porcentajes correspondientes a los taxones más abundantes.

Fig. 2.- Summary map of the Equatorial and Southeastern Pacific showing the every biogeographic zones characterized by the percentages of the host abundant taxa.

Gephyrocapsa y *E. huxleyi* y aparecen con porcentajes significativos *F. profunda*, *G. oceanica*, *G. muelleriae* y *C. leptoporus* (abundantes en la asociación y aumentando hacia el sur).

Los *Gephyrocapsa* *F. profunda* y *C. leptoporus* dominan la asociación.

H. carteri alcanza máximos en esta zona, con lo que se incluye también en el grupo de las especies significativas.

Las especies *E. huxleyi* $>3\mu\text{m}$, *Umbellosphaera* spp. y *Rhabdosphaera clavigera* son poco abundantes. Las más escasas en esta zona son: *Pontosphaera japonica*, *Syracosphaera* spp., *Umbellosphaera* sp., *C. pelagicus*, *Calciosolenia* sp. y *Oolithotus* sp.

Según la descripción de McIntyre y Bé (1967), esta zona se caracteriza por la presencia de placolitos (*E. huxleyi*, *G. muelleriae* e incluso podemos incluir aquí *C. leptoporus*) y, según Okada y Honjo (1973) aparecen estos cocolitos citados junto a *Rhabdosphaera* sp., *F. profunda*, *Umbellosphaera* sp. y *Oolithotus fragilis*, especies todas presentes en los recuentos de este trabajo, aunque habría que añadir *H. carteri* como especie significativa en esta asociación.

La temperatura que se da en esta zona se sitúa entre 14°C y 19°C, y la salinidad varía entre 34‰ y 35‰ (Mix *et al.*, 2003).

Asociación Subpolar Transicional:

Ocupa, aproximadamente, la franja 40°S a 60°S

Domina la asociación: «small» *Gephyrocapsa* acompañada de *E. huxleyi*, *G. muelleriae*, *C. leptoporus* (que aumenta su porcentaje hacia zonas distales), *G. oceanica*, *F. profunda*, *C. pelagicus*, *E. huxleyi* $>3\mu\text{m}$ y *H. carteri*.

Entre las especies escasas, aparece algún cocolito de *Oolithotus* sp., *Umbellosphaera* spp., *Syracosphaera* spp. y *Umbellosphaera* sp., que no son especies endémicas de la zona Transicional-Subpolar, y al presentar una abundancia menor del 1%, se han desestimado. Se interpretan como procedentes de otros lugares a excepción de *Syracosphaera* spp., que es la única que se ha registrado desde 50°N a 50°S, y se interpreta asociada al sistema de *upwelling* costero (al margen de las variaciones de temperatura y salinidad).

De acuerdo con Okada y Honjo (1973) y McIntyre y Bé (1967), predomi-

nan *C. pelagicus* y *E. huxleyi*, a las que habría que añadir el dominio de los gephyrocapsidos (sobre todo de «small» *Gephyrocapsa* y *G. muelleriae*) y la presencia de *C. leptopus*.

Probablemente las diferencias con autores anteriores radique en que esta zona Transicional (Subártica para ellos) estaba ubicada en una zona más meridional. En este trabajo se la denominado Transicional porque no es una «franja biogeográfica» neta, sino que presenta cambios graduales respecto a las situadas a menor latitud sur; el límite puramente Subártica se encontrará a partir a una mayor latitud, ~ 45°S.

El rango de temperaturas que se da en esta zona varía de 9°C a 14°C, y de 33.5% a 34% en lo referente a salinidad (Mix *et al.*, 2003).

Conclusiones:

- ▶ Se han evaluado los patrones de distribución de las distintas especies de coccolitóforos y sus porcentajes relativos en esta zona del Pacífico.
- ▶ Se proponen 5 zonas biogeográficas (Ecuatorial, Tropical N y S, Subtropical y Transicional) en las que se han caracterizado las asociaciones de coccolitóforos actuales, teniendo en cuenta patrones de carácter similar en otras regiones.
- ▶ Se han relacionado estas asociaciones

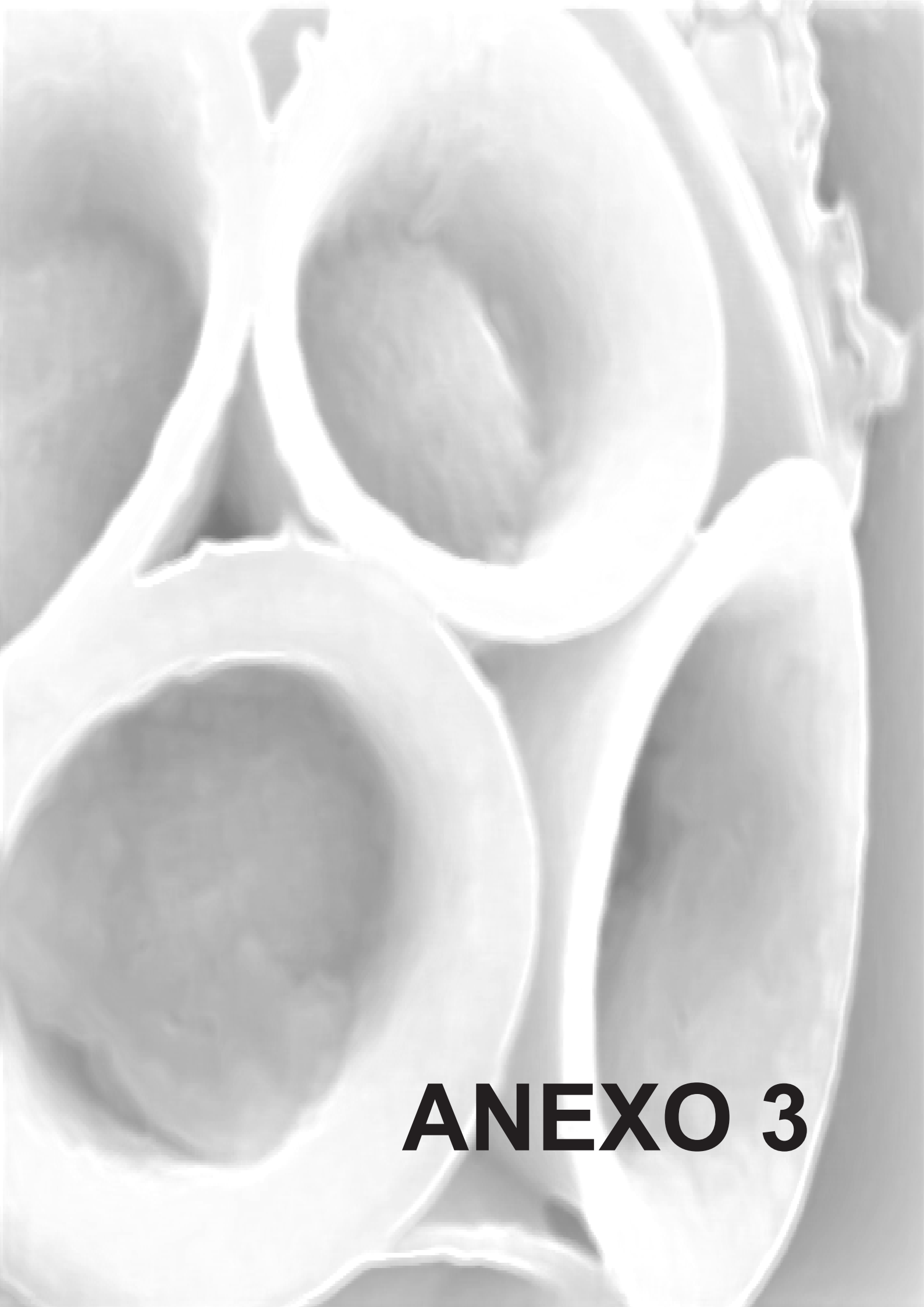
de coccolitóforos con parámetros físicos como temperatura y salinidad.

Agradecimientos:

Este trabajo ha sido financiado por la beca de Formación de Personal Universitario AP-2004-2374 concedida a M. Saavedra Pellitero. Agradecimientos a Dr. Karl-Heinz Baumann, Dr. Óscar Romero, Dr. Alan Mix y Dra. Fátima Abrantes por haber suministrado las muestras.

Referencias:

- Archer, D.E. y Johnson, K. (2000). *Global Biogeochemical Cycles*, 14, 269-279.
- Backman, J. y Shackleton, N.J. (1983). *Marine Micropaleontology*, 8, 141-170.
- Berger, W.H., Fischer, K., Lai, C. y Wu, G. (1987). En: *Ocean productivity and organic carbon flux*. University of California, San Diego, 1-67.
- Berger, W.H. Smetacek, V.S. y Wefer, G. (1989). En: *Productivity of the oceans: present and past*. (W.H. Berger V.S. Smetacek y G. Wefer, Eds.). 1-34.
- Boeckel, B., Baumann, K.H., Henrich R. y Kinkel, H. (2006). *Deep-Sea Research, Part I*, 53, 1073-1099.
- Brand, L.E. (1994). En: *Coccolithophores* (A. Winter y G. Siesser, Eds.). Cambridge University Press, 39-49.
- Broecker, W.S: y Peng, T.H. (1982). En: *Tracers in the Sea. Lamont Doerthy Geol. Obs. Publications*, 689 pp.
- Fatela, F. y Taborada, R. (2001). *Marine Micropaleontology*, 45, 169-174.
- Feldberg, J.M. y Mix, A.C. (2002). *Marine Micropaleontology*, 4, 1-29.
- Flores, J.A. y Sierro, F.J. (1997). *Micropaleontology*, 43, 321-324.
- Lamy, F., Rühlemann C., Hebbeln D. y Wefer, G. (2002). *Paleoceanography*, 17 (2), 1028, doi: 10.1029/2001PA000727.
- McIntyre, A. y Bé, A.W.H. (1967). *Deep-Sea Research*, 14, 561-597.
- Mix, A.C., Tiedemann, R., Blum, P. and shipboard scientific party (2003). En: *Leg 202 Summary. Proceedings of the Ocean Drilling Program, Initial Reports*, 202, College Station TX, 145p.
- Okada, H. y Honjo, S. (1973). *Deep-Sea Research*, 20, 355-374.
- Roth, P.H. (1994). En: *Coccolithophores* (A. Winter y G. Siesser, Eds.). Cambridge University Press, 199-218.
- Strub, T.P., Mesias, J.M., Montecino, V., Rutlland, J. y Salinas, S. (1998). En: *The sea* (A.R. Robinson y K.H. Brink, Eds.). 173-383.
- Winter, A., Jordan, R.W. y Roth, P.H. (1994). En: *Coccolithophores* (A. Winter y G. Siesser, Eds.). Cambridge University Press, 161-178.



