

TESIS DOCTORAL



NAZIOARTEKO
BIKAINASUN
CAMPUSA
CAMPUS DE
EXCELENCIA
INTERNACIONAL

***ANÁLISIS DE LA DINÁMICA OCEÁNICA
SUPERFICIAL EN LA CUENCA VASCO-
CANTÁBRICA DURANTE TRES EVENTOS
HIPERTERMALES DEL EOCENO A TRAVÉS
DE NANOFÓSILES CALCÁREOS***

DOCTORANDO:

Beñat Intxauspe Zubiaurre

Universidad del País Vasco/

Euskal Herriko Unibertsitatea (UPV/EHU)

DIRECTORES:

Aitor Payros Agirre

UPV/EHU

José-Abel Flores Villarejo

Universidad de Salamanca

2018

DEPARTAMENTO DE ESTRATIGRAFÍA Y PALEONTOLOGÍA
UNIVERSIDAD DEL PAÍS VASCO (UPV/EHU)

DOCTORADO EN CUATERNARIO:
CAMBIOS AMBIENTALES Y HUELLA HUMANA



UNIVERSIDAD
DE SALAMANCA

PRÓLOGO

Cuando era pequeño, si me preguntaban qué quería ser de mayor respondía “inventor”. Tenía esa ilusión de inventar cosas nuevas y aportar innovaciones a la sociedad. Era por los dibujos animados que veía en la televisión, claro. Pero, mirad, ahí empezó todo. Después se abrió una puerta en mi mundo de invenciones y la realidad me recibió con brazos abiertos. Bueno, mejor dicho, me dio tal tortazo que me quedé hecho pedazos. Nada es como en la televisión, no. Y entonces, como si me hubiese llamado una especie de voz biológica, empecé a observar la naturaleza. A la naturaleza herida y contaminada, habrá que decir. Y me surgió el interés por la naturaleza, empecé a observar animales, miraba al mar... y entonces, de un día a otro, tomé la firme decisión de empezar a cuidar la naturaleza.

No, no entré en Greenpeace. Empecé a reciclar plástico y papel, a usar el transporte público... lo que hacemos todo (ay, jaja, ojalá...). Pero la naturaleza seguía empeorando, empezó a llover cada dos días en verano (¡semejante cosa en el País Vasco!) y en invierno dos semanas seguidas la temperatura superaba los 20°C; pero no me di realmente cuenta de que aquí está sucediendo algo raro hasta que fui a Roma a pasar un fin de semana y nevó por primera vez en 25 años. Y me dije a mi mismo, “tienes que aclarar lo antes posible la razón de este cambio climático”.

Siete años después estoy escribiendo las últimas palabras de una tesis doctoral. Parece mentira cómo se han enlazado dos bases de mi vida, porque he conseguido ser inventor (porque, con permiso de los ingenieros, son los científicos los que realizan invenciones), y porque he llegado a colocar un grano de arena en la intención de salvar la naturaleza. No sé yo si valdrá mucho ese grano de arena para hacer algo importante en la pedazo de playa que estoy viendo ahora mismo ante mis narices pero...

Que al menos sirva para que nadie más se vaya a Roma y se quede sin ver los monumentos y las ruinas porque estaban cubiertos de nieve.

ÍNDICE

CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN.....	1
1.1. BREVE DESCRIPCIÓN DE LA TESIS DOCTORAL.....	3
1.2. CONTEXTO CLIMÁTICO EOCENO.....	7
1.2.1. RASGOS PALEOGEOGRÁFICOS, PALEOCLIMÁTICOS Y PALEOCEANOGRÁFICOS DEL EOCENO.....	7
1.2.2. EVENTOS HIPERTERMALES.....	19
1.3. OBJETIVOS.....	28
1.4. MARCO GEOLÓGICO DEL ÁREA DE ESTUDIO.....	29
1.4.1. LOCALIZACIÓN PALEOGEOGRÁFICA.....	31
1.4.2. AMBIENTES SEDIMENTARIOS EN EL EOCENO INFERIOR-MEDIO.....	33
CAPÍTULO II: NANOFÓSILES CALCÁREOS.....	39
2.1. ¿QUÉ ES UN NANOFÓSIL CALCÁREO?.....	41
2.2. BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA DE LOS COCOLITÓFOROS.....	44
2.2.1. FUENTES DE ENERGÍA.....	45
2.2.2. REPRODUCCIÓN.....	46
2.2.3. PRODUCCIÓN DEL C ORGÁNICO.....	48
2.2.4. MODO DE VIDA.....	48
2.2.5. ABUNDANCIA HISTÓRICA DE LOS COCOLITÓFOROS.....	51
2.3. FUNCIÓN DE LOS NANOFÓSILES CALCÁREOS EN LA SEDIMENTACIÓN DEL CaCO₃. CONSECUENCIAS AMBIENTALES.....	52
2.3.1. ACUMULACIÓN DEL CaCO ₃ POR PARTE DE LOS NANOFÓSILES CALCÁREOS....	52
2.3.2. PRODUCCIÓN DE COCOSFERAS.....	53
2.3.3. SEDIMENTACIÓN.....	54
2.3.4. BOMBEO DE C ORGÁNICO Y DE CaCO ₃ AL FONDO OCEÁNICO.....	59
2.3.5. CONSECUENCIAS MEDIOAMBIENTALES.....	61

2.4. MORFOLOGÍA DE LOS NANOFÓSILES CALCÁREOS. DESCRIPCIÓN DE LOS GRUPOS PRINCIPALES PRESENTES EN LAS SECCIONES ANALIZADAS....	62
2.4.1. CONSIDERACIONES GENERALES.....	62
2.4.2. DESCRIPCIÓN DE LOS GRUPOS PRESENTES EN ESTE TRABAJO.....	66
2.5. INFORMACIÓN OBTENIDA DE LOS NANOFÓSILES CALCÁREOS EN ESTA TESIS.....	82
2.5.1. BIOESTRATIGRAFÍA.....	82
2.5.2. CONSIDERACIONES (PALEO)ECOLÓGICAS DE LOS GRUPOS DEL EOCENO.....	83
2.5.3. DISOLUCIÓN Y CALCIFICACIÓN.....	86
CAPÍTULO III: METODOLOGÍA.....	89
3.1. MUESTREO PARA NANOFÓSILES CALCÁREOS.....	93
3.2. TÉCNICAS DE PREPARACIÓN PARA EL ANÁLISIS DE NANOFÓSILES CALCÁREOS MEDIANTE MICROSCOPIA ÓPTICA.....	94
3.3. IDENTIFICACIÓN Y ANÁLISIS DE LAS ASOCIACIONES.....	97
3.4. DETERMINACIÓN DE LA CONSERVACIÓN.....	100
3.5. ANÁLISIS DE IMÁGENES.....	101
3.6. ANÁLISIS ADICIONALES.....	106
3.6.1. ISÓTOPOS ESTABLES.....	106
3.6.2. MINERALOGÍA.....	107
3.6.3. FORAMINÍFEROS BENTÓNICOS.....	108
3.7. PUBLICACIÓN DE RESULTADOS.....	109
CAPÍTULO IV: SECCIÓN DE GORRONDATXE.....	111
4.1. LOCALIZACIÓN GEOGRÁFICA.....	113
4.2. RASGOS GEOLÓGICOS DE LA SECCIÓN.....	114
4.3. CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL EVENTO C21R-H6.....	117
4.4. LA EXPRESIÓN DEL EVENTO C21R-H6 EN LA SECCIÓN DE GORRONDATXE.....	119
4.5. ASOCIACIONES DE NANOFÓSILES CALCÁREOS EN GORRONDATXE....	124
4.5.1. OBTENCIÓN DE DATOS.....	124
4.5.2. ANÁLISIS DE LAS ASOCIACIONES.....	126

4.5.3. INTERPRETACIÓN.....	129
4.6. ANÁLISIS DE IMÁGENES.....	134
4.6.1. OBTENCIÓN DE DATOS.....	134
4.6.2. RESULTADOS.....	137
4.6.3. INTERPRETACIÓN.....	138
4.7. DISCUSIÓN GENERAL.....	144
CAPÍTULO V: SECCIÓN DE BARINATXE.....	149
5.1. LOCALIZACIÓN GEOGRÁFICA.....	151
5.2. RASGOS GEOLÓGICOS DE LA SECCIÓN.....	152
5.3. CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL EVENTO ETM2.....	154
5.4. POSIBLE EXPRESIÓN DEL ETM2 EN LA SECCIÓN DE BARINATXE.....	156
5.5. ASOCIACIONES DE NANOFÓSILES CALCÁREOS EN BARINATXE.....	160
5.5.1. OBTENCIÓN DE DATOS.....	160
5.5.2. ANÁLISIS DE LAS ASOCIACIONES.....	163
5.5.3. INTERPRETACIÓN.....	169
5.6. ANÁLISIS DE IMÁGENES.....	171
5.6.1. OBTENCIÓN DE DATOS.....	171
5.6.2. RESULTADOS.....	172
5.6.3. INTERPRETACIÓN.....	173
5.7. DISCUSIÓN GENERAL.....	175
CAPÍTULO VI: SECCIÓN DE OYAMBRE.....	181
6.1. LOCALIZACIÓN GEOGRÁFICA.....	183
6.2. RASGOS GEOLÓGICOS DE LA SECCIÓN.....	184
6.3. EL EVENTO C19R: ANTECEDENTES Y ESTADO ACTUAL DEL TEMA.....	186
6.4. DELIMITACIÓN DEL EVENTO C19R EN LA SECCIÓN DE OYAMBRE.....	188
6.5. ISÓTOPOS ESTABLES.....	191
6.5.1. OBTENCIÓN DE DATOS.....	191
6.5.2. RESULTADOS.....	191
6.5.3. INTERPRETACIÓN.....	192
6.6. MINERALOGÍA.....	193

6.6.1. OBTENCIÓN DE DATOS.....	193
6.6.2. RESULTADOS.....	193
6.6.3. INTERPRETACIÓN.....	194
6.7. FORAMINÍFEROS BENTÓNICOS.....	197
6.6.1. OBTENCIÓN DE DATOS.....	197
6.6.2. RESULTADOS.....	197
6.6.3. INTERPRETACIÓN.....	197
6.8. ASOCIACIONES DE NANOFÓSILES CALCÁREOS EN OYAMBRE.....	199
6.8.1. OBTENCIÓN DE DATOS.....	199
6.8.2. ANÁLISIS DE LAS ASOCIACIONES.....	202
6.8.3. INTERPRETACIÓN.....	213
6.9. ANÁLISIS DE IMÁGENES.....	218
6.9.1. OBTENCIÓN DE DATOS.....	218
6.9.2. RESULTADOS.....	220
6.9.3. INTERPRETACIÓN.....	221
6.10. DISCUSIÓN GENERAL.....	225
CAPÍTULO VII: CONCLUSIONES.....	229
AGRADECIMIENTOS.....	237
BIBLIOGRAFÍA.....	239

CAPÍTULO I: INTRODUCCIÓN

- *Breve descripción de la Tesis Doctoral*
- *Contexto Climático Eoceno*
- *Objetivos*
- *Marco Geológico del área de estudio*

1.1. BREVE DESCRIPCIÓN DE LA TESIS DOCTORAL

La presente memoria de tesis doctoral es el resultado de cuatro años de trabajo como investigador predoctoral contratado por la Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea (UPV/EHU). Esta tesis está enfocada a la caracterización de tres eventos hipertermales eocenos mediante nanofósiles calcáreos. Un evento hipertermal es un periodo en la historia de la Tierra relativamente breve en términos geológicos (10^4 - 10^5 años) donde se estima que hubo una subida brusca de la temperatura global del planeta (Thomas & Zachos, 2000; Zachos et al., 2001). Generalmente se asocian a una liberación masiva de C orgánico (Dickens et al., 1997). En el registro geológico se ha identificado varios eventos de este tipo, que en lo relativo al incremento en la concentración de gases invernadero en la atmósfera y la subida de la temperatura global se asemejan al efecto invernadero y calentamiento global que preocupan a día de hoy (Caldeira & Wickett, 2003; Keeling & Whorf, 2004; Raven et al., 2005; Zeebe et al., 2016).

La preocupación por cómo afectará el devenir del clima a los ecosistemas terrestres ha llevado a varios investigadores a analizar las posibles causas y consecuencias de los eventos hipertermales. Sin lugar a dudas, las evidencias más fidedignas son aquellas que ya han tenido lugar y cuyas consecuencias están preservadas en el registro geológico. Por tanto, el análisis de eventos hipertermales pasados parecidos al calentamiento global actual, puede ofrecer pistas para pronosticar el futuro de este planeta. Este razonamiento ha supuesto la base de la motivación para la investigación realizada en esta tesis.

Una parte de los eventos hipertermales de la historia geológica ocurrieron durante el Eoceno (Thomas & Zachos, 2000; Zachos et al., 2001, 2004), que abarca la extensión temporal desde hace 56.0 Ma (millones de años) hasta hace 33.9 Ma (International Commission on Stratigraphy, versión 2017/02). La primera mitad del Eoceno estuvo caracterizada por temperaturas medias relativamente altas en comparación con las actuales, y una serie de calentamientos bruscos, relacionados con épocas de mayor insolación (Westerhold et al., 2007; Galeotti et al., 2010). Este intervalo de tiempo, junto con el Paleoceno inmediatamente anterior, está muy bien representado en el

registro geológico de la cuenca Vasco-Cantábrica, lugar donde se ha llevado a cabo este trabajo. Como resultado, la cuenca Vasco-Cantábrica contiene tres GSSP o Estratotipos globales (GSSP, Global Stratotype Section and Point), secciones geológicas de referencia internacional en las que mejor se representan los límites entre dos pisos cronoestratigráficos consecutivos. Así, en el afloramiento de Zumaia están representados los límites Daniense/Selandiense y Selandiense/Thanetiense del Paleoceno, y en el afloramiento de Gorrondatxe el límite Ypresiense/Luteciense del Eoceno. Este hecho demuestra la calidad de los afloramientos paleógenos de la cuenca Vasco-Cantábrica.

En este trabajo se han analizado tres eventos hipertermales de corta duración identificados en secciones estratigráficas con depósitos marinos profundos de la cuenca Vasco-Cantábrica. Se calcula que la cantidad de C orgánico emitido en estos tres eventos fue inferior a las emisiones antropogénicas actuales (Lourens et al., 2005; Sexton et al., 2011), que se prevé que llegarán a los 5000 Pg para el año 2400 si se mantiene el nivel actual de emisiones (Zachos et al., 2008). El evento hipertermal que presenta parámetros más similares a los actuales es el Máximo Térmico del Paleoceno-Eoceno (PETM, por sus siglas en inglés: Paleocene-Eocene Thermal Maximum) acontecido hace 56 Ma. No obstante, para esta tesis doctoral se ha preferido trabajar con otros eventos hipertermales menores por dos razones principales: (1) El PETM ya ha sido objeto de muchos estudios, tanto a nivel mundial como en diversas secciones de la cuenca Vasco-Cantábrica, y sus causas y efectos son relativamente bien conocidas. (2) Se considera que la duración del PETM, estimada en unos 200 ka (kiloaños), fue mucho mayor que la del calentamiento global actual, por lo tanto se ha considerado más adecuado analizar eventos hipertermales más cortos. Los tres eventos aquí analizados se localizan en tres afloramientos distintos, todos ellos en acantilados de playas, lo cual facilita la extracción de muestras. El afloramiento más antiguo se ubica en la playa de Barinatxe, situada en la localidad de Sopela (Bizkaia). Pertenece al Ypresiense (Eoceno inferior) y el objetivo a estudiar era el evento hipertermal ETM2 (Eocene Thermal Maximum 2), datado en 54.1 Ma (Westerhold et al., 2017). El segundo afloramiento se localiza en la playa de Gorrondatxe, situada en la localidad de Getxo (Bizkaia). Corresponde al Luteciense inferior (Eoceno medio) y el evento analizado es el C21r-H6 (Sexton et al., 2011), de 47.48-47.22 Ma. El tercer afloramiento estudiado se encuentra en la playa de Oyambre, en la localidad de San Vicente de la Barquera (Cantabria). El

objetivo aquí era el evento C19r (Edgar et al., 2007), que data de 41.5 Ma y ocurrió a finales del Luteciense.

Existen varias maneras de caracterizar un evento paleoclimático. Actualmente, en el Departamento de Estratigrafía y Paleontología de la UPV/EHU se desarrolla una línea de investigación centrada en la caracterización del registro geológico del Eoceno en la cuenca Vasco-Cantábrica mediante diversas técnicas y metodologías, incluyendo análisis geoquímicos, magnetoestratigráficos, cicloestratigráficos y bioestratigráficos de secciones donde se localizan potenciales eventos hipertermales. Uno de los análisis que no se ha realizado aún es la paleoecología con nanofósiles calcáreos, y por lo tanto, se decidió que los nanofósiles calcáreos fueran el instrumento principal de esta tesis doctoral.

Los nanofósiles calcáreos, son fósiles producidos en la mayoría de los casos por cocolitóforos, un grupo de fitoplancton exclusivamente marino, si bien se integran algunas formas de la misma naturaleza química, cuyo origen es aún una incógnita. Los cocolitóforos son seres unicelulares autótrofos dotados de un caparazón calcáreo (Bukry, 1969). Desde su aparición en el Jurásico hace 220 Ma (Bown et al., 2004) han sido productores primarios, por lo que el resto de la cadena trófica ha dependido de su función productora. También son la principal fuente de carbonato en los sedimentos del fondo marino (Milliman, 1999). Su pequeño tamaño y su estilo de vida planctónico los convierten en sensibles a cambios ambientales que ocurren en el medio. Además, los cambios en la distribución de nanofósiles calcáreos se identifican con facilidad en el registro geológico, debido a su gran abundancia y su carácter ubicuo en los océanos. Por todo ello, llevan décadas siendo utilizados tanto en dataciones bioestratigráficas como en interpretaciones paleoclimáticas y paleoecológicas.

La dependencia de algunos grupos de nanofósiles calcáreos de ciertas condiciones oceanográficas facilita la reconstrucción de la evolución de paleoambientes en base a las variaciones en proporciones de dichos grupos. En esto ha consistido precisamente gran parte de la labor realizada durante este doctorado, lo cual ha permitido caracterizar los cambios ambientales y oceanográficos ocurridos en los tres eventos hipertermales analizados. Los resultados han refinado y completado interpretaciones previamente realizadas para dichos eventos, y en varias ocasiones se han realizado propuestas

innovadoras que han resuelto escenarios que no se lograron interpretar mediante el estudio de otros parámetros.

Los cambios en las asociaciones no han sido lo único analizado en los nanofósiles calcáreos. Tal y como se ha dicho previamente, los coccolitóforos son los mayores productores de carbonato cálcico en mar abierto. Por lo tanto, los cambios ambientales no solo afectan a la composición de las asociaciones de nanofósiles calcáreos, sino también a la morfología de cada uno de los individuos (Schlanger & Douglas, 1974; Broecker & Clark, 1999; Ziveri et al., 1999). El equilibrio de la calcita (CaCO_3) depende del contenido del agua oceánica en compuestos como el dióxido de carbono (CO_2). Las variaciones del CO_2 pueden facilitar o dificultar la producción de los caparzones de los coccolitóforos (Ridgwell & Schmidt, 2010; Beaufort et al., 2011). No obstante, cierto contenido en sustancias que producen la disolución de la calcita puede resultar en la disolución parcial de los nanofósiles calcáreos y pérdida relativa de masa. La medida del contenido en CaCO_3 de los nanofósiles calcáreos ha sido el segundo trabajo realizado en el doctorado, para conocer mejor la evolución ambiental durante los eventos hipertermales estudiados.

Además, se han llevado a cabo estudios geoquímicos y paleontológicos, en los casos que no estaban previamente realizados, como ha sido el caso del afloramiento de Oyambre. Aunque no tanto como al estudio de los nanofósiles, se le ha dedicado cierto tiempo a la recolección y preparación de muestras para isótopos estables, mineralogía y foraminíferos.

1.2. CONTEXTO CLIMÁTICO EOCENO

1.2.1. RASGOS PALEOGEOGRÁFICOS, PALEOCLIMÁTICOS Y PALEOCEANOGRÁFICOS DEL EOCENO

Paleogeografía del Eoceno

La distribución de los continentes en el Eoceno presentaba ciertas diferencias con la situación actual (Fig. 1.1): el Atlántico era más estrecho (Funnell & Smith, 1968; Philip et al., 1996), Australia y la Antártida aún estaban tectónicamente unidos, sin un océano que los separaba aunque sí un mar de poca profundidad (Toggweiler & Bjornsson, 2000; Huber et al., 2004), y el estrecho de Drake entre Sudamérica y la Antártida era también un mar de poca profundidad. Todo ello contribuía a que la corriente oceánica circum-antártica no se hubiese activado todavía (Exon et al., 2004; Huber et al., 2004). La otra gran diferencia respecto a la situación actual era la existencia de un relicto del océano Tethys, el cual separó África e India de Eurasia durante el Mesozoico. Tras la ruptura de Pangea a partir del Pérmico, el Tethys alcanzó su mayor extensión en el Cretácico inferior, pero a partir del Cenomaniense (inicio del Cretácico Superior) comenzó a cerrarse (Girardeau et al., 1985; Klitgord and Schouten, 1986; Knipper et al., 1986; Srivastava and Tapscott, 1986; Ricou, 1996). En el Eoceno inferior, India y Arabia aún no se habían fusionado con Asia, por lo que un mar de relativamente poca profundidad, el Neo-Tethys, se extendía aun en dirección este-oeste entre los continentes (Philip et al., 1996). Fue a finales del Eoceno medio cuando India y Arabia colisionaron con Asia, deteniendo definitivamente las corrientes marinas del Tethys (Ricou et al., 1986; Philip et al., 1996; Ricou, 1996).

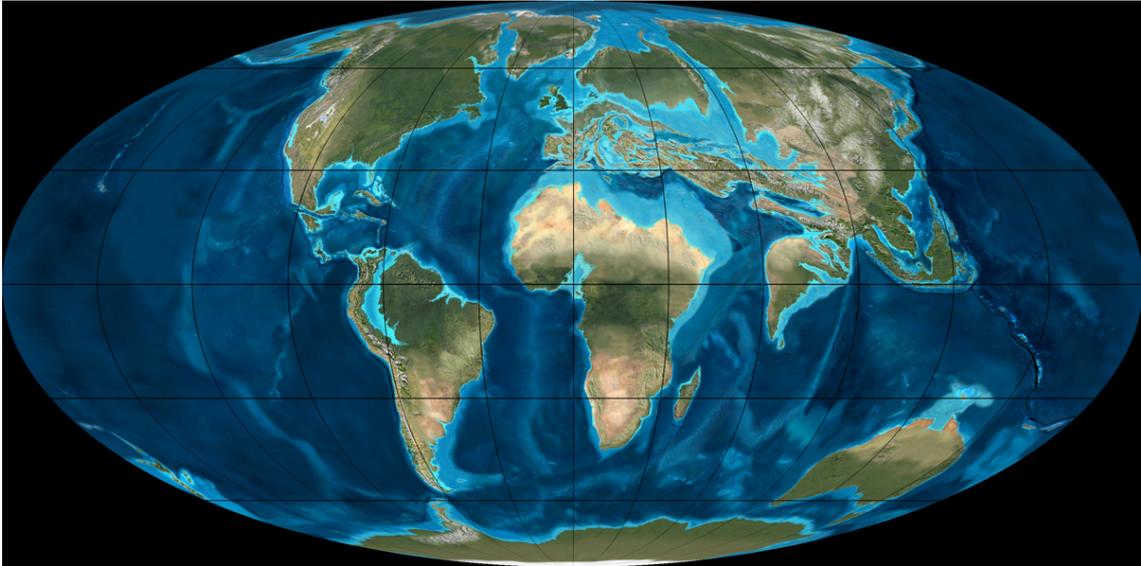


Figura 1.1. Distribución de los continentes y los océanos en el Eoceno
(<https://deeptimemaps.com/>).

Clima general del Eoceno

El clima en el Eoceno dependía en gran parte de la distribución geográfica de los continentes. El extenso territorio que ocupaban en la época las plataformas carbonatadas en las inmediaciones del océano Tethys facilitaba la proliferación de colonias de seres vivos, que debido a su metabolismo influyeron en la concentración de gases en la atmósfera, sea por la producción de DMS u otro tipo de aerosoles, o sea por la emisión del carbono gracias a la respiración (Wilson, 1990; Philip et al., 1996; Herold et al., 2014). Asimismo, se produjeron una serie de episodios volcánicos que contribuyeron a la emisión de gases invernadero (Jolley & Widdowson, 2005; Storey et al., 2007). A dichos procesos se les sumó la redistribución de las corrientes oceánicas debido a la expansión del Atlántico y la apertura de los estrechos de Drake y Tasmania (Emery & Uchupi, 1984; Ricou, 1987; Guiraud & Bellion, 1996; Huber et al., 2004). Con todo ello, la atmósfera del Eoceno se caracterizó por una alta concentración de gases de efecto invernadero, entre los cuales destacaba una enorme concentración de CO₂, estimada en 1200-2500 ppm, mientras que los valores preindustriales de la primera mitad del siglo XIX no llegaban a los 300 ppm (Sloan & Huber, 2001; Pearson & Palmer, 2000; Zachos et al., 2008). El aumento en la concentración de gases invernadero a lo largo del Eoceno inferior fue gradual e hizo que la temperatura del planeta ascendiera continuamente desde hace 59-57 Ma hasta hace 49-45 Ma, un intervalo del Eoceno conocido como Óptimo Climático del Eoceno inferior (Early

Eocene Climatic Optimum, EECO) cuyo clímax ocurrió aproximadamente hace 52.5-50.5 Ma (Zachos et al., 2008; Lunt et al., 2011; Payros et al., 2015b). A continuación, ocurrió un descenso de temperatura progresivo hasta que en el límite Eoceno/Oligoceno, hace 33.9 Ma, se formó el casquete de hielo perenne de la Antártida (Miller et al., 1987; Mackensen & Ehrmann, 1992; Zachos et al., 2001). Por lo tanto, el Eoceno inferior se describe como un periodo cálido (Haq et al., 1988; Winguth et al., 2010).

Se estima que la temperatura media anual en el Eoceno era 10°C más alta que en la actualidad (Zachos et al., 1993; Sloan & Rea, 1996; Huber & Caballero, 2011; Lunt et al., 2012). Como consecuencia, no existían casquetes de hielo polar permanentes (Zachos et al., 1993; Sloan & Rea, 1996; Krishnan et al., 2014) y el agua que se concentra hoy en día en los glaciares del Ártico y la Antártida, en el Eoceno se repartía entre los demás reservorios hídricos, entre los cuales destacaban los océanos.

Las altas temperaturas conllevaron una aceleración del ciclo hidrológico. La evaporación era más intensa y, por lo tanto, las precipitaciones eran más abundantes que hoy en día (O'Connell et al., 1996; Carmichael et al., 2016). Sin embargo, las precipitaciones se distribuían en distintos regímenes, dependiendo en gran medida de los vientos (Barron et al., 1989; Carmichael et al., 2016; Fig. 1.2). Una temperatura generalizada más alta provocaba un menor contraste longitudinal y latitudinal, con lo cual los gradientes térmicos eran más suaves que en la actualidad (Sloan & Rea, 1996; Carlson & Caballero, 2017). Dicha situación provocaba una menor intensidad de los vientos a lo largo del año. No obstante, existían zonas de fuertes vientos monzónicos, entre las cuales destacaba, al igual que a día de hoy, el sur de Asia (O'Connell et al., 1996; Sloan & Huber, 2001; Egger et al., 2005; Winguth et al., 2010). En cualquier caso, los vientos en general más débiles circulaban en direcciones parecidas a las actuales, es decir, dominados por el efecto Coriolis (Masse et al., 1996; Sloan & Huber, 2001; Carlson & Caballero, 2017). Así, las células convectivas que rotaban en direcciones opuestas provocaban que en el ecuador hubiese una concentración de vientos (ver Fig. 1.2), generando grandes precipitaciones a lo largo del año, tal y como ocurre hoy en día. En cambio, en los trópicos, los vientos separaban el vapor de agua, con lo que las zonas tropicales contaban con menor precipitación y dominaba la evaporación (Held & Soden, 2006; Carmichael et al., 2016). En cuanto a zonas subtropicales y latitudes medias, el clima era húmedo con muchas precipitaciones, aunque con menor intensidad que en el ecuador (Sloan & Rea, 1996; Bice & Marotzke,

2000; Brinkhuis et al., 2006; Sluijs et al., 2009; Krishnan et al., 2014). La gran diferencia con el modelo actual es la humedad de las altas latitudes, puesto que a día de hoy son unas de las zonas donde menos precipitaciones ocurren y en cambio en el Eoceno sí se producían precipitaciones, probablemente por la temperatura más elevada en los polos.

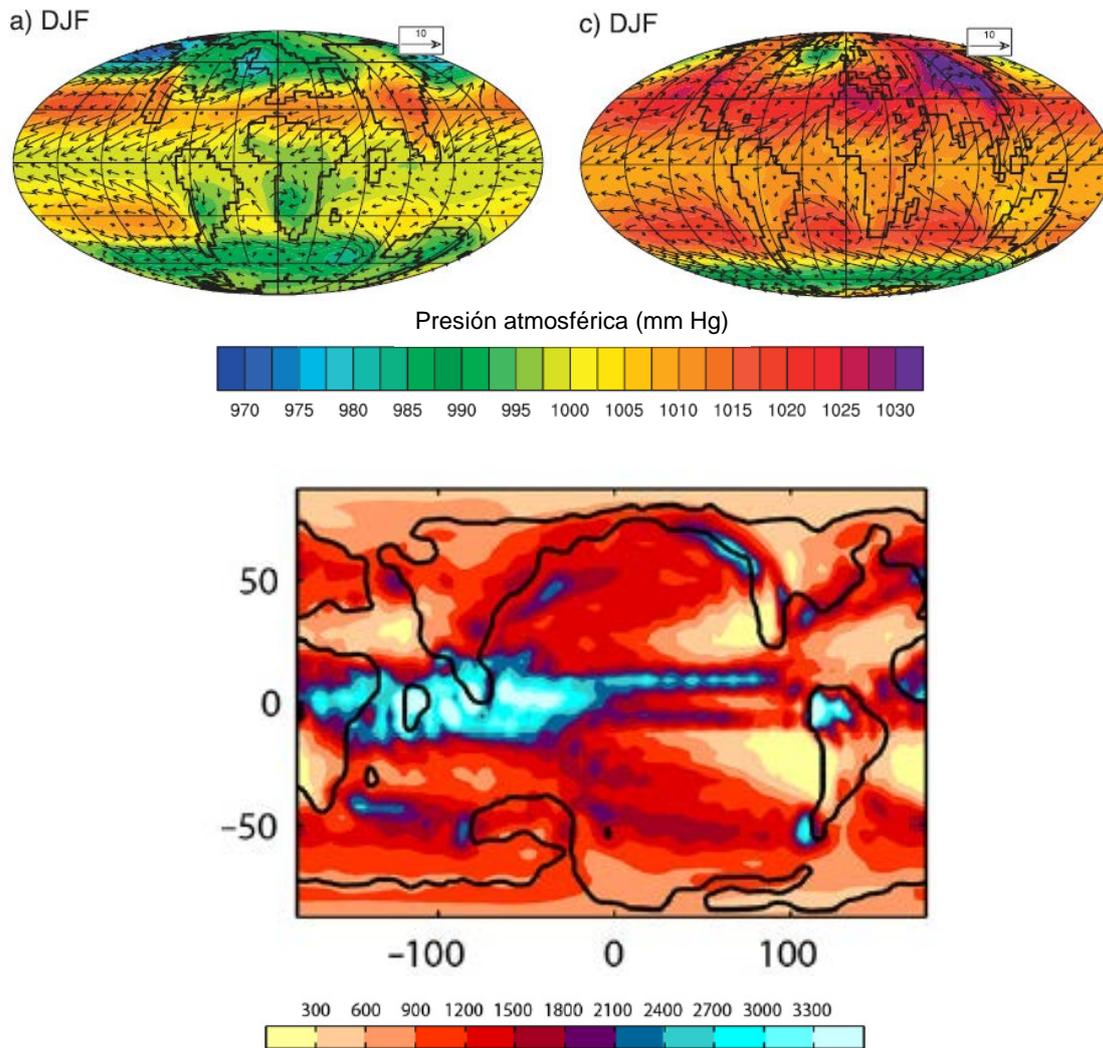


Fig. 1.2. Arriba a la izquierda, dirección e intensidad de los vientos en el Eoceno (ver referencia del vector de 10 m/s), contrastada con los valores actuales a su derecha (Winguth et al., 2010). Abajo media anual de las precipitaciones (mm/año) estimada para el Eoceno (Carmichael et al., 2016).

A diferencia de las bajas latitudes donde las precipitaciones ocurrían todo el año, en latitudes medianas y altas las precipitaciones dependían de las estaciones, y el clima era algo parecido a la Sabana Africana de hoy en día. Así, durante el mayor tiempo los climas serían semiáridos, y habría dos o tres meses de precipitaciones intensas que

favorecían la producción de suelos típicos de climas con fluctuaciones de humedad (Thiry, 2000; Gertsch et al., 2010; Arostegi et al., 2011).

El ambiente en el Eoceno en general era muy adecuado para la proliferación de la vida. La ausencia de hielo y un clima cálido con un régimen hidrológico favorable favorecieron la evolución de numerosos grupos, entre los cuales destacan grandes animales continentales como marinos, y los seres que habitaban las extensas plataformas carbonatadas, como los moluscos o los macroforaminíferos (Scheibner & Speijer, 2008).

Rasgos paleoceanográficos del Eoceno

Durante el Eoceno el nivel del mar se situaba entre 100 y 150 m por encima del nivel actual (Haq et al., 1988; Hallam, 1989), en gran parte debido a una temperatura más elevada y a la ausencia de casquetes de hielo en los polos. El nivel elevado del mar favoreció a que las zonas llanas de baja altura del continente se sumergieran bajo el agua, creando extensos territorios de plataforma continental somera, donde podían desarrollarse nuevos nichos ecológicos (Philip, 1996).

El conocimiento sobre las masas de agua oceánicas del Eoceno es muy limitado, dado que toda la información disponible deriva del estudio de rocas y sedimentos, que ofrecen una visión parcial de la totalidad del sistema oceánico. Es por ello que las reconstrucciones realizadas hasta la fecha se hayan limitado a consideraciones generales. Todas ellas utilizan el Principio del Actualismo, es decir, que en el pasado el funcionamiento de los océanos era parecido al actual. En consecuencia, en primer lugar se describirán las características de las masas de agua actuales:

- **Masas de agua superficiales:** Se colocan en la parte superior de la columna de agua, en contacto con la atmósfera y son abastecidas por las aguas de las precipitaciones y por las corrientes procedentes del continente. Una temperatura más elevada que las aguas subyacentes y una menor salinidad debido a la mezcla con el agua dulce provoca que estas aguas sean menos densas y se mantengan en la parte superior de la columna de agua. Tienden a mezclarse poco con las aguas subyacentes debido a esa diferencia de temperatura y de composición. El límite con las aguas más profundas es una estrecha franja de unos pocos metros, donde la temperatura del agua desciende drásticamente; se denomina *termoclina*. Se

encuentra entre 50 y 200 m de profundidad dependiendo de las características del océano y el clima local (Rahmstorf, 2013). Las aguas superficiales se conocen también con el término “capa de mezcla” (*mixed layer*) dado que su temperatura, salinidad, composición y otros parámetros como el pH cambian a menudo debido a los aportes continentales y atmosféricos, la evaporación y la precipitación de compuestos inorgánicos y orgánicos, llevado a cabo en gran parte por organismos marinos (Bryan et al., 2006; Rahmstorf, 2013).

- Masas de agua profundas: Son aquellas aguas que se sitúan entre la termoclina y el fondo oceánico, desplazándose continuamente gracias a las corrientes oceánicas profundas. Sus fuentes de alimento son las masas de agua superficiales que en algunas zonas del planeta aumentan de densidad y se sumergen a profundidad, en un proceso conocido como *downwelling*. Hoy en día los *downwelling* más intensos ocurren en el Ártico y en el Antártico, donde las aguas superficiales se enfrían, aumentan en densidad y se sumergen. Las masas de agua profundas se desplazan por todos los océanos hasta unos conductos de ascenso conocidos como *upwelling*, situados en las zonas donde la actividad de los vientos provoca un gran desplazamiento de las aguas superficiales, como ocurre en el oeste de Sudamérica (Rahmstorf, 2013).
- Masas de agua intermedias: Hoy en día se generan en el océano Antártico debido al deshielo (Rahmstorf, 2013). Sus características físico-químicas son distintas a las aguas superficiales y a las profundas. Se sumergen debido a ser más frías que las aguas superficiales y se inyectan como lóbulos en la parte superior de las aguas profundas, en contacto vertical con la parte inferior de las aguas superficiales, dado que son menos densas que las aguas profundas.

En cuanto al Eoceno, la dinámica de las masas de agua superficiales de los márgenes continentales dependía en gran medida de las masas de agua procedentes del continente que los alimentaban, y del clima local, que controlaba los índices de evaporación y precipitación, la actividad biológica y el tipo de materiales transportados al océano (Sluijs et al., 2007a, b; Cope & Winguth, 2011). Sin embargo, en océano abierto la precipitación-evaporación y la llegada de aguas de otros reservorios o de otras masas de agua controlaría los parámetros de estas aguas (Sloan & Huber, 2001; Bryan et al., 2006).

El desplazamiento de las aguas superficiales dependía de la actividad de los vientos (Masse et al., 1996; Carlson & Caballero, 2017). En bajas latitudes, en el hemisferio Norte las aguas superficiales crearían una corriente circular en sentido de las agujas del reloj y en el hemisferio Sur en sentido opuesto (Fig. 1.3). Esto conllevaría que en el ecuador las corrientes desplazaran grandes masas de agua de este a oeste. Esto crearía el efecto Ekman, con un déficit de agua en las costas occidentales de los continentes, facilitando el ascenso de masas de aguas del fondo, los *upwellings* (Sloan & Huber, 2001; Winguth et al., 2010). Se estima también que en todo el régimen del océano Tethys hubiese una circulación en dirección este-oeste, transportando aguas desde el sureste de Asia hasta el Atlántico, llegando incluso hasta América.

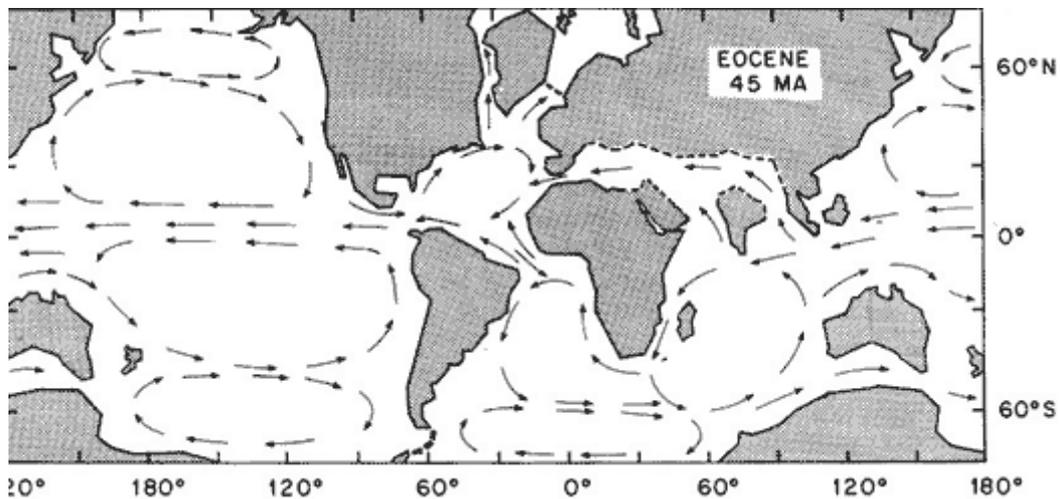


Fig. 1.3. Esquema generalizado de las corrientes oceánicas superficiales en el Eoceno (<http://www.odsn.de/odsn/services/paleomap/paleomap.html>).