ANEXO 3

Comparación de asociaciones de cocolitóforos en distintos transectos latitudinales, en los océanos Atlántico y Pacífico

Comparison of coccolithophore assemblages in different latitudinal transects, in Atlantic and Pacific oceans

M. Saavedra-Pellitero, J.A. Flores y F.J. Sierra

Departamento de Geología, Universidad de Salamanca, Plaza de la Merced s/n 37008, Salamanca, España. mariensaavedra@usal.es

Resumen: El principal objetivo de este estudio es evaluar las variaciones en la distribución de las especies o grupos de cocolitos en sedimentos superficiales en cuatro transectos N-S en los océanos Atlántico y Pacífico (ecuatorial y sur) que se localizan en un área entre 21,28°N y 50,65°S y, 14°E y 83,61°W. Las treinta y siete muestras estudiadas cubren este área que abarca un amplio espectro de regímenes oceánicos, lo que permite la comparación entre distintos nichos ecológicos y la composición de especies de cocolitóforos asociada (Boeckel *et al.*, 2006). Con los datos obtenidos se pretende mejorar el conocimiento de la ecología y distribución espacial de los cocolitóforos para poder emplearlos en el futuro como indicador biológico en el registro fósil.

Palabras clave: cocolitóforo, biogeografía, paleoceanografía, Pacífico, Atlántico.

Abstract: *The main goal of this study is to assess the variations in the distributional patterns of coccolithophore species or groups found in core-tops along four transects N-S in the Pacific and Atlantic oceans (Equatorial and South) placed in an area that ranges from 21.28°N to 50.65°S and from 14°E to 83.61°W. Thirty seven samples analysed are located in this area and cover a broad spectra of oceanic regimes that allows a comparison between the ecological niches and the associated species composition (Boeckel et al., 2006). This data will improve the understanding of coccolithophores ecology and their distribution to use some species as biotic proxies in the fossil record, in the future.*

Key words: *coccolithophore, biogeography, paleoceanography, Pacific, Atlantic.*

INTRODUCCIÓN

El sistema pelágico marino es el de mayor extensión en nuestro planeta, pero son pocos los grupos taxonómicos y especies responsables de la mayoría de la productividad primaria (Rost y Riebesell, 2004); entre ellos, se incluyen las algas planctónicas microscópicas, más en particular, los cocolitóforos.

Estos microorganismos de tamaño generalmente inferior a las 30 μm son marinos, autótrofos y poseen la capacidad de segregar una cocosfera compuesta por placas calcáreas denominadas cocolitos. Los cocolitos son susceptibles de preservarse en el fondo oceánico y consiguientemente relacionarse con las condiciones oceanográficas existentes en la parte superior de la columna de agua en la que se desarrollaron (McIntyre y Bé, 1967). Viven en la zona fótica y presentan una distribución prácticamente global (McIntyre y Bé, 1967), respondiendo a variaciones de los parámetros ambientales, como disponibilidad de nutrientes, temperatura, salinidad y estabilidad en la columna de agua (Winter *et al.*, 1994). Son uno de los mayores componentes de los sedimentos marinos profundos e importantes constituyentes de la flora marina.

El establecimiento de una biogeografía de cocolitóforos es clave para el estudio del clima y la oceanografía del pasado puesto que constituye la referencia básica necesaria para interpretaciones futuras.

MARCO OCEANOGRÁFICO

La oceanografía de las zonas estudiadas está resumida en la Fig 1. El Pacífico suroriental está dominado por el sistema de corrientes de Perú-Humboldt, descrito en profundidad en Strub *et al.*, (1998). La principal característica de la circulación oceánica del Atlántico sur es la existencia del Giro Subtropical, definido a grandes rasgos por la corriente Circumpolar Antártica (WWD) en el sur, la corriente de Benguela (BC) en el noroeste y la corriente Sur de Brasil (SBC) en el Oeste. La hidrografía del Atlántico sur está detallada en el trabajo de Boeckel *et al.*, 2006.

MATERIAL ESTUDIADO

En este trabajo se pretende establecer una comparación entre la distribución de las distintas especies o grupos de cocolitóforos teniendo en cuenta las limitaciones impuestas por variaciones latitudinales y parámetros físicos tales como temperatura superficial (SST), salinidad (SSS) o contenido en nutrientes. Para

ello, se han trazado cuatro transectos N-S que cubren zonas totalmente distintas de los océanos Atlántico y Pacífico.

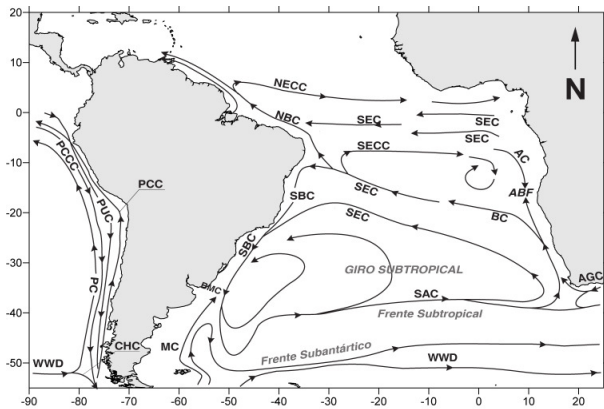


FIGURA 1. Circulación oceánica superficial. Modificado de Mix et al (2003) y Boeckel et al., (2006). En el Pacífico: CHC=corriente del Cabo de Hornos, PC=corriente de Perú, PCC=corriente Costera de Perú, PCCC=contracorriente de Perú-Chile, PUC=corriente de Gunther, WWD=West Wind Drift o corriente Circumpolar Antártica. En el Atlántico: ABF=Frente de Angola-Benguela, AGC=corriente de Agulhas, BC=Corriente de Benguela, NBC=corriente Norte de Brasil, NECC=contracorriente Nor Ecuatorial, MC=corriente de Malvinas, SAC=corriente Sur Atlántica, SBC=corriente Sur de Brasil, SEC=corriente Sur Ecuatorial, SECC=contracorriente Sur.

- El primer transecto desde 7,86°N a 50,65°S (Fig. 2), atraviesa una zona de baja salinidad superficial en la cuenca de Panamá (donde se alcanzan mínimos entre 31‰ y 31.5‰, Mix et al., 2003) y varias celdas activas del sistema de “upwelling” Perú-Chile. En este corte se han escogido 11 muestras, correspondientes a aguas superficiales tanto cálidas como frías. Diez de estas muestras formaron parte de un estudio previo (Saavedra-Pellitero et al., 2007).

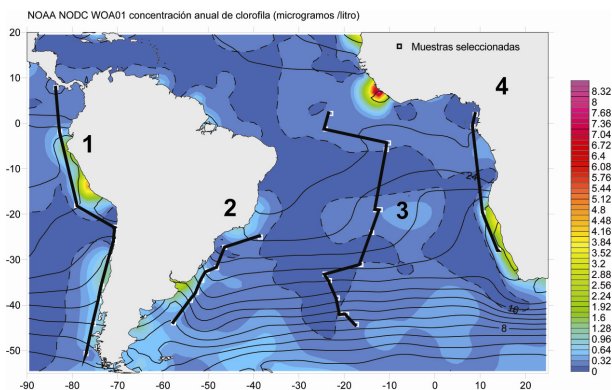


FIGURA 2. Muestras, transectos estudiados y concentración anual de clorofila (en microgramos/litro). Datos tomados de Conkright y Boyer (2002).

- Para el segundo transecto, de dirección NE-SW, se han seleccionado 8 muestras de sedimento superficial situadas entre 25,03°S y 43,91°S (Fig. 2). Se trata de una zona donde la productividad primaria es de baja a moderada (50-100gC/m²/año, Sverdrup et al., 2003), aunque la concentración de clorofila aumenta considerablemente en puntos como la desembocadura

del río de la Plata, debido al aporte de nutrientes (2,5 µg/l (Conkright y Boyer, 2002) puede considerarse una región mesotrófica (Fig. 3).

- El tercer transecto está compuesto por 15 muestras alineadas, con una dirección aproximada N-S, siguiendo la dorsal mesoatlántica desde 21,28°N hasta 44,21°S (Fig. 2). Estas muestras se sitúan bajo el giro subtropical atlántico y la asociación de cocolitóforos estudiada en estas muestras de sedimento superficial corresponde a aguas oligotróficas, donde la productividad primaria y la concentración de clorofila son muy bajas (50gC/m²/año en la mayor parte del corte, Sverdrup et al., 2003 y de 0 a 0.3 µg/l, (Conkright y Boyer, 2002, Figs. 2 y 3).

- El cuarto transecto es paralelo a la costa africana, de 1,96°N a 30,17°S (Fig. 2). A pesar de estar caracterizado únicamente por 4 muestras, atraviesa ambientes muy diversos: desde aguas mesotróficas más cálidas en la parte más septentrional, hasta el activo sistema de “upwelling” de Benguela, un importante centro de producción primaria (donde se alcanzan valores de 500 gC/m²/año de media, Sverdrup et al., 2003; Fig. 3).

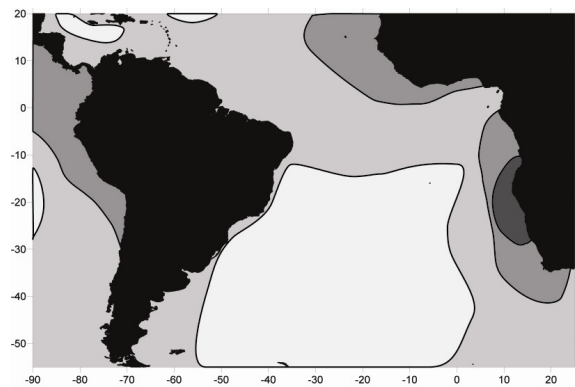


FIGURA 3. Distribución de la productividad primaria, modificado de Sverdrup et al. (2003).

METODOLOGÍA

Se han estudiado 37 muestras de sedimento superficial correspondientes a masas de agua con un amplio rango de SST (medias anuales que varían entre 8 y 28°C (Conkright y Boyer, 2002), zonas de mayor o menor salinidad, sectores de alta productividad primaria en los “upwellings” costeros frente a Suramérica y África, zonas puramente oligotróficas en el Atlántico y ambientes intermedios, es decir zonas mesotróficas. Por tanto, se ha obtenido un cuadro amplio de las variaciones biogeográficas de los cocolitóforos desde los 21,28°N hasta los 50,65°S y desde los 14°E hasta los 83,61°W.

Para el análisis de cocolitóforos se realizaron láminas delgadas (“smear slides”), siguiendo la técnica de preparación de muestras de Flores y Sierro (1997) y frotis en el caso de las muestras pacíficas. Estos análisis

se realizaron con nícoles cruzados en microscopios petrográficos (Leica DMRXE y Leica DMRP) a 1000X y 1250X aumentos. En todos los casos se contó un mínimo de 400 cocolitos por muestra y se realizaron observaciones puntuales con un microscopio electrónico de barrido Zeiss DMS 940A SEM.

Se obtuvieron las abundancias relativas para cada una de las especies o grupos de cocolitos y se representaron en gráficas de porcentaje de los distintos grupos taxonómicos frente a latitud.

RESULTADOS E INTERPRETACIÓN

Se han observado tendencias similares en la distribución de las distintas especies de cocolitóforos encontradas en muestras correspondientes a los 4 transectos. Los resultados obtenidos se han sintetizado en gráficas preliminares (Saavedra *et al.*, en preparación).

Perú-Chile, aparecen especies como *Calciosolenia* sp, *Umbellosphaera* spp. y *Rhabdosphaera clavigera*.

Segundo transecto (Costa Americana oriental, Fig. 5): Los mayores porcentajes son alcanzados por *E. huxleyi* (y generalizando, por los placolitos<3µm) junto con *F. profunda*. Se aprecia que cuando *F. profunda* aumenta, debido a una posición alta de la nutriclina, los valores de los placolitos<3µm disminuyen. Los patrones de variación similares difieren del anterior transecto: *G. muelleriae*, *Gephyrocapsa*>3µm, y *G. oceanica*; *C. leptoporus*, *E. huxleyi* y placolitos<3µm; *Umblicosphaera* spp. y *Syracosphaera* spp. Los cocolitos más frágiles aparecen en bajos porcentajes: *R. clavígera*, *Oolithotus* spp., *Calciosolenia* sp, *Umbellosphaera* spp. presentan un progresivo descenso hacia el sur. *C. pelagicus* se registra raramente, y los pocos ejemplares que han sido observados denotan la influencia de la corriente fría de Malvinas (MC).

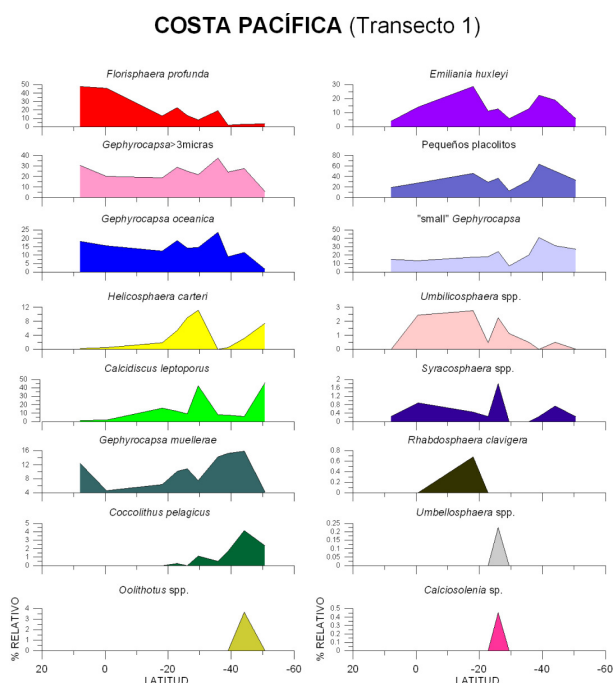


FIGURA 4. Variación de las principales especies o grupos de cocolitóforos encontrados en el transecto 1. Se representan los porcentajes relativos de cada grupo frente a latitud.

Primer transecto (Costa Pacífica, Fig. 4): Se pueden definir patrones de variación similares para especies o grupos taxonómicos, tales como, *Emiliana huxleyi*, *"small" Gephyrocapsa* (<3µm) y la suma de los placolitos<3µm (*E. huxleyi*+*"small" Gephyrocapsa*); *Helicosphaera carteri* y *Calcidiscus leptoporus*, con máximos a 30°S; *Gephyrocapsa muelleriae* y *Coccolithus pelagicus*, que aumentan hacia el sur; *Gephyrocapsa oceánica* y *Florisphaera profunda*, que disminuyen hacia el sur; *Syracosphaera* spp. y *Umblicosphaera* spp., con sus máximos porcentajes en latitudes subecuatoriales. *Oolithotus* spp. aparece sólo puntualmente. Consideramos que existen problemas con la preservación de esta especie. En porcentajes muy bajos y de poca surgencia en el sistema de "upwelling"

COSTA AMERICANA ORIENTAL (Transecto 2)

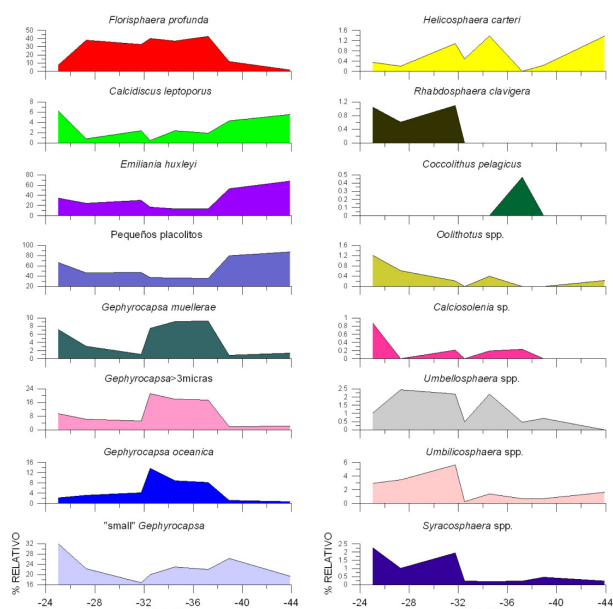


FIGURA 5. Variación de las principales especies o grupos de cocolitóforos encontrados en el transecto 2. Se representan los porcentajes relativos de cada grupo frente a latitud.

Tercer transecto (Atlántico central, Fig. 6): Se ponen de manifiesto oscilaciones en los porcentajes de las especies consideradas. Atendiendo a patrones generales, se observan comportamientos distintos a los vistos previamente. El porcentaje medio de *E. huxleyi* se reduce y se incrementa notablemente el de otras especies como *Umblicosphaera* spp., *Umbellosphaera* spp., *Syracosphaera* spp. o *R. clavigera*, y en menor proporción, *F. profunda*, *H. carteri* y *Oolithotus* spp.

Cuarto transecto (Costa Africana occidental, Fig. 7): Las muestras estudiadas pertenecen a ámbitos distintos, por lo que los cambios generan variaciones muy marcadas. Prácticamente todos los porcentajes relativos de las especies de cocolitóforos aumentan hacia el sur, excepto *F. profunda* que presenta una

tendencia totalmente opuesta; la disminución en el porcentaje de esta especie se corresponde con un aumento en la concentración de clorofila. *Oolithotus* spp. y *Umbellosphaera* spp. aparecen muy puntualmente.

ATLÁNTICO CENTRAL (Transecto 3)

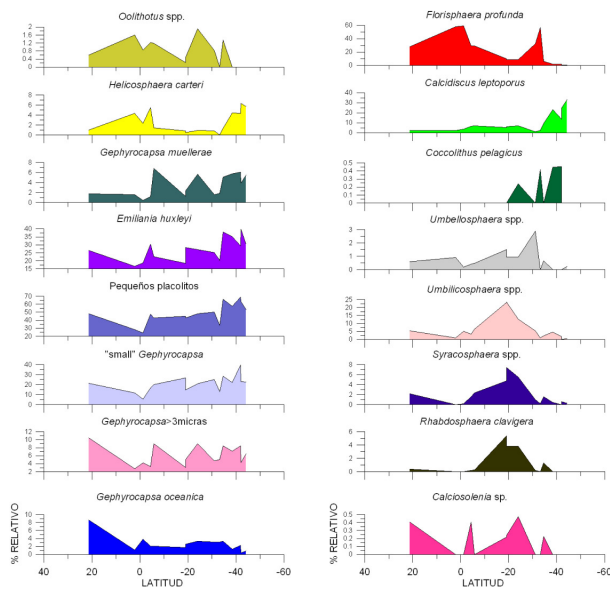


FIGURA 6. Variación de las principales especies o grupos de coccolitóforos encontrados en el transecto 3. Se representan los porcentajes relativos de cada grupo frente a latitud.

COSTA AFRICANA OCCIDENTAL (Transecto 4)

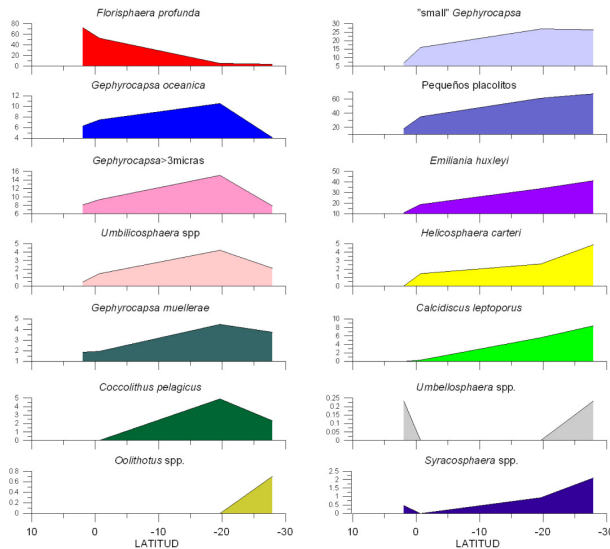


FIGURA 7. Variación de las principales especies o grupos de coccolitóforos encontrados en el transecto 4. Se representan los porcentajes relativos de cada grupo frente a latitud.

CONCLUSIONES

Mediante el análisis de coccolitóforos se han caracterizado la totalidad de ambientes existentes en el Pacífico SE y Atlántico (ecuatorial y sur), no sólo situados en distinta posición geográfica, sino puntos correspondientes a masas de agua definidas por parámetros físicos como SST, SSS, posición de la

nutriclina, contenido en clorofila o productividad primaria.