Las características de las masas de agua profundas del Eoceno dependían de las aguas superficiales que se sumergían en los *downwelling*, de las interacciones de disolución-precipitación con los materiales del fondo marino y del material en suspensión que cae desde las aguas superficiales (D'Haenens et al., 2012). A diferencia de la situación actual con dos importantes *downwellings* en ambos polos, solo había un único lugar donde las aguas se sumergían hasta las profundidades: la vertiente Atlántica del océano del Sur (Mountain & Miller, 1992; Pak & Miller, 1992; Littler et al., 2014). Las aguas superficiales eran transportadas desde bajas latitudes hasta la costa de la Antártida, donde la temperatura era más fría, lo que hacía que la masa de agua aumentase en densidad y se sumergiese en la profundidad (Brass et al., 1982; Bice & Marotzke, 2002; Thomas et al., 2003; Cramer et al., 2009; Fig. 1.4). Desde el océano

del Sur, las masas de agua profundas se distribuían por el Atlántico y el proto-Índico, abasteciendo las zonas abisales de ambos océanos (Kennett & Stott, 1990; Pak & Miller, 1992; Bice & Marotzke, 2002; Littler et al., 2014; Fig. 1.4). Desde el proto-Índico, las aguas profundas se distribuían hasta el océano Pacífico, pero en este caso hay autores que estiman que pudo existir un *downwelling* en el norte del Pacífico (Thomas, 2004; Cope & Winguth, 2011). Las aguas ascendían después sobre todo por el noroeste de Sudamérica, el mayor *upwelling* de la época, y también en los alrededores de India y el oeste de África (Pak & Miller, 1992; Bice & Marotzke, 2002).

A diferencia de las de hoy en día, el origen de las masas de agua intermedias del Eoceno es incierto, aunque hay indicios de que podrían haber sido generadas en el mar de Bering al norte del Pacífico y en el sureste de Australia (Winguth et al., 2010). Su circulación Eoceno es incierta. Se estima que no eran transportadas por los vientos, ni por las corrientes de fondo controladas por los *upwelling* y los *downwelling*; únicamente estaban en contacto vertical con las masas de agua superficiales y profundas, y sus fuentes de alimentación eran el intercambio con estas masas y la región donde se generaban.

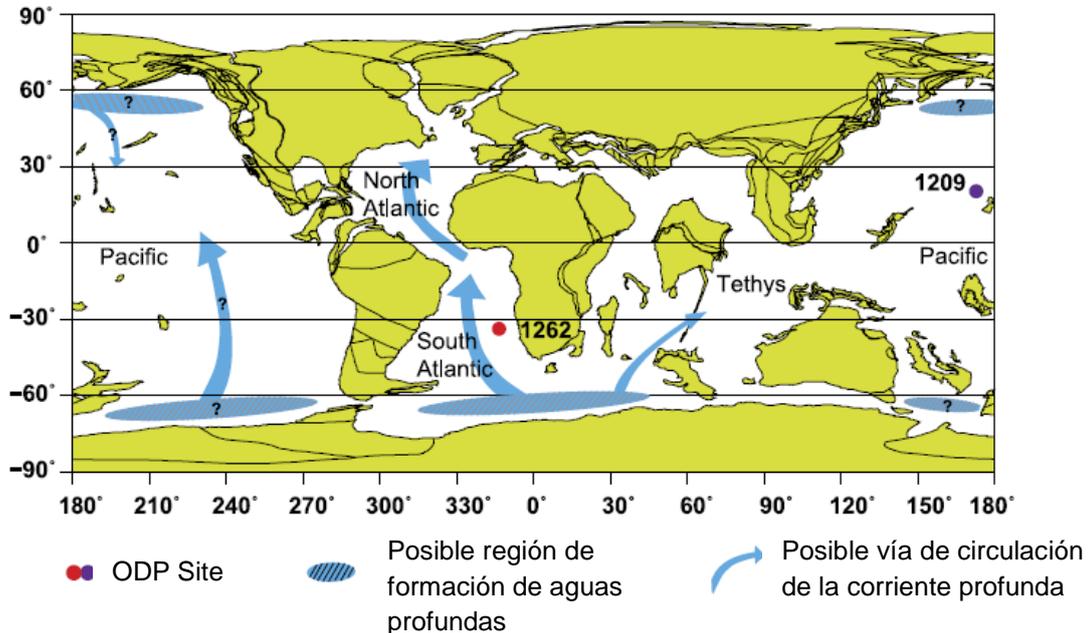


Fig. 1.4. Esquema general de las corrientes profundas eocenas (Littler et al., 2014).

Las temperaturas de los océanos del Eoceno presentaban una diferencia mayor que las atmosféricas en comparación a la actualidad. La temperatura de los océanos depende de la latitud y la insolación recibida, además de la actividad circulatoria de los océanos

(Sloan & Huber, 2001; Tripathi & Elderfield, 2005). Las aguas ecuatoriales y tropicales eran en torno a 2-3°C más cálidas que en la actualidad, llegando a los 35°C (Tripathi & Elderfield, 2005; Wing et al., 2005; Zachos et al., 2005). En cambio, en aguas polares se registraban temperaturas de 6-18°C (Ivany et al., 2008; Huber & Caballero, 2011), considerablemente más altas que en la actualidad (0-4°C). Lógicamente, las aguas profundas, que derivaban del hundimiento de las aguas antárticas, también mostraban gran diferencia con las actuales. La temperatura media de las aguas profundas era de 10-15°C en el Eoceno inferior (Kennett & Stott, 1990, 1991; Thomas et al., 2000; Huber & Caballero, 2011), mientras que hoy en día oscila entre -2° y 4C. Al contrario, la salinidad no mostraba grandes diferencias con respecto a la de hoy, y tendía a ser mixohalina en las plataformas tropicales (8-40 g/l) debido a los aportes de agua dulce, y los valores oscilaban entre 30-40 g/l en el resto del océano superficial (Lévy, 1996; Winguth et al., 2010).

Sin embargo, un aspecto muy a tener en cuenta en un mundo de alta concentración de gases invernadero, es la presión del CO₂, el pH y el equilibrio de los carbonatos en el agua. Por un lado, el aumento en CO₂ provoca la bajada del pH del agua generando protones mediante las siguientes reacciones (Weiss, 1974; Archer, 1999):



Por otro lado, el incremento en CO₂ hace que el carbonato cálcico se disuelva, puesto que la reacción que genera el compuesto es la siguiente:



Un incremento en la concentración del CO₂ en el agua hace desequilibrar la reacción anterior, y para que se alcance un nuevo equilibrio el CaCO₃ se disuelve (Frankignoulle & Canon, 1994; Orr et al., 2005; Ridgwell & Zeebe, 2005; Ridgwell, 2007; Zeebe, 2012, 2013). Este proceso, junto con la bajada del pH, ya está afectando a los corales actuales, cuyo esqueleto está compuesto por aragonito, el polimorfo más inestable del CaCO₃, y comienzan a calcificar menos debido al actual incremento del CO₂ en la atmósfera y en los océanos (Fine & Tchernov, 2007; Cooper et al., 2008; Doney et al., 2009). La mayoría de los esqueletos de los organismos marinos son de calcita, el polimorfo más estable, y no se ven tan afectados por disolución en las aguas superficiales. No obstante, la estabilidad de la calcita es mucho menor a bajas

temperaturas y altas presiones, tal y como ocurre en el fondo oceánico. Las aguas superficiales en las que se disuelve el CO₂ y que se sumergen en los *downwelling*, mantienen su concentración de CO₂ en las profundidades, pero allí la presión es mucho mayor y la temperatura más baja, lo cual hace que la calcita sí se disuelva por debajo de cierta profundidad. Al principio se produce una leve disolución, pero por debajo de la *lisoclina* la disolución aumenta considerablemente (Berger, 1967; Milliman, 1999). Por debajo de la profundidad de compensación de la calcita (CCD, calcite compensation depth) el 100% de la calcita se disuelve (Archer, 1996). En las reconstrucciones paleoceanográficas del Eoceno la profundidad menor de la lisoclina y el CCD estaba en el Atlántico, a 1500 m y 3500 m respectivamente (Zachos et al., 2005; Kelly et al., 2010). La profundidad de la lisoclina y el CCD en el Pacífico Central era de 2300 y 3300 m respectivamente (Hancock & Dickens, 2005; Leon-Rodriguez & Dickens, 2010). En el océano del Sur el CCD alcanzaba una profundidad mayor que 3500 m (Kelly et al., 2010) y la lisoclina al norte de Tethys se situaba en torno a 2000 m (Giusberti et al., 2009).

Ciclos climáticos del Eoceno producidos por fluctuaciones orbitales

Zachos et al. (2001) realizaron el análisis isotópico de alta resolución de varios testigos cenozoicos del fondo oceánico. Los testigos fueron recogidos en distintas localidades de distintos océanos, en distintos programas de perforación y análisis del fondo oceánico, por ejemplo el DSDP (Deep Sea Drilling Project, proyecto de perforación del mar profundo), el IODP (Integrated Ocean Drilling Program, programa integrado de perforación del océano) y ODP (Ocean Drilling Program). Los resultados fueron puestos en común y se lograron las curvas isotópicas integradas de $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de mayor resolución conseguida hasta entonces (Fig. 1.5). Con ello concluyeron que en la Tierra a lo largo del Cenozoico se produjeron ciclos de enfriamiento y calentamiento (Ditchfield & Marshall, 1989; Maslin & Swann, 2006; Hoefs, 2015).

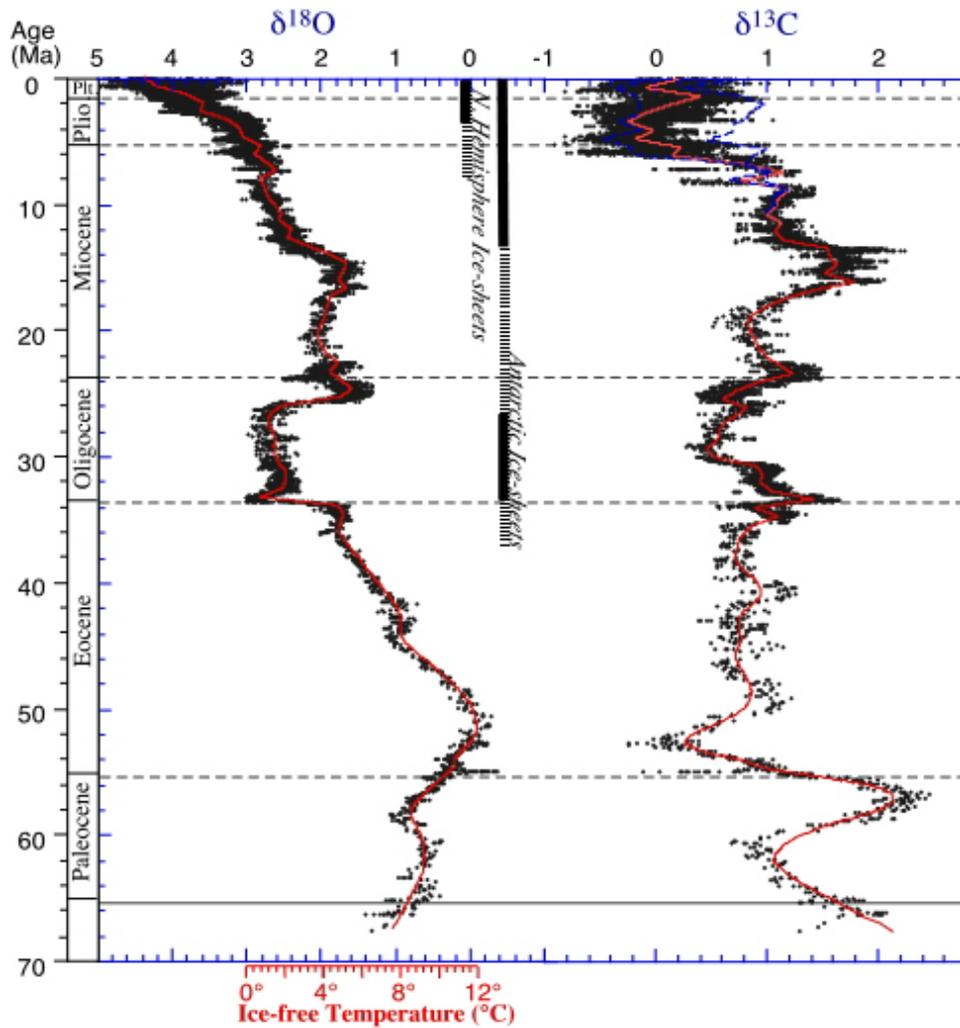


Figura 1.5. Curvas isotópicas de $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta^{13}\text{C}$, y estimación de la paleotemperatura de aguas profundas en la zona tropical del sur del Atlántico (ODP Site 1262; Zachos et al., 2001). Se añade la edad aproximada de la formación de los casquetes polares.

Las oscilaciones en los valores de isótopos estables son debidas en gran medida a los cambios climáticos periódicos relacionados con los ciclos astronómicos, conocidos como ciclos de Milankovitch (Milankovitch, 1930). En primer lugar, la **excentricidad** es el cambio en la forma de la órbita de la Tierra, pasando de ser más elíptico a más circular, y de nuevo volviendo a ser más elíptico (Hays et al., 1976; Arthur et al., 1984; Fig. 1.6). Existen ciclos largos (400 ka) y cortos (100 ka) de excentricidad. La posición en la que la Tierra está más lejos del Sol durante su órbita es el *afelio* y el punto más cercano *perihelio* (Schwarzacher, 1993; Weedon, 2003).

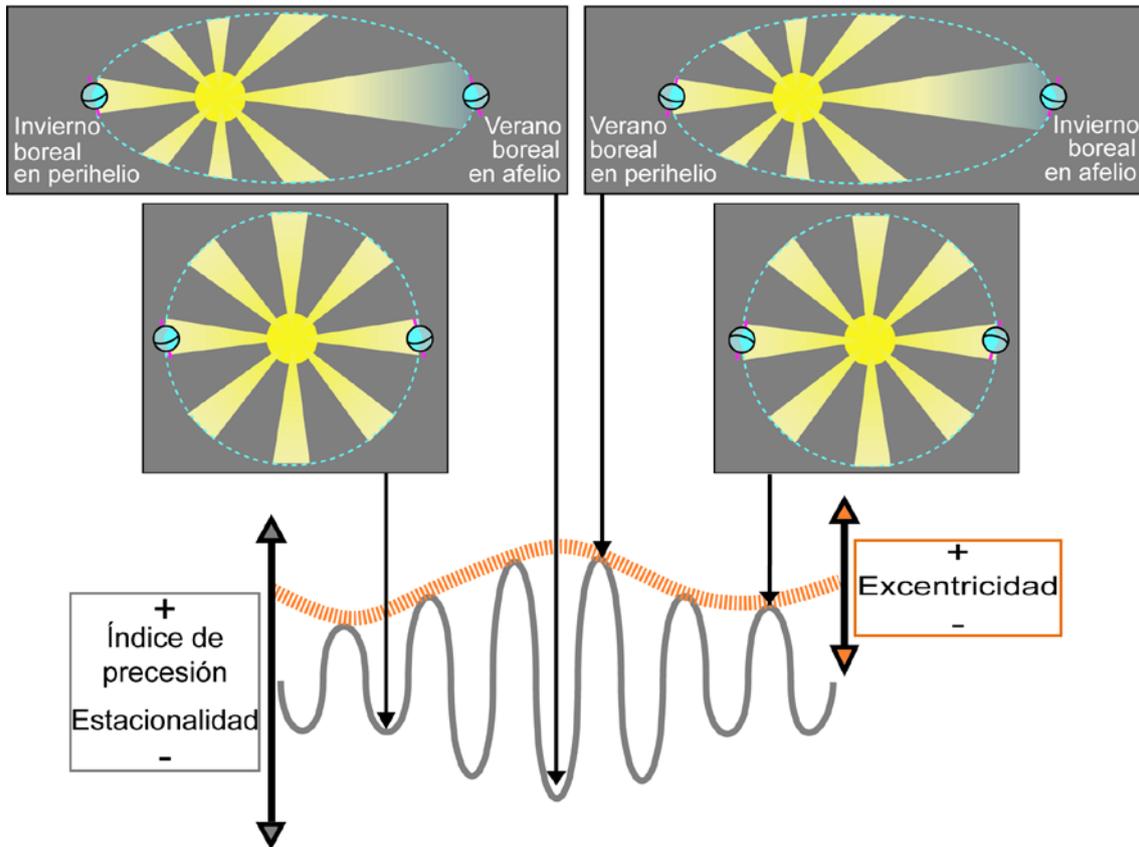


Fig. 1.6. Esquema de la diferencia entre la órbita elíptica (arriba) y la circular (abajo) de la Tierra, combinado con la orientación del eje de la Tierra hacia el centro o fuera de la elipse cuando el planeta se encuentra en perihelio y afelio. Debajo, amplitud de la diferencia entre estaciones según la precesión y la excentricidad (modificado de Payros & Martínez-Braceras, 2014, y Martínez-Braceras et al., 2017).

La **oblicuidad** es el cambio en la inclinación del eje en torno al cual gira la Tierra, que cambia periódicamente en ciclos de 41 ka (Arthur et al., 1984). Por último, los ciclos de **precesión** de 21 ka producen variaciones en la orientación del eje de la Tierra en torno a otro eje, provocando un contraste mayor o menor entre estaciones (Fig. 1.6).

El clima en el Eoceno variaba regularmente en función del contraste entre estaciones. En épocas de menor contraste, la intensidad del ciclo hidrológico disminuía, los ríos transportaban menor material continental y las aguas oceánicas eran más tranquilas y cristalinas (Barron et al., 1989; Weissert, 1989; Bellanca et al., 1996; Hopkins et al., 2015). Al contrario, en épocas de mayor contraste entre estaciones, la insolación era mayor en verano, el ciclo hidrológico se intensificaba, el aporte continental de nutrientes era mayor (Egger et al., 2005; Pagani et al., 2006; Abels et al., 2016).

1.2.2. EVENTOS HIPERTERMALES

Los eventos hipertermales son el objeto de estudio de esta tesis doctoral. Un evento hipertermal, por definición, es un corto periodo en la escala de tiempo geológica (10-200 ka) en el que la temperatura global de la superficie de la Tierra ascendió bruscamente y, tras un periodo de recuperación progresiva, regresó a los parámetros anteriores al evento hipertermal (Thomas & Zachos, 2000; Cramer et al., 2003; Nicolo et al., 2007; Quillévéré et al., 2008). En el registro geológico, los eventos hipertermales se caracterizan por picos inusualmente negativos de $\delta^{18}\text{O}$, generalmente acompañados también de picos negativos de $\delta^{13}\text{C}$ (Zachos et al., 2001; Cramer et al., 2003; Röhl et al., 2005). El primero es indicador de una mayor temperatura; el segundo, en cambio, indica un aumento del isótopo ^{12}C en el sistema. El ^{12}C es abundante en compuestos de origen orgánico, por ejemplo el metano entremezclado con el permafrost o con los sedimentos marinos profundos. Un pico negativo del $\delta^{13}\text{C}$ indica una liberación de grandes cantidades de ^{12}C , por lo que cabe pensar que los eventos hipertermales tuvieron origen en la desestabilización de gases enterrados en el sedimento, que pasaron a la atmósfera y los océanos intensificando el efecto invernadero (Dickens et al., 1997). Desde el Paleoceno hasta el Eoceno medio (desde hace unos 65 Ma hasta hace 40 Ma) tuvieron lugar varios eventos hipertermales (Fig. 1.7).

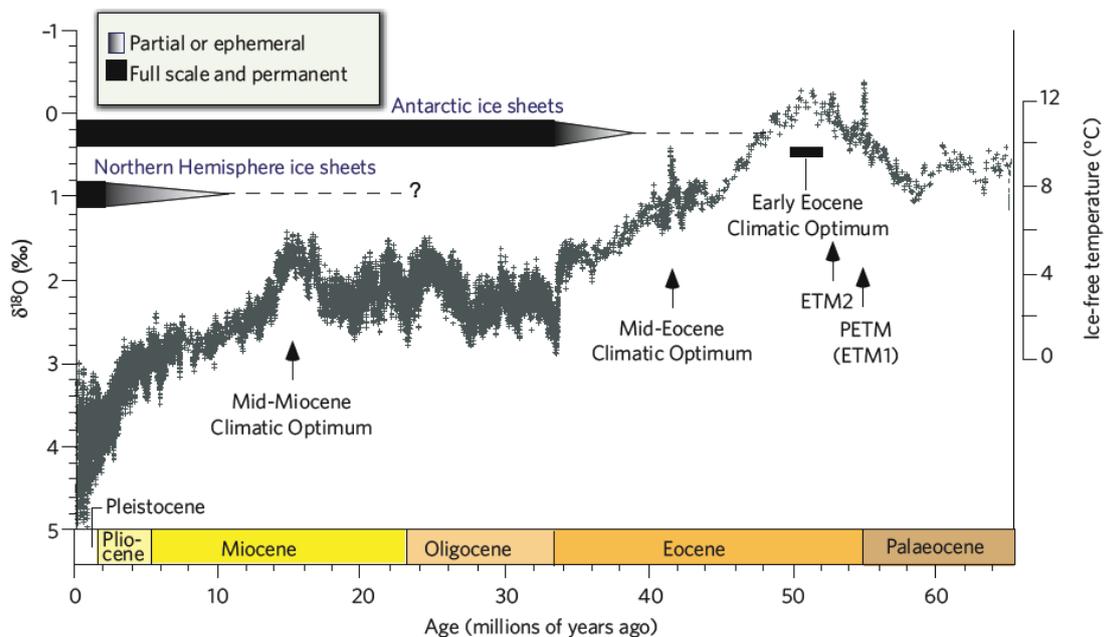


Fig. 1.7. Picos inusualmente negativos en $\delta^{18}\text{O}$ que corresponden a eventos hipertermales (Zachos et al., 2008).

Los eventos hipertermales variaron en intensidad, causas y consecuencias (Thomas & Zachos, 2000; Zachos et al., 2008). La mayor perturbación climática del Paleógeno inferior asociada a una corta y brusca subida de temperatura correspondió al Máximo Térmico del Paleoceno-Eoceno (Paleocene-Eocene Thermal Maximum, PETM), que data de hace 56.0 Ma y marca el límite Paleoceno/Eoceno (Zachos et al., 1993). El enorme interés científico suscitado por el PETM ha promovido la publicación de numerosos trabajos. Por ello, se considera que el PETM constituye el modelo de referencia de los eventos hipertermales del Paleógeno. A continuación, se realizará un breve repaso de sus características más significativas.

EL MÁXIMO TÉRMICO DEL PALEOCENO-EOCENO (PETM)

El PETM está caracterizado por un ascenso medio de la temperatura superior a 8°C en la parte inferior de la atmósfera (Norris & Röhl, 1999; Röhl et al., 2000; Zachos et al., 2003, 2005; Sluijs et al., 2006). Las aguas oceánicas sufrieron igualmente un ascenso de 4-5°C en la temperatura media (Bice & Marotzke, 2000; Thomas et al., 2002; Zeebe et al., 2009; Dunkley Jones et al., 2013; Littler et al., 2014). La temperatura media del fondo oceánico ascendió 1-2°C, destacando el océano del Sur donde las aguas profundas se calentaron 4-5°C (Kennett & Stott, 1991; Tripathi & Elderfield, 2005; Littler et al., 2014). Tras un proceso de recuperación, finalmente se regresó a valores de temperatura similares a los anteriores al PETM en unos 200 ka (Zachos et al., 2004).

La situación extrema acontecida en el PETM fue producto de la emisión de 4500 Pg de carbono (suma de CH₄, CO₂ y otros gases derivados del carbono) a la atmósfera (Dickens et al., 1995, 1997; Forster et al., 2007; Ridgwell, 2007; Panchuk et al., 2008; Zeebe et al., 2009, 2016). El carbono procedente del metano, al ser de origen orgánico, está enriquecido en el isótopo ligero ¹²C (Kroopnick, 1985; Kump & Arthur, 1999; Dickens et al., 2003), y por ello los sedimentos correspondientes al PETM tienen valores de δ¹³C comparativamente bajos. De media el valor de δ¹³C descendió un 2.5‰, pero hubo casos en los que se registraron descensos que superaron el 6‰ (Dickens, 1997; Schmitz et al., 1997; Bowen et al., 2004; Zachos et al., 2003, 2005). Por lo tanto, la concentración atmosférica de gases de efecto invernadero pudo llegar a 3000 ppm (Lowenstein & Demico, 2006; Panchuk et al., 2008; Lunt et al., 2010).

Existen varias teorías sobre la causa de la emisión de gases invernadero. La más extendida es la liberación de una gran cantidad de hidratos de metano ($\text{CH}_4 \cdot n\text{H}_2\text{O}$), que antes del PETM se encontraban congelados en sedimentos marinos de profundidad media (200-2000 m; Shackleton, 1986; Denman et al., 2007; Dickens, 2011). Al inicio del PETM ocurrió un ascenso brusco de 4-5°C de las aguas superficiales, y esto provocó el calentamiento de las aguas intermedias de 2 a 6°C (Thomas et al., 1999; Tripathi & Elderfield, 2005; Sluijs et al., 2006; Kirtland-Turner et al., 2014), suficiente para descongelar los hidratos de metano (Katz et al., 1999; Frieling et al., 2016). No se sabe con certeza la causa del incremento inicial de temperatura de las aguas oceánicas, aunque se descarta una insolación inusual por la suma de máximos de excentricidad y precesión (Zachos et al., 2010). Se ha propuesto que los gases emitidos por el volcanismo en el norte del Atlántico a finales del Paleoceno provocaron un efecto invernadero incipiente que calentó el planeta, y también que el magma se adentró en sedimentos ricos en materia orgánica, liberando hidrocarburos gaseosos a la atmósfera (Svensen et al., 2004; Jolley & Widdowson, 2005; Storey et al., 2007).

Otros autores relacionan la liberación de gases de efecto invernadero al calentamiento del permafrost y la desestabilización del metano intercalado (Kurtz et al., 2003, Higgins & Schrag, 2006; De Conto et al., 2012; Krishnan et al., 2014). Es posible que la emisión de 4500 Pg de carbono a la atmósfera sea la suma de varios agentes.

Las consecuencias ambientales del PETM fueron importantes. Para empezar, se cree que el nivel del mar ascendió unos 20-30 m debido a la fusión del hielo continental y/o la expansión oceánica, inundando amplios territorios del margen continental (Sluijs et al., 2008a; Pujalte et al., 2014). Además, en regiones donde la evaporación superaba a la precipitación, el clima se volvió más árido (Winguth et al., 2010; Krishnan et al., 2014; Carmichael et al., 2016; Carlson & Caballero, 2017). Sin embargo, el excedente de vapor de agua se transportaba a regiones húmedas, aumentando allí en gran medida las precipitaciones. Así se aceleró el ciclo hidrológico y el clima se volvió más extremo, con estaciones áridas más largas y fuertes lluvias periódicas que arrasaban los terrenos, aumentando el transporte de materiales continentales hacia los océanos (Barron et al., 1989; Rea et al., 1990; Hovan & Rea, 1992; Schmitz & Pujalte, 2003; Held & Soden, 2006; Pujalte et al., 2016).

La aceleración del ciclo hidrológico supuso una mayor llegada de corrientes fluviales, lo cual probablemente redujo la salinidad de las masas de agua superficiales y aumentó la cantidad de nutrientes en los océanos (Agnini et al., 2007; Mutterlose et al., 2007; Sluijs et al., 2008a). Este escenario era ideal para la proliferación de organismos marinos oportunistas, entre ellos algunas especies de nanofósiles calcáreos (ver Capítulo II), que eclosionan cuando hay grandes cambios en el entorno y los nutrientes abundan (Henderiks & Pagani 2008; Self-Trail et al., 2012; Schneider et al., 2011). Al aumentar la productividad se consumieron grandes cantidades de oxígeno, lo cual provocó anoxia en algunas de las zonas más profundas. La falta de oxígeno en las profundidades conllevó la desaparición de algunas especies bentónicas, así como una mayor acumulación de materia orgánica sin oxidar (Kennett & Stott, 1991; Tremolada & Bralower, 2004; Giusberti et al., 2007; Alegret et al., 2010; Toffanin et al., 2011).

En el PETM ocurrió un cambio en las corrientes oceánicas profundas. Por un lado, el ascenso de la temperatura provocó una menor diferencia entre la temperatura atmosférica de bajas y altas latitudes. La intensidad de los vientos disminuyó y los *upwelling* se debilitaron (Barron, 1987; Hovan & Rea, 1992; Winguth et al., 2010; Carlson & Caballero, 2017). Por otro lado, con el calentamiento de las aguas profundas disminuyó el gradiente vertical de temperatura en el océano del Sur y el *downwelling* se debilitó (Kennett & Stott, 1991; Bains et al., 1999; Bice & Marotzke, 2001; Bohaty & Zachos, 2003; Schaller, 2015). Incluso hay autores que afirman que cesó por completo (Bice & Marotzke, 2000; Thomas et al., 2008; Cramer et al., 2009), trayendo consigo una mayor estratificación de los océanos (Fig. 1.8). El transporte de los nutrientes desde el fondo hasta la superficie se ralentizó y provocó que las aguas superficiales de océano abierto se volvieran más cálidas, cristalinas y oligotróficas (con pocos nutrientes; Winguth et al., 2012). En el caso de los nanofósiles calcáreos, esta situación favoreció a las especies cálidas y oligotróficas (Bralower, 2002; Gibbs et al., 2006).

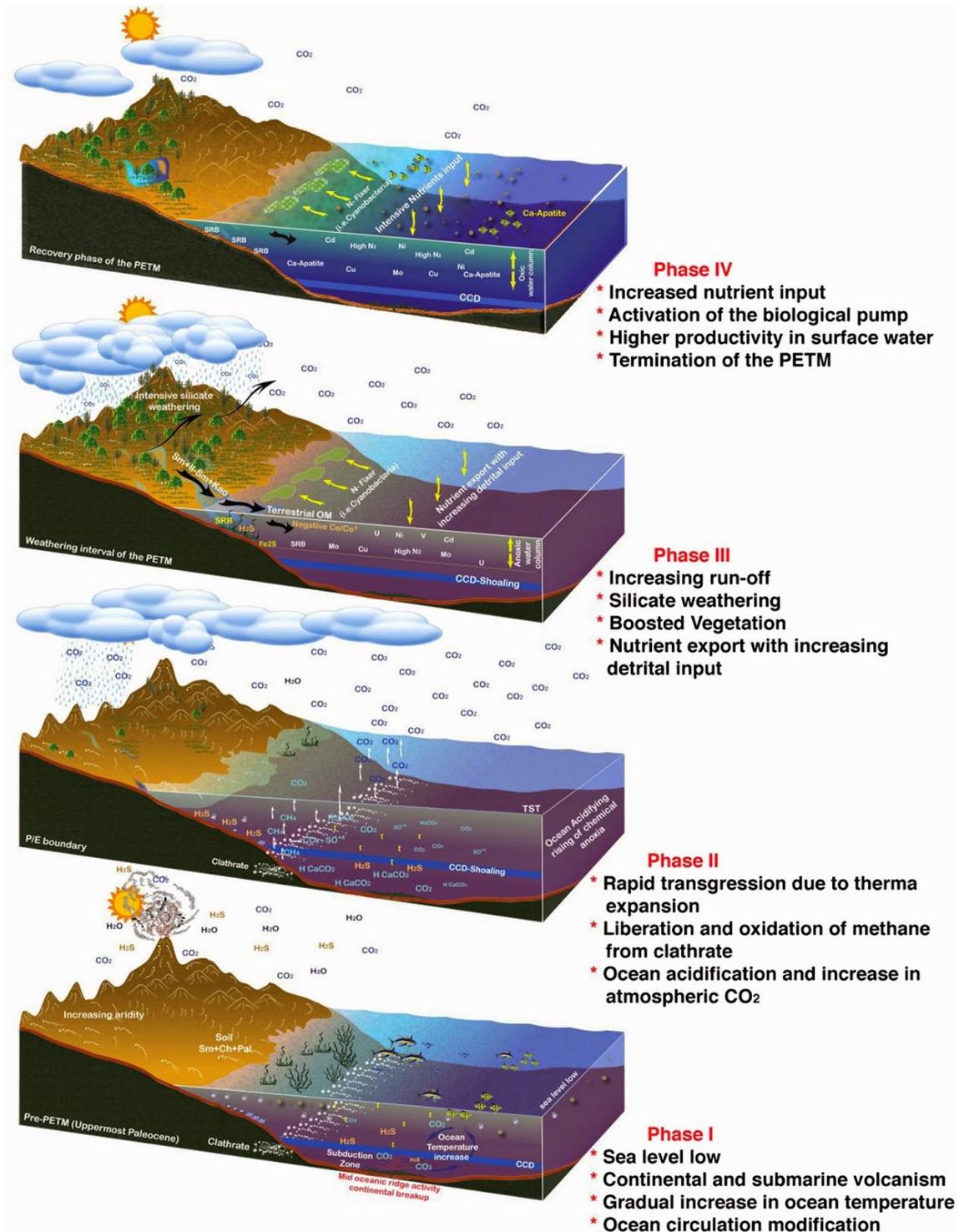


Fig. 1.8. Abajo, escenario que produjo la subida de la temperatura y del pCO₂ en el PETM. En la segunda y tercera imagen, estratificación, incremento en salinidad de las aguas superficiales, el ascenso del CCD y la lisoclina y la disolución que esto conllevó. Arriba, recuperación del clima (Khozyem et al., 2015).

La estratificación de las aguas provocó que en las aguas tropicales donde aumentaba la evaporación y había poca mezcla con otras aguas, la salinidad aumentara

considerablemente (O'Connell et al., 1996; Zeebe & Zachos, 2007; Panchuk et al., 2008). El aumento de temperatura y salinidad fueron extendiéndose por difusión a las aguas intermedias de bajas latitudes, formando una masa de agua de mayor densidad en el océano Tethys y el Atlántico. En el NW del Atlántico, donde las aguas de ambos océanos se juntaban, pudo formarse un *downwelling* de agua densa, llegando hasta las aguas profundas, una masa de agua conocida como *Warm Saline Deep Water* (WSDW; agua profunda cálida y salada; Mountain & Miller, 1992; Roberts et al., 2009; Cope & Winguth, 2011). Las aguas oceánicas superficiales en contacto con la atmósfera rica en CO₂ sufrieron una importante acidificación (Shellito et al., 2003; Caldeira & Wickett, 2005; Zachos et al., 2008; Kump et al., 2009; Pälike et al., 2012). Como consecuencia, la WSDW sería una masa de agua cálida, con una mayor salinidad, de alta pCO₂ y bajo pH. Se cree que la WSDW se desplazaba primero al sur del Atlántico y de allí a los demás océanos (Nunes & Norris, 2006; Alexander et al., 2015; Schaller, 2015; Fig. 1.9).

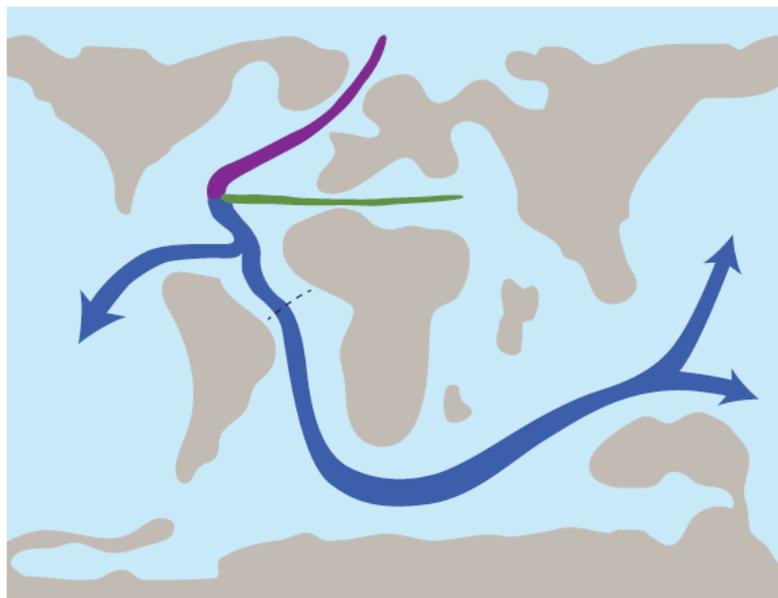


Fig. 1.9. Posible creación y distribución por el fondo oceánico del WSDW durante el PETM (Schaller, 2015).

Las aguas oceánicas se volvieron comparativamente corrosivas. Se estima que el pH pudo bajar 0.1-0.8 puntos (Zachos et al., 2008; Ridgwell & Schmidt, 2010; Uchikawa & Zeebe, 2010; Zeebe, 2012). En aguas superficiales, esta bajada sería devastadora para los organismos de esqueleto aragonítico, aunque no sería una amenaza tan grave para los que tenían esqueleto calcítico (Ridgwell, 2007). Sin embargo, en grandes profundidades, bajo mayor presión y menor temperatura, la disolución de CaCO₃

alcanzó niveles más altos (Denman et al., 2007; Ridgwell & Schmidt, 2010; Hönisch et al., 2012). A consecuencia de ello, el CCD y la lisoclina ascendieron. La disolución pudo afectar a zonas que en condiciones normales precipitaban carbonato e incluso pudo llegar a sedimentos antiguos ya enterrados, un proceso conocido como *burndown* (Thomas & Shackleton, 1996; Kelly et al., 2010, 2012; Pälike et al., 2012; Bralower et al., 2014). Tales sedimentos están caracterizados por una ausencia significativa de CaCO_3 en el intervalo correspondiente al PETM. Utilizando la profundidad de las secciones donde ocurrió el *burndown*, se puede calcular aproximadamente cuánto ascendieron el CCD y la lisoclina. El mayor ascenso ocurrió en la zona subtropical del sur del Atlántico (ODP Site 1262, Walvis Ridge; Zachos et al., 2005; Kelly et al., 2010), donde el CCD ascendió desde 3600 m hasta 1500 m de profundidad, y la lisoclina ascendió desde 1500 m hasta 1000 m de profundidad (Ridgwell, 2007; Zeebe & Zachos, 2007; Panchuk et al., 2008; Kelly et al., 2010). En el océano del Sur el CCD ascendió desde 3500 m hasta 2000 m y la lisoclina desde 2000 m hasta 1500 m (ODP Site 690; Weddell Sea; Kelly et al., 2010). En el Pacífico, el CCD ascendió desde 3000-3500 m hasta 2000-2500 m y la lisoclina desde 2300 m hasta 1800 m (ODP Site 1208/1209 – Central High; Hancock & Dickens, 2005; Colosimo et al., 2006). Finalmente, en el océano Tethys la lisoclina ascendió desde 1500-2000 m hasta 1000-1500 m (Contessa Road; Giusberti et al., 2009; plataforma de Jordania; Giraldo-Gómez et al., 2016).

Todas las perturbaciones paleoclimáticas, paleoceanográficas y paleoecológicas ocurridas durante el PETM fueron recuperándose gradualmente en 200 ka (Jansen et al., 2002; Zachos et al., 2010). El proceso que motivó esta recuperación fue la reducción de los gases invernadero en el sistema, lo que llevó a la reducción de temperatura, la reactivación de las corrientes oceánicas, y el ascenso del pH. La regulación de los gases invernadero fue un proceso natural. El incremento de las precipitaciones durante el evento hipertermal aumentó la meteorización de las rocas y esto condujo a una gran llegada de iones alcalinos a los océanos (Ravizza et al., 2001; Kelly et al., 2005; Sluijs et al., 2008b; Dedert et al., 2012), como el sodio (Na), el potasio (K) y el calcio (Ca). El aumento de la alcalinidad produce la reacción de la disociación del CO_2 a la inversa, con lo que el pH del agua asciende, fomentando el descenso del CCD y la lisoclina y por lo tanto, un aumento en la precipitación del CaCO_3 . Además, la disolución de los materiales silicatos y carbonatos continentales conlleva el transporte del HCO_3^- a los océanos, facilitando la reacción de precipitación del CaCO_3 (Ridgwell & Zeebe, 2005).

En el caso del PETM, al precipitarse el carbonato el CO₂ de la atmósfera quedó secuestrado en los sedimentos de las cuencas y disminuyó la concentración de gases de efecto invernadero en la atmósfera (Archer & Meier-Reimer, 1994; Bains et al., 1999, 2000; Ridgwell & Zeebe, 2005). La reacción en cadena fue muy intensa, lo cual produjo un efecto rebote de las condiciones ambientales, llegando a recuperar e, incluso, a superar los parámetros anteriores al PETM. Por ejemplo, en océanos profundos, el CCD descendió a profundidades mayores que en la época previa al evento hipertermal, debido a la supersaturación del agua en carbonato (Stap et al., 2009; Leon-Rodriguez & Dickens, 2010; D'Haenens et al., 2012; Marcé et al., 2015). En mares epicontinentales, la intensidad de las precipitaciones disminuyó, llegando en muchos casos a la oligotrofia (Ridgwell & Zeebe, 2005; Stap et al., 2009).

EVENTOS HIPERTERMALES DE GRADO MENOR

El PETM es una excepción en cuanto a eventos hipertermales del Paleógeno. La mayoría de los eventos tuvieron un pulso inicial de 10-20 ka, pero la recuperación no duró más que 50 ka (Lourens et al., 2005; Stap et al., 2009). Los eventos Eocene Thermal Maximum 2 (ETM2) y ETM3, que datan 54.1 Ma y 52.85 Ma respectivamente, son los ejemplos más estudiados de entre los eventos hipertermales menores (Cramer et al., 2003; Koch et al., 2003; Röhl et al., 2005; Nicolo et al., 2007; Agnini et al., 2009; Galeotti et al., 2010). Ambos eventos coinciden con máximos de excentricidad de 400 ka y 100 ka (Kritland-Turner et al., 2014; Galeotti et al., 2017). Los picos negativos en $\delta^{13}\text{C}$ oscilan entre -0.4‰ y -1.5‰ (Agnini et al., 2009; D'Haenens et al., 2012, 2014; Schoon et al., 2013; Lei et al., 2016). Utilizando la curva de $\delta^{18}\text{O}$, se calcula un ascenso brusco de temperatura atmosférica de entre 3 y 5°C (Lourens et al., 2005; Westerhold et al., 2017), un ascenso medio de 3.5°C de las aguas oceánicas superficiales (Sluijs et al., 2007b; Stap et al., 2009), 1.7°C de las aguas intermedias (Jennions et al., 2015) y 0.2-2.5°C de las aguas profundas (D'Haenens et al., 2012, 2014; Jennions et al., 2015). Al igual que durante el PETM, se consiera que el CCD y la lisoclina también ascendieron durante los eventos ETM2 y ETM3. Por ejemplo, en el Atlántico subtropical, el CCD y la lisoclina ascendieron 500-900 m y 500 m respectivamente (ODP Site 1262, D'Haenens et al., 2014). Con todo ello se ha estimado una emisión de 400-1600 Gt de carbono orgánico a la atmósfera, casi un tercio del PETM (Stap et al., 2009). En océano abierto se produjo una mayor estratificación de

las masas de agua (D’Haenens et al., 2014), por lo que se ha considerado que el *downwelling* del océano del Sur perdió intensidad, pero no hay un claro acuerdo sobre si se generó la WSDW (D’Haenens et al., 2014; Jennions et al., 2015). No obstante, las consecuencias más claras del ETM2 y ETM3 se han registrado en secciones de márgenes continentales, donde se aprecia una mayor acumulación de material terrígeno y claros indicios de alta productividad en relación a la eutrofización de aguas someras; ello sugiere un incremento notable del ciclo hidrológico (Sluijs et al., 2009; D’Haenens et al., 2012; D’Onofrio et al., 2016; Fig. 1.10).

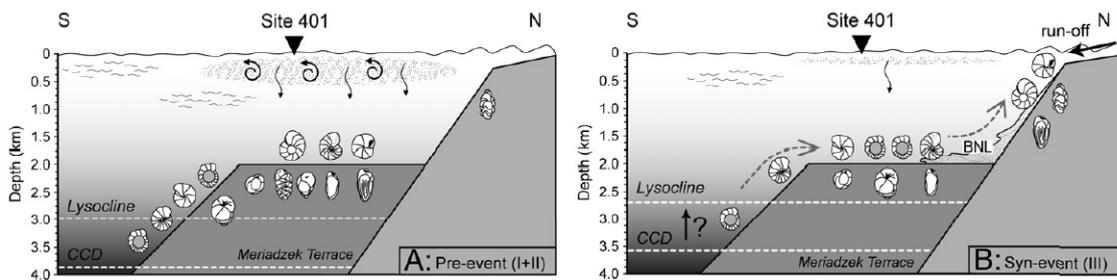


Fig. 1.10. Escenario propuesto por D’Haenens et al. (2012) para el ETM2.

Por último, se han registrado varios eventos hipertermales menos intensos que el ETM2 y el ETM3. La mayoría de ellos duró entre 10 y 50 ka (Laurentano et al., 2016; Galeotti et al., 2017), pero la recuperación de algunos se extiende hasta 200 ka (Latest Danian Event, LDA; Sprong et al., 2011). Sus características comunes son picos negativos de $\delta^{13}\text{C}$ de entre -0.5‰ y -2.5‰ , picos negativos de $\delta^{18}\text{O}$ de entre -0.4‰ y -0.9‰ , y aumentos en las concentraciones de Fe y disminuciones en concentraciones de CaCO_3 , que demuestran o bien una mayor llegada de material continental, o bien una disolución parcial del carbonato debido al descenso del pH (Sexton et al., 2006, 2011; Kirtland Turner et al., 2014; De Conto et al., 2012; Laurentano et al., 2016; Galeotti et al., 2017).

1.3. OBJETIVOS

De entre todos los hipertermales eocenos de rango menor, tres fueron seleccionados para su estudio en este trabajo (ETM2, C21r-H6 y C19r) debido a la identificación previa de su posible localización en algunas sucesiones sedimentarias de la cuenca Vasco-Cantábrica. Las sucesiones mejor afloradas y, por tanto, susceptibles de estudios más detallados, son las de acantilados costeros. Así, se decidió efectuar el estudio del evento ETM2 en el acantilado de la playa de Barinatxe (Sopela, Bizkaia), el del evento C21r-H6 en el acantilado de la playa de Gorrondatxe (Getxo, Bizkaia), y el del evento C19r en el acantilado de la playa de Oyambre (San Vicente de la Barquera, Cantabria). La información detallada sobre cada uno de ellos se proporcionará en el apartado de cada sección.

A continuación se indican los objetivos principales planteados para la investigación llevada a cabo durante este doctorado.

- ❖ Objetivo 1: Analizar las asociaciones de nanofósiles calcáreos antes, durante y después de tres eventos hipertermales menores del Eoceno, con el fin de realizar reconstrucciones paleoecológicas de estos eventos.
- ❖ Objetivo 2: Medir la cantidad de carbonato que contienen diversas especies de nanofósiles calcáreos antes, durante y después de tres eventos hipertermales menores del Eoceno usando una nueva técnica de análisis de imágenes (Fuertes et al., 2014), con el fin de estimar el grado de calcificación y/o disolución de los cocolitos y nanolitos durante estos eventos.
- ❖ Objetivo 3: Reconstruir posibles escenarios de la dinámica oceánica superficial durante los tres eventos hipertermales, identificar patrones generales y explicar diferencias con el fin de anticipar escenarios posibles para un futuro de calentamiento global acentuado.

1.4. MARCO GEOLÓGICO DEL ÁREA DE ESTUDIO

Las secciones que se han analizado para este trabajo se sitúan en la cuenca Vasco-Cantábrica (CVC). La cuenca ocupa la parte central del sistema orogénico conocido como cordillera Pirenaica, que parte del SE de Francia (Provenza) y ocupa la mayoría del norte de la península Ibérica, abarcando 1500 km de largo y 200 km de anchura media (Barnolas & Pujalte, 2004; Fig. 1.11). La cordillera Pirenaica es el resultado de la colisión norte-sur entre las placas Ibérica y Europea, que se produjo en varias fases aunque el pulso más importante sucedió durante el Cenozoico (Choukroune & ECORS Team, 1989; Sibuet et al., 2004; Vissers & Meijer, 2012).

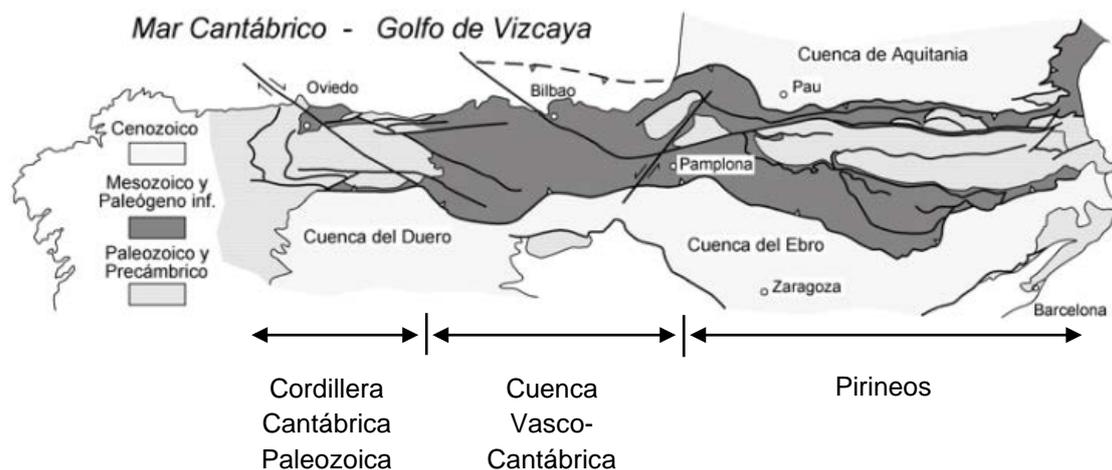


Fig. 1.11. Esquema estructural de la cordillera Pirenaica, donde se destacan la posición y los límites de la cuenca Vasco-Cantábrica (Alonso-Zarza et al., 2002).

La CVC se diferencia de las demás unidades de la cordillera Pirenaica por el origen de los materiales que lo componen (Alonso-Zarza et al., 2002; Barnolas & Pujalte, 2004). La cuenca está formada por sucesiones kilométricas de materiales Mesozoicos y Terciarios, acumulados en su mayor parte en un mar que se extendía entre las placas Ibérica y Europea (Plaziat, 1981; ECORS Pyrenees Team, 1988). A día de hoy la CVC está limitada al norte por el mar Cantábrico, al sur por las cuencas cenozoicas del Ebro y el Duero, al este por las cuencas de Jaca-Pamplona y Ebro (cuencas de antepaís de los Pirineos) a través de la falla de Pamplona, y al oeste por la cordillera Cantábrica Paleozoica (Barnolas & Pujalte, 2004; Fig. 1.11).

La formación de la CVC sucedió en dos fases tectosedimentarias principales. Una primera fase distensiva comenzó en el tránsito Pérmico-Triásico y finalizó en el Cretácico superior, más concretamente en el Cenomaniense/Turoniense (Pinet et al., 1987; Masse et al., 1996; Alonso-Zarza et al., 2002). Las placas Ibérica y Europea se separaron en una serie de pulsos que produjeron un adelgazamiento de la corteza terrestre, llegando incluso al desarrollo de corteza oceánica en el golfo de Bizkaia (Pinet et al., 1987; Jammes et al., 2009). La subsidencia de bloques tectónicos de carácter extensivo creó varias subcuencas sedimentarias, que fueron entrelazándose a medida que la corteza se adelgazaba y el mar cubría el territorio. Se estructuró una cuenca de dirección este-oeste que era alimentado por la placa Europea por el norte y la Ibérica por el sur. En distintos altos y bajos estructurales se formaron diversos ambientes sedimentarios, donde se acumularon series de espesor variable lateralmente (Pujalte et al., 2002; Barnolas & Pujalte, 2004).

La fase compresiva que produjo la deformación y exhumación de la CVC comenzó hacia el Santoniense superior y se manifestó en varios pulsos tectónicos hasta que cesó al final de la Orogenia Alpina en el Mioceno (Vergés et al., 1995; Teixell, 2000). El cierre de la cuenca se extendió progresivamente de este a oeste, de manera que la sedimentación marina fue quedando relegada a posiciones cada vez más occidentales a medida que emergían los territorios orientales (Pinet, 1987; Boillot & Malod, 1988; Pujalte et al., 2002; Payros et al., 2016). El levantamiento tectónico definitivo, con la consiguiente deformación de los materiales acumulados en etapas previas, se produjo entre el Eoceno superior y el Oligoceno. La consecuencia de todos los procesos acontecidos es que a día de hoy la CVC está compuesta por numerosas series sedimentarias que abarcan diversos intervalos entre el Triásico y el Oligoceno. Muchas de esas series contienen amplias sucesiones eocenas.

1.3.1. LOCALIZACIÓN PALEOGEOGRÁFICA

Durante el Eoceno el sur de Europa estaba compuesto por complejos insulares, microplacas rodeadas por el extenso océano Tethys que separaba a África de Europa y Asia (Ricou, 1996; Plant et al., 2003). La placa Ibérica había colisionado con la Europea en su extremo nororiental en el Cretácico superior, y por lo tanto, en el Eoceno la CVC se emplazaba en el dominio del océano Atlántico (Plaziat, 1981; Alonso-Zarza et al., 2002). La cuenca se situaba en un estrecho golfo marino entre Iberia y Europa, conectada con el océano abierto por el noroeste (Fig. 1.12).

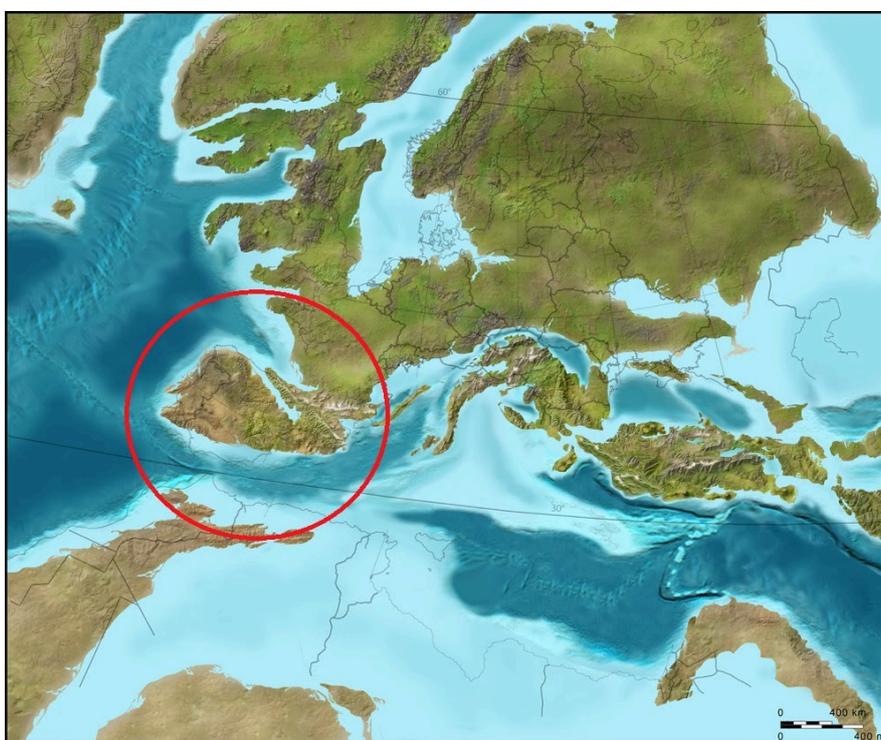


Fig. 1.12. Localización paleogeográfica de la cuenca Vasco-Cantábrica en el dominio del océano Atlántico durante el Eoceno (50 Ma; de www.deeptimemaps.com).

La situación paleogeográfica difería de la actual por el hecho de que la Placa Ibérica estaba ubicada significativamente más al sur que en la actualidad. Se calcula que durante el Eoceno la CVC se encontraba a una latitud aproximada de 35°N (Smith et al., 1996). Esto implicaba directamente un régimen climático distinto, puesto que el territorio se encontraba en un área subtropical, especialmente teniendo en cuenta que el clima global eoceno era más cálido que el actual. Esta situación favoreció la formación de plataformas carbonatadas (Plaziat, 1975; Pujalte et al., 1989). La tectónica activa y

los cambios climáticos continuos ocurridos durante el Eoceno provocaron fluctuaciones del nivel del mar con respecto al continente. Así, se han registrado varias secuencias deposicionales a lo largo de la cuenca, en un contexto regresivo general debido al estrechamiento y la exhumación de la cuenca (Boillot & Malod, 1988; Barnolas & Pujalte, 2004; Fig. 1.13).

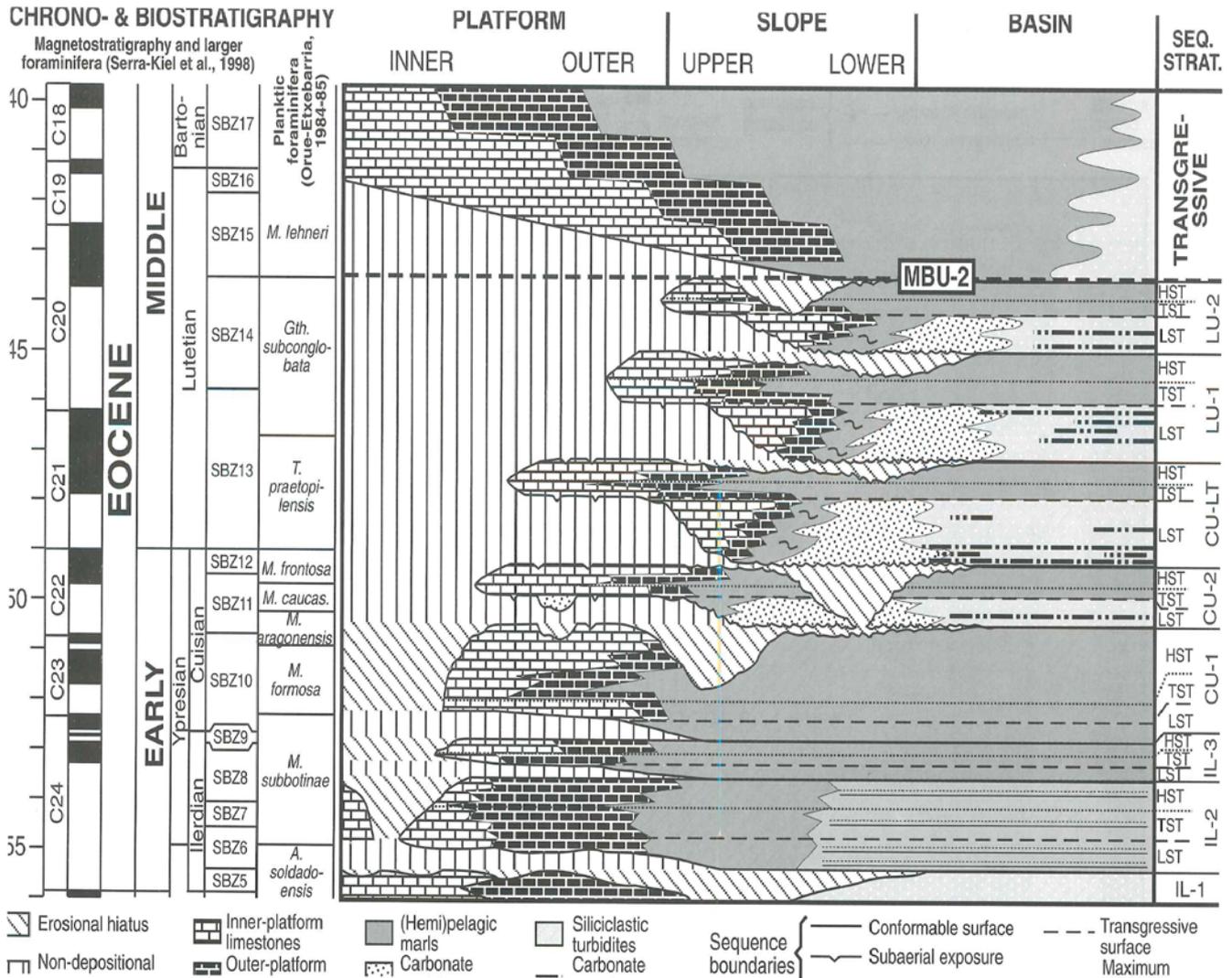


Fig. 1.13. Correlación y contacto lateral de las distintas facies que componen la cuenca Vasco-Cantábrica eocena (Pujalte et al., 2000).

1.3.2. AMBIENTES SEDIMENTARIOS EN EL EOCENO INFERIOR-MEDIO

La situación tectónica de la CVC durante el Eoceno inferior era relativamente estable. Fases de compresión previas habían afectado a la región Pirenaica, pero los ambientes sedimentarios en la CVC no sufrieron deformaciones tectónicas ni desplazamientos significativos durante el Eoceno inferior (Pinet, 1987; Pujalte et al., 2000). En cambio, el Eoceno medio conoció una acentuación de la compresión que provocó el estrechamiento de la cuenca de este a oeste (Plaziat, 1981; Pujalte et al., 2002; Payros et al., 2016). A consecuencia de ello, las localidades más orientales emergieron y los depocentros se fueron desplazando hacia el oeste. En las facies se intercalaron cada vez más depósitos de carácter tectosedimentario, producidos por la removilización de los sedimentos dentro de la cuenca a consecuencia de pulsos tectónicos (Pujalte et al., 2000; Payros et al., 2007). Solo en la parte final del Eoceno medio ocurrió una atenuación temporal de la actividad tectónica acompañada de una transgresión suprarregional, conocida como “transgresión Biarritzense” (Plaziat, 1981; Pujalte et al., 2002).

En términos generales, la CVC se dividía en una zona marina profunda en el noreste y un margen continental somero en el sur, compuesto por plataformas carbonatadas biogénicas y con influencia continental moderada o alta (Fig. 1.14). Ambos ambientes estaban separados por un talud, donde ocasionalmente se producían deslizamientos y corrientes de turbidez que aportaban material somero a la cuenca profunda (Pujalte et al., 1993, 1994, 2002; Payros, 1997; Payros et al., 2016).

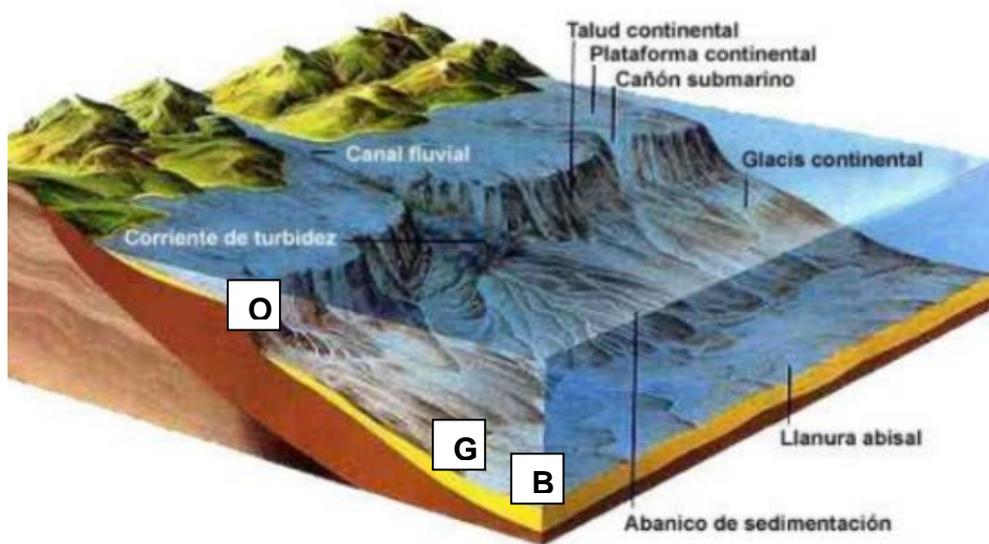
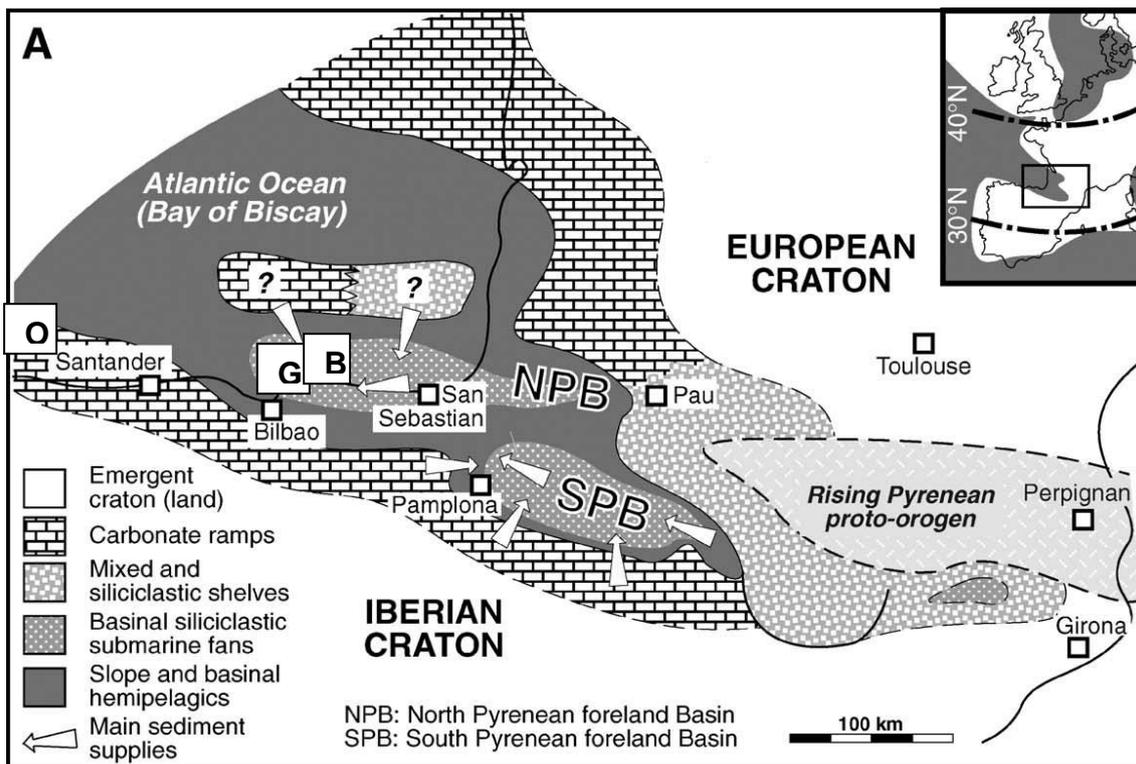


Fig. 1.14. Arriba, estructura de la cuenca Vasco-Cantábrica en el Eoceno inferior-medio y distribución geográfica de distintos ambientes sedimentarios (Payros et al., 2006). Abajo, ilustración de un margen continental genérico, donde se han indicado con las letras G (Gorrondatxe), B (Barinatxe) y O (Oyambre) las posiciones estimadas para las secciones analizadas.

Más en detalle, las zonas someras del margen meridional de la CVC se caracterizaban por una baja pendiente y la penetración de la radiación solar hasta el fondo marino. Así, estas zonas eran idóneas para la precipitación del carbonato, por lo

que se desarrollaban rampas carbonatadas (Pujalte et al., 1994, 2000, 2002; Payros, 1997; Payros et al., 1996, 2009a, 2010). La gran cantidad de organismos que habitaban en los mares someros eran los principales productores del sedimento, especialmente macroforaminíferos como *Alveolina* y *Nummulites* (Hines, 1983; Pujalte et al., 1993, 1994, 2000; Payros, 1997; Payros et al., 2010; Fig. 1.15). Actualmente vestigios de las rampas carbonatadas eocenas se hallan únicamente en el sur de la CVC, donde destacan los afloramientos de las sierras de Urbasa y Andía (Pujalte et al., 1994, 2000, 2002; Payros, 1997; Payros et al., 1996, 2009a, 2010), y en el extremo occidental (Hines, 1985; Serra-Kiel et al., 1998) rodeado por materiales de talud (Pujalte et al., 1994, 2000). En la mayor parte de la CVC las facies someras experimentaron una primera fase de progradación durante el Eoceno inferior y parte del medio, para retrogradar posteriormente hasta eventualmente desaparecer al comienzo del Eoceno superior (Pujalte et al., 1994, 2000, 2002; Payros, 1997; Payros et al., 1996, 2009a, 2010). Tan solo perduró el desarrollo de sistemas sedimentarios someros carbonatados en altos paleogeográficos del extremo noroccidental (Hines, 1985).

El talud que separaba las zonas marinas someras de las profundas estaba caracterizado por derrumbes y deslizamientos ocasionales. Debido a pulsos tectónicos o a procesos sedimentarios, los sedimentos de la parte distal de la plataforma somera se desestabilizaban y desplazaban al fondo del océano, donde se acumulaban formando depósitos de resedimentación, tales como debritas, slumps o turbiditas; ejemplos de tales depósitos pueden encontrarse en la actualidad en afloramientos del norte de Navarra, la costa de Bizkaia, y el extremo noroccidental de Cantabria (Pujalte et al., 1993, 1994, 1997, 2000, 2002; Payros et al., 1999, 2003, 2006, 2007, 2015b). Cuando la actividad cesaba, se acumulaban calizas y margas hemipelágicas, hasta la siguiente llegada de depósitos de resimentación. En algunas zonas, tales como la sección de Oyambre (Cantabria) se ha demostrado que la alternancia caliza-marga respondía a los ciclos orbitales de Milankovitch (Martínez-Braceras et al., 2017; Intxauspe-Zubiaurre et al., 2018b): las calizas se acumulaban en periodos de estratificación oceánica y poca llegada de aguas continentales al océano, mientras que las margas se formaban mediante la mezcla de precipitado carbonatado marino y el aporte de material terrígeno fino procedente del continente, debido a la intensificación del ciclo hidrológico durante hemicyclos de estacionalidad amplificada (Martínez-Braceras et al., 2017; Intxauspe-Zubiaurre et al., 2018b).

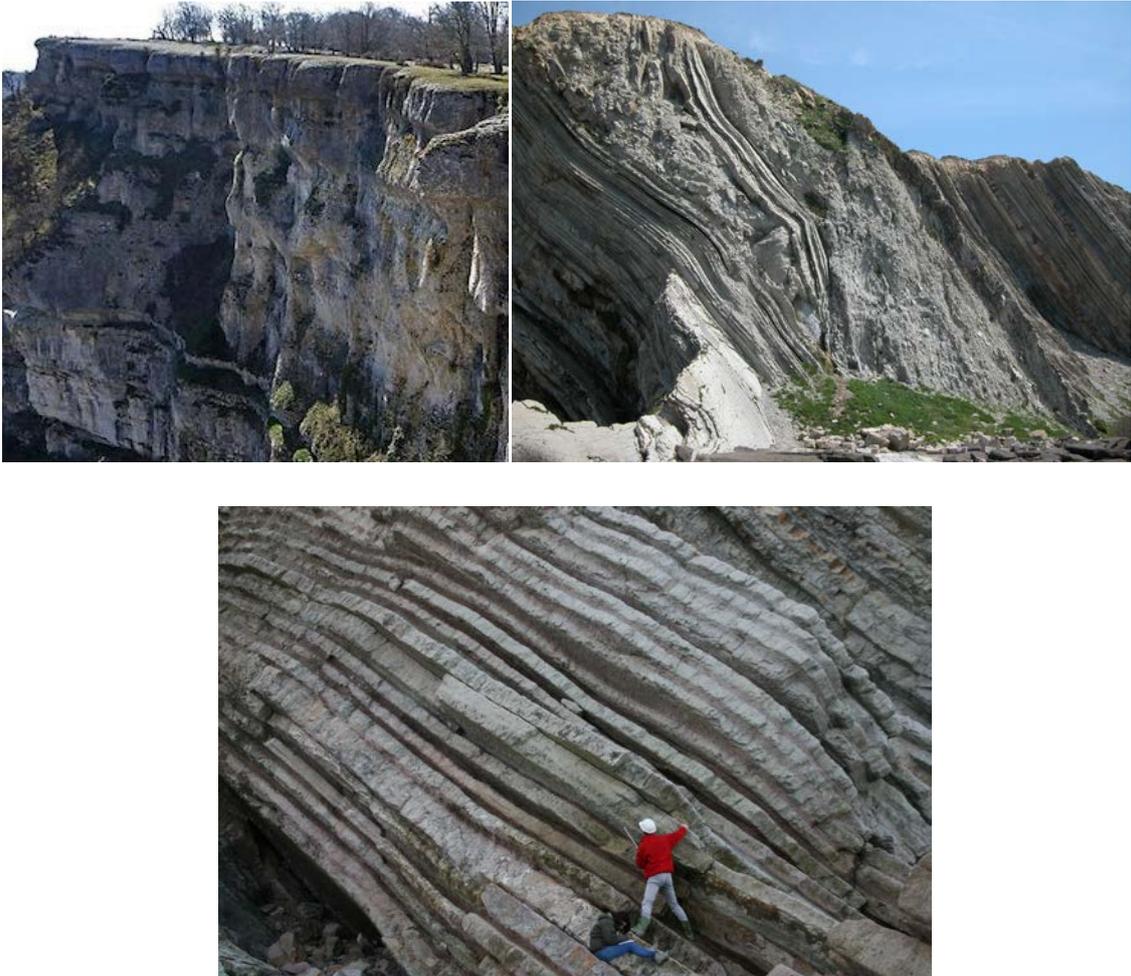


Fig. 1.15. Fotografías de afloramientos que muestran los materiales eocenos acumulados en distintas profundidades de la cuenca Vasco-Cantábrica. Plataforma carbonatada de la Fm Urbasa-Andía (www.objetivogipuzkoa.diariovasco.com), slump del talud en Punta Galea (Payros et al., 2006; Fig. 6A), y alternancia caliza-marga de la llanura abisal de la sección de Atxabiribil en Sopela (Martínez-Braceras et al., 2017, Fig. 3A).

Finalmente, algunas zonas del fondo de la cuenca también se caracterizaban por la alternancia de margas y calizas controladas por ciclos orbitales. Ejemplos de sucesiones de este tipo se han descrito en el Eoceno inferior de las playas de Itzurun (Zumaia, Gipuzkoa; Dinarès-Turell et al., 2002) y Atxabiribil (Sopela, Bizkaia; Martínez-Braceras et al., 2017), donde la alternancia litológica se produjo por variaciones en la producción de carbonato pelágico en respuesta a cambios cíclicos en la temperatura del agua. Otros ejemplos proceden del tránsito Eoceno inferior-medio de la playa de Gorrondatxe (Getxo, Bizkaia), donde la alternancia litológica estuvo controlada por fluctuaciones cíclicas en la tasa de dilución del sedimento pelágico con

sedimento terrígeno (Payros et al., 2009b, 2011; Payros y Martínez-Braceras, 2014; Martínez-Braceras et al., 2017). No obstante, la acentuación de la deformación tectónica a lo largo del Eoceno produjo el transporte de material arenoso hasta las profundidades de la cuenca a consecuencia de corrientes de turbidez. Como resultado, turbiditas de composición siliciclástica son abundantes en las sucesiones de fondo de cuenca y aumentan en número, espesor y granulometría a medida que se asciende en la serie. Ejemplos de ellos pueden encontrarse en afloramientos de las costas de Gipuzkoa y Bizkaia (Kruit et al., 1972; Van Vliet, 1978; Pujalte et al., 2000; Payros et al., 2006).

Los materiales estudiados para este trabajo se enmarcan en diferentes contextos paleogeográficos. Así, la sección del Eoceno inferior estudiada en el acantilado de la playa de Barinatxe correspondía a un ambiente de fondo de cuenca con influencia de corrientes de turbidez diluidas (Payros et al., 2006, 2015a). Condiciones similares pueden deducirse también para la sección del tránsito Eoceno inferior-medio de Gorrondatxe (Payros et al., 2006, 2009a, 2009b, 2011; Payros & Martínez-Braceras, 2014; Martínez-Braceras et al., 2017). Sin embargo, la sección del Eoceno medio de Oyambre se acumuló en un ambiente de talud retrogradante que progresivamente aumentó de profundidad (Payros et al., 2015b). Más detalles sobre las características sedimentarias de cada sección y su significado paleoambiental serán dadas en sus capítulos respectivos.

CAPÍTULO II: NANOFÓSILES CALCÁREOS

- *¿Qué es un nanofósil calcáreo?*
- *Biología y ecología de los cocolitóforos*
- *Función de los nanofósiles calcáreos en la sedimentación del CaCO_3 .
Consecuencias ambientales*
- *Morfología de los nanofósiles calcáreos. Descripción de los grupos principales presentes en las secciones analizadas*
- *Información obtenida de los nanofósiles calcáreos en esta tesis*

2.1. ¿QUÉ ES UN NANOFÓSIL CALCÁREO?

Un nanofósil calcáreo es el caparazón calcítico fosilizado, o parte de él, de 1-50 μm , producido por un alga unicelular marina, generalmente del grupo de los Cocolitóforos (Perch-Nielsen, 1985a; Roth, 1994), o bien por seres similares a estos en cuanto a estructura y talla. Los cocolitóforos, también llamados cocolitofóridos, son seres unicelulares eucariotas y autótrofos, constituidos por una parte orgánica (la célula misma) y un caparazón calcítico que la envuelve (Isenberg et al., 1963; Fig. 2.1). Se incluyen, por lo tanto, en el grupo de los protofitas, protistas que realizan fotosíntesis. Todo el grupo está caracterizado por un flagelo largo, un apéndice de la célula llamado *haptonema* (Fig. 2.1). Este tipo de cola se enrolla en torno a la célula y se puede desenrollar en el momento que precise su uso, por ejemplo para adherirse a un sustrato, atrapar algún tipo de alimento, desplazarse, etcétera (Hibberd, 1980; Pienaar, 1994). Aparte de la *haptonema*, también constan de otros dos grupos flagelares que cumplen la función motriz y participan en la división celular (Billard, 2004). Todas las algas unicelulares dotadas de *haptonema* se incluyen en el grupo de los Cocolitóforos, clasificados científicamente en la Clase Prymnesiophyceae (Hibberd, 1976).

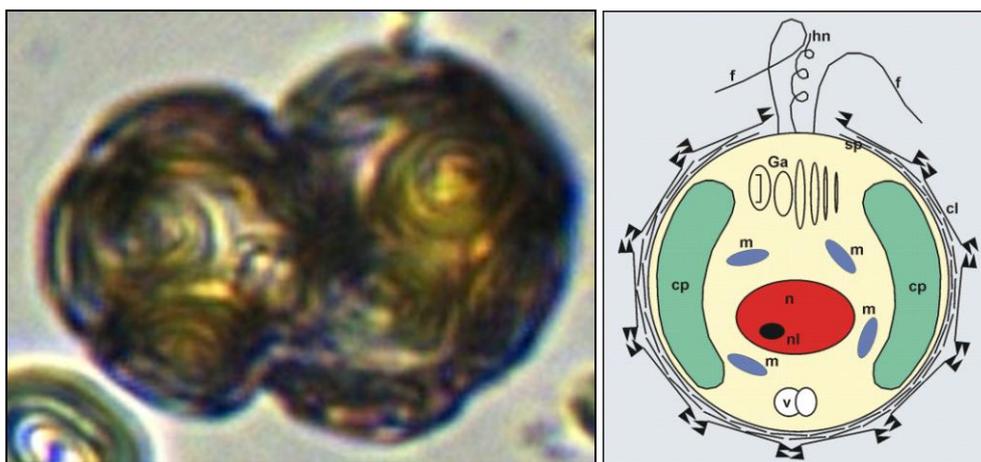


Fig. 2.1. Izquierda, aspecto general de la parte vital de un cocolitóforo (<https://www.mba.ac.uk/projects/seacells>). Derecha, esquema de la disposición del caparazón de un cocolitóforo entorno a la parte vital (<https://depositsmag.com/2016/02/05/coccoliths-tiny-fossils-with-immense-paleontological-importance/>).

Una característica de los cocolitóforos, es que muchas especies producen un caparazón de calcita que envuelve la parte orgánica de la célula. Tras su muerte y descomposición de la parte orgánica, el caparazón calcítico es lo único que se conserva entremezclado con el sedimento del fondo marino, y cuando éste se litifica, el caparazón pasa a ser un fósil. También existen otros grupos de seres unicelulares que producen caparazón calcítico de una talla y estructura parecida a la de los cocolitóforos, como algunos taxones de dinoflagelados, a pesar de que la mayoría de los individuos de este grupo producen caparazón orgánico (Janofske, 1996). El término nanofósil calcáreo incluye a todos los restos fósiles calcíticos entre 1 y 50 μm , la mayoría de ellas producidas por cocolitóforos (tanto los que tienen representante actual como los que no) o seres unicelulares de talla similar (e.g. dinoflagelados calcáreos), pero también otros restos calcáreos cuyo origen es actualmente incierto.