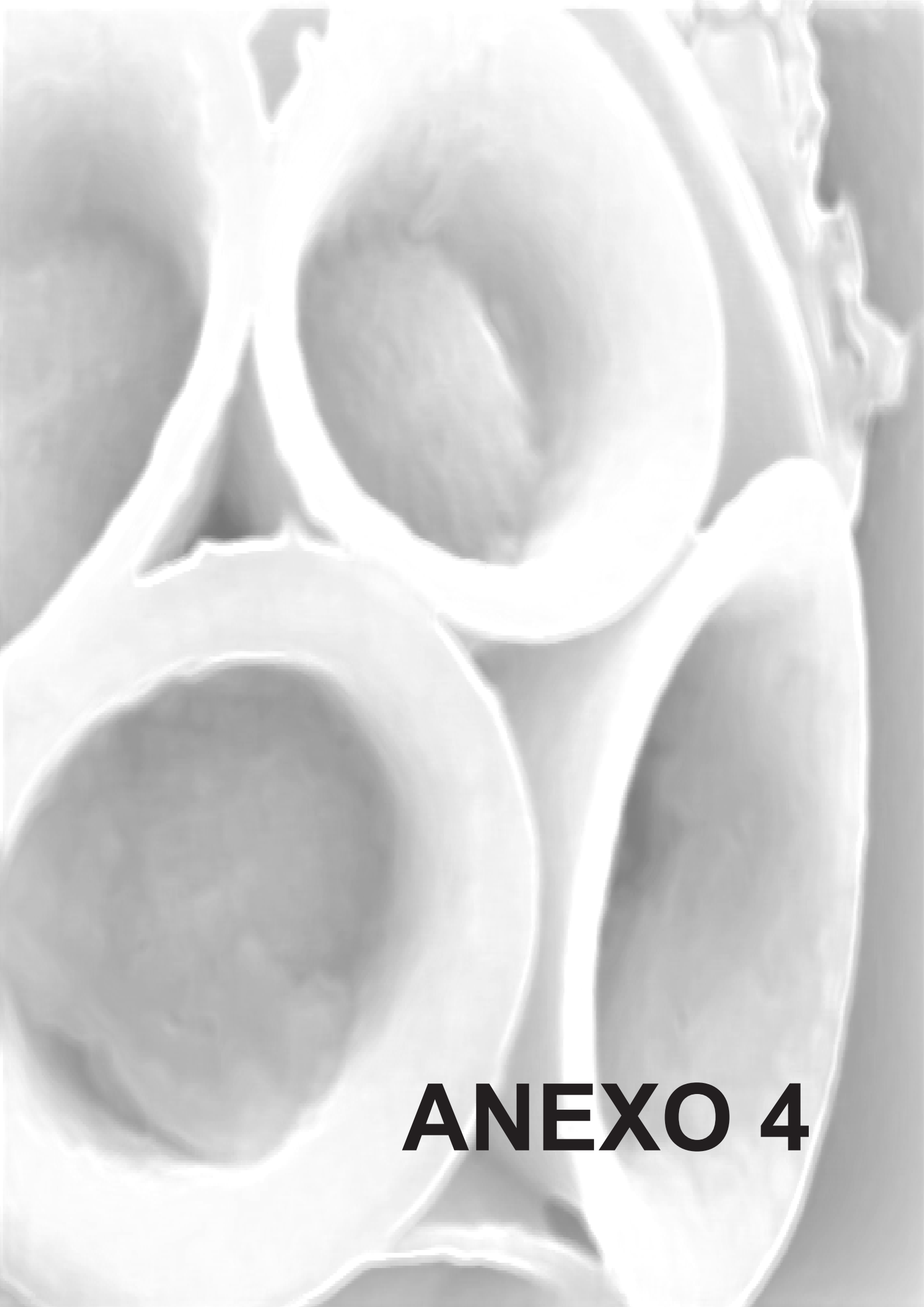
La disolución de carbonatos por debajo de la lisoclina es un impedimento para el análisis de muestras de sedimento superficial y su comparación con las masas de aguas superficiales, ya que la asociación fósil de coccolitóforos no es una imagen exacta de la antigua comunidad viva. Aún así, las preferencias ecológicas de especies de coccolitóforos observadas en este trabajo pueden servir en un futuro para la reconstrucción paleoceanográfica, reconocimiento de paleoambientes o caracterización de los mismos en el registro fósil.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación ha sido posible gracias a la beca F.P.U. del Ministerio de Educación y Ciencia con referencia: AP-2004-2374. Los autores desean mostrar su agradecimiento a K-H. Baumann, B. Boeckel y O. Romero de la Universidad de Bremen (Alemania) por el material científico suministrado.

REFERENCIAS

- Boeckel, B., Baumann, K.H., Henrich R. y Kinkel, H. (2006): *Deep-Sea Research*, Part I, 53: 1073-1099.
- Conkright M.E., y Boyer, T. P. (2002): *World Ocean Atlas 2001*. CD-ROM Data Set Documentation. NODC, Silver Spring, MD, 17p.
- Flores, J.A. y Sierro, F.J. (1997): Revised technique for calculation of calcareous nannofossil accumulation rates. *Micropaleontology*, 43: 321-324.
- McIntyre, A. y Bé, A.W.H. (1967): Modern Coccolithophoridae of the Atlantic Ocean, I. Placoliths and Cyrtoliths. *Deep-Sea Research*, 14: 561-597.
- Mix, A.C., Tiedemann, R., Blum, P. y Shipboard Sc. party (2003): En: *Leg 202 Summary. Proceedings of the Ocean Drilling Program, Initial Reports*, 202, College Station TX, 145p.
- Rost, B. y Riebesell, U. (2004): Coccolithophores and the biological pump: responses to environmental changes. En: *Coccolithophores – From Molecular Processes to Global Impact* (H.R. Thierstein y J.R. Young eds.). Springer-Verlag. Alemania: 76-99.
- Saavedra-Pellitero, M., Flores, J.A. y Sierro, F.J. (2007): Nuevas aportaciones a la biogeografía de coccolitóforos en el Pacífico ecuatorial y suroriental. *Geogaceta*, 42: 91-94.
- Sverdrup, K.A., Duxbury, A.C. y Duxbury, A.B. (2003): Production and Life. En: *World's Oceans*. Mc Graw-Hill. International Edition: 372-391.
- Winter, A., Jordan, R.W. y Roth, P.H. (1994): Biogeography of living coccolithophores in ocean waters. En: *Coccolithophores* (A. Winter y G. Siesser, eds.). Cambridge University Press, Cambridge: 161-178.
- Strub, T.P., Mesias, J.M., Montecino, V., Rutlland, J. y Salinas, S., (1998): Coastal oceanic circulation off western South America. En: *The sea*, Vol. 11.(A.R. Robinson y K.H. Brink, eds.). J. Wiley & Sons. New York: 173-383.



ANEXO 4

Anexo 4. Abreviaturas

AAIW: “Antarctic Intermediate Water” (Agua Intermedia Antártica)
ABF: “Angola-Benguela Front” (Frente de Angola-Benguela)
AC: “Angola Current” (Corriente de Angola)
ACC/WWD: “Antarctic” Circumpolar Current” (Corriente Circumpolar Antártica)
AGC: “Aguilhas Current” (corriente de Agulhas)
ANN: “Artificial Neural Networks” (Redes Neuronales Artificiales)
AMS: “Accelerated Mass Spectrometer” (Espectrómetro de Masas por Aceleración)
APC: “Advanced Piston Core”

BEC: “Benguela Current” (Corriente de Benguela)
BC: “Brazil Current” (Corriente de Brasil)
BMC: “Brazil-Malvinas Front” (Frente de Brasil-Malvinas)
BP: “Before Present” (edad en años de calendario)

ca.: *circa* (aproximadamente)
CCD: “Carbonate Compensation Depth” (nivel de compensación de carbonatos)
CEX: “*Calcidiscus leptoporus - Emiliana huxleyi Dissolution Index*”
CFW: “Chilean Fjord Water” (Agua Chilena procedente de los Fiordos)
CHC: “Cape Horn Current” (Corriente del Cabo de Hornos)
CL: “Carbonate Lysocline” (lisoclina)
CPDW: “Antarctic Circumpolar Deep Water” (Agua Circumpolar Antártica Profunda)

DAO: “Data Assimilation Office”
DMS: “Dimethyl sulphide” (sulfuro de dimetilo)
DMSP “Dimethylsulfoniopropionate” (Dimetilsulfoniopropionato)

EBC: “Eastern Boundary Current” (Corriente de Margen Este)
e.g.: *exempli gratia* (por ejemplo)
ENSO: “El Niño-Southern Oscillation”
et al.: *et alter* (y colaboradores)
EUC: “Equatorial Undercurrent” (Contracorriente Ecuatorial)
eWOCE: electronic World Ocean Circulation Experiment

GC: “Guinea Current” (Corriente de Guinea)
GC: “Cold Gephyrocapsa” (Gephyrocapsa Fría)
GE: “Equatorial Gephyrocapsa” (Gephyrocapsa Ecuatorial)
GGO: Grupo de Geociencias Oceánicas, de la Universidad de Salamanca
GL: “Large Gephyrocapsa” (Gephyrocapsa Grande)
GM: “Minute Gephyrocapsa” (Gephyrocapsa Pequeña)
GO: “Oligotrophic Gephyrocapsa” (Gephyrocapsa Oligotrófica)
GRA: “Gamma Ray Attenuation”
GT: “Transitional Gephyrocapsa” (Gephyrocapsa Transicional)

H: “High Pressure” (Altas Presiones)
HCO: “Holocene Climatic Optimum” (Óptimo Climático Holoceno: 8–12 ka BP)

i.e.: *id est* (es decir)
ITCZ: “Intertropical Convergente Zone” (Zona de Convergencia Intertropical)

Ka: *Kiloannum* (Mil años)

L: “Low Pressure” (Bajas Presiones)
LGM: “Last Glacial Maximum” (Último Máximo Glacial: 19–23 ka BP)
LM: “Light Microscope” (Microscopio Petrográfico)

MAT: “Modern Analog Technique” (Técnica de Análogos Modernos)
Mbsf: “Meters below surface” (Metros por debajo del nivel del mar)
MC: “Malvinas Current” (Corriente de Malvinas)

Mcd: "meters composite depth" (Metros de la sección compuesta)

MUC: "multicorer"

NASA: "National Aeronautic and Space Administration"

NBC: "North Brazil Current" (Corriente Norte de Brasil)

NCAR: "National Center for Atmospheric Research"

NCEP: "National Centres for Environmental Prediction"

NECC: "North Equatorial Countercurrent" (Contracorriente Norecuatorial)

NGCD: "National Geophysical Data Center"

NOAA: "National Oceanic and Atmospheric Administration"

NPIW: "North Pacific Intermediate Water" (Agua Intermedia Norpacífica)

ODP: "Ocean Drilling Program"

PC: "Peru Current" (Corriente de Perú-Chile)

PCC: "Peru Coastal Current" (Corriente Costera de Perú)

PCCC: "Peru-Chile Countercurrent" (Contracorriente de Perú-Chile)

pCO₂: Presión parcial de CO₂

PCW: "Pacific Central Water" (Agua Central Pacífica)