Un esqueleto completo de cocolitóforo está compuesto por varias piezas que se disponen entorno a la parte vital, y encajan entre sí formando la estructura denominada cocosfera (Westbroek et al., 1989; Monteiro et al., 2016; Fig. 2.1). Cada una de las piezas se llama cocolito. En muchos casos las piezas son de forma circular o elíptica, con una apariencia parecida a la de un escudo o disco, pero también existen cocosferas cuyas piezas son de forma poligonal, de arista etcétera. Además, algunos grupos de cocolitóforos y otros seres marinos (como los dinoflagelados) producen esqueletos que no envuelven la célula, o no forman piezas que encajan entre sí, es decir, no forman cocosferas. Los restos fósiles de estos individuos se llaman nanolitos; los hay de formas cilíndricas, de estrellas, de rosetas, poligonales, de espinas rectas, de espinas torcidas, tubulares, cónicas, trigonales, tetragonales, etcétera. El término nanofósil calcáreo incluye tanto a cocosferas completas, como a todos los cocolitos y nanolitos que hayan sido sedimentados.

El tamaño de una cocosfera varía de 3 a 40 μm (Brand, 1984; Perch-Nielsen, 1985a), y su masa media es de 8 pg (8×10^{-12} g; Steinmetz, 1994a). Los cocolitos miden entre 1 y 25 μm de diámetro o de longitud (Perch-Nielsen, 1985a). Cada cocolito está compuesto por microcristales que se denominan elementos. Los holococolitos son nanofósiles calcáreos compuestos por elementos exactamente iguales. Estos elementos suelen ser muy pequeños (0.1 μm) y de forma de romboedro, prisma hexagonal, o ambas (Siesser & Winter, 1994; Fig. 2.2). En cambio, los heterococolitos tienen una amplia gama de tipos de elementos: romboidales, prismáticos, tabulares, prismas hexagonales, poliedros

irregulares... Cada tipo se coloca en una posición concreta del cocolito (Black, 1963; Schlanger & Douglas, 1974; Broecker & Clark, 1999; Fig. 2.2).

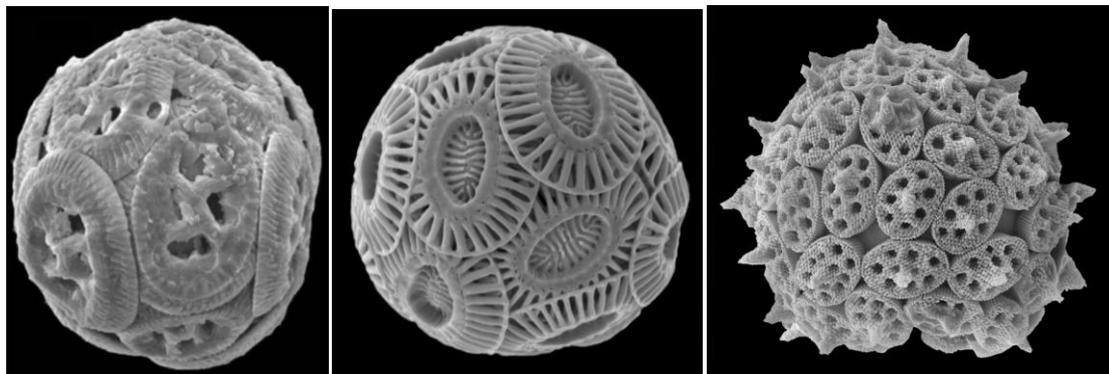


Fig. 2.2. Comparación de piezas de nanofósil calcáreo de tipo heterococolito (izquierda y centro) y holococolito (derecha) (<http://www.mikrotax.org/Nannotax3/index.php?dir=Coccolithophores>).

Existen varias teorías acerca de la función de la ccosfera. En primer lugar, el caparazón sirve para evitar que los depredadores, como los protozoos, los digieran y lleguen a engullir su parte vital (Honjo & Roman, 1978; Sournia, 1982). También puede ejercer como protección a bacterias o virus que suelen infectar a los cocolitofóridos (Sikes & Wilbur, 1982). La acumulación de calor es otra de las teorías, puesto que, debido a la estructura de la calcita, la luz que atraviesa los cocolitos puede ser refractada, de tal manera que puede calentar el interior de la ccosfera, permitiendo que los cocolitóforos puedan habitar a mayor profundidad que otros seres fotosintéticos marinos (Young, 1994). Asimismo, la ccosfera puede actuar como protectora de los rayos ultravioleta (Paasche, 1968). Por último, se piensa que la cantidad de los cocolitos de la ccosfera puede afectar en la flotabilidad del individuo, y por lo tanto, un cocolitóforo puede precipitar más cocolitos para aumentar el peso y descender en la columna de agua, o deshacerse de algunos de ellos para ganar flotabilidad y ascender (Paasche, 1962; Smayda, 1970).

2.2. BIOLOGÍA Y ECOLOGÍA DE LOS COCOLITÓFOROS

Hoy en día, los cocolitóforos son exclusivamente marinos. El agua salada ha sido su hábitat principal desde su aparición, aunque hayan existido casos particulares en los que han habitado en mares interiores con menor salinidad o mayor salinidad de la habitual (Winter, 1982; Perch-Nielsen, 1985a; Roth, 1994). A día de hoy viven en competición con otros seres unicelulares autótrofos, entre las cuales destacan las diatomeas y los dinoflagelados (Margalef, 1978; Round et al., 1990; Fig. 2.3).

Según la información del registro geológico, la diversidad de los cocolitóforos en periodos como el Cretácico y el Eoceno era mayor que la actual, debido a que una mayor temperatura, contenido en nutrientes y la estructura de los océanos eran más favorable para su proliferación (Perch-Nielsen, 1985a; Brand, 1994). Debido a la necesidad de realizar la fotosíntesis, los cocolitóforos viven en la zona fótica, es decir, en los 200 m superficiales de la columna de agua, exclusivamente en la capa mixta o masa de agua superficial, por encima de la termoclina (Perch-Nielsen, 1985b).

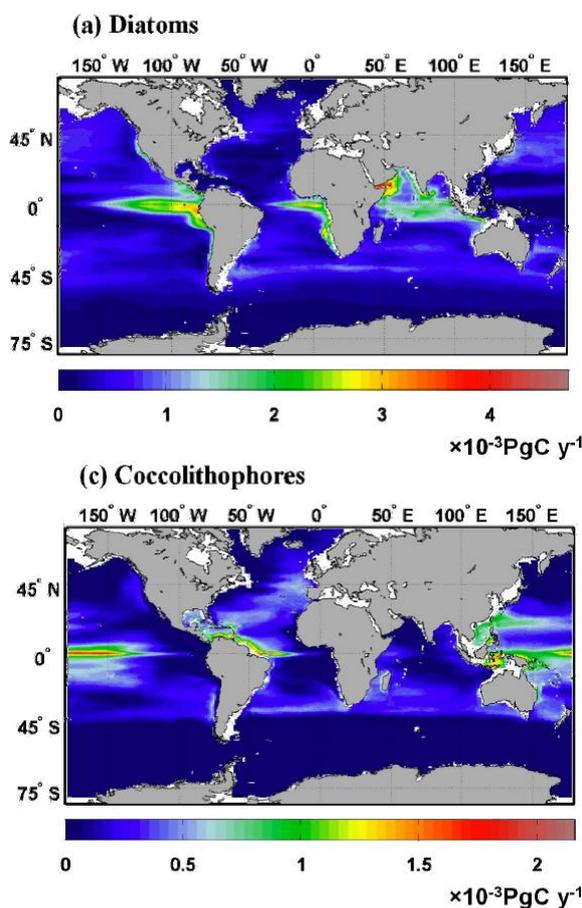


Fig. 2.3. Distribución de cocolitóforos y diatomeas en los océanos actuales (Rousseaux & Gregg, 2014).

2.2.1. FUENTES DE ENERGÍA

La fuente de energía principal de los cocolitóforos es la luz (fotosíntesis), aunque hay algún indicio de que algunas especies puedan también funcionar como heterótrofos (Parke & Adams, 1960; Paasche, 1968). El CO₂ y la energía lumínica son utilizados en los cloroplastos para crear energía (moléculas de ATP) y compuestos orgánicos que serán utilizados para la respiración en las mitocondrias. Asimismo, necesitan varios nutrientes para ser utilizados en sus orgánulos y cumplir sus funciones vitales. Los nutrientes indispensables para los cocolitóforos son el nitrógeno (obtenido mediante la absorción de moléculas inorgánicas como el amonio, nitratos y nitritos), el fósforo (fosfatos y fosfatos orgánicos) y metales como el hierro, el zinc y el manganeso (Brand, 1984). Los nutrientes provienen en gran medida del afloramiento de aguas profundas (*upwelling*). La *nutriclina* es una profundidad en la que el contenido en nutrientes cambia significativamente. En aguas superficiales la mayor cantidad de nutrientes es ingerida por los seres vivos, de modo que la nutriclina marca sobre todo la profundidad a la que no llegan esos seres vivos (Flores & Sierro, 2013). En general, la nutriclina y la termoclina suelen encontrarse a profundidad similar.

La luz es determinante para el metabolismo de los cocolitóforos. Sobre todo en altas latitudes, con periodos estacionales en los que el día es más largo y pueden realizar la fotosíntesis y calcificar para generar su caparazón, los cocolitóforos tienden a generar eclosiones (*blooms*), durante periodos cortos en los que se reproducen de forma masiva (Brand & Guillard, 1981; Miller, 2004), llegando a aumentar 1000 veces su población. La luz juega un papel más determinante que los nutrientes, puesto que no es necesaria una gran cantidad de nutrientes para generar una eclosión. En cambio, las eclosiones de los dinoflagelados y las diatomeas están más ligadas a la eutrofización del entorno. Los cocolitóforos pueden eclosionar también en épocas de alta llegada de nutrientes, sea por la estratificación de las aguas o por el incremento de la descarga de material continental a los océanos, por ejemplo en épocas de deshielo primaveral (Thompson & Schmitz, 1997; McGonigal & Wise, 2001; Taylor & Macquaker 2011). No todas las especies eclosionan, pero aquellas que lo hacen llegan a dar un color blancuzco al agua, debido a la cantidad de especímenes que se genera en un pequeño espacio, y a que los pigmentos fotosintéticos son de color verde. Estas eclosiones se pueden ver desde el espacio como una gran mancha (Holligan et al., 1983; Brown & Yoder, 1994; Fig. 2.4).



Fig. 2.4. Característica eclosión de *Emiliania huxleyi* al oeste de Bretaña
(<https://news.science360.gov/obj/pic-day/69dbe579-6175-44df-8a38-49db9f1a2986/ehux-bloom-space>).

2.2.2. REPRODUCCIÓN

La reproducción los cocolitóforos puede darse mediante la mitosis o la meiosis, dependiendo de lo que sea más conveniente según las condiciones ambientales (Leadbeater, 1971). En la mitosis, la célula crea una copia de sí misma, y tanto la parte orgánica como la cocsfera se dividen en dos. En cambio, en la meiosis la célula madre se divide en cuatro individuos, cada uno con la mitad del material genético de la célula madre. Aquellos que contienen la mitad del material genético se llaman células haploides, y necesitan juntarse con otro haploide para crear una célula con el material genético completo, llamado diploide. Las fases diploides y haploides de un cocolitóforo se alternan según las condiciones del entorno (Leadbeater, 1971; Fig. 2.5). En la fase haploide la célula es motil y puede desplazarse en la masa de agua usando sus flagelos (Mjaaland, 1956). Las células diploides no son motiles; permanecen en suspensión en la

masa de agua, a merced de las corrientes oceánicas (Parke & Adams, 1960). Se cree que pueden desplazarse aumentando o disminuyendo su peso mediante la producción o la liberación de los cocolitos, o expulsando moléculas gaseosas a modo de sifón (Young, 1994). Las fases haploides y diploides están directamente relacionadas con el tipo de cocolito o nanolito que mineralizan. En la fase haploide, la célula bien puede no generar ningún esqueleto (como en el caso del grupo Nöelaerhabdaceae cuyas células haploides carecen de caparazón), o bien generar holococolitos, más sencillos cristalográficamente (Young et al., 2005). En cambio, en la fase diploide se generan heterococolitos, que requieren más tiempo para mineralizar pero son más resistentes y estables a las condiciones marinas (Young et al., 2005). Existen algunos taxones de heterococolitos y de holococolitos que han sido hallados en la misma cocosfera, por lo que han podido relacionarse a un mismo taxón (Young et al., 2005; Frada et al., 2009). Sin embargo, como es difícil encontrar un esqueleto fósil completo, muchos holococolitos aun no han podido ser relacionados con un heterococolito, y existe la posibilidad de que algunos cocolitóforos únicamente produzcan holococolitos, tanto en la fase haploide como en la fase diploide.

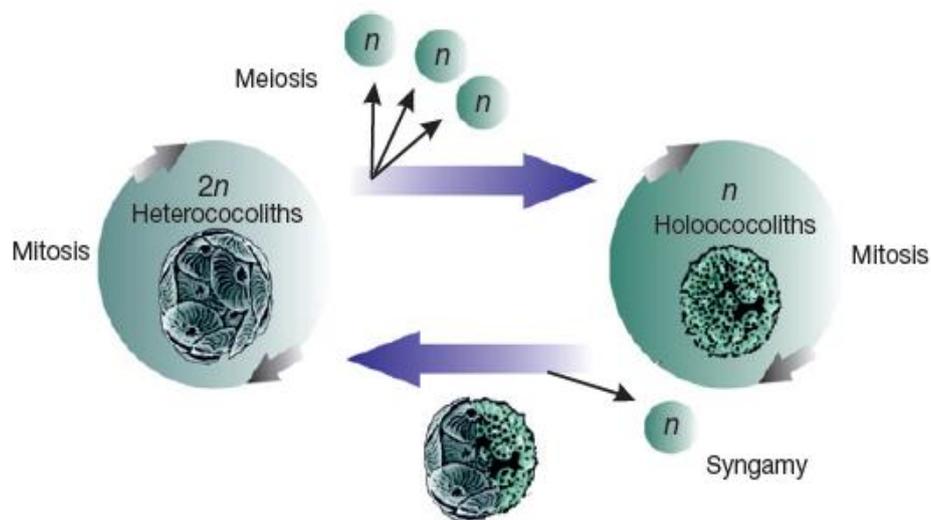


Fig. 2.5. Reproducción de los cocolitóforos: fases diploides con la cocosfera de heterococolitos ($2n$ = cromosomas duplicadas) y haploides con la cocosfera de holococolitos (n), modificado de Geisen et al. (2002) y Young et al. (2003).

2.2.3. PRODUCCIÓN DEL C ORGÁNICO

Los cocolitofóridos, como organismos autótrofos, se caracterizan por absorber moléculas inorgánicas que contienen carbono (C), como el CO₂, y producir moléculas orgánicas, moléculas creadas por un ser vivo, que contienen C, mayoritariamente glúcidos monosacáridos o polisacáridos (Marlowe et al., 1984; Siesser & Winter, 1994; Stoll et al., 2001; 2002; Henderiks & Pagani, 2008). Todos los seres heterótrofos se alimentan de seres autótrofos para poder obtener las moléculas orgánicas que estos han generado. Por lo tanto, los cocolitóforos son el alimento de los seres unicelulares heterótrofos o protozoos, que oscilan entre 20 y 200 µm (Margulis et al., 1990; Calbet & Landry, 2004). Posteriormente serán seres pluricelulares heterótrofos los que se alimenten de protozoos, y así continuará toda la cadena trófica. En conclusión, los cocolitóforos son la base de la cadena trófica, y su actividad es fundamental para la vida en los océanos (Johannes & Satomi, 1966; Westbroek et al., 1994; Rost & Riebesell, 2004).

2.2.4. MODO DE VIDA

En la actualidad, distintos tipos de cocolitofóridos están habituados a distintos ambientes y formas de vida (Young, 1994; Young et al., 2005). Para caracterizar las afinidades ecológicas de las especies se utilizan distintos términos (Guillard & Kilham, 1977; Margalef, 1978; Kilham & Kilham, 1980; Harris, 1986; Kilham & Hecky, 1988). El término *k-estratega* se usa para especies que habitan ambientes peculiares, difíciles para la proliferación de la vida por tener un clima relativamente extremo, pero estables. Estos suelen ser ambientes cálidos, tranquilos y de pocos nutrientes (oligotróficos), en ocasiones relacionados con alta salinidad, como los mares tropicales abiertos. Debido a su necesidad de especialización, las cocosferas de los k-selectivos suelen ser sofisticadas, y su reproducción lenta. El término *r-estratega* se refiere a especies habituadas a ambientes de muchos cambios ambientales, con mucha mezcla de aguas, generalmente ricas en nutrientes (eutróficas), como las zonas de *upwelling* o mucha descarga continental. Son menos sofisticadas morfológicamente y de tamaño pequeño, ya que están especializados a eclosionar y a reproducirse en masa en épocas favorables (ver apartado 2.2.1). El término *cosmopolita* se usa para especies que pueden habituarse a cualquier tipo de ambiente. Y el término *oportunista* se refiere a aquellas especies que

aumentan en número cuando las demás especies disminuyen, y quedan libres los nichos ecológicos.

Actualmente los cocolitóforos se encuentran en mares de todas las latitudes, pero su diversidad es mayor en bajas latitudes. La mayoría de los cocolitóforos actuales habitan mares cálidos de baja latitud (Brand, 1994), aunque unas pocas especies como *Coccolithus pelagicus*, están adaptados a altas latitudes y viven a bajas temperaturas de hasta 2°C (McIntyre & Bé, 1967). Habitan mares polares junto con las diatomeas, salvo en épocas glaciales cuando tienden a migrar hacia latitudes tropicales (McIntyre, 1967; Roth, 1994). Los cocolitóforos abundan sobre todo en zonas lejanas al continente, en océano abierto, pero también tienen una alta diversidad en zonas hemipelágicas o de margen continental (Perch-Nielsen, 1985a; Brand, 1994; Fig. 2.6). Los mares interiores y plataformas están habitados sobre todo por diatomeas (Okada & Honjo, 1973; 1975; Fig. 2.3).

Los cocolitóforos, en general, no tienen preferencia especial respecto a la salinidad, dado que pueden encontrarse en salinidades de entre 11 y 41 ppt, llegando incluso a vivir en el mar Muerto con una salinidad de 250 ppt (Winter, 1982; Brand, 1984). *Gephyrocapsa* es el género más cosmopolita, ya que abarca la mayor extensión geográfica de todos los cocolitóforos, encontrándose en todos los océanos y márgenes continentales de baja y mediana latitud (McIntyre et al., 1970; Chen & Sieh, 1982; Winter, 1982; Okada, 1984). *Emiliania huxleyi* también abarca mucho territorio, pero está más ligado a ambientes eutróficos y a la mezcla de aguas (Okada & Honjo, 1973; 1975). Esta última especie se especializa en eclosionar en épocas de deshielo primaveral cuando el aporte continental incrementa y los nutrientes abundan, que es cuando realizan las eclosiones, llegando incluso a no dejar pasar la luz a las profundidades (Hulburt, 1967; Marshall, 1976; Mitchell-Innes & Winter, 1987; Winter, 1985; Balch et al., 1991). Por ello, en épocas de deshielo *Emiliania huxleyi* puede habitar mares polares (McIntyre & Bé, 1967). Esta especie también habita mares internos como el mar Negro o el mar de Aqaba (Winter et al., 1979; Roth, 1994). Por último, existen especies k-selectivos que están habituadas a climas cálidos tropicales y habitan en océano abierto en bajas latitudes, como *Calcidiscus leptoporus*, *Umbilicosphaera sibogae* o *Discosphaera* (Hulburt, 1963; Okada & Honjo, 1973; 1975). Al vivir en ambientes oligotróficos, su reproducción es más lenta que la de los r-selectivos (Brand & Guillard, 1981).

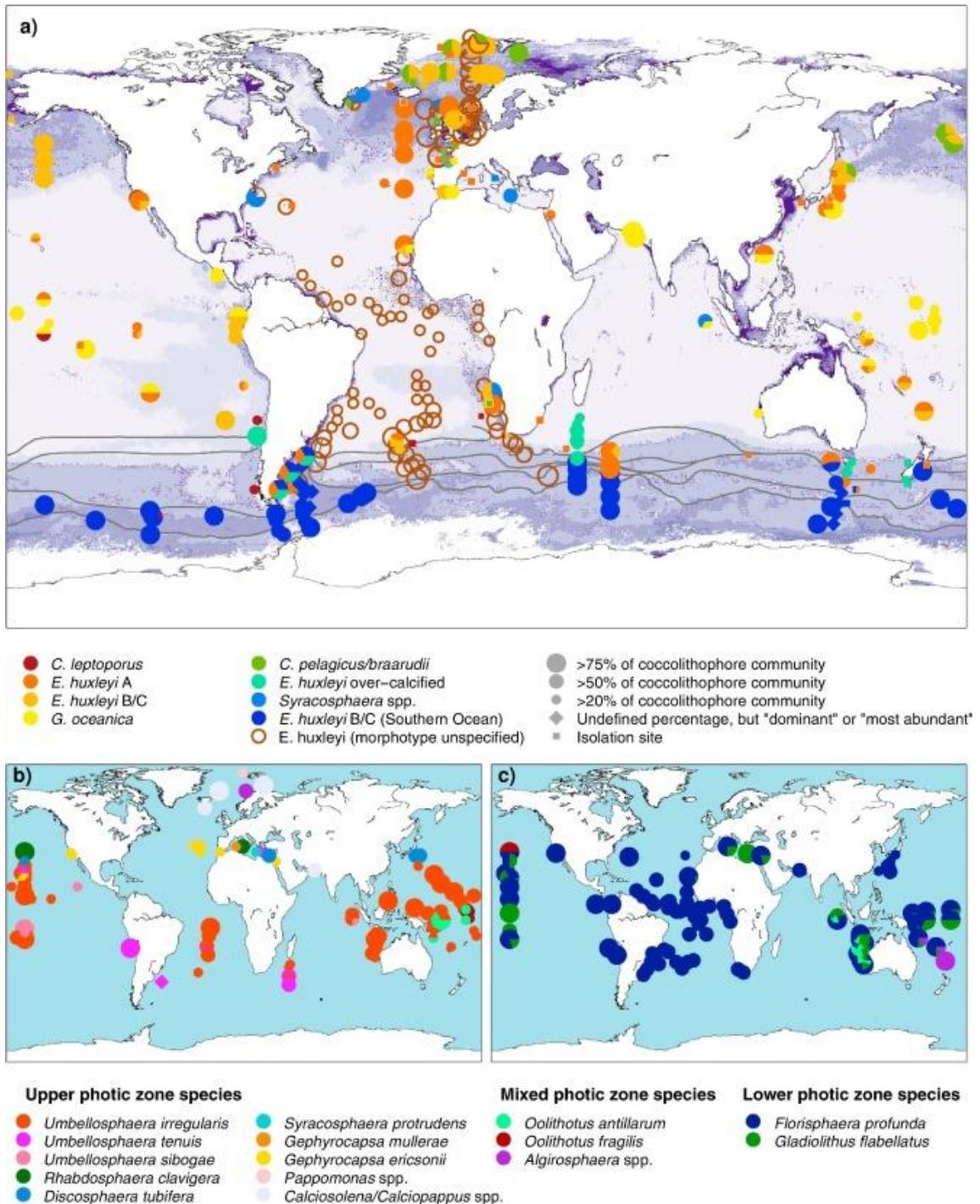


Fig. 2.6. Distribución geográfica de tipos de cocolitóforos actuales (Krumhardt et al., 2017). (a) Distribución de los grupos principales de la zona fótica superior (el tamaño del símbolo indica la proporción que marca esa especie respecto a todos los cocolitóforos de esa zona). (b-c) Distribución de las especies de la zona fótica media e inferior, respectivamente.

También existen géneros especializados en vivir a unas mayores profundidades, en la zona fótica media o inferior, entre 100 y 200 m. Están adaptados a realizar la

fotosíntesis con rayos de luz de mayor longitud de onda, que se adentran a mayor profundidad, y así, estos taxones de mayor profundidad habitan las zonas inferiores a la nutriclina, tienen menos competencia en cuanto a la disponibilidad de nutrientes, y también evitan depredadores de la zona fótica superior (Smayda, 1970; Flores & Sierro, 2013). Entre ellos se encuentran *Florisphaera*, y *Anthosphaera*, que conviven con el dinoflagelado calcítico *Thoracosphaera*. En cambio, otros géneros como *Coccolithus*, *Gephyrocapsa* o *Emiliana* pueden habitar solo en la zona fótica superior debido a su dependencia a la fracción de luz de longitud de onda corta (Honjo & Okada, 1974; Honjo, 1977; Sournia, 1982; Venrick, 1982; Fig. 2.6). En concreto, los dos últimos están habituados a reproducirse con rapidez cuando hay un ascenso en la cantidad de nutrientes. Por lo tanto, necesitan calcificar rápido y, para ello, alta intensidad de la luz, por lo que están obligados a habitar en los metros superiores de la columna de agua.

Por otro lado, algunos géneros como *Braarudosphaera*, al igual que el dinoflagelado *Thoracosphaera*, son oportunistas y aumentan en número en zonas donde otros grupos están ausentes (Schiller, 1930; Deflandre, 1947; Romein, 1982). En concreto, *B. bigelowii* está ligado a márgenes continentales y mares internos como *lagoons*, pero hay que tener cuidado con este aspecto, puesto que en el pasado también habitó en océano abierto (Bukry, 1981; Lupi & Wise, 2006; Roth, 1974; 1994; Winter et al., 1979). En mares marginales, aparte de especies oportunistas, aparecen especies malformadas, sobre todo de *E. huxleyi*, a modo de adaptación a condiciones extremas como la alta salinidad en el mar Muerto (Roth, 1994; Legge et al., 2008). Por último, existen grupos cuya afinidad ecológica no está clara, puesto que habitan en zonas cuyas condiciones no son extremas, o bien especies del mismo género especializados en ambientes diferentes. Estos grupos se catalogan como *miscellaneous* (Young, 1994), entre las cuales destacan *Pontosphaera*, *Rhabdosphaera*, *Helicosphaera*, *Syracosphaera* o los holococolitos, pero todas ellas son minoría en abundancia.

2.2.5. ABUNDANCIA HISTÓRICA DE LOS COCOLITÓFOROS

Los coccolitóforos aparecieron por primera vez en el Triásico tardío, los nanofósiles calcáreos más antiguos se registraron a comienzos del Carniense, hace unos 230 Ma (Di Nocera & Scandone, 1977; Monteiro et al., 2016). Con una rápida diversificación, se

distribuyeron por todos los ambientes marinos y gozaron de una máxima abundancia en el periodo Cretácico, hasta una extinción masiva que provocó la desaparición del 98% de las especies en el límite K/T, seguida de una gran recuperación desde el Paleoceno hasta el Eoceno, y bajadas importantes de diversidad hacia el límite Eoceno-Oligoceno y a partir de las últimas glaciaciones del Pleistoceno (Perch-Nielsen, 1985a; Brand, 1994).

2.3. FUNCIÓN DE LOS NANOFÓSILES CALCÁREOS EN LA SEDIMENTACIÓN DEL CaCO_3 . CONSECUENCIAS AMBIENTALES

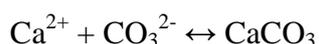
2.3.1. ACUMULACIÓN DEL CaCO_3 POR PARTE DE LOS NANOFÓSILES CALCÁREOS

El carbonato cálcico es el componente principal de muchos sedimentos marinos, junto a minerales de arcilla (Berger, 1976). A día de hoy se conocen grandes afloramientos de calizas por todo el mundo, correspondientes a los fondos marinos del pasado. Hasta el Triásico solo se producen grandes masas calcáreas en la plataforma y talud continental, donde arrecifes de corales, equinodermos y moluscos eran los únicos habitantes marinos que producían CaCO_3 (Kennett, 1982). Pero la aparición de los cocolitofóridos en el Carniense provocó un cambio drástico en la sedimentación marina. Empezaron a acumularse grandes cantidades CaCO_3 biogénico también en océano abierto, algo que jamás había ocurrido en la historia de la Tierra (Berger, 1976; Kennett, 1982; Bown et al., 2004; Ridgwell & Zeebe, 2005). En general, el carbonato pelágico procede de la acumulación de esqueletos de organismos muertos en la columna de agua, y posterior litificación. Los foraminíferos (protozoos con caparazón calcáreo) en un 10-

20% y los cocolitóforos en un 20-40% forman la mayor parte de sedimentos marinos profundos carbonatados (Steinmetz, 1991; 1994; Milliman, 1993; Milliman & Droxler, 1996; Ziveri et al., 1999). Al año se acumulan entre 80 y 120 Tmol (teramol) de CaCO_3 en el fondo marino gracias a la actividad de los cocolitóforos y los foraminíferos (Bramlette, 1958; Roth, 1986; Broecker & Clark, 2009).

2.3.2. PRODUCCIÓN DE COCOSFERAS

Los cocolitofóridos son capaces de producir su esqueleto continuamente durante su ciclo vital si las condiciones ambientales y la materia prima lo favorecen (Frankignoulle & Gattuso, 1993; Siesser & Winter, 1994). Dos posibles reacciones pueden ocurrir para que se genere carbonato cálcico (Weiss, 1974):



En primer lugar, los cocolitóforos absorben los componentes para la reacción de precipitación del CaCO_3 . Al parecer, la célula de un cocolitóforo está cargada negativamente en su interior y eso favorece que los iones de Ca^{2+} se adentren con facilidad a la célula. Más complicada es la entrada del anión bicarbonato (HCO_3^-) o el carbonato (CO_3^{2-}), dado que la membrana debe trabajar como bomba transportadora, utilizando energía para atrapar aniones en contra de las fuerzas eléctricas (Siesser & Winter, 1994; Raven & Crawford, 2012). Sin embargo, la energía obtenida en los cloroplastos y las mitocondrias es en general más que suficiente, y los nutrientes necesarios se adentran en la célula sin demasiado esfuerzo (Brand, 1984). A continuación, la secreción de elementos de CaCO_3 que formarán el cocolito/nanolito se realiza en el aparato Golgi, y no supone gasto energético alguno para el cocolitóforo (Ariovich, 1980; Broecker & Peng, 1982). De hecho, el aparato Golgi funciona como una base orgánica que toma la forma de un cocolito/nanolito, diferente en cada especie (Young, 1989). En esta base orgánica se nuclean los primeros elementos de CaCO_3 que formarán un cocolito/nanolito, y después los iones se adhieren a esa base, provocando un rápido crecimiento de los cristales (Fig. 2.7). Cuando el cocolito/nanolito está formado, puede quedar en el interior de la célula como esqueleto interno, o bien ser expulsado para formar el esqueleto externo. En el caso de los cocolitóforos que

producen cocosferas, todos los cocolitos se expulsan y se adhieren entre sí dando la forma a la cocosfera. Una cocosfera puede tener entre 6 y cientos de cocolitos, a veces suelen tener hasta tres capas de cocolitos (Monteiro et al., 2016). La producción es muy elevada una vez se comienza. Un individuo puede precipitar entre 1 y 2 cocolitos por hora (Monteiro et al., 2016). En el caso de la especie moderna *Emiliana huxleyi*, un único individuo puede construir toda la cocosfera en 12 horas (Ariovich, 1980; Brand & Guillard, 1981).

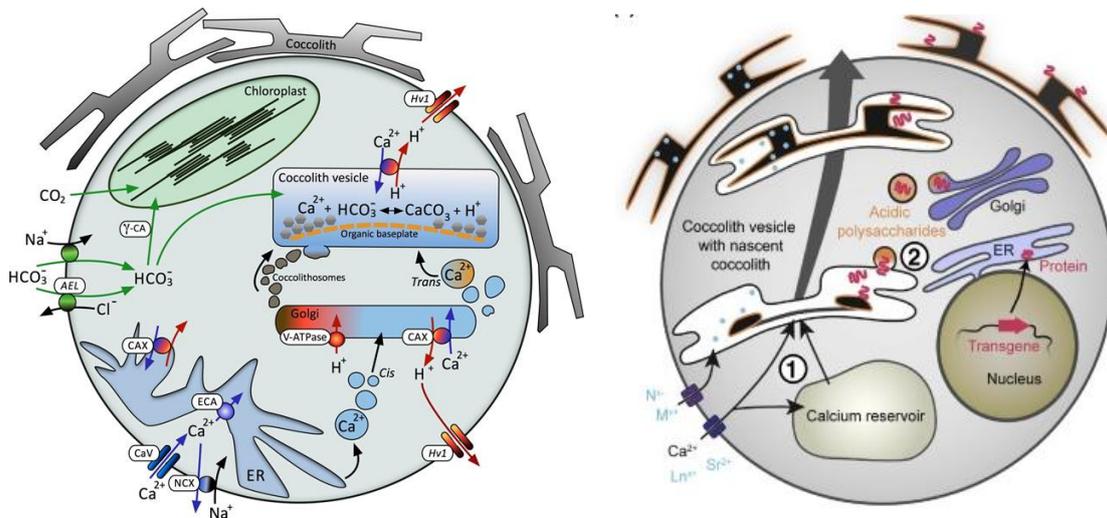


Fig. 2.7. Distintos esquemas sobre la producción de cocolitos dentro de la célula de un cocolitóforo (<https://www.mba.ac.uk/new-review-coccolithophore-cell-biology>; Skeffington & Scheffel, 2018).

2.3.3. SEDIMENTACIÓN

Un cocolitóforo puede desprender algunos de sus cocolitos/nanolitos durante su ciclo vital (Paasche, 1962). Sin embargo, la mayoría de los cocolitos/nanolitos se acumulan cuando el individuo muere y cae por decantación al fondo marino. Al ser tan ligeros, su velocidad de descenso oscila entre 0.28 y 1.3 m/día (Eppley et al., 1967; Smayda, 1970). En los meses o años que necesitan para depositarse en el fondo la cocosfera está a merced de las corrientes oceánicas y las turbulencias asociadas. Una cocosfera puede ser transportada con relativa facilidad, por lo que se calcula que el lugar de deposición puede encontrarse a 44-130 km de distancia horizontal desde el punto en el que murió el individuo (Steinmetz, 1994a). En cualquier caso, a menudo los cocolitos son ingeridos por depredadores, con lo cual las cocosferas se acumulan en agregados fecales junto a

otros materiales (Roth et al., 1975; Honjo & Roman, 1978; Fig. 2.8). La decantación a través de la columna de agua de los agregados formados por la unión de partículas inorgánicas y orgánicas se conoce como “marine snow” (Honjo, 1975; Silver et al., 1978; Shanks & Trent, 1980; Knauer et al., 1984). Estos agregados son más pesados que una cocsfera y descienden a una velocidad mucho mayor, 200 m al día, lo cual los convierte en el mecanismo de acumulación principal de los cocolitos (Honjo, 1975; Steinmetz, 1994a). Una vez en el fondo, los cocolitos quedarán a merced de las bacterias que descomponen los agregados fecales y de los procesos que pueden mezclar y retrabajar el sedimento (Honjo et al., 1982; Steinmetz, 1994a). Todos estos procesos tafonómicos hay que considerarlos antes de realizar cualquier tipo de interpretación paleoecológica con los nanofósiles calcáreos (Roth, 1994).

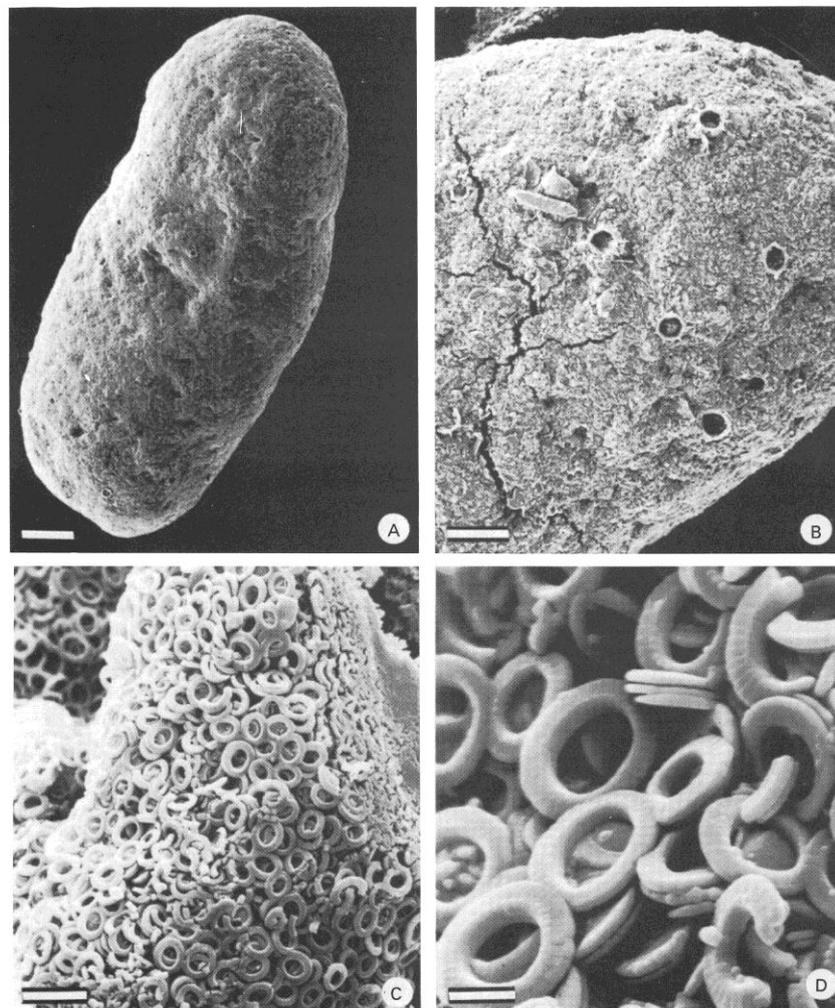


Fig. 2.8. Agregado fecal de un protozoo a diferentes escalas, donde se observa gran cantidad de cocolitos (Steinmetz, 1994a).

Un importante proceso que afecta a los cocolitos es la removilización de la calcita. Los procesos tafonómicos citados no cambian la forma original de los elementos. Sin embargo, si el equilibrio del CaCO_3 se altera, una parte o la totalidad de los cristales calcínicos puede disolverse, corroerse o más carbonato cálcico puede adherirse a los cristales iniciales, proceso conocido como recrecimiento. El proceso de disolución es fruto de la reacción inversa al de la formación de la calcita.



La disolución de la calcita tiene lugar cuando existe un incremento del CO_2 en el sistema. Para que se llegue a un nuevo equilibrio el CaCO_3 se disuelve, dando lugar a más Ca^{2+} y HCO_3^- , lo cual provoca la bajada del pH y favorece la disolución de los cocolitos (Ariovich, 1980; Raven & Crawford, 2012) mediante las siguientes reacciones:



La disolución se puede dar también debido a la subsaturación del calcio en el agua. El aporte de los ríos produce una alta alcalinidad y alta concentración del Ca^{2+} en las aguas superficiales, favoreciendo la precipitación del CaCO_3 . En cambio, cuando el cocolito desciende a las profundidades, la concentración del Ca^{2+} es mucho menor (agua subsaturada en calcio) y los cristales de los cocolitos tienden a disolverse para propiciar el equilibrio del entorno (Steinmetz, 1994a; Beaufort et al., 2011). Por consiguiente, ante un cambio en el quimismo del agua, sea por incremento del CO_2 , bajada del pH o subsaturación del calcio, los cocolitos se encuentran a menudo bajo los efectos de la disolución (McIntyre & McIntyre, 1971; Roth & Coulborne, 1982; Broecker, 1974; Honjo, 1975; Hassenkam et al., 2011; Fig. 2.9). Esto es un proceso típico del fondo marino, sobre todo si se encuentra bajo el CCD. Todo cocolito que llegue a dicha profundidad será disuelto por completo. Sin embargo, parte de la disolución ocurre también en la columna de agua, en el tiempo que tarda el cocolito en alcanzar el fondo marino (Honjo, 1976). Todo cocolito que llegue a dicha profundidad será disuelto por completo. Por otro lado, la degradación de la materia orgánica sedimentaria en mares marginales y zonas de poca profundidad también puede causar la bajada del pH y provocar la disolución de cocolitos (Gardner et al., 1983; Roth, 1994).

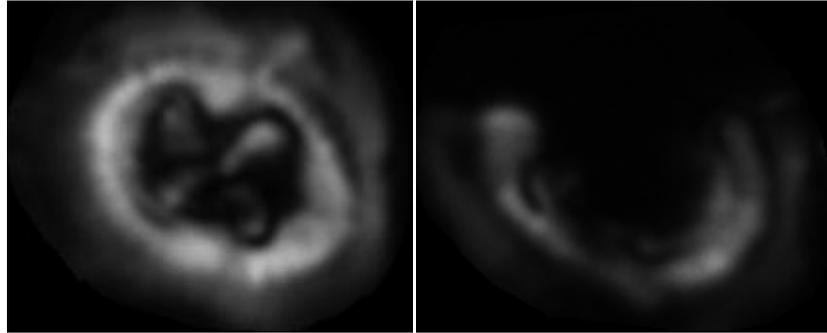


Fig. 2.9. Efectos de disolución la especie *Chiasmolithus solitus* (muestras GO-LU-105 y GO-LU-L de Gorrondatxe). A la izquierda, ejemplar preservado sin alteraciones; a la derecha ejemplar que por disolución ha perdido elementos.

Sea cual sea el origen de la disolución, todos los coccolitóforos son más resistentes a la disolución que algunos productores de calcita, como los foraminíferos (Roth, 1994). Sin embargo, la disolución afecta de manera distinta a diferentes coccolitóforos actuales, debido a la estructura de sus cristales. Especies como *Emiliania huxleyi*, *Coccolithus pelagicus*, *Gephyrocapsa oceanica*, *Calcidiscus leptoporus* y *Umbilicosphaera sibogae* son muy resistentes a la disolución, y son las últimas que quedan en las asociaciones cuando los taxones susceptibles a la disolución, como *Umbellosphaera* o los holococolitos, se disuelven (McIntyre & McIntyre, 1971; Geitzenauer et al., 1977; Roth & Coulborne, 1982; Dmitrenko, 1985). Se conoce que algunos taxones han sido disueltos porque han sido encontrados en secciones más someras de los mismos océanos (McIntyre & McIntyre, 1971; Roth & Coulborne, 1982; Gibbs et al., 2004; Raffi & De Bernardi, 2008).

Al existir una diferencia en cuanto al comportamiento de distintos grupos de coccolitóforos ante la disolución, hay casos en los que la disolución de algunos individuos provoca el recrecimiento de otros. No es raro encontrar sedimentos donde géneros como *Discoaster* se encuentran recrecidos y que varios otros géneros han desaparecido. El recrecimiento de cristales es el efecto contrario a la disolución. Bajo una sobresaturación del agua en calcio o una bajada en la concentración del CO_2 , el sistema procederá a la precipitación del CaCO_3 (Cole et al., 1987). Si esto ocurre, lo más probable es que la calcita cristalice sobre cristales previos, a menudo siguiendo la orientación del cristal original (Fig. 2.10). Este proceso suele afectar también a los cocolitos, que pierden su forma inicial y se hinchan, a veces llegando incluso a tal deformación que no se puede identificar la especie (Roth & Thierstein, 1972). Los

nanolitos son los elementos más proclives al recrecimiento, puesto que generalmente se componen de cristales de mayor tamaño. Entre ellos destaca *Discoaster*, constituido por nanolitos en forma de estrella, compuestos por elementos tabulares de varias micras de longitud colocadas radialmente, llamados asterolitos. Las puntas de los asterolitos toman distintas formas. Esta parte es la que más recrece, mostrando formas globosas o poligonales mientras que las originales acababan en punta o bifurcados. También es típico un recrecimiento hacia los lados de los asterolitos, llegando a cerrar todo el espacio entre los elementos y dando lugar a una masa casi uniforme (Fig. 2.10-2). *Braarudosphaera* es otro género proclive a la disolución. Su cocosfera consiste en placas pentagonales. El recrecimiento comienza en los vértices de los pentágonos, adjuntando una placa deformada y alargada, que puede llegar a ser más grande incluso que el propio nanolito pentagonal (Fig. 2.10-4).

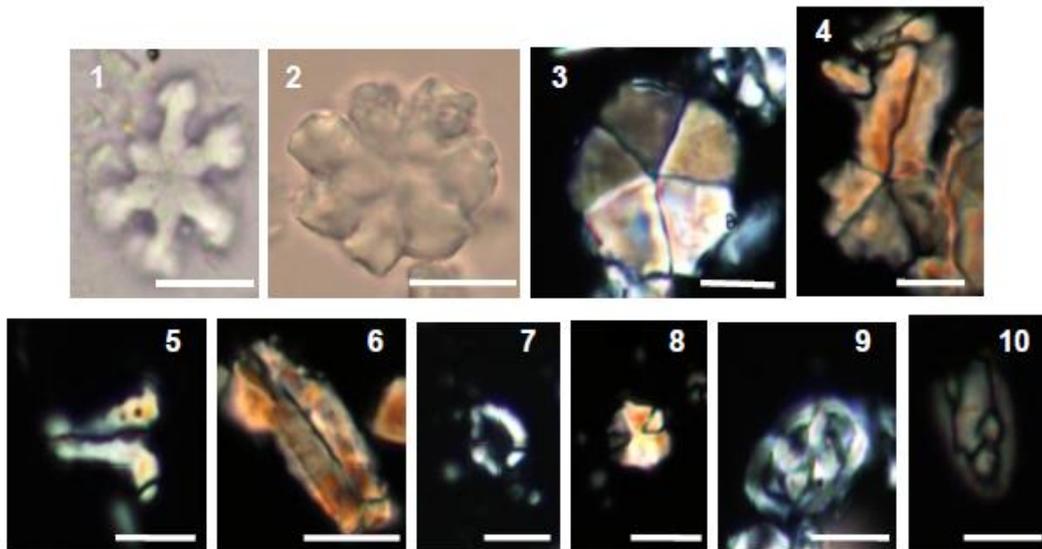


Fig. 2.10. Recrecimiento de nanolitos y cocolitos (Fotografías de la muestra OY-LU-024 de Oyambre) comparadas con las formas no recrecidas (Fotografías de la muestra GO-LU-143b de Gorrondatxe): (1) *Discoaster deflandrei* no recrecida; (2) *Discoaster deflandrei* recrecida; (3) *Braarudosphaera bigelowii* no recrecida; (4) *Braarudosphaera bigelowii* recrecida; (5) *Zygrhablithus bijugatus* no recrecida; (6) *Zygrhablithus bijugatus* recrecida; (7) *Lanternithus minutus* no recrecida; (8) *Lanternithus minutus* recrecida; (9) *Neococcolithes dubius* no recrecida; (10) *Neococcolithes dubius* recrecida. Barra de escala 5 μm .

Los holococolitos también tienden al recrecimiento, puesto que están compuestos por elementos pequeños y su estructura es homogénea. Los géneros como *Zygrhablithus* y

Lanternithus recrecen en todas direcciones, aunque predomina la dirección de los ejes del nanolito, a veces hasta tal punto que no puede distinguirse la forma original (Fig. 2.10-6,8). Los heterococolitos circulares o elípticos tienden menos al recrecimiento y son más susceptibles a la disolución. Los casos de recrecimiento suelen estar ligados a la sobresaturación del agua en carbonato cálcico y en este caso, los elementos de los cocolitos crecen más en todas las direcciones, dando cristales de forma parecida pero más grandes (Langer et al., 2013). Esto provoca que los elementos no encajen entre sí y que se creen cocolitos deformes con aspecto hinchado. Algunos heterococolitos también tienen cruces o barras en el área central, como es el caso de *Neococcolithes*. Al igual que los asterolitos de *Discoaster*, son cristales únicos y recrecen perpendiculares al eje principal, dando formas hinchadas a las barras (Fig. 2.10-10).

2.3.4. BOMBEO DE C ORGÁNICO Y DE CaCO_3 AL FONDO OCEÁNICO

Los cocolitóforos se depositan en grandes cantidades en el fondo oceánico, y lo que deposita puede ser tanto su parte vital como su caparazón calcáreo. De esta manera, los cocolitóforos participan en el bombeo del C orgánico y del CaCO_3 . El bombeo de C orgánico o bombeo biológico se define como la llegada de C orgánico al fondo de una cuenca por acumulación de las partes vitales de los seres vivos. Los cocolitóforos están en continuo riesgo de ser atrapados y digeridos por seres heterótrofos, pero al ser un grupo muy distribuido y abundante en los océanos y dado que su producción es continua, una gran cantidad de C orgánico llega a depositarse en el fondo marino, sobre todo en épocas de eclosiones. En caso de que no sufran disolución, oxidación o descomposición en la columna de agua o en el fondo marino, el C de sus partes vitales podrá sepultarse bajo sedimentos más jóvenes y pasar a formar las rocas (Winter & Briano, 1989). De esta manera, los cocolitóforos participan en el secuestro del C oceánico en la litosfera o en el fondo marino. Esto provocará que parte del C de la atmósfera sea absorbida por los océanos, y con el tiempo pase también a la litosfera (Klaas & Archer, 2002; Ziveri et al., 2007).

Por otro lado, el bombeo de carbonato es la acumulación de CaCO_3 por la deposición de caparazones calcínicos de los seres vivos. Dado que la parte vital de los organismos

es fácil de descomponer, en el mayor de los casos solo se acumulan los cocolitos y nanolitos de los cocolitóforos.

Sin embargo, en el momento de la calcificación los cocolitóforos emiten CO_2 al generar CaCO_3 , con la reacción que se ha anticipado en el apartado 2.3.2:



Este proceso se denomina *contrabombeo de carbonato* (Rost & Riebesell, 2004). Por lo tanto, los cocolitóforos contribuyen tanto a disminuir como a aumentar la concentración del CO_2 en las aguas superficiales, de modo que el bombeo de carbonato neto dependerá de la cantidad de producción de cocolitos/nanolitos y de la cantidad que de ellas llega a sumergirse en las aguas profundas, secuestrando C en los sedimentos. El *ratio de lluvia* es el cálculo de la proporción entre el CaCO_3 sedimentado en el fondo marino por la acción de seres vivos y la cantidad de C orgánico acumulado (Rost & Riebesell, 2004; Fig. 2.11).

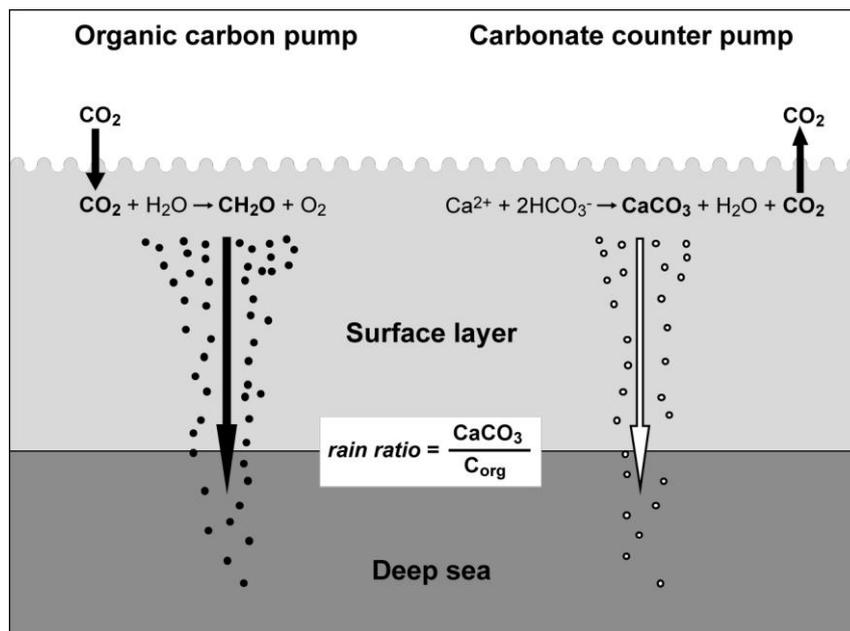


Fig. 2.11. Bombeo de C orgánico (organic carbon pump) y contrabombeo de carbonato (carbonate counter pump) realizado por organismos fotosintéticos en las aguas superficiales (surface layer). Cálculo del ratio de lluvia (rain ratio) según la cantidad de C orgánico acumulado en las aguas profundas (deep sea; Rost & Riebesell, 2004).

Los cocolitóforos no son los únicos seres fotosintéticos que secuestran el C del sistema océano-atmósfera en el fondo marino. Existen varias clases de organismos no-

calcificadores, tales como las diatomeas, que contribuyen a la disminución de la concentración del CO₂ en el sistema, sin producirlo durante su ciclo vital. Todo esto conlleva que la disminución de la concentración del CO₂ será máxima en épocas en las que los organismos marinos no-calcificadores aumentan su producción y organismos calcificadores como los cocolitóforos no lo hacen. Esto puede ocurrir en épocas en las que las aguas donde habitan los cocolitóforos se estratifican y el aporte de nutrientes disminuye, evitando que los cocolitóforos eclosionen. En definitiva, la estratificación de las aguas donde habitan los cocolitóforos favorece la disminución del CO₂ en las aguas superficiales (Rost & Riebesell, 2004).

2.3.5. CONSECUENCIAS MEDIOAMBIENTALES

El aumento o la disminución del CO₂ en las aguas superficiales tienen consecuencias climáticas, puesto que la atmósfera y las aguas superficiales intercambian sus componentes gaseosos continuamente. En épocas de mayor producción de los organismos calcificadores como los cocolitóforos, aumenta la concentración de CO₂ en las aguas superficiales y esto provoca un feedback, aumentando la concentración del CO₂ en la atmósfera, e intensificando el efecto invernadero que éste puede causar (Winter & Briano, 1989; Archer & Meier-Reimer, 1994; Steinmetz, 1994a; Dedert et al., 2012). Siguiendo esta relación, se piensa que al final de una glaciación, el deshielo proporciona grandes cantidades de nutrientes a los océanos, provocando eclosiones de cocolitóforos, que intensificarían la subida de temperatura del planeta tras la glaciación, debido al efecto invernadero producido por la liberación del CO₂ por parte de los cocolitóforos (Rost & Riebesell, 2004).

Al contrario, en épocas calurosas de estratificación de las aguas la producción de los cocolitóforos disminuye, y si la acumulación del C orgánico prevalece al CO₂ emitido durante la calcificación, las aguas superficiales quedarán empobrecidas en CO₂ respecto atmósfera. Gracias al feedback, disminuirá la concentración de gases invernadero en la atmósfera (Winter & Briano, 1989; Archer & Meier-Reimer, 1994; Steinmetz, 1994a; Dedert et al., 2012). Por lo tanto, los cocolitóforos intensifican la tendencia natural de las oscilaciones climáticas.

2.4. MORFOLOGÍA DE LOS NANOFÓSILES CALCÁREOS. DESCRIPCIÓN DE LOS GRUPOS PRINCIPALES PRESENTES EN LAS SECCIONES ANALIZADAS

2.4.1. CONSIDERACIONES GENERALES

La distinción de los taxones y su esquema evolutivo se basa en la forma que tienen los cocolitos y nanolitos. Un aspecto muy importante a la hora de realizar la clasificación taxonómica es el tamaño de los cocolitos y nanolitos. Los cocolitos/nanolitos pequeños son aquellos inferiores a 5 μm en longitud o eje mayor, los medianos los que miden entre 5 y 8 μm , los grandes entre 8 y 12 μm , y los muy grandes los mayores que 12 μm (Young, 1989).

En este apartado se describirán todos los grupos identificados en esta tesis doctoral. Como los holococolitos están formados por cristales iguales, no se emplea una terminología específica para describir sus cocolitos, y se limita a la forma del individuo. Sin embargo, conviene realizar una introducción a los componentes comunes de los heterococolitos. La descripción de los heterococolitos se basará en la terminología presentada por Hay (1977), Tappan (1980), Gartner (1981) y Bernaola (2002).

Se comenzará con la descripción de las partes de los cocolitos circulares y elípticos. La mayoría tiene como base uno o dos discos, llamados escudos, adheridos entre sí por fuerzas intermoleculares en caso de que haya dos. Cada escudo está formado por elementos de distintas formas, que se colocan unos junto a otros formando una red (Fig. 2.12). A veces cubrirán toda la superficie del escudo, y otras veces dejarán un espacio en el centro. En algunos casos, los elementos se colocarán radialmente formando un círculo, estructura que se conoce como ciclo. Puede haber hasta tres ciclos en un mismo escudo y son concéntricos. Los elementos también pueden estar dispuestos concéntricamente. La distinción entre cocolitos basándose en los escudos depende de la

cantidad de escudos, la medida en que un escudo tapa el segundo, grosor de cada uno, posición de los cristales en un escudo, cantidad de ciclos, diferencia entre los ciclos, disposición de redes y el tamaño de la cavidad central, en caso de que exista. Los cocolitos pueden tener distintos tipos de ornamentaciones: redes, barras, cruces, poros etcétera. Aunque la clasificación general se realice por la forma del escudo, son las ornamentaciones las que sirven para definir géneros y especies. Dentro de los cocolitos se diferencian murolitos, placolitos y planolitos. Los murolitos tienen dos escudos unidos por una especie de cuello, llamado muro, que al mirarlo de perfil se manifiesta como dos bloques perpendiculares en los extremos del escudo. Los placolitos no tienen muro, pero sí dos escudos, adheridos entre sí con elementos en torno al área central, sin mostrar bloques perpendiculares, pero sí una doble punta perteneciente a los dos escudos. Los planolitos tienen un solo escudo y son prácticamente bidimensionales (Fig. 2.12).

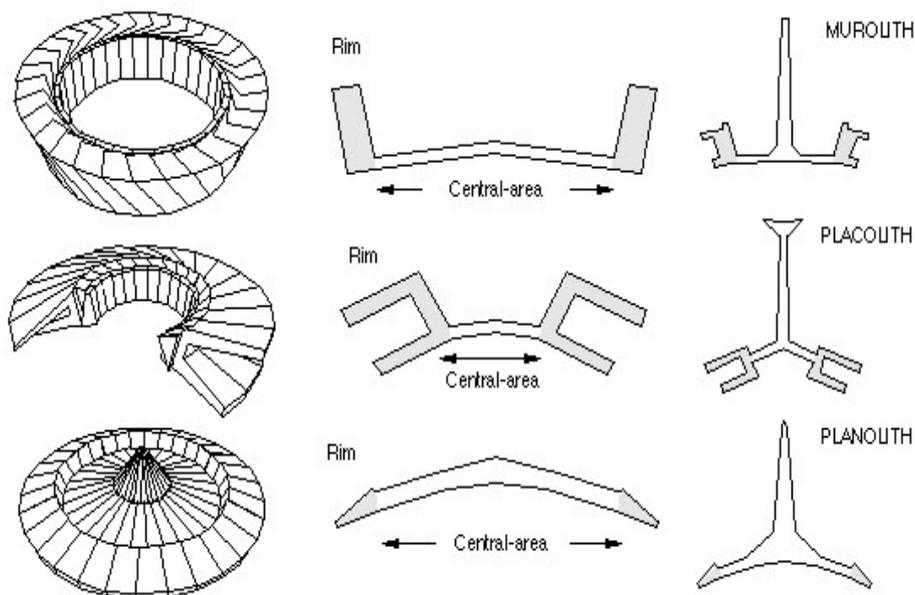


Fig. 2.12. Morfologías del escudo de un cocolito: murolito (arriba), placolito (centro) y planolito (abajo), vistos de arriba y de perfil (<http://ina.tmsoc.org/terminology/3coccoliths.htm>).

Dado que los cocolitos se disponen concéntricamente entorno a la célula, se distinguen la parte distal (la que queda hacia fuera del individuo) y la parte proximal (la que queda en contacto con la célula). En el caso de que los cocolitos sean cóncavos, la parte cóncava es la parte proximal y la convexa la parte distal.

En cuanto a los cocolitos sin forma circular, existen diversas formas. Los pentálicos tienen forma pentagonal y están formados por cinco placas, que se diferencian de acuerdo a la forma de los vértices, la sutura entre las cinco placas, las perforaciones, la ornamentación, etcétera (Fig. 2.13). Los cocolitos en forma de arista son géneros que conservan el escudo, pero su ornamentación crece en sentido perpendicular al área del escudo, y la perpendicular pasa a ser la dirección principal del crecimiento del cocolito. Esto provoca que la mayoría de las veces los cocolitos se depositen de canto y el escudo se vea de perfil, por lo que la distinción de los taxones se realiza acorde a la forma y la punta de la arista. *Rhabdosphaera* y *Blackites* entran en este grupo (Fig. 2.13).



Fig. 2.13. Imágenes de microscopio de polarización, de dos pentálicos y dos cocolitos en forma de arista (*Braarudosphaera*, *Pemma* y dos especies de *Blackites*).

Por último, los nanolitos, piezas de esqueletos de nanofósiles calcáreos que no forman una cocosfera, también muestran diversas formas. Algunos géneros como *Fasciculithus* y *Sphenolithus*, tienen una base circular como los cocolitos en forma de arista, pero hasta la fecha se desconoce que hayan formado ninguna cocosfera. Los elementos crecen en sentido perpendicular al área del escudo basal (Fig. 2.14), formando cuellos cilindros con elementos grandes colocados en distintas orientaciones, terminados en punta o no. Se diferencian según la forma del cilindro, el número de columnas que lo forman y la disposición de los elementos en ellos, más la forma de la estructura apical o la punta. Por otro lado, entre los grupos cuyos nanolitos no tienen una base en escudo, destacan los *Discoaster*, nanolitos en forma de estrella (Fig. 2.14). Los elementos principales son cristales tabulares que se disponen de forma radial, llamados asterolitos. Las especies se distinguen por la cantidad y la forma de los asterolitos, el grado de separación entre ellos, el tipo de punta, las ornamentaciones que crecen en perpendicular al plano que forman los asterolitos, etcétera.

Para terminar, existen géneros clasificados como *incertae sedis*, formas muy distintas a las previamente descritas y que hasta el momento no se ha logrado especificar la relación evolutiva con ningún otro género.

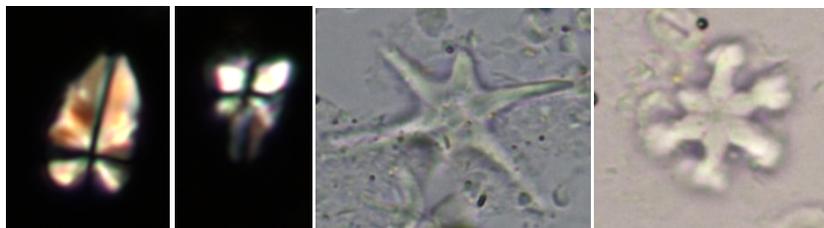


Fig. 2.14. Dos nanolitos cuyos elementos se disponen en perpendicular a la base circular (*Sphenolithus*) y dos nanolitos en forma de estrella (*Discoaster*).

La identificación de nannofósiles calcáreos se realiza mediante el microscopio de polarización. La luz que llega hasta los cocolitos y nanolitos vibra en un solo plano, y los cristales desvían la dirección de la luz en base a su posición en la platina. Si los elementos están dispuestos en distintas orientaciones, la luz se transmite en distintas direcciones. Los nicoles son una lente que aplica un filtro y reduce el paso de la luz a una única dirección. Este filtro está dispuesto perpendicularmente a la luz que transmiten los cristales colocados horizontalmente, es decir, en el mismo plano que la platina del microscopio. Por lo tanto, cuando la luz que sale en dirección vertical de estos cristales horizontales llega a la lente nicoles, se produce una interferencia total y la luz no pasa el filtro (Kamptner, 1954; Tappan, 1980; Bown, 1998). Los asterolitos de *Discoaster* son tabulares y están dispuestos horizontalmente, por lo que los colores de interferencia de *Discoaster* se ven atenuados con nicoles cruzados, proceso denominado como extinción. En cambio, el resto de cocolitos y nanolitos tienen los elementos dispuestos en distintas direcciones; algunos de los elementos están dispuestos en la misma dirección de la platina y se extinguen, y forman una figura constituida por cristales de color atenuado. Al girar la platina, los elementos cambian de orientación y son otros los elementos que se extinguen, haciendo variar la forma de la luz atenuada (Fig. 2.15). Esta figura se usa para distinguir especies que se parecen mucho y no llegan a distinguirse con luz normal. Por otro lado, el término birrefringencia indica la brillantez y variaciones en la tonalidad de los colores de los cristales con nicoles cruzados.

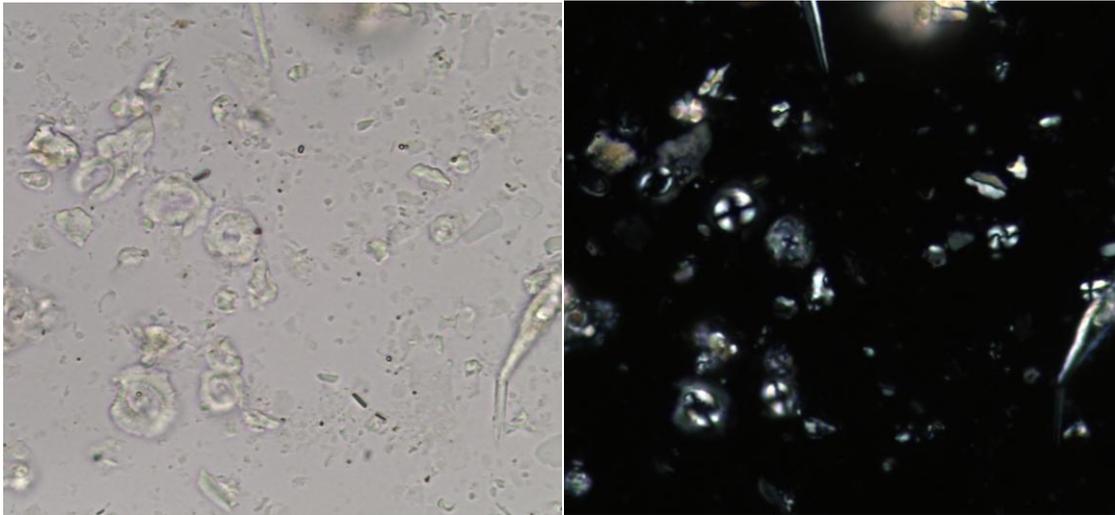


Fig. 2.15. Diferencia de la visión entre luz normal (nícoles paralelos) y nícoles cruzados (dos polarizadores). Muestra GO-LU-105 de Gorrondatxe.

2.4.2. DESCRIPCIÓN DE LOS GRUPOS PRESENTES EN ESTE TRABAJO

La descripción de los grupos de nanofósiles calcáreos identificados en este trabajo se ha ordenado alfabéticamente en familias, agrupando los géneros con rasgos parecidos, incluyendo antes los holococolitos y dejando para el final los géneros *incertae sedis* que no han sido introducidas en ninguna familia por falta de diagnóstico filogenético. El significado ecológico de los taxones se incluirá en el próximo apartado.

Entre los taxones identificados existen varios retrabajados: taxones procedentes de sedimentos anteriores a los analizados, que fueron removilizados y redepositados en sedimentos más modernos. La mayoría de ellos procede de materiales del Mesozoico y se distinguen con facilidad con los taxones autóctonos. Puesto que en este trabajo solo sirven para calcular la cantidad de individuos retrabajados, en este apartado no se describirá ningún taxón del Mesozoico. En cambio, sí se describirán los taxones retrabajados del Cenozoico, puesto que tienen cierto parentesco con los taxones autóctonos y conviene diferenciarlos.

1) HOLOCOCOLITOS *sensu* Young et al., 2003

Familia Calyptosphaeraceae (Boudreaux & Hay, 1969; Tappan, 1980). Todos los elementos de los cocolitos/nanolitos de una misma especie son iguales. Los cristales equivalentes forman estructuras homogéneas; a veces los cristales se adhieren entre sí por completo formando una estructura compacta, pero en otras ocasiones crean redes con un empaquetamiento geométrico de tal manera que quedan espacios de la misma forma entre todos los cristales. Generalmente las redes de elementos son bidimensionales, como si fueran capas. Varias capas se unen entre sí por fuerzas electrostáticas, de tal manera que forman estructuras tridimensionales (Black, 1963). Las distintas especies se distinguen según la forma general, los huecos, las depresiones o las espinas que sobresalen (Fig. 2.16). Son muy proclives al recrecimiento por la sencillez de los elementos, de tal manera que pueden encontrarse cocolitos/nanolitos de forma muy distinta a la del holotipo. Los holococolitos en general son muy escasos en las asociaciones de nanofósiles calcáreos, sea porque son más fáciles de disolver por su estructura cristalina o sea porque no florecen por culpa de la competición con otras especies (Gibbs et al., 2015).

El holococolito más abundante en toda la historia de la Tierra es *Zygrhablithus bijugatus* (Deflandre *in* Deflandre & Fert, 1954) Deflandre, 1959. Es un prisma triangular más o menos ancho y más o menos largo, formado por tres redes curvas unidas en los lados y una base triangular. Al apoyarse queda encima de uno de los lados, por lo que en el microscopio solo se ven dos, con una línea oscura en el centro mostrando la cavidad central. Otro holococolito abundante en las secciones estudiadas en esta tesis es *Lanternithus minutus* Stradner, 1962, un nanolito de cuatro piezas, dos más largas que se colocan paralelas y otras dos piezas que forman la unión de las primeras en los extremos.



Fig. 2.16. Imágenes de dos *Zygrhablithus bijugatus* y dos *Lanternithus minutus*.

2) BRAARUDOSPHAERACEAE Deflandre, 1947.

Todos los pentálicos pertenecen a esta familia. Cada cocolito es de forma pentagonal y tiene cinco placas unidas entre sí por los vértices (Fig. 2.17). Forman una estructura sólida y difícil de acceder puesto que los cocolitos quedan encajados entre sí a la perfección. En el género *Braarudosphaera* Deflandre, 1947, las cinco placas de un cocolito son polígonos y las uniones entre placas no están deprimidas. *B. bigelowii* (Gran & Braarud, 1935) Deflandre, 1947, es la especie que aparece en el 99% de los casos, una especie con los cocolitos en forma de pentágono perfecto. En el género *Micrantholithus* Deflandre in Deflandre & Fert 1954, las uniones entre placas están deprimidas y las placas no son polígonos sino que tienden a curvarse dando formas parecidas a estrellas. *Pemma* Klumpp, 1953, destaca por las perforaciones que tiene en el centro de cada una de las cinco placas. Además, los bordes del cocolito pueden tener surcos, tomando formas parecidas a flecos. Las especies se distinguen según la forma de cada cristal. *Micrantholithus* y *Pemma* son muy escasos y no se han diferenciado las especies.

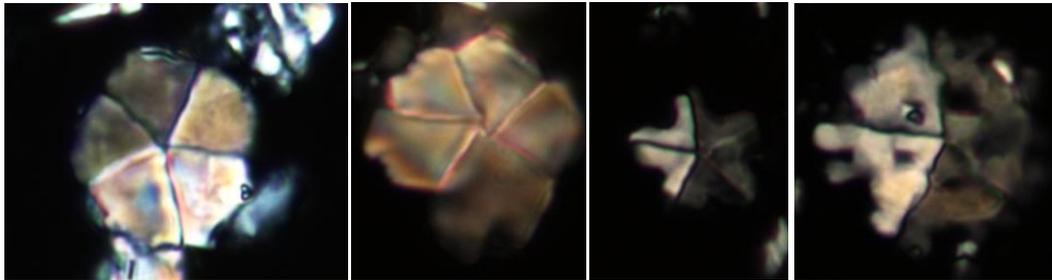


Fig. 2.17. Imágenes de dos Braarudosphaera bigelowii, Micrantholithus sp. y Pemma sp.

3) CALCIDISCACEAE Young & Bown, 1997

Placolitos que se caracterizan por ser circulares y tener el escudo distal muy ancho, compuesto de un único ciclo de elementos trapezoidales, y un escudo proximal estrecho. El escudo distal es muy poco birrefringente y casi no se aprecia con nícoles cruzados (Perch-Nielsen, 1985b). Los géneros se distinguen según el área central, el grosor de los dos escudos y posibles ornamentaciones.

Calcidiscus spp. Kamptner, 1950

El área central es muy estrecha. A veces se cubre con elementos. Las especies se distinguen según el tamaño del placolito y el tamaño y la ornamentación del área central (Fig. 2.18). En este trabajo se han identificado varias especies, pero se ha calculado la cantidad total de los individuos de este género, puesto que todas las especies presentan la misma afinidad ecológica.

Hayella sp., Gartner, 1969

Tiene un área central más amplia que *Calcidiscus*, pero lo más característico es una protuberancia cónica que parte en perpendicular desde el escudo proximal (Fig. 2.18). No se han distinguido las especies.

Umblicosphaera Lohmann, 1902

Aunque la especie actual *U. sibogae* tiene una estrecha área central, los *Umblicosphaera* del Eoceno se caracterizan por una amplia área central (Fig. 2.18). Se caracterizan porque su escudo proximal es más birrefringente que en los otros géneros. *U. bramlettei* (Hay & Towe, 1962) Bown et al., 2007, tiene los escudos muy estrechos y de parecida anchura, y un área central muy amplia. *U. jordanii* Bown, 2005, tiene los dos escudos parecidos y un poco más anchos que *U. bramlettei*. *U. protoannulus* (Gartner, 1971) Young & Bown, 2014, se caracteriza por el escudo proximal más ancho que el distal y muy birrefringente. *U. henrikseniae* (Bown, 2005) Young & Bown, 2014, tiene el escudo proximal mucho más ancho y muestra una imagen difusa al cruzar nicolas.

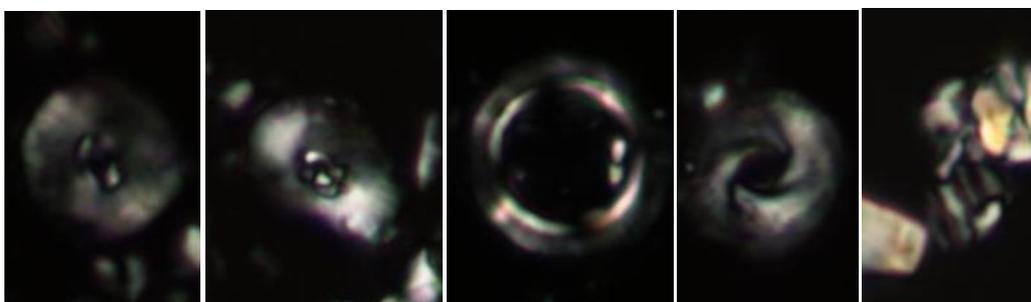


Fig. 2.18. Imágenes de dos *Calcidiscus* sp., *Umblicosphaera bramlettei*, *Umblicosphaera henrikseniae* y *Calciosolenia* sp.

4) CALCIOSOLENIACEAE Kamptner, 1927

Son cocolitos pequeños en forma de rombo (Deflandre, 1954). Se separan el ciclo externo (el borde) y el interno con los elementos de cada uno dispuestos en distinta orientación (Fig. 2.18). *Calciosolenia* Gran, 1912, es el género presente en una de las secciones, poco abundante.

5) COCCOLITHACEAE Poche, 1913 *emend.* Young & Bown, 1997

Placolitos elípticos, con doble escudo. Se distinguen de los Calcidiscaceae por ser elípticos, tener los dos escudos con doble ciclo de elementos, y un área central más amplia (a excepción de *Umbilicosphaera* que también la tiene amplia, pero es circular). El escudo proximal es muy poco birrefringente como en los Calcidiscaceae, aunque menos ancho, pero el escudo distal es más ancho y por tanto, en nícoles cruzados en muchas ocasiones da la impresión de que el placolito termina en el escudo distal (Perch-Nielsen, 1985b). Los géneros se distinguen por la anchura de los escudos y sobre todo por la ornamentación del área central.

Campylosphaera Kamptner, 1963

Muy cóncavos, formados de dos escudos estrechos, compuestos por elementos petaloides radiales, y un área central muy ancha. Tienen dos barras paralelas a los ejes de la elipse, formando una cruz. Las especies se distinguen según el tamaño del placolito y la anchura de las barras (Fig. 2.19). Todas las especies pertenecen a *C. dela* (Bramlette & Sullivan, 1961) Hay & Mohler, 1967, salvo en Barinatxe, donde también aparece *C. differta* Bown, 2010, aunque ambas tienen el mismo significado paleoecológico.

Chiasmolithus spp. Hay et al., 1966

Área central amplia y dos barras diagonales, que forman una especie de X o H. El escudo proximal cubre parcialmente el distal formando una cresta. Las especies se distinguen según el tamaño del placolito, la anchura de cada escudo y la forma de las barras centrales. En este estudio destaca *C. solitus* (Bramlette & Sullivan, 1961) Locker, 1968, de tamaño mediano y con las barras centrales curvadas (Fig. 2.19). Aunque se han

podido distinguir varias especies más, todas tienen el mismo significado ecológico y no se diferenciarán en esta descripción.

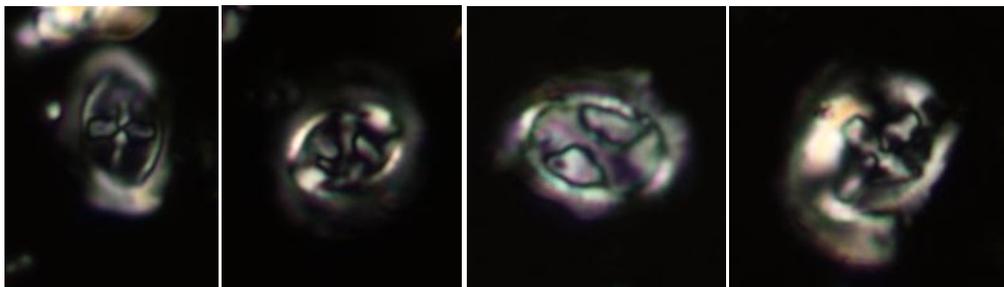


Fig. 2.19. Imágenes de *Campylosphaera dela*, *Chiasmolithus solitus*, *Clausicoccus sp.* y *Cruciplacolithus sp.*

Clausicoccus spp. Prins, 1979

Escudo distal estrecho y área central amplia cubierta por una placa compuesta de cuatro piezas hechas de pequeños elementos y varias perforaciones en la placa. Las especies se distinguen según el tamaño del placolito y las perforaciones de la placa central (Fig. 2.19). Se han agrupado las especies por mostrar afinidades paleoecológicas parecidas.

Coccolithus Schwartz, 1894

El escudo distal es más ancho que en los otros géneros y, por tanto, el área central más estrecha. Varias especies son circulares, entre las cuales destaca *C. formosus* (Kamptner, 1963) Wise, 1973, de tamaño grande y con un escudo proximal un poco más amplio que el distal (Fig. 2.20). De las especies elípticas destaca *C. pelagicus* (Wallich, 1877) Schiller, 1930, que tiene un tercer ciclo de elementos radiales o diagonales, formando un área central estrecha (Fig. 2.20). Varios individuos tienen una barra o dos barras estrechas en forma de cruz como ornamentación. Las demás especies se distinguen por el tamaño y la circularidad del placolito, la anchura del área central y la ornamentación.

Cruciplacolithus spp. Hay & Mohler in Hay et al., 1967

Área central amplia y dos barras en forma de cruz de acuerdo con los ejes de la elipse (Perch-Nielsen, 1985b). El escudo distal se extiende exactamente hasta el límite interior del escudo proximal. Las especies de este género se distinguen por la anchura de los

escudos y del área central, el tamaño del placolito y la disposición y la anchura de las barras, que no siempre respetan estrictamente los ejes de la elipse (Fig. 2.19). Se han agrupado por su afinidad paleoecológica similar.

Ericsonia Black, 1964

Placolitos circulares con el escudo distal más ancho que el proximal y una amplia área central, originalmente distinguidos por ello dentro de la familia, pero a posteriori varias especies se introdujeron en el género *Coccolithus*, y a día de hoy hay quienes consideran que ambos géneros deberían ser el mismo. Por ejemplo, la especie *C. formosus*, utilizado con frecuencia en este trabajo, ha sido nombrado como *E. formosa* en algunos trabajos (Fioroni et al., 2012; Persico et al., 2012; Toffanin et al., 2013; Faris et al., 2014; Marzouk et al., 2014). De todos modos, se distinguen de *Coccolithus* por tener un escudo distal más grande que el proximal y muy birrefringente, y un área central más amplia (Black, 1964). En ocasiones, algunos individuos tienen una barra o dos barras estrechas en forma de cruz como ornamentación. Las especies se distinguen por el tamaño del placolito, la anchura del área central y la ornamentación (Fig. 2.20). *E. robusta* (Bramlette & Sullivan, 1961) Edwards & Perch-Nielsen, 1975, de tamaño grande o muy grande y muy birrefringente, es típico del PETM pero aparece como retrabajado en las secciones analizadas, donde la única especie autóctona es *E. orbis* Bown, 2016, de tamaño pequeño a mediano con un área central muy amplia.



Fig. 2.20. Imágenes de *Coccolithus pelagicus*, *Coccolithus formosus*, *Ericsonia robusta* y *Ericsonia orbis*.