PIC: "Particulate Inorganic Carbon" (Carbono Inorgánico Particulado)

POC: "Particulate Organic Carbon" (Carbono Orgánico Particulado)

PSU/psu: "Practical Salinity Units"

PUC: "Peru Undercurrent" (Contracorriente de Perú)

RAM: "Revised Analog Method"

SAC: "South Atlantic Current" (Corriente Suratlántica)

SACZ: "South Atlantic Convergence Zone" (Zona de Convergencia Suratlántica)

SEC: "South Equatorial Current" (Corriente Surecuatorial)

SECC: "South Equatorial Countercurrent" (Contracorriente Sur Ecuatorial)

SEM: "Scanning Electron Microscope" (Microscopio Electrónico de Barrido)

SH: "Southern Hemisphere" (Hemisferio Sur)

s.l.: *sensu lato* (en sentido amplio)

SLP: "Sea Level Pressure" (Presión atmosférica a nivel del mar)

SO: "Southern Oscillation" (Oscilación del Sur)

SOI: "Southern Oscillation Index" (Índice de la Oscilación Sur)

SSS: "Sea Surface Salinity" (Salinidad superficial)

SST: "Sea Surface Temperature" (Temperatura Superficial)

Sv: Sverdrup

T: "Temperature" (Temperatura)

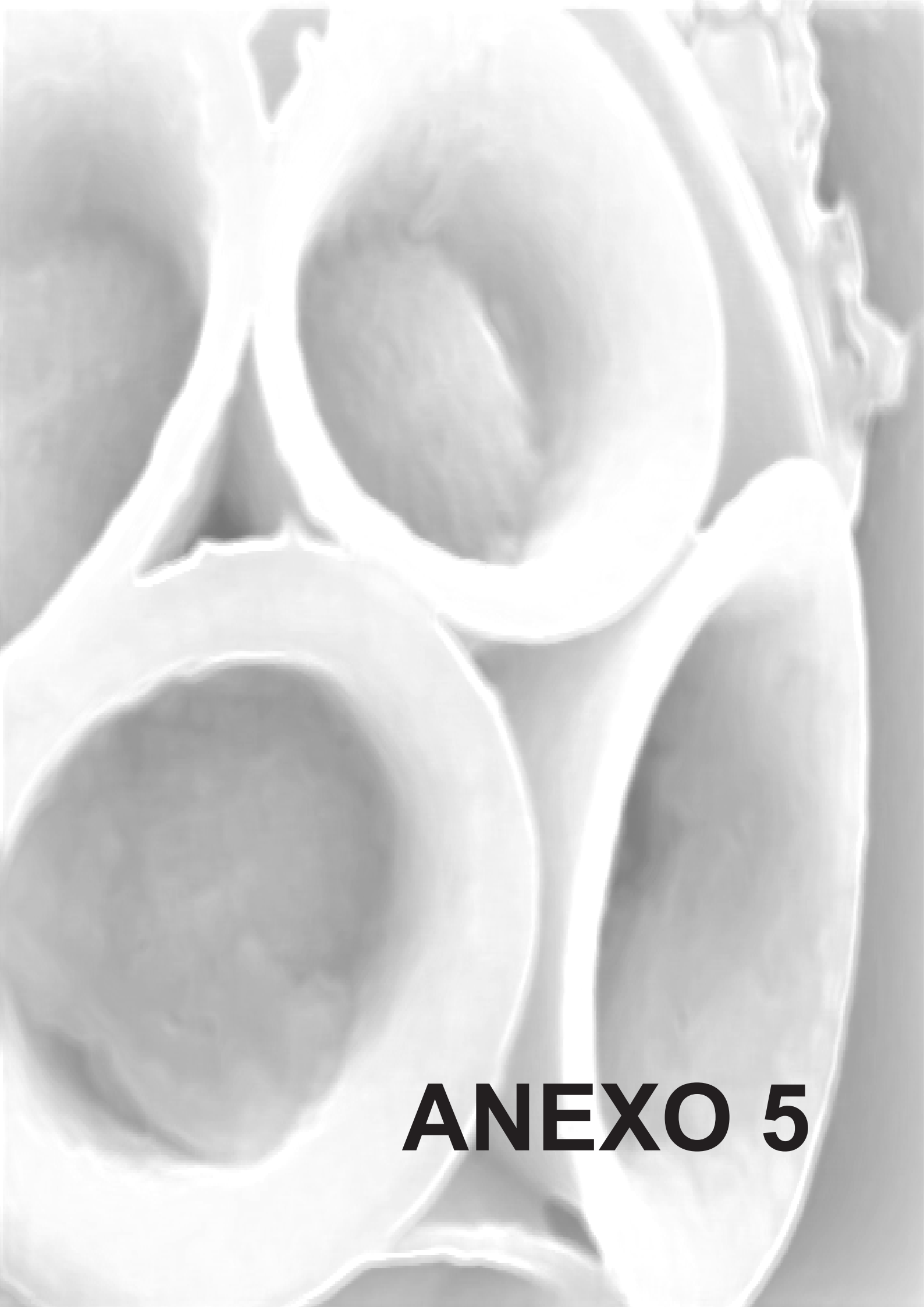
TOC: "Total Organic Carbon" (Contenido Total en Carbono Orgánico)

TOGA: "Tropical Ocean-Global Atmosphere"

WWD: "West Wind Drift" (Corriente Circumpolar Antártica, ACC)

WOA: "World Ocean Atlas"

ZFI/M/S: Zona Fótica Inferior, Media y Superior.



ANEXO 5

Anexo 5. Índice de figuras

	Página
Figura 1. 1. Sistema climático terrestre e interacciones internas de sus componentes.	3
Figura 1. 2. Papel de los coccolitóforos en el ciclo del Carbono. Modificado de Boeckel (2003).	5
Figura 1. 3. Efectos del aumento de CO ₂ en la superficie del océano y su posible impacto sobre el fitoplancton.	6
Figura 1. 4. Esquema de una célula coccolitoforal. En la parte superior se muestra una sección de uno de los flagelos y dos del haptonema.	7
Figura 1. 5. Estructura y morfología de (1) heterococolitos, (2) holococolitos (foto cedida por José Gravalosa) y (3) nanolitos. modificado de Young et al (2003).	8
Figura 1. 6. (1) Morfología y orientación de un heterococolito (en sección y en vista distal) y (2) términos empleados para describir las estructuras de los tres tipos de heterococolitos: murolitos, placolitos y planolitos.	9
Figura 1. 7. (1) Términos para la identificación de elementos y componentes estructurales de los heterococolitos; se han indicado las principales diferencias entre elemento, unidad cristalina y segmento. (2) Segmentos de <i>Coccolithus</i> y <i>Emiliana</i> , en los que se han señalado sus principales elementos y unidades cristalinas.	10
Figura 1. 8. Simplificación del ciclo de vida de los coccolitóforos. Las fotos de las cocsferas han sido tomadas de http://nannotax.org/ . Modificado de Colmenero (2004)	12
Figura 1. 9. Perfil en profundidad de la temperatura (°C) medido en el agua a distintas latitudes. La termoclina permanente (100-1000 m) separa las aguas profundas y frías de las aguas superficiales, afectadas por cambios de temperatura que ocurren en la superficie terrestre. Las termoclinas estacionales someras (0-100 m) varían dependiendo del calor procedente del sol que es recibido por las masas de agua superficiales y separan las aguas superficiales de las aguas superficiales mezcladas (capa de mezcla, donde viven la mayor parte de los coccolitóforos).	15
Figura 1. 10. Distribución biogeográfica de coccolitóforos actuales (McIntyre y Bé, 1967; Okada y Honjo, 1973; Winter <i>et al.</i> , 1994; Saavedra-Pellitero <i>et al.</i> , 2007). Modificado a partir de Flores y Sierro (2007).	16
Figura 1. 11. (1) Fórmula estructural del dimetilsulfoniopropionato (DMSP) en 2-D y (2) fórmula estructural del sulfuro de dimetilo (DMS) en 3-D y 2-D.	16
Figura 1. 12. Esquema tridimensional en el que se ha añadido un eje más (longitud del día) al original de Margalef, que consta únicamente de dos ejes: nutrientes y turbulencia (Margalef, 1978). También se han añadido los “blooms” de <i>Emiliana huxleyi</i> . La respuesta ecológica de <i>E. huxleyi</i> se ha separado en este diagrama del resto de los coccolitóforos puesto que su ecología fisiológica no es la misma que la de todas las especies coccolitoforales (Young, 1994). Modificado a partir de Balch (2004).	17

- Figura 1. 13.** Perfil en profundidad para los primeros 200 m de la columna de agua en el Atlántico ecuatorial. Se muestran medias de medidas de temperatura (°C), ión nitrato ($\mu\text{moles/l}$), ión fosfato ($\mu\text{moles/l}$) y contenido en clorofila ($\mu\text{g/l}$) procedentes del "World Ocean Atlas" 1994 (<http://ingrid.ldgo.columbia.edu/SOURCES/.LEVITUS94>) y WOA 1998 (<http://ingrid.ldgo.columbia.edu/SOURCES/.NOAA/.NODC/.WOA98>). Modificado de Boeckel *et al.* (2006). 18
- Figura 1. 14.** Esquema en el que se ha representado la distribución de los diferentes taxones de cocolitóforos en la columna de agua a diferentes latitudes, de un modo general. En cada uno de los esquemas se han diferenciado tres ambientes representativos, separados por líneas discontinuas verticales. La zona fótica ha sido dividida en inferior, media y superior (ZFI, ZFM y ZFS). Tomado de Colmenero-Hidalgo (2004). 20
- Figura 1. 15.** Modelo de sedimentación de cocolitóforos. Modificado a partir de Pilskałn and Honjo (1987) y Steinmetz (1994). 22
- Figura 1. 16.** Esquema de clasificación empleado en este trabajo. 24
- Figura 1. 17.** *Coccolithus pelagicus ssp. braarudii*. La barra representa 3 μm . 25
- Figura 1. 18.** *Calcidiscus leptoporus ssp. leptoporus* (intermedio). La barra representa 2 μm . 27
- Figura 1. 19.** *Oolithotus fragilis*. La barra representa 1 μm . 28
- Figura 1. 20.** *Oolithotus antillarum*. La barra representa 1 μm . 28
- Figura 1. 21.** *Umbilicosphaera sibogae*. La barra representa 2 μm . 30
- Figura 1. 22.** Cocosfera de *Umbilicosphaera foliosa* y placolito de la misma especie. La barra representa 5 μm en la fotografía de la izquierda (cocosfera) y 2 μm en la de la derecha (cocolito). 30
- Figura 1. 23.** Cocosfera de *Umbilicosphaera hulburtiana*. La barra representa 1 μm . 31
- Figura 1. 24.** *Emiliania huxleyi*. La barra representa 1 μm . Foto cedida por José Gravalosa. 32
- Figura 1. 25.** Izquierda: medidas tomadas en un placolito a partir de fotografías hechas empleando microscopía electrónica. Se han tenido en cuenta: el ángulo que forma el puente con eje mayor del cocolito ($^{\circ}$) y el diámetro máximo o longitud del placolito (μm). Derecha: las seis asociaciones morfológicas de *Gephyrocapsa* definidas para sedimentos holocenos (Bollmann, 1997). Tomado de Bollmann *et al.* (2002). 34
- Figura 1. 26.** *Gephyrocapsa muelleriae*. La barra representa 1 μm . 34
- Figura 1. 27.** *Gephyrocapsa oceanica*. La barra representa 1 μm . 36
- Figura 1. 28.** "Small" *Gephyrocapsa*. La barra representa 2 μm . 37
- Figura 1. 29.** Principales elementos de un helicolito en (1) vista proximal, (2) sección y (3) vista distal. 38
- Figura 1. 30.** *Helicosphaera pavementum*. La barra representa 1 μm . 39
- Figura 1. 31.** *Helicosphaera carteri*. La barra representa 1 μm . 39
- Figura 1. 32.** *Pontosphaera japonica*. La barra representa 1 μm . 41