6) DISCOASTERACEAE Tan, 1927

En el Eoceno, solo existía el género *Discoaster* Tan, 1927, dentro de esta familia. Son los nanolitos con forma de estrella. Aquellos que tienen más de 8 asterolitos y se

unen en gran parte de la longitud de los asterolitos se reconocen como “rosetas” (Black, 1972). En su caso, las especies se distinguen por la cantidad de elementos radiales, la longitud, cuánto se adhieren los unos a los otros, la forma de las puntas, y el tamaño y la forma de una arista que parte en perpendicular a los elementos, que en el microscopio se ve como un círculo, visto desde arriba (Fig. 2.21). *D. kuepperi* Stradner, 1959, se caracteriza por su tamaño pequeño a mediano, 8-12 asterolitos rectos y una gran arista en el centro. *D. bifax* Bukry, 1971, es de tamaño pequeño a mediano, con una gran arista en el centro, pero tiene en torno a 14 asterolitos rectos. *D. barbadiensis* Tan, 1927 es grande, con 9-13 asterolitos rectos y una arista pequeña en el centro. *D. multiradiatus* Bramlette & Riedel, 1954, grande, sin arista central y con 16-35 asterolitos rectos, es una especie retrabajada característica del Paleoceno. El resto de las especies “en roseta” tienen afinidad ecológica y aspecto parecidos a *D. barbadiensis*, salvo *D. wemmelensis* Achuthan & Stradner, 1969, que es pequeña y con cerca de 30 asterolitos.



Fig. 2.21. *Imágenes de Discoaster kuepperi, Discoaster bifax, Discoaster multiradiatus, Discoaster barbadiensis, Discoaster wemmelensis, Discoaster lodoensis, Discoaster deflandrei, Discoaster binodosus y Discoaster nodifer.*

Aquellos que tienen los asterolitos separados salvo en el extremo central se reconocen como *Discoaster* “en estrella” (Black, 1972). Se distinguen según la longitud, cantidad, tipo de punta, curvatura y si en perpendicular tienen algún adorno o no (Fig. 2.21). *D. lodoensis* Bramlette & Sullivan, 1961, normalmente tiene 6 asterolitos con una curva característica y final en punta. *D. sublodoensis* Bramlette & Sullivan, 1961, es pequeño y tiene cinco asterolitos terminados en punta. *D. deflandrei* Bramlette & Riedel, 1954, normalmente tiene 6 asterolitos y dos puntas bifurcadas. *D. binodosus*

Martini, 1958, tiene en torno a 8 asterolitos y una punta principal en dirección del asterolito, con dos más pequeñas en perpendicular. *D. nodifer* (Bramlette & Riedel, 1954) Bukry, 1973, tiene 6-9 asterolitos y cuatro puntas, pudiendo unirse las dos centrales.

7) FASCICULITHACEAE Hay & Mohler, 1967

El género *Fasciculithus* Bramlette & Sullivan, 1961, consiste en nanolitos muy birrenfringentes, con un fino escudo y con un cuello cilíndrico formado por varias hileras de elementos y una apertura al final del cilindro, en lugar de terminar en punta. *Fasciculithus* es del periodo Paleoceno, de modo que todos los especímenes que se encuentran en las tres secciones analizadas son retrabajados. Sin embargo, son interesantes para especificar si los materiales retrabajados provienen del Mesozoico o del Cenozoico.

8) HELICOSPHERACEAE Black, 1971

Solo existe el género *Helicosphaera* Kamptner, 1954, en esta familia. Son placolitos elípticos asimétricos. Presentan un único escudo donde los elementos se colocan de forma helicoidal, de manera que a priori es un único ciclo que se envuelve varias veces, a veces dejando un área central y otras veces cubriéndolo. Todos los cristales del escudo se extinguen en el mismo ángulo con nícoles cruzados. Todas las especies del Eoceno tienen una barra, oblicua o paralela al eje mayor o al menor de la elipse, que se extingue en un ángulo diferente a los demás cristales, salvo en *H. compacta* Bramlette & Wilcoxon, 1967. Esta especie se distingue también por los bordes angulares del placolito. *H. seminulum* (Bramlette & Sullivan, 1961) Locker, 1973, y *H. lophota* Bramlette & Sullivan, 1961, tienen forma redondeada, el primero con la barra central paralela al eje menor y el segundo al eje mayor (Fig. 2.22).

9) HELIOLITHACEAE Hay & Mohler, 1967

De esta familia, en las secciones estudiadas aparece el género *Heliolithus* Hay & Mohler, 1967, retrabajado del Paleoceno. Es un placolito circular casi plano, con muy poca altura y con dos o tres escudos finos sobrepuestos, todos muy birrefringentes (Fig. 2.22).

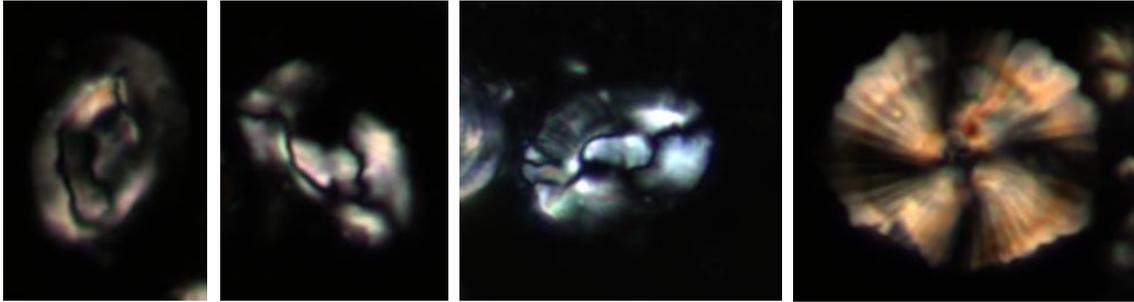


Fig. 2.22. Imágenes de Helicosphaera compacta, Helicosphaera seminulum, Helicosphaera lophota y Heliolithus sp.

10) NÖELAE RHABDACEAE Jerkovic, 1970 *emend.*
 Young & Bown, 1997 y PRINSIACEAE Hay & Mohler,
 1967 *emend.* Young & Bown, 1997

Se incluyen en este apartado ambas familias dado que están filogenéticamente unidas, puesto que los individuos de la familia Nöelaerhabdaceae (*Cribocentrum*, *Cyclicargolithus*, *Dictyococcites*, *Reticulofenestra*, y los géneros modernos *Emiliania* y *Gephyrocapsa*) provienen de la evolución de la familia Prinsiaceae (*Prinsius* y *Toweius*; Perch-Nielsen, 1985b; Agnini et al., 2006). Sus características son muy parecidas: todos ellos son placolitos con dos escudos y un muro cilíndrico que une ambos escudos, hecho de ciclos de elementos. En la mayoría de los casos el área central es estrecha y está cubierta por una red a la altura del muro (Fig. 2.23). Las dos familias se distinguen por un lado porque los Prinsiaceae son del Paleoceno y Eoceno inferior, mientras que los Nöelaerhabdaceae existen desde el Eoceno inferior hasta hoy en día. Por otro lado, en Prinsiaceae el muro consiste en dos ciclos de elementos y en los Nöelaerhabdaceae de uno. En todos ellos el placolito es muy birrefringente, de modo que a diferencia de las familias Calcidiscaceae y Coccolithaceae, se les ve el mismo tamaño con luz normal y nícoles cruzados, pero además muestran una figura con el centro extinto y cuatro aspas, cuatro brazos dextrógiros. Estos brazos son alargados en Nöelaerhabdaceae, mientras que el centro extinto es más amplio en Prinsiaceae.

Cribocentrum Perch-Nielsen, 1971

Placolitos elípticos o circulares, con amplia área central. El muro es de un ciclo y llega a tapar todo el escudo distal. Sus elementos llegan hasta el área central de manera

intermitente, unos sí y otros no, dando una X peculiar como figura en el área central al cruzar nícoles. Además, tienen una red de grosor medio, perforado o no, que hace cambiar esta figura, con la que se distinguen las especies. De todos modos, en este trabajo solo se ha identificado la especie *C. reticulatum* (Gartner & Smith, 1967) Perch-Nielsen, 1971 (Fig. 2.23).

Cyclicargolithus spp. Bukry 1971

Placolitos circulares o subcirculares, con un muro grueso hecho de un ciclo de elementos que tapa hasta la cresta del escudo distal, que es más grande que el proximal. Una red fina cubre el área central, donde los elementos llegan intermitentes al centro. *Cyclicargolithus* tiene una tapa más, hecha de ciclos de elementos radiales y esto provoca que el área central sea muy estrecha o nula. Las especies se distinguen según el tamaño del placolito y la forma de la red, pero no se han clasificado en este trabajo dado que todas tienen un significado ecológico parecido (Fig. 2.23).

Dictyococcites Black, 1967

Muy parecidos a *Cyclicargolithus*, más elípticos y un muro menos grueso. En lo demás, el muro tapa hasta la cresta del escudo distal, y una red fina cubre el área central, donde los elementos llegan intermitentes al centro. Tienen una tapa más, hecha de ciclos de elementos radiales, que provoca que el área central sea muy estrecha o nula. Se distinguen según el tamaño del placolito y la forma de la red. Los géneros *Reticulofenestra* y *Dictyococcites* son muy parecidos, por lo que distintos autores han incluido las mismas especie en un género u otro. En este trabajo, tal y como se explicará en el capítulo IV, todas las especies dudosas han sido consideradas *Reticulofenestra*. Por lo tanto, en este trabajo solo se ha distinguido la especie *D. bisectus* (Hay et al., 1966) Bukry & Percival, 1971, de tamaño grande a muy grande (Fig. 2.23).

Prinsius spp. Hay & Mohler, 1967

Pequeños placolitos elípticos con un muro muy poco pronunciado compuesto de dos ciclos de elementos, más el área central cubierta por un lado con elementos radiales en lugar de una red (Fig. 2.23). Son fósiles del Paleoceno y principios del Eoceno, retrabajados en las tres secciones analizadas, útiles para especificar los materiales retrabajados procedentes del Paleoceno.

Reticulofenestra Hay et al., 1966

Placolitos elípticos o subcirculares, con área central amplia y un muro de grosor medio, hecho de un ciclo de elementos que tapa hasta la cresta del escudo distal, que es más grande que el proximal. Una red muy fina cubre el área central. Se distinguen según el tamaño del placolito, la apertura del área central y el grosor del muro. En este trabajo todos los individuos de *Reticulofenestra* <5 μm se han incluido en un mismo grupo. En cambio, de las especies entre 5 y 12 μm , el 99% pertenece a *R. dictyoda* Deflandre in Deflandre & Fert, 1954, una especie ligeramente elíptica y con una red muy fina que no se distingue en el microscopio, por lo que el área central (que puede ser estrecha o amplia) se observa con claridad (Fig. 2.23). Además, se ha distinguido la especie *R. umbilicus* (Levin, 1965) Martini & Ritzkowski, 1968, muy grande y con un área central muy abierta (Fig. 2.23).

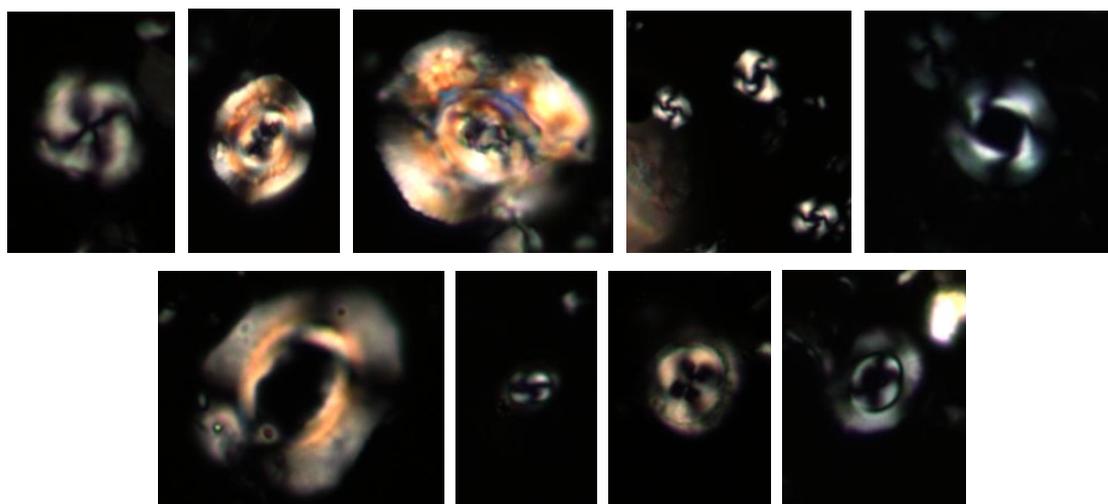


Fig. 2.23. Imágenes de *Cribocentrum reticulatum*, *Cyclicargolithus* sp., *Dictyococcites bisectus*, *Reticulofenestra* sp. <5 μm , *Reticulofenestra dictyoda*, *Reticulofenestra umbilicus*, *Toweius* sp. <5 μm , *Toweius pertusus* y *Toweius callosus*.

Toweius Hay & Mohler, 1967

Placolitos elípticos o circulares, con un muro muy pronunciado hecho de dos ciclos de elementos. El área central estrecha está cubierta de una gruesa red que en ocasiones contiene perforaciones. Las especies se distinguen según el grosor y la forma de la red, las perforaciones, el tamaño del placolito y la forma general. En este trabajo se han incluido en el mismo grupo los individuos de *Toweius* <5 μm . De entre los individuos >5 μm , todas las especies tienen la misma afinidad paleoecológica y se han agrupado a

la hora de realizar interpretaciones. Sin embargo, las más abundantes son *T. pertusus* (Sullivan, 1965) Romein, 1979, de tamaño mediano y una red gruesa con varias perforaciones, y *T. callosus* Perch-Nielsen, 1971, de tamaño mediano y una red muy fina de tal manera que no se ve en el microscopio, dejando ver un área central amplia (Fig. 2.23).

11) PONTOSPHAERACEAE Lemmermann, 1908

En las secciones analizadas solo se ha hallado el género *Pontosphaera* Lemmermann, 1908, de esta familia. Son murolitos con dos escudos estrechos y una amplia área central, generalmente cubierta por una placa. La placa que cubre el área central consiste en pequeños elementos radiales en la parte proximal y concéntricos en la distal. En ocasiones no llegan a tapar por completo el área central y quedan dos huecos divididos por un puente central hecho por los mismos elementos. La placa puede tener perforaciones o depresiones. Un anillo crece en perpendicular por el borde los escudos, pero como al depositarse se disponen paralelos al plano de los escudos, este anillo no se ve en microscopio. Las especies se distinguen según la forma de los escudos y la ornamentación de la placa central. A pesar de que se hayan identificado varias especies, no se distinguirán en esta descripción puesto que todas tienen la misma afinidad paleoecológica (Fig. 2.24).

12) RHABDOSPHAERACEAE Haeckel, 1894

Son planolitos con una larga espina perpendicular, por lo que en general se depositan de lado y la forma que se observa es la espina (llamada *central process* en inglés), en lugar del planolito. El planolito tiene un escudo o dos y un área central estrecha. Los elementos se adhieren al escudo en torno al área central y crecen y se unen en dirección perpendicular, formando un cuello cilíndrico que termina en punta (Perch-Nielsen, 1971; Aubry, 1984). El género *Pseudotriquetrorhabdulus* Lipps, 1969, se distingue por su forma de hoja de roble, debido a los elementos prismáticos de distinto tamaño de la espina. Sin embargo, no existe un criterio bien definido para separar *Blackites* Hay & Towe, 1962, y *Rhabdosphaera* Haeckel, 1894; las especies se distinguen entre sí y se incluyen en un género u otro según la forma, longitud, anchura y la punta de la espina. En este trabajo se han identificado varias especies, pero todas han consideradas *Blackites* spp. puesto que su afinidad ecológica es similar. Sí se ha distinguido la

especie *B. inflatus* (Bramlette & Sullivan, 1961) Kapellos & Schaub, 1973, por su utilidad para la bioestratigrafía, a pesar de que en el análisis paleoecológico se ha sumado a las demás especies. Es largo con final en punta, pero por la parte media el tubo se ensancha dando una forma globosa (Fig. 2.24).

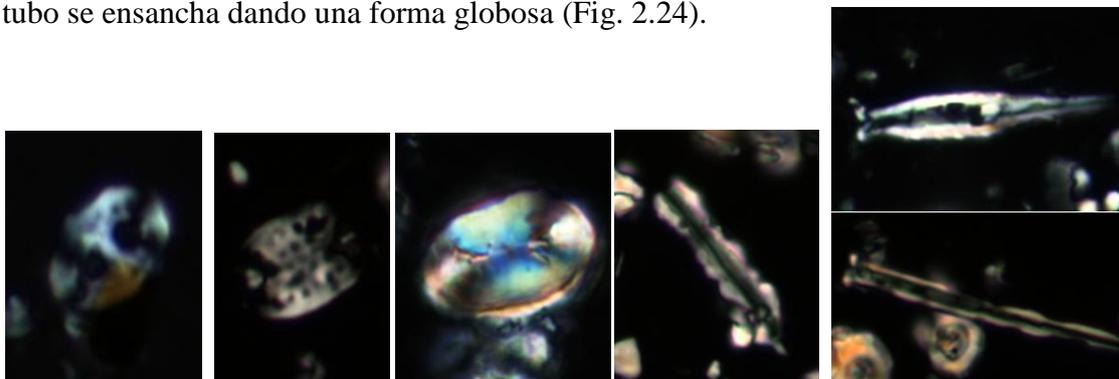


Fig. 2.24. Imágenes de *Pontosphaera pulchra*, *Pontosphaera multipora*, *Pontosphaera plana*, *Pseudotriquetrorhabdulus sp.*, *Blackites inflatus* (arriba) y *Blackites spinosus* (abajo).

13) SPHENOLITHACEAE Deflandre, 1952

Sphenolithus Deflandre, 1952, es el único género de la familia. Dotados de un escudo como base, crecen en perpendicular. Primero tienen una circunferencia de elementos llamada cuello, con uno o más giros. Luego una estructura apical de forma cilíndrica, también hecha de filas de elementos, dispuestas de manera recta o curva, donde los elementos pueden sobresalir más y dar apariencia angulosa al cilindro o sobresalir menos y dar apariencia plana. El cilindro puede acabar en una espina o más, con distintos tipos de punta. Las especies se diferencian según la forma de la punta (domo, cónico, espinoso...), la forma de la estructura apical, la anchura del cuello, o la manera en que los elementos se extinguen con nícoles cruzados. Las especies más abundantes en las secciones analizadas son varias. *S. moriformis* (Bronnimann & Stradner, 1960) Bramlette & Wilcoxon, 1967, es casi equidimensional y no tiene espina, sobresalen mucho los elementos de la estructura apical dando apariencia angulosa. *S. radians* Defandre in Grasse, 1952, tiene una espina muy larga tomando 2/3 de la longitud del individuo. *S. spiniger* Bukry, 1971, es pequeño, con los bordes de la estructura apical lisos y una ancha espina terminada en punta que toma poco menos que la mitad de la longitud del individuo. *S. furcatolithoides* Locker, 1967, es largo, con la espina bifurcada característica que puede llegar a medir más de 10 veces la longitud de la

estructura apical. *S. editus* Perch-Nielsen in Perch-Nielsen et al., 1978, es pequeño, con el cuello basal más ancho que la estructura apical angulosa, y una espina estrecha de longitud parecida a la estructura apical (Fig. 2.25).

14) ZYGODISCACEAE Hay & Mohler, 1967

Murolitos elípticos con uno o dos escudos muy estrechos, hechos de un único ciclo de elementos radiales y un área central muy amplia. Todos los géneros tienen barras en el área central.

Lophodolitus spp. Deflandre in Deflandre & Fert, 1954

Dos escudos de forma asimétrica y a veces unos elementos más largos en una de las puntas de la elipse. Una barra larga paralela al eje menor (Fig. 2.25). Las especies se clasifican por la forma y el grosor de los escudos y de la barra, pero no se han distinguido en este trabajo, por su afinidad paleoecológica similar.

Neochiastozygus spp. Perch-Nielsen, 1971

Dos escudos y dos barras en el centro formando una X, cada barra formada por dos elementos prismáticos adheridos entre sí (Fig. 2.25). Muy birrefringentes. Las especies se diferencian por la forma y el grosor de los escudos y de las barras, pero tampoco se han clasificado en este trabajo.

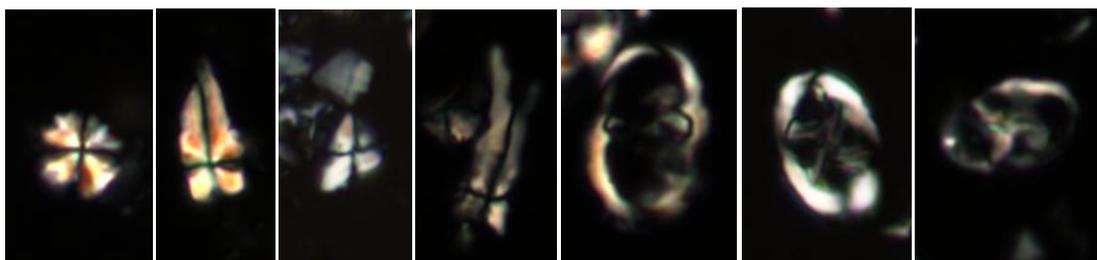


Fig. 2.25. Imágenes de *Sphenolithus moriformis*, *Sphenolithus radians*, *Sphenolithus spiniger*, *Sphenolithus furcatolithoides*, *Lophodolitus* sp., *Neochiastozygus* sp. y *Neococolithes* sp.

Neococolithes spp. Sujkowski, 1931

Un único escudo y dos barras formando una X o una H (Fig. 2.25). Las especies se distinguen por la forma de las barras, el grosor y el tipo de punta de la elipse. Se han

identificado diversas especies en este trabajo, pero no se describirán por su afinidad paleoecológica similar.

15) GÉNEROS *INCERTAE SEDIS*

Ellipsolithus spp. Sullivan, 1964

Es un placolito peculiar, no relacionado filogenéticamente con ningún otro género. Se piensa que es un eslabón perdido de algún género del Mesozoico, dado que solo existen en el Paleoceno y el Eoceno inferior (Perch-Nielsen, 1985b). Dos escudos elípticos o muy elípticos, el escudo distal muy ancho y birrefringente, el proximal más estrecho, dejando un área central amplia, que generalmente se cubre con una placa hecha de elementos concéntricos y a veces con unas líneas de elementos paralelos al eje mayor de la elipse en el centro (Fig. 2.26). Las especies se determinan según el tamaño y la forma general, el tamaño del área central y la ornamentación de la placa, dado que esta puede estar también perforada, pero no se han diferenciado en este trabajo.

Markalius spp. Bramlette & Martini, 1964

Este género existe desde el Mesozoico y es el último superviviente de su familia, sin descendencia. Son placolitos circulares, parecidos a los Calcidiscaceae, con un escudo proximal muy ancho y poco birrefringente, difícil de divisar con nícoles cruzados, pero tienen dos ciclos de elementos. El escudo distal es estrecho en torno a un área central estrecha. Algunas especies tienen el área central cubierta por elementos radiales y se distinguen con mayor facilidad (Fig. 2.26). Se han identificado algunas especies, pero no se incluyen en esta descripción, porque no han sido utilizados en las interpretaciones paleoecológicas.

Nannotetrina Achuthan & Stradner, 1969

Forma compuesta de cuatro brazos formando una cruz, cada brazo terminado en punta. Los espacios entre brazos pueden estar cubiertos de elementos y según la forma que toman se distinguen las especies. El único taxón presente en las secciones analizadas es *N. cristata* (Martini, 1958) Perch-Nielsen, 1971, caracterizado por las placas de calcita que cubren la totalidad del espacio entre los brazos (Fig. 2.26). Varios autores están considerando incluir este género en la familia Zygodiscaceae.

Tribrachiatulus Shamrai, 1963

Forma compuesta por tres brazos. Las especies se distinguen según el ángulo entre los brazos y el tipo de punta. La única especie presente en las secciones analizadas es *T. orthostylus* Shamrai, 1963, cuyos brazos muestran final en punta (Fig. 2.26).

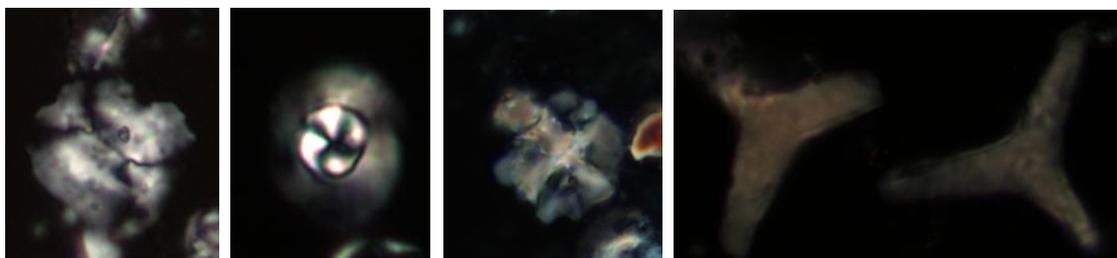


Fig. 2.26. Imágenes de Ellipsolithus sp., Markalius inversus, Nannotetrina cristata y Tribrachiatulus orthostylus.

2.5. INFORMACIÓN OBTENIDA DE LOS NANOFÓSILES CALCÁREOS EN ESTA TESIS

2.5.1. BIOESTRATIGRAFÍA

Los nanofósiles calcáreos abarcan extensos territorios oceánicos, su producción es elevada y los cambios que ocurren en el medio ambiente les afectan con rapidez. Por consiguiente, cualquier cambio en la morfología o en la proporción de las asociaciones se registra casi al instante y se puede correlacionar en muchos lugares del mundo. En consecuencia, los nanofósiles calcáreos son el instrumento idóneo para la bioestratigrafía (datación de las rocas mediante fósiles y división del tiempo geológico en unidades relativas) y es posible utilizarlos para la datación de eventos. Todo el Cenozoico, desde hace 66 Ma hasta hoy en día, está dividido en 46 biozonas según Martini (1971), denominadas con las siglas NP (Nannoplankton Paleogene) o NN (Nannoplankton Neogene) y números ascendentes en orden cronológico. Okada &

Bukry (1980) realizaron otra división en 34 zonas y 45 subzonas con siglas CP (Coccoliths Paleogene) o CN (Coccoliths Neogene) y números ordenados cronológicamente. Hay trabajos posteriores como Agnini et al. (2014) que modificaron los abarques temporales de algunas biozonas e introdujeron algunas nuevas. Uno de los trabajos realizados en esta tesis ha sido determinar las biozonas de nanofósiles calcáreos que abarcan cada una de las secciones analizadas.

2.5.2. CONSIDERACIONES (PALEO)ECOLÓGICAS DE LOS GRUPOS DEL EOCENO

Partiendo del Principio del Actualismo, en base a la similitud morfológica de los nanofósiles calcáreos eocenos con grupos actuales, y apoyándose en datos geoquímicos y sedimentológicos de las rocas en las que se encuentran diversos taxones, varios autores han tratado de deducir en qué tipo de ambiente habitaba cada nanofósil calcáreo en el pasado (Aubry, 1992, 1998; Bralower, 2002; Bown et al., 2004; Agnini et al., 2007). En esta tesis doctoral la interpretación paleoecológica de los nanofósiles calcáreos eocenos se ha basado en todo lo que previamente se ha dicho sobre las afinidades paleoecológicas de los taxones y en los cambios en las abundancias de dichos taxones en las secciones analizadas, contrastando las conclusiones respecto al paleoambiente con los resultados derivados de datos geoquímicos y de otros organismos. Para ello, a continuación se indica el tipo de paleoambiente en el que eran abundantes los taxones presentes en las secciones estudiadas:

Asociaciones de alta temperatura y oligotrofia: El océano abierto de bajas latitudes está caracterizado por aguas cálidas, cristalinas, poco turbulentas y con escasez de nutrientes. Los nanofósiles calcáreos adaptados a este entorno son k-selectivos, y entre ellos destacan sobre todo los géneros *Discoaster* (Aubry, 1998; Bralower, 2002; Agnini et al., 2006), *Ericsonia* y *Heliolithus* (Aubry, 1998; Bralower, 2002; Tremolada & Bralower, 2004; Agnini et al., 2007). *Sphenolithus* tiene afinidad a aguas cálidas y oligotróficas pero su distribución geográfica los restringe en la mayoría de los casos al margen continental (Deflandre, 1952; Bralower, 2002; Gibbs et al., 2004; 2006; Villa et al., 2008; Toffanin et al., 2011). *Fasciculithus* y *Zygrhablithus bijugatus* son considerados de alta temperatura y oligotrofia por varios autores, aunque no estén definidos del todo. De hecho, parece ser que más que la temperatura, lo determinante

para estos taxones es la cristalinidad del agua, dado que parecen ser taxones de aguas profundas (Gartner & Bukry, 1969; Wei & Wise, 1990; Agnini et al., 2007). Por último, géneros como *Calcidiscus*, *Umbilicosphaera*, *Blackites-Rhabdosphaera* y *Neococcolithes* han sido considerados de alta temperatura por algunos autores (Deflandre & Fert, 1954; Hay & Towe, 1962; Bramlette & Sullivan, 1961).

Asociaciones eutróficas: Todos los géneros de las familias Prinsiaceae y Nöelaerhabdaceae (*Prinsius*, *Toweius*, *Cribocentrum*, *Dictyococcites*, *Reticulofenestra* y *Cyclicargolithus*) han sido relacionados a ambientes meso/eutróficos, al igual que sus descendientes *Emiliana* y *Gephyrocapsa*. Son r-selectivos y habitan aguas turbulentas, en concreto las zonas de *upwelling* y de descarga continental (Okada & Honjo, 1973, Flores et al., 1995; Tremolada & Bralower, 2004; Stoll et al., 2007). Las especies pequeñas habitan más cerca del continente, mientras que las más grandes son cosmopolitas, habitando también en océano abierto (Villa & Persico, 2006; Mutterlose et al., 2007; Toffanin et al., 2011). Algunos otros géneros también son asociados a ambientes meso-eutróficos, pero sobre todo porque no son típicos de ambientes oligotróficos. La mayoría de los placolitos se incluyen en este grupo: *Coccolithus*, *Campylosphaera*, *Clausicoccus*, *Chiasmolithus*, *Cruciplacolithus* y *Markalius* (Aubry, 1998; Dedert et al., 2012; Schneider et al., 2011).

Asociaciones de altas latitudes: Los géneros clásicos de altas latitudes y aguas frías son *Chiasmolithus*, *Prinsius* y *Neochiastozygus* (Perch-Nielsen, 1985b; Gibbs et al., 2006; Villa et al., 2008; Schneider et al., 2011). Además, los géneros cosmopolitas también suelen abundar en altas latitudes, como *Toweius*, *Reticulofenestra* o *Coccolithus* (Bukry, 1973; Schneider et al., 2011).

Asociaciones proximales (cercanas al continente): El género *Braarudosphaera* ha sido considerado indicador de cercanía al continente y *Sphenolithus* es también muy abundante en cherts de poca profundidad (Deflandre, 1947; 1952; Bukry, 1971). A ellos se suman *Lanternithus*, *Helicosphaera*, *Pontosphaera*, *Neococcolithes*, *Pseudotriquetrorhabdulus*, *Blackites-Rhabdosphaera*, *Pemma* y *Micrantholithus* (Deflandre, 1947; McIntyre & Bé, 1967; Black, 1971; Perch-Nielsen, 1985b; Monechi et al., 2000; Lupi & Wise, 2006; Henderiks, 2008; Villa et al., 2008; Pälke et al., 2010; Maravelis & Zelilidis, 2012; King et al., 2013; Khalil & Al-Sawy, 2014). Sin embargo, muchos de estos géneros son *miscellaneous*, han sido hallados en cantidades

considerables en algunas secciones cercanas a la costa, pero escasean en otras. Todo ello sugiere que no es la profundidad, sino la variabilidad de las condiciones ambientales, lo que se relaciona con estos géneros: fluctuaciones en la salinidad, aguas turbulentas, etcétera (Perch-Nielsen, 1985b; Green et al., 1998).

Asociaciones definidas por la profundidad: Los géneros *Fasciculithus*, *Discoaster* y *Zygrhablithus* han sido atribuidos a profundidades relativamente grandes (Aubry, 1998; Giraldo-Gómez et al., 2016). Se piensa que el hecho de que sus caparazones fueran más gruesos pudo estar relacionado con un mayor peso que les favorecía descender a mayores profundidades y con la resistencia a la presión del agua. Los tres géneros tenían afinidad por aguas poco turbulentas y esto puede explicarse con la necesidad de que la luz llegue a mayores profundidades. Al contrario, el estilo de vida de los taxones pequeños y oportunistas, como *Reticulofenestra* y *Toweius* <5 µm, consistía en reproducirse con rapidez en épocas de grandes aportes de nutrientes. Una reproducción rápida exigía gran cantidad de energía lumínica, por lo que debían habitar aguas someras (Young, 1994; Mutterlose et al., 2007; Giraldo-Gómez et al., 2016). Gracias a su pequeña talla, eran muy ligeros, lo cual les permitía flotar en aguas superficiales.

Ambientes extremos: Existen indicadores relacionados a periodos concretos en los que las condiciones fueron extremas. En el K/T, donde desaparecieron casi todos los taxones, *Braarudosphaera* y *Prinsius* eclosionaron (Deflandre, 1947; Roth, 1974; Romein, 1982). El PETM también dejó una asociación peculiar, compuesta por *Discoaster araneus*, *D. anartios* y *Rhomboaster* spp. (Kahn & Aubry, 2004; Aubry, 2001; Agnini et al., 2006). Estos son nanolitos deformes, que se piensa se debieron a salinidad y temperaturas extremas en las provincias del Tethys y el Atlántico (Jiang & Wise, 2006; Agnini et al., 2007; Mutterlose et al., 2007; Raffi et al., 2009).

Otras consideraciones ambientales: La especie *Coccolithus pelagicus* habita hoy en día en ambientes fríos de alta latitud, pero en el Eoceno su abundancia fue mayor en bajas latitudes. Esta migración hacia altas latitudes se dio en el Oligoceno, cuya causa se desconoce (Haq & Lohmann, 1976; Bukry, 1973). La especie *C. formosus* ha sido denominado *Ericsonia* en más de una ocasión y, por lo tanto, cabe pensar que podría ser indicadora de altas temperaturas; no obstante parece más probable que sea cosmopolita (Black, 1964). En cuanto a *Helicosphaera*, su representante moderno más común es *H. carteri*, especie que abunda en ambientes de estuario y descarga continental elevada,

pero sobre todo en climas cálidos. Sin embargo, otras especies de *Helicosphaera* habitan en condiciones totalmente distintas, por lo que es complicado asignar un ambiente tipo para el género (Black, 1971; Wei & Wise, 1990; De Kaenel & Villa, 1996; Cachão et al., 2002). Esto complica la interpretación de *Helicosphaera* del Eoceno. Por su parte, *Braarudosphaera* ha sido y es hoy en día un género habituado a ambientes cercanos al continente, pero existen tras el límite K/T y también en el Eoceno algunos sedimentos de océano abierto muy ricos en *Braarudosphaera* (Deflandre, 1947; Bukry, 1981; Lupi & Wise, 2006). Por todo ello, cabe pensar que este género pueda ser oportunista y que habite las costas e incluso eclosionen en océano abierto por escasez de competidores (Roth, 1974; Romein, 1982). Por último, el dinoflagelado *Thoracosphaera* también está presente entre los nanofósiles calcáreos eocenos y ha sido considerado un taxón oportunista (Schiller, 1930; Deflandre, 1947).

Nota: En este apartado se han comentado las generalidades sobre la paleoecología de varios grupos eocenos. No obstante, cada sección analizada tiene sus peculiaridades en cuanto a la asociación de nanofósiles calcáreos y en cuanto al contexto paleoclimático y paleoecológico. Por lo tanto, varias de las consideraciones presentadas en este capítulo se repetirán en los siguientes capítulos, pero además se presentarán nuevas informaciones respecto a la interpretación paleoecológica de algunos grupos, peculiares para cada una de las secciones.

2.5.3. DISOLUCIÓN Y CALCIFICACIÓN

Otra información que se ha obtenido de los nanofósiles calcáreos en esta tesis es el contenido en CaCO_3 de los cocolitos, que varía según la cantidad de CaCO_3 producida en cada cocolito durante su ciclo vital (ver apartado 2.3.2) o el grado de disolución y/o recristalización sufrido tras la muerte del individuo (ver apartado 2.3.3). Los eventos hipertermales están caracterizados por un aumento en el pCO_2 y un descenso del pH de los océanos, así como el ascenso del CCD y la lisoclina, que favorece la disolución de los organismos calcíticos (ver capítulo I). Las especies más vulnerables se disuelven parcial o totalmente, cuestión que provoca un cambio en las asociaciones y que se debe considerar. Existen sucesiones sedimentarias, acumuladas por debajo de la lisoclina, con asociaciones con indicios claros de disolución y muy ricas en unas especies. En base a ello han podido ser catalogados como taxones resistentes a la disolución *Discoaster*,

Fasciculithus, *Coccolithus pelagicus*, *Sphenolithus*, *Dictyococcites* y *Reticulofenestra* spp. >5 μm (Adelseck, 1973; Perch-Nielsen, 1985b; Gibbs et al., 2004; 2010; Tremolada & Bralower, 2004; Raffi & De Bernardi, 2008; Toffanin et al., 2011; Self-Trail et al., 2012; Dedert et al., 2014; Agnini et al., 2015). En cambio, *Braarudosphaera*, *Helicosphaera*, *Prinsius*, *Toweius*, *Reticulofenestra* spp. <5 μm y *Zygrhablithus bijugatus* son más susceptibles a la disolución (Gartner & Bukry, 1969; Bukry, 1971; Roth & Thierstein, 1972; Adelseck, 1973; Edwards, 1973; Thierstein, 1980; Perch-Nielsen, 1985b; Monechi et al., 2000; Orue-Etxebarria et al., 2004; Tremolada & Bralower, 2004; Agnini et al., 2007; Jiang & Wise, 2009; Raffi et al., 2009; Pälike et al., 2010; Dedert et al., 2012; Giraldo-Gómez et al., 2016).

En esta tesis doctoral se ha trabajado con los cambios en la masa de los cocolitos a lo largo de las secciones estudiadas. Se han escogido especies que pueden haber sido afectadas por la disolución o distintos grados de calcificación. Las razones para elegir especies concretas para este trabajo se presentarán en los capítulos correspondientes a cada sección (IV, V y VI). En base a los cambios en la masa de los cocolitos de las especies investigadas, se han deducido los cambios en el equilibrio del CaCO_3 en las aguas oceánicas. Con todo esto se ha podido recrear el escenario en el que habitaron y sedimentaron estos nanofósiles calcáreos, antes, durante y después de los eventos hipertermales. También se han estimado las posibles causas de los cambios observados. Estos procesos serán descritos más en detalle en el capítulo correspondiente a cada sección.

CAPÍTULO III: METODOLOGÍA

- *Muestreo para nanofósiles calcáreos*
- *Técnicas de preparación para el análisis de nanofósiles calcáreos mediante microscopía óptica*
- *Identificación y análisis de las asociaciones*
- *Determinación de la conservación*
- *Análisis de imágenes*
- *Análisis adicionales*
- *Publicación de resultados*

La metodología para hacer el estudio de un intervalo con nanofósiles calcáreos comprende distintos tipos de trabajos. El objetivo de esta tesis es el análisis de las consecuencias de varias perturbaciones climáticas en el pasado. En este trabajo primero es muy importante documentarse acerca de los datos que se han obtenido previamente en la sección a estudiar y conocer cuál ha sido su interpretación. De esta manera, se puede identificar la posición de la perturbación climática en el afloramiento que se estudiará y se pueden diseñar los tipos de estudio necesarios y la resolución conveniente para caracterizar en detalle lo acontecido.

Como norma general, el análisis de perturbaciones climáticas en el pasado requiere muestrear rocas y sedimentos de antes, durante y después del intervalo que es objeto de estudio. En el caso de las tres secciones estudiadas en este trabajo, en primer lugar se levantaron y digitalizaron columnas estratigráficas detalladas (Fig. 3.1). Dichas columnas han constituido la base sobre la que situar todo tipo de muestras (principalmente muestras para nanofósiles calcáreos, pero también para isótopos estables y mineralogía, entre otros). Ello ha permitido disponer de un marco de referencia común para los distintos tipos de análisis realizados.

El grado de detalle del levantamiento de columnas y del muestreo varía según las circunstancias, aunque en los intervalos donde se localizan los eventos paleoclimáticos a analizar se ha realizado siempre con alta resolución. Para el correcto posicionamiento cronológico de los episodios climáticos a estudiar es indispensable disponer de un sólido marco de referencia temporal.

A fin de maximizar la correlación e integración de resultados, es una buena práctica procurar, siempre que sea posible, realizar el muestreo para diferentes tipos de análisis en los mismos niveles estratigráficos. En cualquier caso, todos los muestreos se realizaron a alta resolución, a fin de registrar la totalidad de acontecimientos que pudieran haber ocurrido durante cada episodio hipertermal.

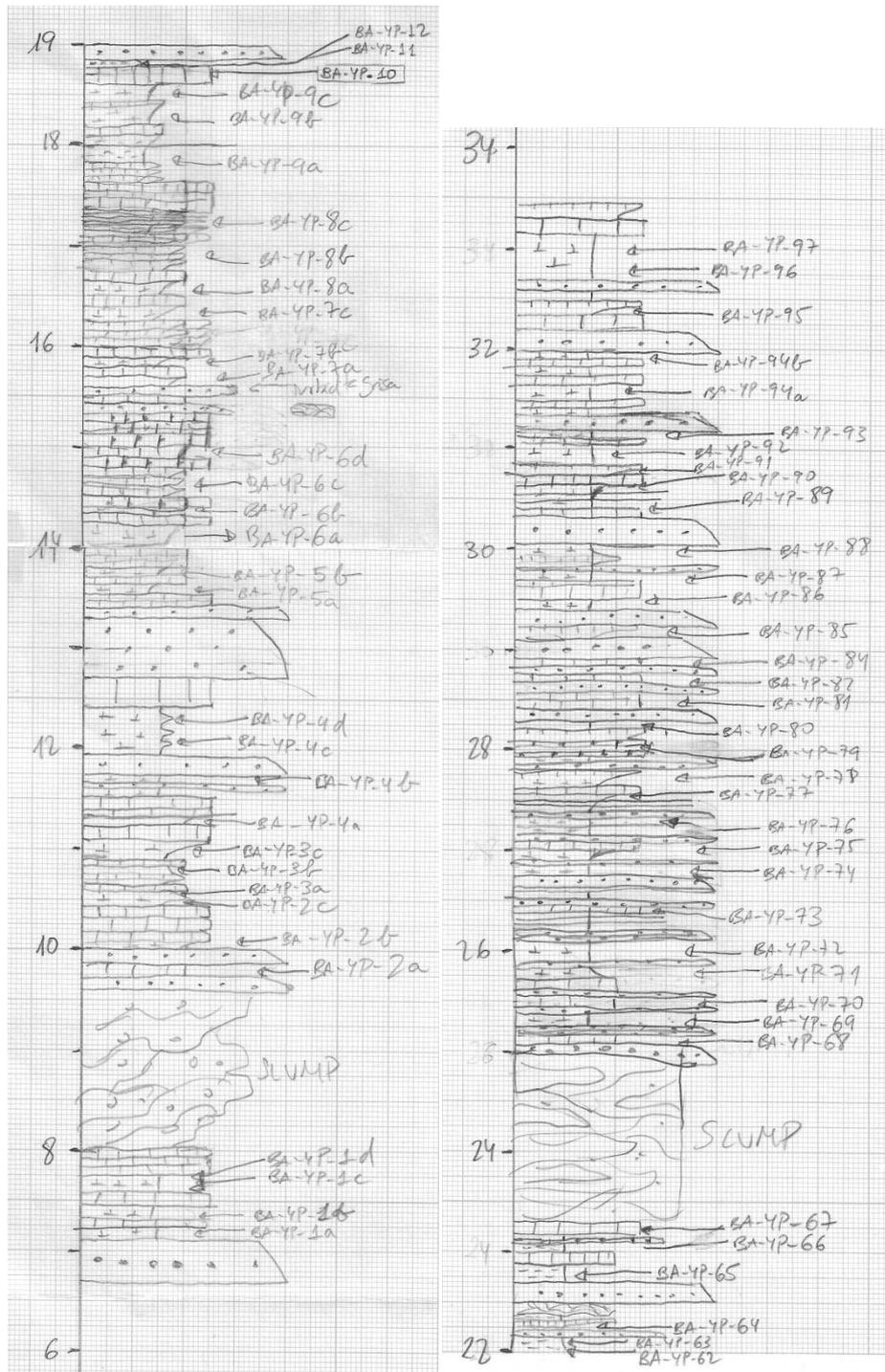


Fig. 3.1. Ejemplo de la columna estratigráfica de campo levantada para una parte de la sección de Barinatxe, donde se indica la posición de los niveles donde se tomaron las muestras.

3.1. MUESTREO PARA NANOFÓSILES CALCÁREOS

A la hora de decidir la resolución con la que se toman las muestras conviene prestar atención a la tasa y el tipo de sedimentación, para así poder registrar correctamente todos los cambios ambientales acontecidos en el intervalo estudiado. La sección de Oyambre es la que menos turbiditas contiene, pero la alternancia de margas y calizas demuestra una influencia continental considerable (Martínez-Braceras et al., 2017; Intxauspe-Zubiaurre et al., 2018b). Tal y como se describirá en el capítulo correspondiente, en base a los modelos astro-cronológicos obtenidos para esta sección se consideró suficiente un espaciado medio de muestreo de 6 cm para los nanofósiles calcáreos durante un evento hipertermal, correspondiente aproximadamente a una resolución temporal de 2 ka, y se recogió un total de 256 muestras de roca, tanto calizas como margas hemipelágicas. En las secciones de Barinatxe y Gorrondatxe la tasa de sedimentación fue más alta, manifestada entre otras evidencias por numerosas intercalaciones turbidíticas, por lo cual el espaciado de muestreo fue superior, siempre de acuerdo a los modelos cronológicos disponibles. En el caso de Barinatxe se recogieron 125 muestras de calizas y margas hemipelágicas, y el espaciado medio de muestreo fue de 7 cm durante la perturbación climática (Intxauspe-Zubiaurre et al., 2018a), correspondiente aproximadamente a una resolución temporal de 2 ka (Payros et al., 2015). En el caso de Gorrondatxe se recogieron 124 muestras de calizas y margas hemipelágicas, y el espaciado medio de muestreo fue de 30 cm durante el evento hipertermal (Intxauspe-Zubiaurre et al., 2017a), correspondiente aproximadamente a una resolución temporal de 2.5 ka (Payros et al., 2009, 2012).

Las secciones analizadas están formadas por niveles de margas y calizas con intercalaciones episódicas de turbiditas arenosas, estando los nanofósiles calcáreos presentes en todas las litologías. Las turbiditas son producto de la removilización del sedimento, por lo que pueden introducir una cantidad considerable de componentes heredados, procedentes de sedimentos más antiguos, que no reflejan las condiciones ambientales del momento de la sedimentación. Por lo tanto, se evitó muestrear sedimentos con influencia turbidítica. Las margas y calizas se depositan en situaciones de menor energía y presentan, por tanto, menor probabilidad de contener nanofósiles

retrabajados aportados por corrientes. Sin embargo, las corrientes de turbidez dejan material fino en suspensión que tarda un cierto tiempo en sedimentarse, por lo que las margas suprayacentes a las turbiditas también suelen contener componentes heredados. Por su parte, las calizas sufren intensos procesos diagenéticos de cementación, por lo que es más complicado disgregarlas y conseguir separar sus componentes. Con todo, se procuró tomar las muestras para nanofósiles de la parte superior de niveles margosos, prácticamente en su tránsito a niveles calizos suprayacentes y lo más lejos posible de las areniscas turbidíticas subyacentes. Teniendo en cuenta esto, se adaptó ligeramente el espaciado del muestreo.

3.2. TÉCNICAS DE PREPARACIÓN PARA EL ANÁLISIS DE NANOFÓSILES CALCÁREOS MEDIANTE MICROSCOPIA ÓPTICA

De las 505 muestras de roca recogidas en el campo se prepararon 490 *smear slides*, término anglosajón para denominar una lámina transparente sobre la cual quedan adheridos los nanofósiles calcáreos. Se prepararon 110 *smear slides* en Barinatxe, 124 de Gorrondatxe y 256 de Oyambre, para posteriormente estudiarlas en el microscopio de polarización. La preparación de láminas delgadas consiste en distribuir la muestra homogéneamente sobre una lámina de cristal transparente según la técnica de decantación propuesta por Flores & Sierro (1997). Las láminas se prepararon en el laboratorio de Estratigrafía y Paleontología de la Facultad de Ciencia y Tecnología de la Universidad del País Vasco. El protocolo de preparación consta de los siguientes pasos:

- 1) Secar la muestra. Para ello se extrae el núcleo de la muestra de roca recogida en el campo, lo más fresco posible, y se introduce en una bolsa más pequeña. Es importante evitar la contaminación, por lo que la espátula o el martillo usados para extraer el núcleo, al igual que las manos cubiertas de guantes de látex, han de pasarse por una solución diluida de HCl entre muestra y muestra, de manera que el carbonato adherido a las herramientas se disuelva. Las bolsas pequeñas se colocan con la apertura

abierta en una caja que se mete en un horno durante 24 horas a una temperatura aproximada de 50°C.

2) Preparar frascos de 10 mililitros (mL) con muestra y agua tamponada. Usando una balanza de precisión con tres decimales y una espátula, se extraen 0.2 g de cada muestra y se introducen en un frasco de 10 mL. Entre muestra y muestra la espátula se pasa por la solución diluida de HCl. A continuación, se añaden 10 mL de agua tamponada. Es una solución que se prepara previamente, añadiendo a 1 L de agua destilada, 0.2 g de NaHCO₃ en polvo y 0.15 g de Na₂CO₃ en polvo. La función del agua tamponada es romper los enlaces entre partículas disgregando la muestra lo máximo posible.

3) Disgregar la muestra. Si la muestra está poco compactada el agua tamponada es suficiente para que durante una noche la muestra se disgregue. En el caso de que no se disgregue, la muestra se pasa por una máquina de ultrasonidos que cumple la función de disgregar.

4) Esparcir la muestra en un cubreobjetos. El objetivo es distribuir la muestra homogéneamente en un cubreobjetos, que después se pega a un portaobjetos y posibilitar la observación al microscopio petrográfico. Para ello se coloca el cubreobjetos en la base de una cápsula Petri de 10 mL de volumen (Fig. 3.2). Después, se rellena la cápsula con una solución de “gelatina” y agua tamponada para facilitar decantación, reducir la tensión superficial y evitar la disolución instrumental. El agua tamponada tiene que estar caliente cuando se le añade la *gelatina*, para que ésta se descomponga correctamente (Fig. 3.2), pero después se introduce en el frigorífico, dado que la solución tiene que estar fría en las cápsulas Petri. El objetivo es que no se evapore mientras esté decantando, por lo que esta operación se realiza a la menor temperatura posible. En general en tandas de 30 cápsulas, se esparce la muestra por la solución de la cápsula (Fig. 3.2). Esto se realiza usando una micropipeta Discovery Comfort, con la que se extraen 200 µL de los frascos previamente preparados y se bombean, aspirando y expulsando intermitentemente hasta que la muestra esté distribuida homogéneamente en la solución (Fig. 3.2). A continuación se dejan en reposo durante una noche.

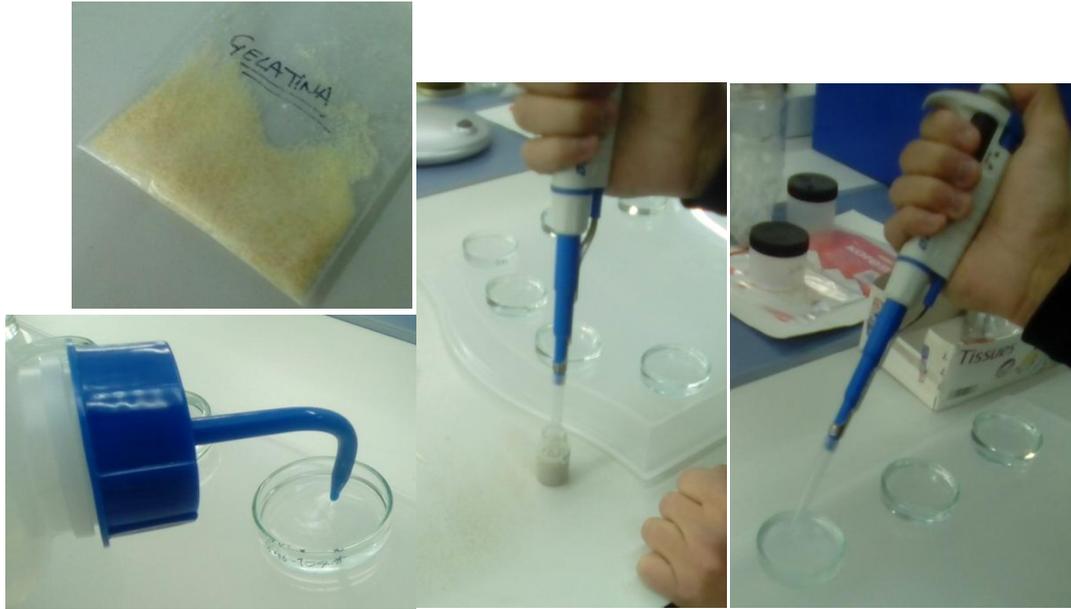


Fig. 3.2. Izquierda y arriba, el producto gelatina. Izquierda y abajo, colocación de los cubreobjetos en el fondo de las cápsulas Petri y relleno con la solución de “gelatina”. Centro y derecha, extracción y bombeado de muestra con la micropipeta.

5) Tras dejar una noche decantando, se introducen trozos de papel con una mitad dentro de la cápsula y la otra fuera, de tal manera que el papel absorbe el agua de la cápsula y lo gotea fuera del recipiente (Fig. 3.3). Cuando toda el agua esté extraída, se deja secar el fondo de la cápsula el mínimo tiempo posible para evitar que partículas de polvo se adhieran al cubreobjetos.

6) Se extrae con una espátula el cubreobjetos con el sedimento adherido y se coloca en una plancha calorífica a 95°C aproximadamente (Fig. 3.3). Se añaden dos gotas de pegamento, compuesto por una solución de 75% de bálsamo de Canadá y 25% de xileno (que cumple la función de aligerar el bálsamo). Se deja unos segundos que las gotas se esparzan y se cubre con un portaobjetos. Se introduce en un horno a 95°C aproximadamente, donde hay que mantenerlo por dos días para que el pegamento se seque.

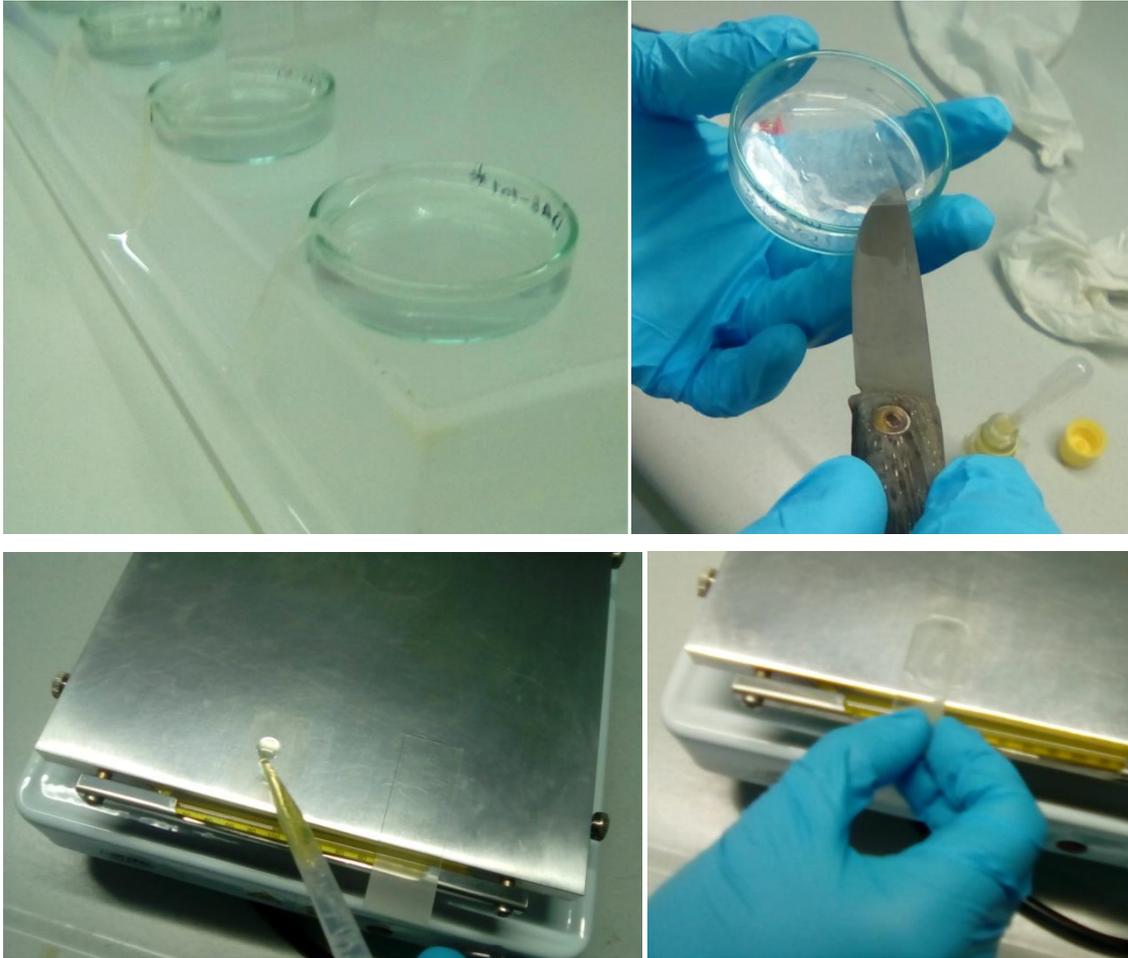


Fig. 3.3. Arriba a la izquierda, extracción del líquido con trocitos de papel. El resto, fase de añadir pegamento y pegar el cubreobjetos con el portaobjetos.

3.3. IDENTIFICACIÓN Y ANÁLISIS DE LAS ASOCIACIONES

Uno de los dos trabajos principales realizados es la identificación de taxones y grupos de nanofósiles calcáreos y el análisis de sus asociaciones utilizando un microscopio Leica DMLP del Departamento de Estratigrafía y Paleontología de la UPV/EHU. Los nanofósiles calcáreos se ven transparentes, con un tono verde en el caso de los más gruesos como son los *Discoaster*. Con nícoles cruzados la mayoría de los elementos de los cocolitos y nanolitos muestran color blanco en diferentes grados de intensidad, pero si son más gruesos pueden llegar a dar colores amarillos o naranjas,

además de la figura de extinción (ver apartado 2.4.1). El aumento usado en el objetivo es de x100 y en los oculares x12.5, con lo que la combinación de ambos da un aumento de x1250. Un campo visual en el microscopio utilizado es circular, por lo que en tal aumento, el diámetro del campo visual es de 64 μm . En cambio, las fotografías que ilustran esta memoria son rectangulares, debido a que el dispositivo usado para realizarlas tiene un campo visual rectangular.

El primer trabajo al microscopio consiste en identificar los taxones presentes en las láminas delgadas. Para ello se prepararon catálogos con los taxones que existieron durante la época correspondiente a cada evento hipertermal. La información fue obtenida principalmente de cuatro fuentes: (1) página web Nannotax (<http://www.mikrotax.org/Nannotax3/index.php?dir=Coccolithophores>); (2) el catálogo digital Nannoware (Cenozoic Nannoware Database Version 2004.1.3, International Nannoplankton Association & Florida State University); (3) el capítulo “Cenozoic Calcareous Nannofossils” de Perch-Nielsen (1985b); y (4) el libro Calcareous Nannofossil Biostratigraphy (Bown, 1998). Las extensiones temporales de cada taxón fueron comprobadas en la bibliografía referida en estos catálogos.

El objetivo del análisis de asociaciones es determinar la cantidad de cocolitos y nanolitos que se encuentran en una fracción concreta de sedimento y calcular qué proporción representa cada taxón en relación al contenido total de nanofósiles calcáreos. Después se analiza cómo cambian estas proporciones a lo largo de la sucesión estratigráfica. Para que el cálculo de las proporciones sea fidedigno, Denisson & Hay (1967) determinaron que es preciso contar 500 individuos por muestra. De esta manera, se asegura que todo taxón con una abundancia superior al 1% de la asociación aparezca al menos una vez en un campo visual al contar los 500 individuos (Fig. 3.4). En nuestro caso, en primer lugar se realizó un recuento de 500 nanofósiles por muestra. Así la proporción de los taxones principales (abundancia mayor al 10% de la asociación) queda bien reflejada. Sin embargo, es posible que los valores de aquellos taxones cuya abundancia sea inferior al 10% no sean reales debido a que los individuos pueden mostrar una distribución heterogénea en la lámina delgada, concentrándose en unos campos visuales y estando prácticamente ausentes en otros. Por lo tanto, se realizó un segundo recuento únicamente de los taxones con abundancia inferior al 10%, contando 500 individuos solo de este grupo y calculando después la proporción que habrían tenido entre los 500 nanofósiles iniciales.

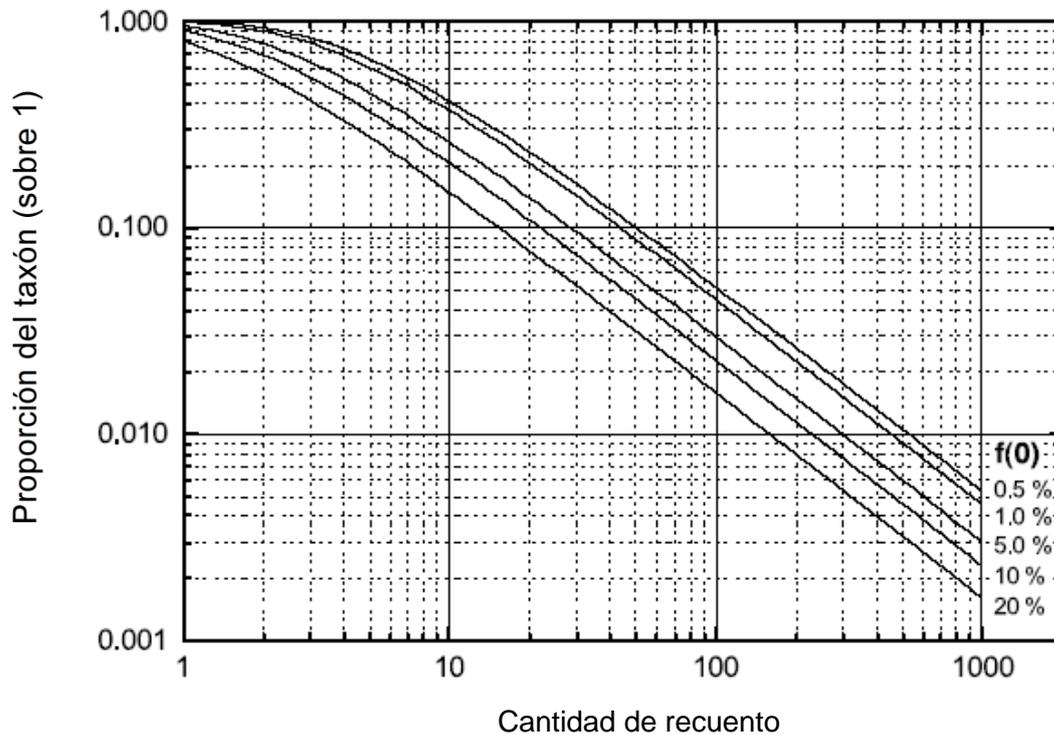


Fig. 3.4. Gráfico de Denisson & Hay (1967) para calcular cuántos individuos se deben contar para un análisis de asociaciones representativo.

Para el cálculo de la cantidad de nanofósiles en una fracción del sedimento, se calcula cuántos individuos se encuentran en un área determinada de la lámina delgada, en este caso 1 mm^2 . Calculando la cantidad media de nanofósiles presentes en cada campo visual y sabiendo cuantos campos visuales abarca 1 mm^2 , solo es necesario aplicar la siguiente fórmula:

$$\text{Nanofósiles en } 1 \text{ mm}^2 = \frac{\text{Cantidad total contada por muestra}}{\text{Número de campos visuales contados} * \text{área del campo visual}}$$

Dado que el diámetro del campo visual es conocido, solo se deben introducir dos valores:

$$\text{Nanofósiles en } 1 \text{ mm}^2 = \frac{\text{Cantidad total contada por muestra}}{\text{Número de campos visuales contados} * \pi * (0.032)^2}$$

3.4. DETERMINACIÓN DE LA CONSERVACIÓN

En cada muestra también se observa el estado de conservación de los nanofósiles calcáreos. Algunos autores han presentado distintas escalas de conservación, pero hasta la fecha no se ha fijado un método uniforme para la medida de este parámetro. En este trabajo se sigue la terminología utilizada por Raffi & De Bernardi (2008), que compararon la conservación de los nanofósiles calcáreos de antes, durante y después del PETM. Esta terminología ha sido utilizada por varios autores dedicados a la paleoecología de los nanofósiles calcáreos (Bralower, 2002; Bown, 2005; Agnini et al., 2007).

Se considera buena conservación que las formas observadas de nanofósiles calcáreos sean iguales que en las fotografías de los catálogos, con los mismos matices y los elementos terminados en sus formas regulares. Se considera conservación moderada que se observe recrecimiento en los taxones más vulnerables a ello, que son los nanolitos como *Discoaster*, *Braarudosphaera* y *Zygrhablithus*. Sus elementos comienzan a mostrar ensanchamiento y las formas de las puntas se ven deformadas, además de tonos anaranjados bajo nícoles cruzados, muestra de un mayor grosor. Se considera conservación pobre que el recrecimiento haga perder totalmente las formas originales de los taxones, pero que aún puedan ser identificados por la cantidad de asterolitos y el área central en *Discoaster*, cinco placas en *Braarudosphaera*, o la característica extinción de *Zygrhablithus*, primero una mitad, y después la otra (Fig. 3.5).

En cuanto a taxones que sufren menos recrecimiento, como los placolitos, una conservación pobre supone empezar a perder elementos como barras centrales por disolución. A su vez, los elementos pueden recrecer y los placolitos comienzan a mostrar colores amarillentos. En el caso de *Sphenolithus*, una conservación pobre supone mostrar colores anaranjados. En general, en una conservación pobre empiezan a observarse aglomeraciones de cocolitos y nanolitos a consecuencia de la cementación de la roca carbonatada. Por último, una mala conservación supone una gran aglomeración de cocolitos y nanolitos, difícil de separar. Los nanolitos proclives al recrecimiento se distinguen con mucha dificultad y la mayoría de las veces tan solo

puede indicarse el género. También es complicado distinguir las especies no proclives al recrecimiento, que pierden partes del cocolito/nanolito por disolución y muestran colores anaranjados (Fig. 3.5).

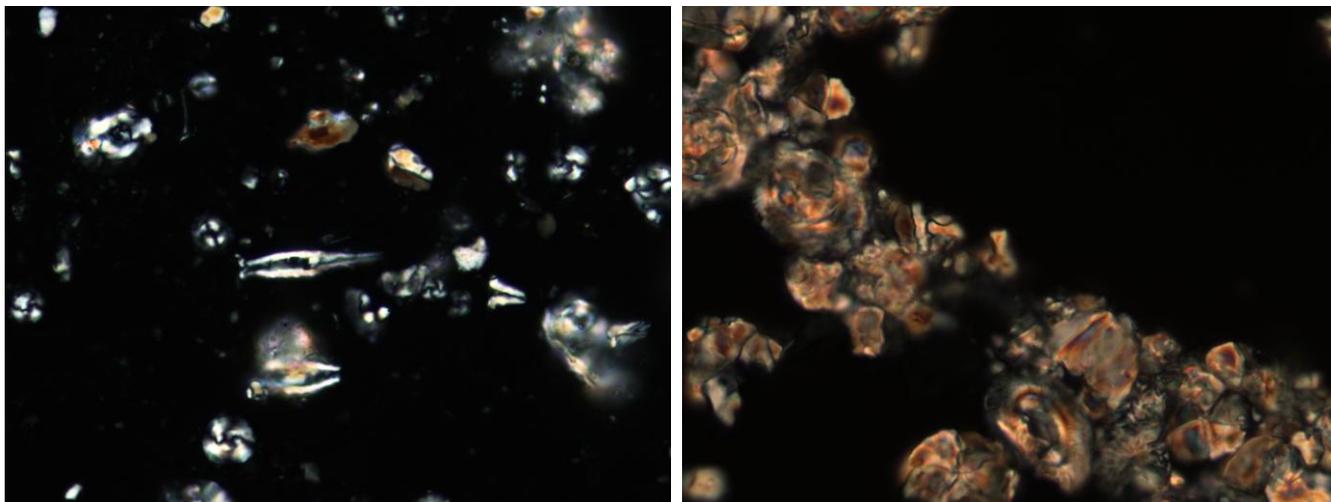


Fig. 3.5. Ejemplos de conservación moderada (izquierda; muestra de 105.8 m de Gorrondatxe) y mala (derecha; muestra de 83.75 m en Oyambre).

3.5. ANÁLISIS DE IMAGENES

Una vez completado al análisis de las asociaciones de las tres secciones estudiadas, se procedió a emplear una nueva técnica de análisis de imagen (Fuertes et al., 2014) que permite medir el contenido en CaCO_3 de los nanofósiles calcáreos. El análisis de imágenes se realizó en el Departamento de Geología de la Universidad de Salamanca (Grupo de Geociencias Oceánicas), donde tienen instalado el programa C-Calcita de Fuertes et al. (2014). El objetivo es transformar las imágenes fotografiadas de cocolitos/nanolitos en imágenes 3D para así poder calcular su volumen y, por consiguiente, su masa. Ello permite evaluar cómo varía la masa de los nanofósiles durante eventos hipertermales. Para este trabajo solo se usaron especies de tipo placolito, por lo que se empleará el término “cocolito” en esta sección, pero el trabajo puede realizarse en algunos nanolitos también.

El primer paso consiste en tomar fotografías de los cocolitos, en nuestro caso usando un microscopio Nikon Eclipse LV100POL conectado a una cámara digital Nikon DS-

Fi1 (Fig. 3.6). Para ello es necesario observar en escala de grises la imagen real de los cocolitos seleccionados. Es necesario el uso de nicoles pero evitar la figura de interferencia. Esto se consigue mediante la polarización circular. Para ello se introducen dos nuevas lentes, llamadas $\lambda/4$, una entre el polarizador y la muestra y la otra entre el objetivo y los nicoles (Fig. 3.6). La primera permite cambiar la dirección de la luz polarizada, de modo que se gira 90° , evitando que al traspasar los cristales de calcita las ondas se anulen. Al cruzar la otra $\lambda/4$ la luz vuelve a su dirección inicial y la figura que muestra al cruzar nicoles es la imagen real, sin ningún cristal oscuro, sin figura de interferencia, tal y como se observa en la figura 3.7. En este estudio se tomaron 40862 fotografías de nanofósiles, según se especifica en el capítulo correspondiente a cada una de las secciones estratigráficas estudiadas (para detalles, ver Intxauspe-Zubiaurre et al., 2017b).

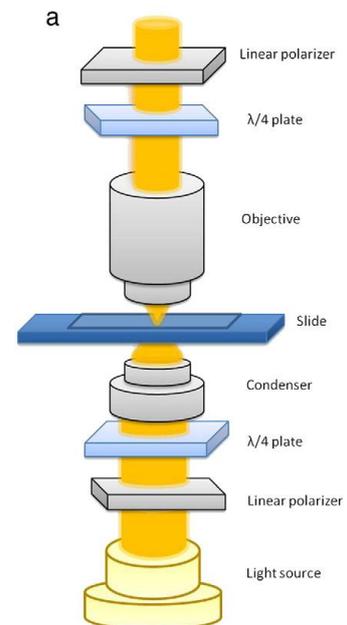
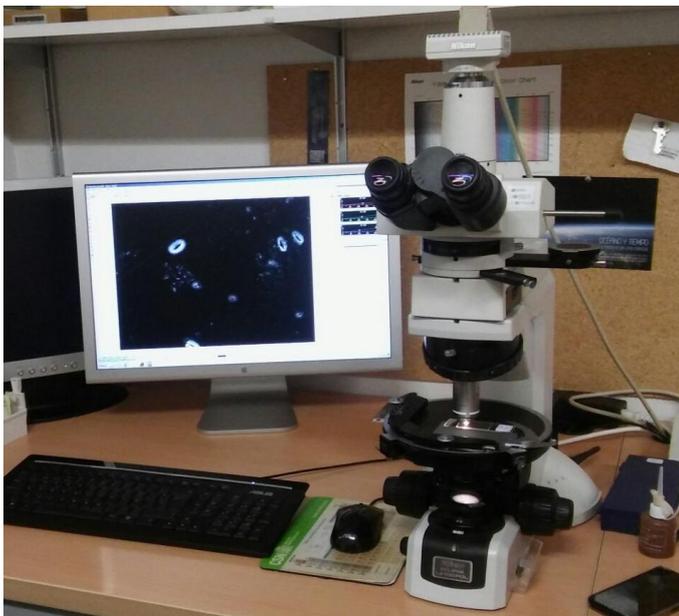


Fig. 3.6. A la izquierda, microscopio Nikon Eclipse LV100POL equipado con cámara fotográfica y enlazado con el ordenador. A la derecha, la colocación de las $\lambda/4$ en el microscopio de luz transmitida (Fuentes et al., 2014).

Una vez tomadas las fotografías de los cocolitos, se emplea el programa C-Calcita para calcular su volumen y su masa. Para ello, el programa C-Calcita identifica 256 niveles de gris, desde el blanco más brillante (nivel 256) hasta el negro (nivel 0). A fin de relacionar cada nivel de gris con un espesor determinado, se calibra el programa utilizando una *Rhabdosphaera*, un nanolito cilíndrico. El tubo de su espina tiene una sección circular, por lo que la anchura que se observa en la imagen es equivalente a su

espesor (Fig. 3.8). Así, basta medir la anchura del tubo y ver el nivel de gris de los píxeles centrales; ese nivel de gris corresponde al espesor del tubo. Después el programa autocalcula el espesor correspondiente a cada nivel de gris usando la relación propuesta por Beaufort et al. (2014).

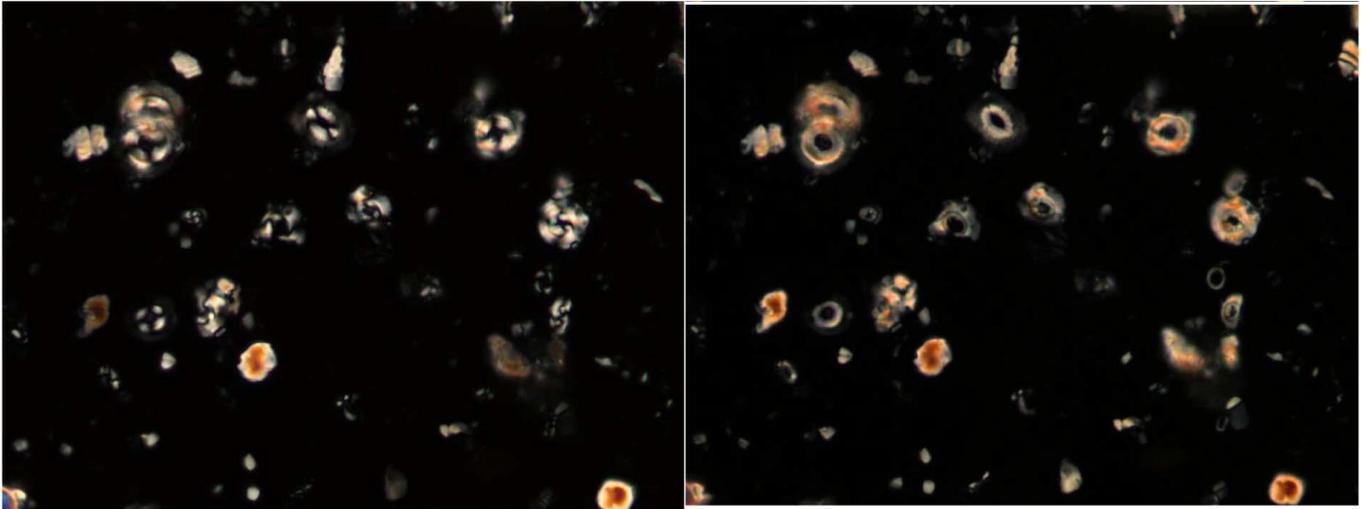


Fig. 3.7. Diferencia entre imagen habitual con nícoles cruzados (izquierda) y con polarización circular (derecha; muestra DE 107.6 m de Gorrondatxe).

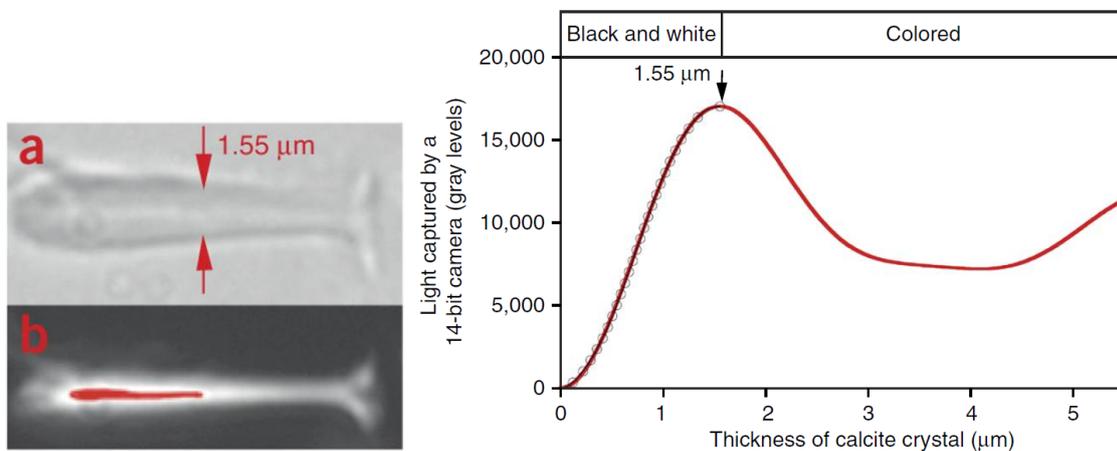


Fig. 3.8. Izquierda, (a) la anchura de una *Rhabdosphaera* y (b) distintas intensidades de luz, dependiendo de su anchura (Beaufort et al., 2014). La franja roja en la imagen (b) corresponde al área en que la luz blanca supera el nivel 256 y satura el receptor del programa. Derecha, relación usada para calcular la intensidad de luz correspondiente a cada espesor de la calcita (Beaufort et al., 2014).

Una vez completada la calibración, se recorta el perfil de cada cocolito fotografiado y el programa C-Calcita calcula automáticamente los ejes, el área y el espesor de cada pixel, creando una imagen 3D (Fig. 3.9). A su vez, el cálculo del volumen es también automático. La masa se obtiene multiplicando el volumen del cocolito por la densidad de la calcita, operación que C-Calcita realiza automáticamente. Con todo ello, se crea una base de datos que se puede exportar a Excel, donde quedan registradas las dimensiones, volúmenes y masas de cada espécimen. Es un proceso más exacto y que consume mucho menos tiempo que otros métodos de medida de masa de cocolitos propuestos hasta la fecha (Roth & Thierstein, 1972; Young & Ziveri, 2000; Agnini et al., 2017). De hecho, en los otros métodos o bien se realizan cálculos aproximados de la masa del sedimento y una cantidad estimada de cocolitos presentes en ella, o bien se miden parámetros dimensionales de los cocolitos y se usan fórmulas para obtener su volumen. C-Calcita solo requiere fotografiar digitalmente las especies, recortar su perfil usando el ratón del ordenador y realizar doble click.

En cada muestra se realizan 50 fotografías y sus recortes correspondientes de cada taxón, con lo cual se obtienen las masas de 50 especímenes. Para observar las variaciones en la masa a lo largo de una sucesión estratigráfica, se usa el parámetro masa/área, que se calcula de inmediato en Excel. Después se realiza la media del índice masa/área de los 50 especímenes de cada taxón por cada muestra, y se observa cómo cambia la masa en la misma unidad de área del cocolito a lo largo de la sección, reflejo directo de los cambios en el contenido de CaCO_3 . En nuestro caso, la cantidad de muestras analizadas y los taxones escogidos se especificarán en los apartados correspondientes a las tres secciones estratigráficas estudiadas.