- Figura 1. 33.** *Pontosphaera multipora*. La barra representa 2 μm . 42
- Figura 1. 34.** *Syracosphaera pulchra*. La barra representa 2 μm . 43
- Figura 1. 35.** *Calciosolenia murrayi*. La barra representa 1 μm . 44
- Figura 1. 36.** *Rhabdosphaera clavigera*. La barra representa 1 μm . 45
- Figura 1. 37.** *Braarudosphaera bigelowii*. La barra representa 3 μm . 46
- Figura 1. 38.** *Umbellosphaera irregularis*. La barra representa 1 μm . 47
- Figura 1. 39.** *Umbellosphaera tenuis* tipo IV. La barra representa 1 μm . 48
- Figura 1. 40.** *Florisphaera profunda*. La barra representa 2 μm . 49
- Figura 2. 1.** Imagen tomada de la página Web de la NASA, donde se muestra la circulación atmosférica global, explicada con el modelo de seis celdas (imagen procedente de <http://earthobservatory.nasa.gov/Newsroom/NasaNews/2002/200201317366.html>) 63
- Figura 2. 2.** Posición de la Zona de Convergencia Intertropical (ITCZ) en julio y en enero. Modificado de http://es.wikipedia.org/wiki/Zona_de_convergencia_intertropical. 64
- Figura 2. 3.** Vientos durante el invierno y verano australes. Los datos proceden del re-análisis a 1000 mb realizado por la NOAA - NCEP (Nacional Oceanic and Atmospheric Administration - National Centres for Environmental Prediction). Se trata de valores medios correspondientes al verano austral (Diciembre-Febrero) y del invierno austral (Junio-Agosto). Las regiones donde se dan precipitaciones más altas se han indicado con un ligero sombreado. Las flechas corresponden a vectores que indican la posición y fuerza relativa de los vientos. H = altas presiones, ITCZ = Zona de Convergencia Intertropical. Modificado de (Strub *et al.*, 1998) 65
- Figura 2. 4.** Valores medios de la velocidad del viento medidos durante varios veranos australes (las flechas corresponden a vectores que indican la posición y fuerza relativa de los vientos). Los datos proceden del re-análisis a 850 mb realizado por la NASA/DAO (National Aeronautic and Space Administration/Data Assimilation Office). H indica la localización del área de intensa convección en verano, habitualmente denominada como "Bolivian High" y la línea discontinua, la localización de la Zona de Convergencia Suratlántica (SACZ, "South Atlantic Convergence Zone"). Modificado de (Lenters y Cook, 1999). 66
- Figura 2. 5.** Precipitación media anual en Chile (norte y centro). Modificado de Van Hussen (1967) y Veit (1996). 67
- Figura 2. 6.** Mapa del Pacífico suroriental en el que se muestra la circulación oceánica superficial y subsuperficial de la zona (1) y (2) la media anual de las temperaturas de masas de agua superficiales (SST) según el "Ocean Laboratory Climate", 1999. Modificado a partir de Feldberg y Mix (2002) y según Strub *et al.* (1998). Las principales corrientes superficiales están indicadas con líneas discontinuas: WWD: West Wind Drift o corriente circumpolar Antártica; CHC: Cape Horn Current o corriente del Cabo de Hornos; PC: Peru Current o corriente de Perú-Chile; PCC: Peru Coastal Current o corriente Costera de Perú; SEC: South Equatorial Current o corriente Surecuatorial. Las corrientes subsuperficiales están indicadas en líneas punteadas: PCCC: Peru-Chile Countercurrent o contracorriente de Perú-Chile (50-150 m de profundidad); PUC: Peru Undercurrent o contracorriente de Perú (100-400 m de profundidad), también llamada contracorriente de Gunther; EUC: Equatorial Undercurrent o contracorriente Ecuatorial (200-250 m de profundidad). 70

- Figura 2. 7.** Salinidad superficial (SSS) medida durante el crucero Marchile I (30° a 42°S) de febrero a Marzo 1960 (Brandhorst, 1971). CFW = Chilean Fjord Water. Modificado de Lamy *et al.*, (2002) 71
- Figura 2. 8.** (Ver página siguiente) Perfil en profundidad (de 0 a 5 km) en el que se muestran las masas de agua intermedias y profundas de 15°N a 70 °S caracterizadas por la temperatura (°C), salinidad (psu), nitrato (μmol/kg), oxígeno (μmol/kg), fosfato (μmol/kg) y silicato (μmol/kg). AAIW= Agua Intermedia Antártica, NPIW= Agua Intermedia Norpacífica, PCW= Agua Central Pacífica y CPDW= Agua Circumpolar Antártica Profunda. Estos perfiles proceden de eWOCE (electronic World Ocean Circulation Experiment) P19, y han sido tomados de <http://www.ewoce.org/> (Schlitzer, 2000). 72/73
- Figura 2. 9.** Registro histórico de los fenómenos inusuales de El Niño a lo largo de la costa Suramericana. Modificado de Ruddiman (2001). 74
- Figura 2. 10.** Esquemas de las diferentes condiciones de temperatura superficial, profundidad de la termoclina y circulación atmosférica en el Pacífico tropical durante (1) condiciones normales, (2) eventos El Niño y (3) eventos La Niña. Modificado de http://www.cpc.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensocycle/enso_cycle.shtml. 77
- Figura 2. 11.** (1) Temperatura media (°C) de las masas de agua superficiales (Enero-Marzo), (2) anomalías térmicas (°C) y (3) anomalías barométricas (mbar) durante un evento de El Niño (1998) y durante un evento de La Niña (1989). Modificado de http://www.cpc.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensocycle/enso_cycle.shtml. 78
- Figura 2. 12.** Índices de medida del ENSO para la década de los '70. '80 y '90. (1) Índice El Niño 3.4 (anomalía en la SST media del área comprendida entre 5°S-5°N y 170°W-120°W, localizada en el Pacífico ecuatorial oriental) y (2) Índice SOI. Entre ambos índices se aprecia una relación inversa, aunque no perfecta. Gráfica modificada de: http://www.cpc.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensocycle/enso_cycle.shtml. 79
- Figura 2. 13.** Valores medios de la velocidad del viento medidos durante varios veranos australes (las flechas corresponden a vectores que indican la posición y fuerza relativa de los vientos). Los datos proceden del re-análisis a 1000 hPa realizado por el NCEP (National Center for Environmental Prediction)/NCAR (National Center for Atmospheric Research) para el ReanalysisProject”(Kalnay *et al.*, 1996), que fue realizado con medias mensuales durante 13 años (1982-1994). H indica altas presiones y L bajas. 81
- Figura 2. 14.** Dinámica de las aguas superficiales y subsuperficiales en el Atlántico ecuatorial y sur. AGC: corriente de Agulhas; AC: corriente de Angola; ABF: frente de Angola-Benguela; ACC/WWD: corriente Circumpolar Antártica; BEC: corriente de Benguela; BC: corriente de Brasil; BMC: frente de Brasil-Malvinas; GC: corriente de Guinea; MC: corriente de Malvinas Current; NBC corriente Norte de Brasil; NECC: contracorriente Norecuatorial; SAC: corriente Suratlántica; SEC: corriente Surecuatorial; SECC: contracorriente Surecuatorial. Modificado de (Boeckel *et al.*, 2006). 82
- Figura 3. 1.** Buque oceanográficos (1) Roger Revelle (http://explorations.ucsd.edu/images/wallpapers/revelle_800.jpg), (2) Melville (<http://cce.lternet.edu/docs/activities/cruise0810/ship.jpg>) y (3) Sonne (http://en.wikipedia.org/wiki/File:Research_Ship_Sonne_In_Auckland_I.jpg) 91
- Figura 3. 2.** (1) Box-corer (http://en.wikipedia.org/wiki/Box_corer) y (2) multicorer (http://www.kc-denmark.dk/public_html/sediment.htm). 92

- Figura 3. 3.** Mapa del Pacífico ecuatorial y suroriental. En este mapa los puntos de muestreo vienen indicados con cruces. En los pequeños mapas de la derecha podemos ver la localización de los "core-tops" desglosada: los que se obtuvieron en el crucero Génesis III (RR9702A) indicados con triángulos, los que se obtuvieron a bordo del buque oceanográfico Melville (Me0005A) con rombos y los del cruce R/V SONNE Cruise SO-156 Valparaiso-Talcahuano (GeoB) con estrellas. 93
- Figura 3. 4.** Muestras estudiadas en el Atlántico ecuatorial y sur empleando microscopía electrónica (SEM) y óptica (LM). 94
- Figura 3. 5.** Localización de las estaciones ODP 1233, Byrd y Dome C-EPICA. En línea punteada se han indicado los frentes Subantártico y Polar. Modificado de (Kaiser *et al.*, 2005). 95
- Figura 3. 6.** Perfiles sísmicos en los que se ha indicado la situación del testigo ODP 1233 (Hebbeln *et al.*, 1995). (1) Perfil Norte-Sur y (2) Este-Oeste. Modificado de (Mix *et al.*, 2003). 95
- Figura 3. 7.** Fotografías digitales de dos testigos (1H y 5H) de la estación ODP 1233 del pozo C, que han sido estudiados. Los sedimentos más jóvenes corresponden a la figura de la izquierda, mientras que los de la derecha pertenecen al último periodo glacial. Tomado de <http://www-odp.tamu.edu/> 96
- Figura 3. 8.** Recuperación de los distintos testigos de los pozos de la estación ODP 1233, litología, edad y datos físicos y químicos (GRA=gamma ray attenuation.) 97
- Figura 3. 9.** Medidas de temperatura (°C), O₂ disuelto (ml/l), ión silicato (µmoles/l), salinidad (psu), ión fosfato (µmoles/l) e ión nitrato (µmoles/l) tomadas in situ a distintas profundidades y posteriormente procesadas e incluidas en el "World Ocean Atlas 2005" (Antonov *et al.*, 2006; Garcia *et al.*, 2006; Locarnini *et al.*, 2006). En este caso se ha empleado una media anual para 74.5°W 41.5°S. Estos datos corresponden al bloque 1°x1° más cercano a las coordenadas del testigo ODP 1233 (41° 0.005'S, 74° 26.992'W). 99
- Figura 3. 10.** Modelo de edad del testigo ODP 1233. Los primeros la edad de los primeros 10 mcd se han indicado con cuadrados, de ~10 a ~70 mcd se han indicado con cruces y de 70 a 135.7 mcd con triángulos. Los datos proceden de diversas fuentes (Lamy *et al.*, 2001; Lamy *et al.*, 2004; Kaiser *et al.*, 2005; Lund *et al.*, 2005; Lamy *et al.*, 2007). La línea gris indica las edades interpoladas a partir de los datos conocidos para las muestras seleccionadas en este trabajo. 100
- Figure 4. 1.** Location of the studied surface sediments (dots) and surface and subsurface currents modified from Boeckel *et al.* (2006) and Feldberg and Mix (2002). In the Pacific: Cape Horn Current (CHC), Peru Current (PC), Peru Coastal Current (PCC), Peru-Chile Countercurrent (PCCC), Peru Undercurrent (PUC) and West Wind Drift (WWD). In the Atlantic: Agulhas Current (AGC), Angola Current (AC), Angola-Benguela Front (ABF), Antarctic Circumpolar Current (ACC), Benguela Current (BEC), Brazil Current (BC), Brazil Malvinas Confluence (BMC), Malvinas Current (MC), North Brazil Current (NBC), North Equatorial Counter Current (NECC), South Atlantic Current (SAC), South Equatorial Current (SEC) and South Equatorial Counter Current (SECC). 109

- Figure 4. 2.** Percentage of the main species or groups of them (i.e., *Gephyrocapsa*>3 μm and “small” placoliths) obtained by two methodologies (LM represents a decantation technique plus a light microscope observation, and SEM a filtration technique plus a Scanning Electron Microscope) for 20 stations (1= GeoB-7103, 2= GeoB-7118, 3= GeoB7132, 4= GeoB7158, 5= GeoB7192, 6= GeoB7209, 7=GeoB-1407, 8= GeoB-1514, 9= GeoB- 2104, 10= GeoB-2213, 11= GeoB-2715, 12= GeoB-3809, 13= GeoB-3827, 14= GeoB-3911, 15= GeoB-4904, 16= GeoB-5137, 17= GeoB-6109, 18= GeoB-6407, 19= GeoB-6413, 20= GeoB-6424). 114
- Figure 4. 3.** Coccoliths per gram of sediment calculated for the main species or groups of them (i.e., *Gephyrocapsa*>3 μm and “small” placoliths) obtained by two methodologies (LM represents a decantation technique plus a light microscope observation, and SEM a filtration technique plus a Scanning Electron Microscope) for 20 stations (1= GeoB-7103, 2= GeoB-7118, 3= GeoB7132, 4= GeoB7158, 5= GeoB7192, 6= GeoB7209, 7=GeoB-1407, 8= GeoB-1514, 9= GeoB- 2104, 10= GeoB-2213, 11= GeoB-2715, 12= GeoB-3809, 13= GeoB-3827, 14= GeoB-3911, 15= GeoB-4904, 16= GeoB-5137, 17= GeoB-6109, 18= GeoB-6407, 19= GeoB-6413, 20= GeoB-6424). 115
- Figure 4. 4.** Number of coccoliths per gram of sediment (Y axes) obtained using different methodologies for stations located in the Pacific and Atlantic oceans (X axis). 116
- Figure 4. 5.** Distributional maps of relative abundance of: *Umbilicosphaera* spp. obtained by LM (4.5.1) and SEM (4.5.2); *Helicosphaera carteri* obtained by LM (4.5.3) and SEM (4.5.4); *Rhabdosphaera clavigera* obtained by LM (4.5.5) and SEM (4.5.6); *Calcidiscus leptoporus* obtained by LM (4.5.7) and SEM (4.5.8). 118
- Figure 4. 6.** Distributional map of relative abundance of: *Florisphaera profunda* obtained by LM (4.6.1) and SEM (4.6.2); *Syracosphaera* spp. obtained by LM (4.6.3) and SEM (4.6.4); *Gephyrocapsa muellerae* obtained by LM (4.6.5) and SEM (4.6.6); *Emiliana huxleyi* obtained by LM (4.6.7) and SEM (4.6.8). 120
- Figure 4. 7.** Distributional map of relative abundance of: *Gephyrocapsa oceanica* obtained by LM (4.7.1) and SEM (4.7.2); *Coccolithus pelagicus* obtained by LM (4.7.3) and SEM (4.7.4). 121
- Figure 4. 8.** Distributional map of relative abundance of: *Oolithotus* spp. obtained by LM (4.8.1) and SEM (4.8.2); *Umbellosphaera* spp. obtained by LM (4.8.3) and SEM (4.8.4); *Calciosolenia* spp. obtained by LM (4.8.5) and SEM (4.8.6); “small” *Gephyrocapsa* obtained by LM (4.8.7) and SEM (4.8.8). 123
- Figure 4. 9.** (1) Number of coccoliths per gram of sediment from SEM dataset (X axis) versus the number of coccoliths per gram of sediment from LM dataset (Y axis) log-transformed. A linear regression fit equation is displayed. (2) Number of coccoliths per gram of sediment from LM dataset (X axis) versus the estimation of coccoliths per gram of sediment (Y axis) log-transformed. (3) Coccoliths per gram of sediment from LM dataset (X axis) versus estimated values of coccoliths per gram of sediment (Y axis). 125

- Figure 5. 1.** Region of study and location of the 134 surface sediment samples (marked with a cross) analyzed. Major surface and subsurface oceanic circulation patterns in the South Pacific Ocean are indicated. Major surface currents (black dashed lines): West Wind Drift (WWD), Cape Horn Current (CHC), Peru Current (PC) Peru Coastal Current (PCC) and South Equatorial Current (SEC). The subsurface currents (dotted lines) are the Peru-Chile Countercurrent (PCCC), the Peru Undercurrent (PUC), and the Equatorial Undercurrent (EUC). Modified from Feldberg and Mix (2002), and Strub et al. (1998). 143
- Figure 5. 2.** Physical, chemical and biological variables in the study area; (a) mean annual Sea Surface Salinity (SSS in PSU), (b) Sea Surface Temperature (SST in °C), (c) silicate (micromole/l), (d) phosphate (micromole /l), (e) nitrate (micromole/l) and (f) chlorophyll concentration (micrograms/l) expressed as an average from 0 m to 75 m water depth. Data from the World Ocean Atlas 2005 (Antonov et al., 2006; Garcia et al., 2006; Locarnini et al. 2006) and from the World Ocean Atlas, 2001 (Conkright and Boyer, 2002; Levitus, 1982). 144
- Figure 5. 3.** Preservation contour maps generated with Golden Software Surfer 8® using kriging method. 5.3.1. Distribution map based on a numerical ranking based on Flores and Marino (2002): 4 = "VG" (very good/excellent), 3 = "G" (good), 2 = "M" (moderate), 1 = "P" (poor), 0 = "?" (absence of coccoliths). Core-top samples excluded from the statistical analysis, and samples barren in coccoliths are included in the contour map. Diamonds indicate the location of cores where recent sedimentation rates are known (see also Table V). 5.3.2. Distribution map of the CEX' index calculated for each surface-sediment sample considered in this study (excluding dissolution-bearing core-top samples). Main dissolution areas defined in light microscope are indicated with rectangles. 150
- Figure 5. 4. 1.** Distribution map showing the number of coccoliths per field of view in light microscopy in Equatorial and Southeastern Pacific Ocean. 5.4.2. N-S transect in the study area with the variations in the number of coccoliths per field of view. 5.4.3. Coccoliths per field of view from 18°S to 50.6°S. Note the logarithmic scale. 154
- Figure 5. 5.** (Next page). Distribution maps of relative abundance of abundant taxa (0-60%): (1) *Gephyrocapsa* sp. <3µm, (2) *Emiliana huxleyi*, (3) *Florisphaera profunda*, (4) *Gephyrocapsa oceanica*, (5) *Calcidiscus leptoporus* and (6) *Gephyrocapsa muelleriae* in the Equatorial and Southeastern Pacific Ocean. On the right of each map a N-S transect with the percentage variations of each taxon and a photograph in LM are shown. 154/155
- Figure 5. 6.** Distribution map of relative abundance of rare taxa (0-25%; average<10%): (1) *Helicosphaera carteri*, (2) *Coccolithus pelagicus*, (3) *Umbilicosphaera* spp. and (4) *Oolithotus* sp. in the Equatorial and Southeastern Pacific Ocean. On the right of each map a N-S transect with the percentage variations of each taxon and a photograph in LM are shown. 156
- Figure 5. 7.** Distribution map of relative abundance of rare taxa (0-25%; average<10%): (1) *Rhabdosphaera clavigera*, (2) *Syracosphaera* spp., (3) *Calciosolenia* sp. and (4) *Umbellosphaera* spp. On the right of each map a N-S transect with the percentage variations of each taxon and a photograph in LM are shown. 157
- Figure 5. 8.** Dominant factors in the study area indicated as follows: crosses (factor 1), triangles (factor 2) and dots (factor 3). 159

- Figure 5. 9.** Percentages of major species that define the three most important factors offshore Chile (from 25°S to 50.6°S). From bottom to top: *Helicosphaera carteri* and *Calcidiscus leptoporus* (factor 3), *Coccolithus pelagicus*, *Emiliana huxleyi*, *Gephyrocapsa muelleri* and *Gephyrocapsa* sp. <3µm (factor 2), *Florisphaera profunda* and *Gephyrocapsa oceanica* (factor 1). The dominance of each factor is indicated with grey rectangles and the suggested dissolution area (from 35°S to 38°S), corresponding to the most intense and persistent upwelling activity offshore Chile is indicated with a darker rectangle. 161
- Figure 7. 1.** Major surface and subsurface oceanic circulation patterns in the study area (Modified from Feldberg and Mix [2002], Strub *et al.* [1998] and Lamy *et al.* [2004].). Surface currents (black dashed lines): Antarctic Circumpolar Current or West Wind Drift (ACC/WWD), Cape Horn Current (CHC), Peru-Chile Current (PCC), Peru-Chile Coastal Current (PCCcoast, PCCc), Peru-Chile Oceanic Current (PCCocean, PCCo) and South Equatorial Current (SEC). The subsurface currents (dotted lines) are the Peru-Chile Countercurrent (PCCC), the Peru Undercurrent (PUC), and the Equatorial Undercurrent (EUC). The inset shows the location of the ODP Site 1233. Annual mean sea surface temperatures in °C and major surface currents shown; Chilean Fjord Water (CFW). 194
- Figure 7. 2.** Dissolution index (CEX') calculated for ODP Site 1233. 197
- Figure 7. 3.** Contour map of the factor loadings for (a) the “Tropical and dissolution” factor, (b) the “cold-water” factor and (c) the “upwelling” factor in the stations that configure the present-day dataset. Main dissolution intervals defined by LM observations has been marked with arrows [Saavedra-Pellitero *et al.*, submitted to Geobios, 2009]. 199
- Figure 7. 4.** (a) Derived factor score graphics for the “cold-water” factor (from the present-day dataset and from the sedimentary record). In the x axis coccolithophore taxa and in the y axis factor score values are represented. (b) Derived factor score graphics for the “upwelling” factor (from the present-day dataset and from the sedimentary record). In x axis coccolithophore taxa and in y axis factor score values are represented. 205
- Figure 7. 5.** (a) Distribution of the dominant factors for each sampling point at ODP Site 1233 for the last ~70 kyr (sedimentary record), indicated as follows: “cold-water” factor with circles, “upwelling” factor with squares and “non-analog” factor with triangles, (b) detail of the previous graph showing the “upwelling” factor loadings for the last ~30 kyr, (c) “non-analog” factor loadings, (d) “cold-water” factor loadings and (e) SST estimates derived from alkenones [Lamy *et al.*, 2004]. 206
- Figure 7. 6.** (a) Factor loadings from the “cold-water” factor (from the present-day dataset) versus measured SST (in degrees Celsius), (b) SST measured versus SST estimated and (c) SST observed versus SST residuals (estimated minus measured, in degrees Celsius) and (d) SST residuals at core-top locations in the equatorial and southeastern Pacific. 208

Figure 7. 7. Comparison of coccolith derived SST records to other relevant records from 30 to 10 kyr: (a) SST reconstruction derived from the coccolithophore based temperature equation with a confidence interval stated at the 95% confidence level, (b) Oxygen isotope ($\delta^{18}\text{O}\text{‰}$ SMOW) data from the Byrd ice core, Antarctica [Blunier and Brook, 2001], (c) SST derived from deuterium content ($\delta^2\text{H}\text{‰}$ SMOW) in the Dome C Ice Core, Antarctica [Jouzel *et al.*, 2007] with the updated timescale EDC3 [Parrenin *et al.*, 2007], (d) Oxygen isotope ($\delta^{18}\text{O}\text{‰}$ SMOW) data from EPICA Dronning Maud Land ice core (EDML) drilled in Antarctica, (e) Alkenone record from OPD Site 1233 [Lamy *et al.*, 2004], (f) first canonical variate from radiolarian multivariate data sets from ODP Site 1233 [Pisias *et al.*, 2006] and (g) first canonical variate from pollen multivariate data sets from the same site [Pisias *et al.*, 2006]. The gray bars indicate the Last Glacial Maximum (LGM), the Antarctic Cold Reversal (ACR) and the Holocene Climatic Optimum (HCO). In addition, the Younger Dryas (YD) cold period has been marked with a rectangle. 209

Figure 7. 8. Productivity related coccolith proxy data compared to the SST records from 30 to 0 kyr. (a) Radiocarbon datings (^{14}C) marked with triangles [updated from Lamy *et al.*, 2004, Lamy *et al.*, 2007], (b) Nannofossil accumulation rate (NAR) in coccoliths $\text{cm}^{-2} \text{kyr}^{-1}$, (c) Coccoliths per gram of sediment, (d) Relative abundance of *C. pelagicus*, (e) NAR of *C. pelagicus* in coccoliths $\text{cm}^{-2} \text{kyr}^{-1}$, (f) SST reconstruction derived from the coccolithophore based temperature equation with a confidence interval stated at the 95% confidence level and (g) Alkenone record from OPD core 1233 (including just the values used for comparison with our SST reconstruction, which have been interpolated from [Lamy *et al.*, 2004]. The gray bars indicate the Last Glacial Maximum (LGM), the Antarctic Cold Reversal (ACR) and the Holocene Climatic Optimum (HCO). In addition, the Younger Dryas (YD) cold period has been marked with a rectangle. 211

Índice de láminas

Plate I. SEM photographs taken at different magnifications (2000X, 5000X and 10000x): 1. *Calciosolenia murrayi* (sample GeoB-7118), 2. *Calcidiscus leptoporus* (GeoB-6424), 3. *Coccolithus pelagicus braarudii* (GeoB-7192), 4. *Emiliana huxleyi* (GeoB-7103), 5. *Florisphaera profunda* (GeoB-2213), 6. *Gephyrocapsa muellerae* (GeoB-7192), 7. *Gephyrocapsa oceanica* (GeoB-7103), 8. *Helicosphaera wallichii* (proximal view Geo B-1514), 9. *Helicosphaera carteri* (distal view, GeoB-7118), 10. *Pontosphaera multipora* (GeoB-7118), 11. *Rhabdosphaera clavigera* (GeoB-5120), 12. "Small" *Gephyrocapsa* (GeoB-7118), 13. *Syracosphaera pulchra* (GeoB-7118), 14. *Umbellosphaera tenuis* type I (distal view, GeoB-2104), 15. *Umbellosphaera irregularis* (proximal view, GeoB- 5137), 16. *Umbilicosphaera sibogae* (GeoB-7118). 136

Plate II. LM photographs taken at a magnification of 1000X: 1. *Calciosolenia murrayi* (GeoB-2104), 2. *Calcidiscus leptoporus* (GeoB-7209), 3. *Coccolithus pelagicus* (GeoB-7209), 4. *Emiliana huxleyi* (GeoB-6407), 5. *Florisphaera profunda* (GeoB-2104), 6. *Gephyrocapsa muellerae* (GeoB-7192), 7. *Gephyrocapsa oceanica* (GeoB-2104), 8. *Helicosphaera carteri* (GeoB-2104), 9. *Pontosphaera japonica* (GeoB-2104), 10. *Pontosphaera multipora* (GeoB-7118), 11. *Rhabdosphaera clavigera* (GeoB-2104), 12. "Small" *Gephyrocapsa* (*Gephyrocapsa*<3 μm) (GeoB-2104), 13. *Syracosphaera* spp. (GeoB-7118), 14. *Oolithotus* spp. (GeoB-2104), 15. *Umbellosphaera* spp. (GeoB-2104), 16. *Umbilicosphaera sibogae* (GeoB-2104). 137

Índice de tablas

	Página
Tabla I. Cuadro resumen en el que se comparan las distintas clasificaciones del Género <i>Gephyrocapsa</i> . Tomado de Colmenero-Hidalgo (2004).	35
Tabla II. Modelo de edad para el testigo ODP 1233. Las correlaciones con el testigo GeoB 3313-1 fueron realizadas por Kaiser <i>et al.</i> (2005) a partir de las dataciones en el testigo GeoB (Lamy <i>et al.</i> , 2001) Las correlaciones con el testigo Byrd fueron establecidas por Kaiser <i>et al.</i> (2005) empleando la escala de tiempo GISP-2.	101
Table III. Cruise numbers and references	112
Table IV. Correlation matrix done using 20 samples from the Atlantic and Pacific Ocean. The data consist of a set of numbers of coccoliths per gram of sediment for the more abundant species or groups obtained using SEM and LM methodologies. The gray boxes indicate the highest correlation coefficients between taxa (correlations are significant at $p < 0.05$).	117
Table V. Position, depth, preservation (VG = excellent, G = good. M = moderate and P = poor), coccoliths per field of view and relative abundances of coccolithophore taxa for each of the investigated surface sediment samples. Samples barren of coccoliths are indicated in grey.	146
Table VI. Sedimentation rates from different regions of the study area calculated with data derived from different works (Marchant, 1997; Lamy <i>et al.</i> , 1998b; Lamy <i>et al.</i> , 1999; Lamy <i>et al.</i> , 2001; Mohtadi and Hebbeln., 2004; Mohtadi <i>et al.</i> , 2007; Pena <i>et al.</i> , 2008). Cores in which the first sample dated corresponds to an age older than 10 ky are marked with an asterisk. Remarks: In core GIK 17748-2, the uppermost 13 cm of the core is missing (Stoffers <i>et al.</i> , 1992); in GeoB 3302, sedimentation rates vary between ~5 and 20 cm/kyr for the Holocene, and in core GeoB 3313 sedimentation rates are on average in the range of 1 m/kyr.	149
Table VII. Factor scores obtained in the PCA factor analysis. Rotation: Varimax normalized, extraction: Principal Components.	159
Table VIII Correlation matrix performed between the 3 factors and the selected environmental variables (SST, SSS, nitrate, phosphate, silicate and chlorophyll content). Marked correlations are significant at $p < 0.05$.	160
Table IX. (Equivalent to Table VII in chapter V) Factor scores obtained in the PCA factor analysis performed in the present-day dataset (surface sediment samples). Rotation: varimax normalized, extraction: Principal Components.	200
Table X (Equivalent to Table VIII in chapter V) Correlation matrix obtained between the factors from the present data set and the selected environmental variables (SST, SSS, Nitrate, Phosphate, Silicate and Chlorophyll content). Marked correlations are significant at $p < 0.05$.	201
Table XI. Factor scores obtained in the PCA factor analysis performed in the past dataset (ODP Site 1233). Rotation: varimax normalized, extraction: Principal Components.	205
Table XII. Correlation matrix between present and past factors. Marked correlations are significant at $p < 0.05$.	206
Table XIII. Correlation matrix between past factors and the SST Alkenones	207

Índice de ecuaciones

	Página
Ecuación 1. 1.	4
Ecuación 1. 2.	4
Ecuación 1. 3.	4
Ecuación 1. 4.	4
Ecuación 1. 5.	13
Ecuación 1. 6.	13
Equation 4. 1.	111
Equation 4.2.	111
Equation 4. 3.	124
Equation 7.1.	207

To be continued...