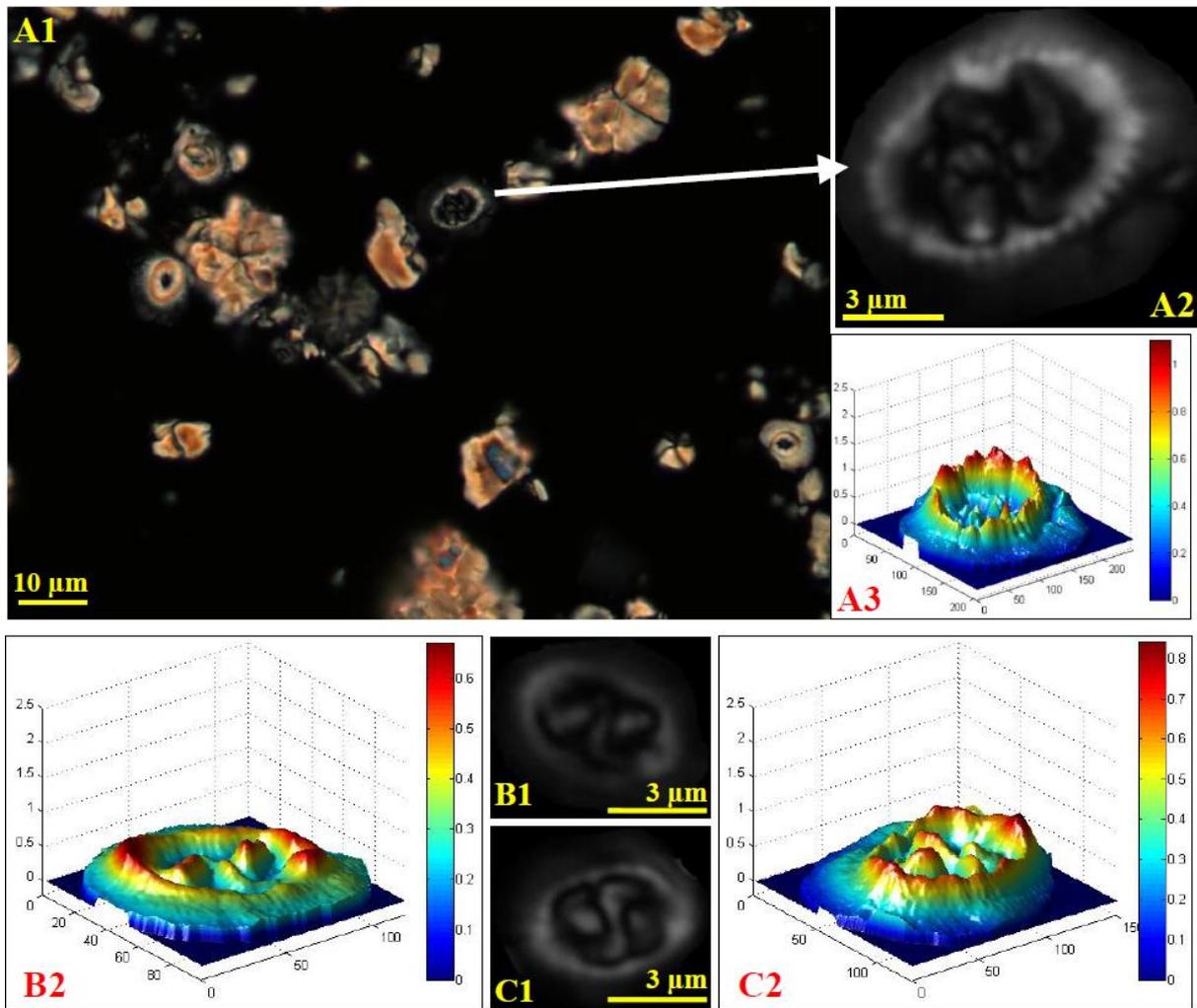


Fig. 3.9. Obtención de la imagen 3D a partir del recorte de la imagen de un cocolito (*Chiasmolithus solitus* del nivel 107.6 m de la sección de Gorrondatxe). (A1) Captura de un campo visual bajo polarización circular. (A2) Imagen cortada de *Chiasmolithus solitus* usando el software C-Calcita (Fuertes et al. 2014); nótese las diferencias entre las escalas de grises de cada pixel. (A3) Reconstrucción 3D de la imagen A2. Se muestran otras imágenes de *Chiasmolithus solitus* de la misma muestra (B1, B2) con sus respectivas reconstrucciones 3D (C1, C2). Las dimensiones de los cocolitos en 3D se expresan en μm en las escalas verticales, horizontales y en las escalas de color.

3.6. ANÁLISIS ADICIONALES

Cada sección analizada mediante nanofósiles calcáreos ha sido caracterizada también mediante otros parámetros típicamente utilizados en estudios paleoambientales, a fin de tener más información respecto a la interpretación paleoecológica. Además de las propias variaciones litológicas en la sucesión estratigráfica, los datos geoquímicos, como las curvas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ o el contenido en CO_3^{2-} , la composición mineralógica, o las variaciones en las asociaciones de foraminíferos ofrecen información complementaria. Dicha información había sido previamente publicada en las secciones de Gorrondatxe y Barinatxe (Payros et al., 2012, 2015a). Sin embargo, en la sección de Oyambre han debido recogerse y prepararse las muestras para que fueran analizados sus rasgos geoquímicos, mineralógicos y sus asociaciones de foraminíferos.

3.6.1. ISÓTOPOS ESTABLES

Las ratios de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ se han utilizado para localizar la posición estratigráfica de los eventos hipertermales estudiados en esta tesis, puesto que generalmente un evento hipertermal está caracterizado por picos negativos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$. A su vez, el análisis isotópico permite realizar interpretaciones paleoclimáticas (ver Capítulo 1).

Se muestrea en el campo cavando profundo o cincelandando la superficie de la roca a fin de obtener una parte de la roca sin bioturbaciones, diaclasas, estilolitos ni alteraciones por meteorización. El análisis isotópico puede realizarse en material derivado de la roca total o en los caparzones de especies de foraminíferos concretas. El segundo procedimiento ofrece, en principio, resultados más fiables, dado que algunas especies de foraminíferos componen sus caparzones en equilibrio isotópico con el agua en que habitan. Para la sección de Gorrondatxe se disponía de datos isotópicos en roca total y en la especie de foraminífero bentónico *Nuttallides truempyi* (Payros et al., 2012). Si bien los valores absolutos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ fueron distintos, las tendencias a lo largo de la sucesión estratigráfica fueron idénticas. Dado que para estudios paleoambientales de afloramientos rocosos resultan más interesantes las tendencias que los valores absolutos, para las secciones de Barinatxe y Oyambre los análisis de isótopos estables se realizaron únicamente en roca total, evitando así la necesidad de implicar a otros especialistas en el

proyecto de investigación. Así pues, en el laboratorio de Estratigrafía y Paleontología de la UPV/EHU se separaron fragmentos de muestra de roca completamente frescos, apartando posibles alteraciones.

Se secaron las muestras en un horno a 50°C durante 24 horas y se perforaron con un microtaladro MF-PERFECTA (W&H), obteniendo 25 g de polvo fino de roca. La broca y resto de utensilios empleados durante la perforación fueron lavados entre muestras a fin de evitar problemas de contaminación. Las muestras fueron enviadas a laboratorios especializados, donde el polvo de roca fue analizado en espectrómetros de masa. Estos aparatos separan los átomos que contienen las muestras y calculan la proporción entre distintos isótopos, en este caso las proporciones de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ y $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$. Las 30 muestras de roca y 40 muestras de foraminíferos bentónicos de Gorrondatxe fueron analizadas en el laboratorio de la University College London (para detalles, ver Payros et al., 2012). Las 203 muestras de roca de Barinatxe fueron analizadas en Swiss Federal Institute of Technology (ETH, Zurich; para detalles, ver Payros et al., 2015a). Finalmente, las 164 recogidas en Oyambre fueron enviadas a Leibniz Laboratory for Radiometric Dating and Stable Isotope Research (Kiel University, Germany), donde fueron analizadas usando un aparato de preparación de carbonatos Kiel IV conectado al espectrómetro ThermoScientific MAT 253. Los resultados se expresan en ‰ y de acuerdo a la notación Vienna Pee Dee Bee (VPDB) relativa a NBS19. La precisión fue de $\pm 0.05\text{‰}$ para $\delta^{13}\text{C}$ y $\pm 0.09\text{‰}$ para $\delta^{18}\text{O}$ (para detalles, ver Intxauspe-Zubiaurre et al., 2018b).

3.6.2. MINERALOGÍA

La mineralogía sirve para caracterizar el régimen climático de la zona, puesto que aporta información acerca de los tipos de meteorización, erosión y transporte de las rocas del continente. Al igual que para isótopos estables, se muestrea en el campo cavando profundo o cincelando la superficie de la roca a fin de obtener una parte de la roca sin bioturbaciones, diaclasas, estilolitos ni alteraciones por meteorización. Las muestras se limpian y se secan igualmente en el laboratorio. A continuación, se trituran en mortero de hierro. Las muestras en polvo se mandaron al laboratorio de difracción de rayos X del Departamento de Mineralogía de la UPV/EHU. Allí, en primer lugar, se separan las fracciones esféricas $< 2\ \mu\text{m}$ centrifugándolas en varias ocasiones y los agregados orientados se preparan frotando en láminas delgadas de vidrio. En estos procesos se usa agua desionizada para extraer los cloruros (test de caída de AgNO_3) y garantizar una

correcta dispersión de la fracción $<2 \mu\text{m}$. Tras el análisis de la mineralogía de roca total, para el análisis de minerales de arcilla las muestras son decarbonatadas atacando con HCl, secadas, etileno-glicoladas y calentadas a 550°C por dos horas (Moore & Reynolds, 1997). Para la estimación semicuantitativa rutinaria de la mineralogía de roca total y los minerales de arcilla, la fracción $<2 \mu\text{m}$ se analiza con difracción de rayos X (XRD) usando un difractómetro Philips PW1710, y los minerales presentes se identifican de acuerdo a la intensidad de los picos de las reflexiones XRD (Schultz, 1964; Poppe et al., 2001). En total, 141 muestras fueron analizadas para Barinatxe (para detalles, ver Payros et al., 2015a), 52 para Gorrondatxe (para detalles, ver Payros et al., 2012) y 43 para Oyambre (para detalles, ver Intxauspe-Zubiaurre et al., 2018b).

3.6.3. FORAMINÍFEROS BENTÓNICOS

Como complemento a la información paleoambiental sobre la superficie marina derivada de los nanofósiles calcáreos, se estudiaron las asociaciones de foraminíferos bentónicos a fin de conocer las características ambientales del fondo marino. Para ello se contó con la colaboración de la doctora Silvia Ortiz (PetroStrat Ltd., Conwy, UK). Los niveles muestreados para foraminíferos bentónicos son litológicamente similares a los muestreados para nanofósiles calcareos (ver arriba). Las muestras fueron tomadas golpeando sensiblemente la roca superficial de manera que partículas pequeñas se desprendieran de ella hasta rellenar de polvo grueso una bolsa de aproximadamente 1 kg. Las muestras en polvo grueso fueron levigadas bajo agua en el laboratorio de Estratigrafía y Paleontología de la UPV/EHU para la extracción de los caparzones de foraminíferos. Pasando primero el sedimento por un tamiz de $630 \mu\text{m}$ y después por otro de $63 \mu\text{m}$, se separó la fracción entre 63 y $630 \mu\text{m}$. Entre muestras levigadas sucesivamente se lavaba todo el instrumental y los tamices se teñían con azul de metileno con intención de evitar problemas de contaminación. Tras el secado de muestras en un horno a 50°C durante 24 horas, las muestras fueron estudiadas en lupa binocular. Para cada muestra se calculó la proporción entre diferentes taxones, con intención de reconstruir la paleoecología de cada sección. En total, 104 muestras fueron analizadas para Barinatxe (para detalles, ver Payros et al., 2015a), 39 para Gorrondatxe (para detalles, ver Payros et al., 2012) y 17 para Oyambre (para detalles, ver Intxauspe-Zubiaurre et al., 2018b).

3.7. PUBLICACIÓN DE RESULTADOS

Se han divulgado los resultados obtenidos mediante diversas publicaciones científicas. Gran parte del contenido de esta tesis ha sido enviada para su publicación en forma de artículo en revistas científicas especializadas:

- ✓ Intxauspe-Zubiaurre, B., Payros, A., Flores, J.A., Apellaniz, E., 2017a. Changes to sea-surface characteristics during the middle Eocene (47.4 Ma) C21r-H6 event: evidence from calcareous nannofossil assemblages of the Gorrondatxe section (western Pyrenees). *Newsletters on Stratigraphy*, 50 (3), 245-267. DOI: 10.1127/nos/2017/0305
- ✓ Intxauspe-Zubiaurre, B., Flores, J.A., Payros, A., 2017b. Variations to calcareous nannofossil CaCO₃ content during the middle Eocene C21r-H6 hyperthermal event (~47.4 Ma) in the Gorrondatxe section (Bay of Biscay, western Pyrenees). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 487, 296-306. DOI: 10.1016/j.palaeo.2017.09.015
- ✓ Intxauspe-Zubiaurre B., Flores, J-A., Payros A., Dinarès-Turell, J., Martínez-Braceras, N., 2018a. Variability in the calcareous nannofossil assemblages in the Barinatxe section (Bay of Biscay, western Pyrenees) during an early Eocene climatic perturbation (~54.2 ma). In: Amayuelas, E., Bilbao-Lasa, P., Bonilla, O., del Val, M., Errandonea-Martin, J., Garate-Olave, I., García-Sagastibelza, A., Intxauspe-Zubiaurre, B., Martinez-Braceras, N., Perales-Gogenola, L., Ponsoda-Carreres, M., Portillo, H., Serrano, H., Silva-Casal, R., Suárez-Bilbao, A., Suarez-Hernando, O. (Eds.), *Life finds a way, Gasteiz*, p. 21-24.
- ✓ Intxauspe-Zubiaurre, B., Martínez-Braceras, N., Payros, A., Ortiz, S., Dinarès-Turell, J., Flores, J.A., 2018b. The last Eocene hyperthermal (Chron C19r event, ~41.5 Ma): Chronological and paleoenvironmental insights from a continental margin (Cape Oyambre, N Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 505, 198-216. DOI: 10.1016/j.palaeo.2018.05.044
- ✓ Intxauspe-Zubiaurre, B., Flores, J.A., Payros, A. Changes to calcareous nannofossil CaCO₃ content during three Eocene hyperthermal events: insights from hemipelagic settings from Bay of Biscay (Western Pyrenees). Artículo en proceso.

Por otro lado, también se han publicado los resultados mediante pósteres o exposiciones orales en congresos temáticos:

- ❖ Intxauspe-Zubiaurre, B., Flores, J.A., Apellaniz, E., Payros, A., Orue-Etxebarria, X., Sierro, F.J., 2015. Impact of the Early Lutetian C21r-H6 carbon-cycle perturbation on calcareous nanofossils and shallow ocean dynamics (Gorrondatxe, Western Pyrennees) (presentación póster). International Congress on Stratigraphy 2015, Graz, Austria.
- ❖ Intxauspe-Zubiaurre, B., 2016. C21r-H6 gertakari hipertermalean nanofosil karetsuek eta azaleko ozeanoaren dinamikak jasandako aldaketak (presentación oral). I. Jornada de doctorado de UPV/EHU). Premio a la mejor presentación.
- ❖ Intxauspe-Zubiaurre, B., Flores, J.A., Payros, A., 2017. Dissolution and calcification patterns in calcareous nanofossils during the middle Eocene C21r-H6 hyperthermal event (~47.4 Ma) at the Gorrondatxe section (Bay of Biscay, western Pyrennees) (presentación oral). 16th International Nannoplankton Association (INA) Congress, Atenas, Grecia.
- ❖ Intxauspe-Zubiaurre, B., 2017. Iraganeko berotze global bortitzei begira, etorkizuneko klima aurreikusiz (presentación oral). Natur Astea, Zarautz, País Vasco.
- ❖ Intxauspe-Zubiaurre, B., Flores, J.A., Payros, A., Dinarès-Turell, J., Martínez-Braceras, N., 2018. Nanofosil karetsuen asoziazioen aldaketak Barinatxeko sekzioan (Bizkaiko Golkoa, Mendebaldeko Pirinioak) Eozeno goiztiarreko (~54.2 Ma) klima aldaketa batean (presentación póster). XVI Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología (EJIP), Zarautz, País Vasco. Premio al mejor póster.

Por último, se ha participado en la organización del congreso científico XVI Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología, donde se ha publicado un libro de resúmenes extendidos de las exposiciones, de la cual se ha sido editor:

- ❖ Amayuelas, E., Bilbao-Lasa, P., Bonilla, O., del Val, M., Errandonea-Martin, J., Garate-Olave, I., García-Sagastibelza, A., Intxauspe-Zubiaurre, B., Martínez-Braceras, N., Perales-Gogenola, L., Ponsoda-Carreres, M., Portillo, H., Serrano, H., Silva-Casal, R., Suárez-Bilbao, A., Suarez-Hernando, O., 2018. Life finds a way, Gasteiz, 328 pp.

CAPÍTULO IV: SECCIÓN DE GORRONDATXE

- *Localización geográfica*
- *Rasgos geológicos de la sección*
- *Características generales del evento C21r-H6*
- *La expresión del evento C21r-H6 en la sección de Gorrondatxe*
- *Asociaciones de nanofósiles calcáreos en Gorrondatxe*
- *Análisis de imágenes*
- *Discusión general*

Los contenidos de este capítulo están basados en los artículos de Intxauspe-Zubiaurre et al. (2017a, 2017b).

4.1. LOCALIZACIÓN GEOGRÁFICA

La sección de Gorrondatxe se sitúa en el NE de la península Ibérica, en la playa de Gorrondatxe que pertenece al municipio de Getxo, Lat. 43° 23'N Long. 3° 01'W (Fig. 4.1).



Fig. 4.1. Localización geográfica de la sección de Gorrondatxe.

4.2. RASGOS GEOLÓGICOS DE LA SECCIÓN

La sucesión de Gorrondatxe se sitúa en el flanco NE del sinclinal de Bizkaia y abarca desde finales del Eoceno inferior (Ypresiense) hasta una parte del Eoceno medio (Luteciense). La sección de Gorrondatxe es el estratotipo GSSP del límite entre las edades Ypresiense y Luteciense (Molina et al., 2011). Constituye, por tanto, el referente mundial para el paso de una edad a la otra. La posición estratigráfica exacta del límite está marcada en el afloramiento por un clavo dorado (Fig. 4.2).



Fig. 4.2. Vista general de la sección de Gorrondatxe y fotografías del GSSP (Molina et al., 2011).

La sección expuesta en Gorrondatxe es parte de la sección eocena más amplia Sopela-Galea, una sucesión de 2300 m de espesor que aflora a lo largo del acantilado

costero (Payros et al., 2006, 2015; Fig. 4.3). La serie presenta un fuerte buzamiento 60°SW, situándose la parte más antigua o el muro en el noreste, en la localidad de Sopela y extendiéndose a lo largo de las playas Barinatxe y Gorrondatxe, hasta la parte de techo que se localiza en punta Galea. Toda la sección se formó en el fondo marino eoceno, a unos 1500 m de profundidad y una paleolatitud aproximada 35°N (Payros et al., 2006). La sucesión está compuesta por margas y calizas hemipelágicas con intercalaciones más o menos abundantes, dependiendo del intervalo estratigráfico, de turbiditas y debritas, tanto calciclásticas provenientes del norte como siliciclásticas provenientes del sureste (Payros et al., 2006).

La edad de la sección abarca desde 54.6 hasta 43 Ma, por lo que importantes cambios geográficos y ambientales pudieron ocurrir en el transcurso de su formación. De esta manera, existen intervalos donde la abundancia de turbiditas es inferior al 20%, probablemente debido a la lejanía del área fuente (Payros et al., 2006), pero existen otros intervalos donde el porcentaje de turbiditas es entre 20 y 80%, propio de la zona de lóbulo de sistemas turbidíticos.

La sección de Gorrondatxe abarca desde el metro 800 hasta el metro 1500 de la sección Sopela-Galea (Fig. 4.3). Su base se encuentra en la punta de Azkorri, constituida por una serie de turbiditas gruesas acumuladas en la parte media del lóbulo turbidítico. Al contrario, la mitad inferior de la sección de Gorrondatxe (hasta cerca de los 1100 m de la sucesión) muestra un alto contenido en calizas hemipelágicas y comparativamente pocas intercalaciones turbidíticas. Allí donde las turbiditas escasean, se pueden observar alternancias entre margas y calizas hemipelágicas correspondientes a ciclos orbitales (Payros et al., 2009, 2011; Payros & Martínez-Braceras, 2014; Martínez-Braceras et al., 2017). Entre los metros 1100 y 1500 la serie muestra de nuevo un mayor porcentaje de turbiditas.

Los 300 m correspondientes al intervalo 800-1100 m están afectados por una falla que elimina en el afloramiento de Gorrondatxe una parte de la sucesión original. La falla se encuentra en torno al metro 900 de la columna general, 67.85 m por debajo de la posición del GSSP. Afortunadamente, no dificulta ninguna labor realizada en este doctorado, puesto que el estudio se ha realizado por encima de la falla (intervalo 900-1100 m) y el análisis más detallado se ha llevado a cabo en el intervalo situado por encima del GSSP.

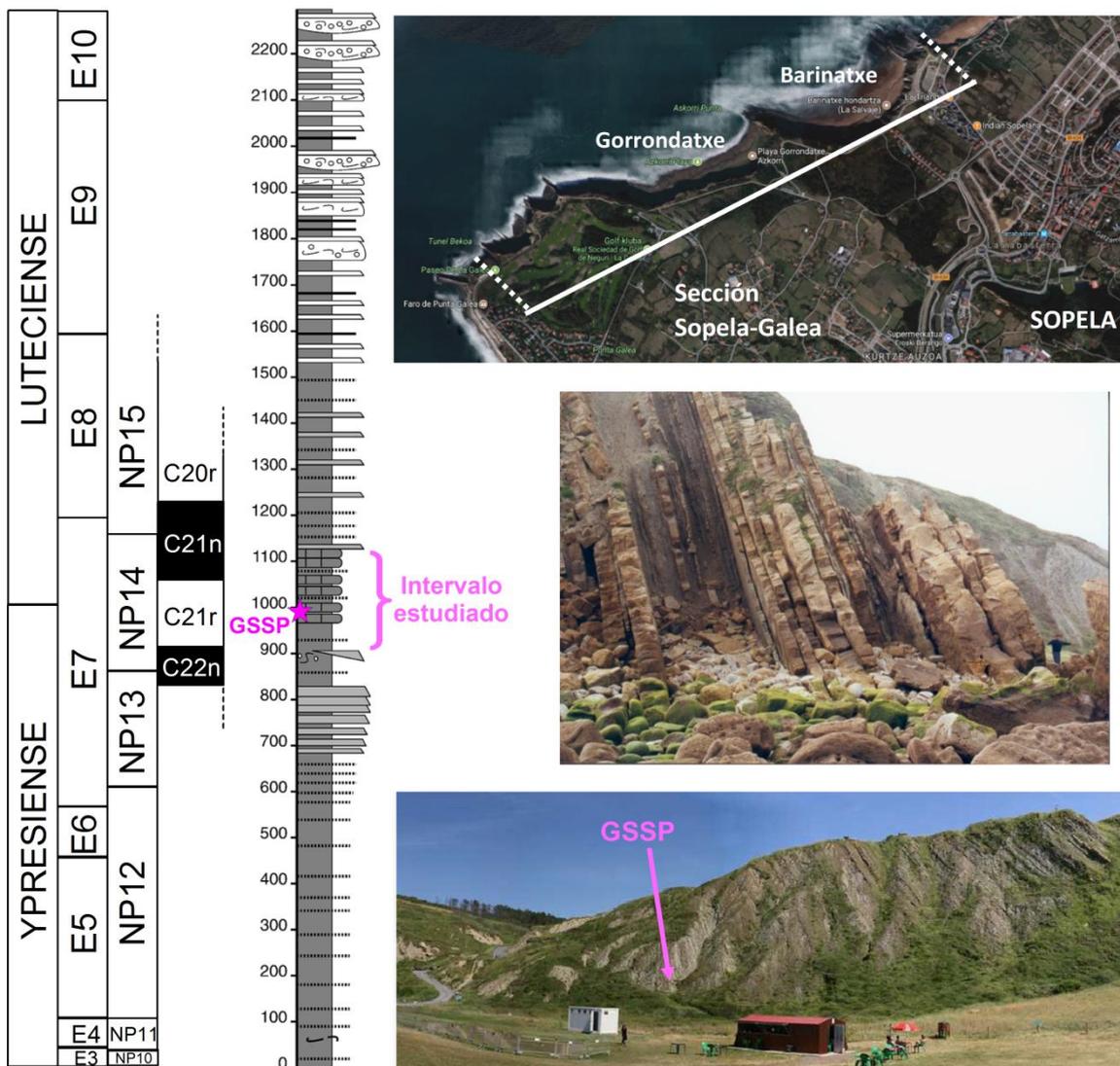


Fig. 4.3. A la izquierda, columna estratigráfica de la sección Sopela-Galea (Payros et al., 2012), acompañada del modelo de edad, bioestratigrafía de foraminíferos plantónicos (Wade et al., 2011), bioestratigrafía de nanofósiles calcáreos (Martini, 1971) y magnetoestratigrafía. Se destacan el intervalo analizado en Gorrondatxe y la posición del GSSP. Arriba, fotografía aérea de la sección Sopela-Galea. En el centro, vista del tramo situado a 800 m, donde se observan gruesas turbiditas. Abajo, vista del intervalo de 200 m considerado en este estudio para el análisis del evento C21r-H6 (Molina et al., 2011).

4.3. CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL EVENTO C21r-H6

El evento C21r-H6 fue definido por Sexton et al. (2011) en el ODP Site 1258, Demerara Rise, océano Atlántico ecuatorial. El lugar de análisis se encontraba a 3000 m de profundidad durante el Eoceno, donde se calcula que las aguas profundas estuvieran a 12-14°C (Sexton et al., 2006). El objeto del estudio de Sexton et al. (2011) fue analizar un intervalo de tiempo de 2.4 Ma (50-47.6 Ma) en busca de posibles hipertermales de grado menor, a fin de conocer sus características y causas posibles. Como patrón común estos eventos se caracterizan por excursiones negativas de $\delta^{13}\text{C}$ (entre 0.5 y 1‰) y de $\delta^{18}\text{O}$ (entre 0.5 y 0.9‰) en foraminíferos bentónicos, y una disminución de entre 8 y 30% en el contenido de CaCO_3 .

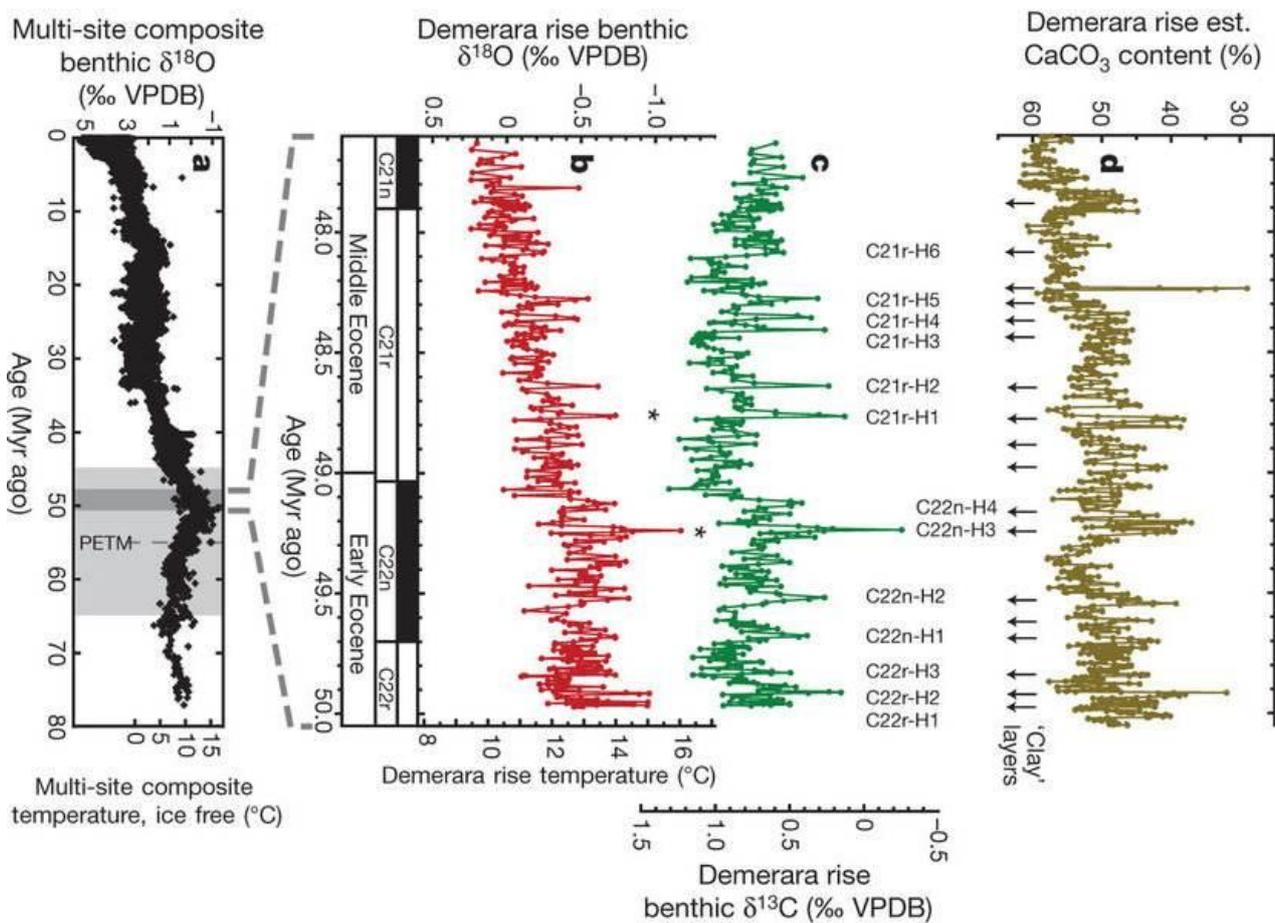


Fig. 4.4. Las 13 excursiones en $\delta^{13}\text{C}$ identificadas por Sexton et al. (2011) en Demerara Rise (Site 1258), junto con su $\delta^{18}\text{O}$, contenido en CaCO_3 y modelo de edad.

En ese intervalo de 2.4 Ma, Sexton et al. (2011) identificaron 13 excursiones negativas de $\delta^{13}\text{C}$ (CIE, Carbon Isotope Excursion, Excursión Isotópica del Carbono; Fig. 4.4). Todas ellas muestran una excursión negativa de $\delta^{13}\text{C}$ que duró 5-10 ka y una recuperación que se extendió durante 30 ka (40 ka de duración total para cada evento). Las excursiones de $\delta^{13}\text{C}$ venían también acompañadas por excursiones en $\delta^{18}\text{O}$, por lo que se pudo deducir un incremento de 2-4°C en la temperatura de las aguas profundas (Sexton et al., 2011). Todas las CIEs corresponden a capas marrones ricas en arcillas, capas que también has sido halladas en los sedimentos del Site 1260 (Demerara Rise) a 2000 m de paleopropundidad (Sexton et al., 2006) y otros Sites del Atlántico y del Pacífico, a 3 y 2 km de paleopropundidad respectivamente (Sexton et al., 2011). Esto sugiere una disolución del CaCO_3 generalizada en todos los océanos, provocada por la inyección de carbono al sistema océano-atmósfera y la consecuente acidificación de las aguas oceánicas (Sexton et al., 2011). Según el balance de masa, la inyección de carbono pudo ser de unas 650 Gt en cada evento, probablemente producida por la oxidación de carbono orgánico de reservorios submarinos (Sexton et al., 2011).

Los eventos han sido nombrados según el magnetocron en el que ocurrieron (i.e., C22r, C22n, C21r), la letra H como inicial de “hipertermal” y un número según el orden de antigüedad, siendo el evento C22n-H1 el más antiguo y el C21r-H6 el más moderno (Fig. 4.4). El evento C21r-H6 es por tanto el último de todas estas excursiones, el más moderno; data de 48.1 Ma según el modelo de Sexton et al. (2011) y 47.4 Ma según el modelo de Payros et al. (2012). Según Sexton et al. (2011) el evento muestra una excursión en $\delta^{13}\text{C}$ de -0.7‰, por lo que en Demerara Rise no es el evento más pronunciado de entre todas las excursiones.

4.4. LA EXPRESIÓN DEL EVENTO C21r-H6 EN LA SECCIÓN DE GORRONDATXE

Payros et al. (2012) identificaron el evento C21r-H6 en el intervalo 900-1100 m de la sección de Gorrondatxe, más concretamente entre los metros 1018 y 1048. La sucesión de 200 m está compuesta por una alternancia continua entre margas y calizas hemipelágicas e intercalaciones de turbiditas siliciclásticas de pocos centímetros de grosor y base plana. En base a la identificación de ciclos orbitales de 21 y 100 ka, Payros et al. (2011) estimaron una tasa de sedimentación de 12.8 cm/ka. Bioestratigráficamente, en el intervalo de 200 m están presentes las primeras apariciones de los nanofósiles calcáreos *Blackites inflatus* (967 m de la serie, marcando el GSSP de la base del Luteciense) y *Nannotetrina cristata* (987 m de la serie) (Bernaola et al., 2006b; Molina et al., 2011). Esto indica que el evento C21r-H6 se localiza en la biozona NP14 definida por Martini (1971), la biozona CP12b definida por Okada & Bukry (1980) y la biozona CNE8 definida por Agnini et al. (2014). Según el modelo de edad desarrollado por Payros et al. (2007, 2011, 2012) y estandarizado en Gradstein et al. (2012), la edad del intervalo de 200 m analizado es entre ~48 y ~46.75 Ma. A partir de este punto, las posiciones estratigráficas se indicarán tomando como 0 m el comienzo de estos 200 m. Por lo tanto, la posición de la falla, es decir, el metro 900 de la sección Sopela-Galea, se convierte en el nuevo 0 m.

Para definir las características y consecuencias del evento C21r-H6 en Gorrondatxe, se realizó un estudio multidisciplinar de la serie de 200 m del tránsito Ypresiense-Luteciense (Payros et al., 2012). El análisis se centró en la sedimentología, isótopos estables, mineralogía, microforaminíferos bentónicos y planctónicos, e icnofósiles. Con los resultados obtenidos, Payros et al. (2012) subdividieron la serie de 200 m en 4 intervalos según sus características geológicas (Fig. 4.5).

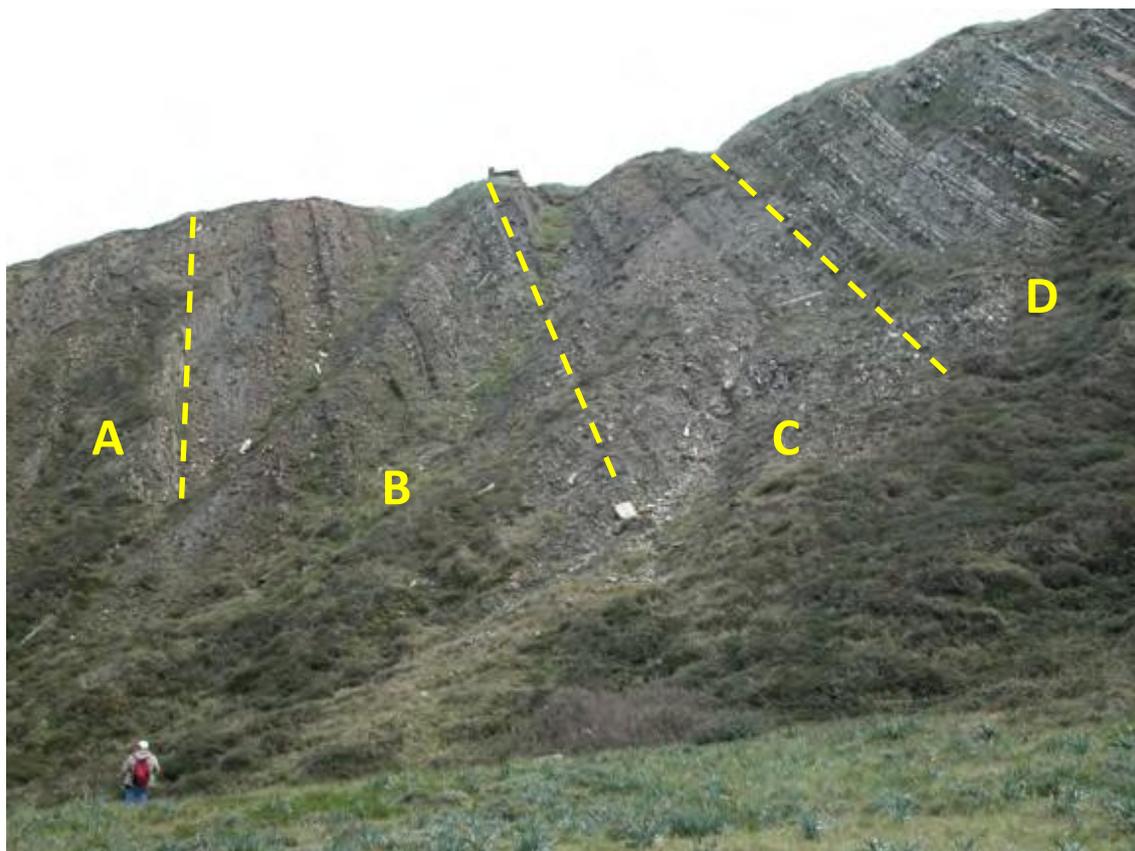


Fig. 4.5. Vista general de la sección de Gorrondatxe en la que se destacan los límites entre los intervalos estratigráficos A-D (tomado de Payros et al., 2012, fig. S1).

INTERVALO A

Es el tramo precedente al evento C21r-H6, y abarca desde el metro 0 al 118. Constituye una alternancia relativamente homogénea de margas y calizas hemipelágicas, las calizas representando un 34% de media de los depósitos y cada par marga-caliza correspondiendo a un ciclo orbital de 21 ka (Payros et al., 2009a; 2011). Las pocas intercalaciones de turbiditas que existen son de unos pocos centímetros de espesor. El contenido en carbonato en el intervalo oscila entre 42 y 75% dependiendo de la litología, con un 64% de media. Los minerales de arcilla forman un 28% de la mineralogía, entre las cuales destacan la esmectita (44% de media), illita (40%), kaolinita (10%) y clorita (6%). El $\delta^{13}\text{C}$ da una media de 0.43‰ en roca total y un 0.23‰ en el microforaminífero bentónico *Nutallides truempyi*. En foraminíferos plantónicos, el 60% de la asociación corresponde a taxones de aguas cálidas y baja latitud, mientras que los foraminíferos bentónicos alóctonos son muy escasos. Los icnofósiles son abundantes, destacando las trazas post-deposicionales de la familia *agrichnia*.

INTERVALO B

Este es el tramo perteneciente al pulso inicial del evento C21r-H6, desde el metro 118 hasta el 133. Dominan sobre todo las margas, que toman colores grises y rojizos, constituyendo las calizas un 19% del intervalo, y siendo las turbiditas más gruesas, hasta los 30 cm en algún caso. El contenido medio en carbonato desciende a un 28% y los minerales de arcilla ascienden a un 46%, dominados por esmectita (26% de media) y kaolinita (25%). En la parte media del intervalo B, el $\delta^{13}\text{C}$ desciende un 2.99‰ en roca total comparando con los valores últimos del intervalo A (hasta un valor mínimo de -2.69‰), y un 1.01‰ en *N. truempyi* (hasta un valor mínimo de -1.17‰). La proporción de los foraminíferos plantónicos de aguas cálidas y baja latitud aumenta a un 70%, el estado de conservación de los foraminíferos se deteriora y se observan cámaras sueltas y corroídas. La proporción de foraminíferos bentónicos autóctonos disminuye respecto a los alóctonos; los epifaunales (hasta 63%) y los aglutinantes (hasta 72%) y el género *Globobulimina* dominan la asociación. Los icnofósiles disminuyen considerablemente en número y diversidad.

INTERVALO C

Constituye el tramo de recuperación entre el metro 133 y el 148, en el que los indicadores paleoambientales retornan a los valores iniciales del tramo A. Aunque la proporción de calizas sigue constituyendo un 19%, la cantidad de turbiditas gruesas desciende notablemente. El contenido medio en carbonato asciende a un 52% y los minerales de arcilla descienden a un 21%, con la proporción de kaolinita disminuyendo a un tercio del de la esmectita. El $\delta^{13}\text{C}$ asciende gradualmente de -0.07‰ a 0.30‰ en roca total y de 0.01‰ a 0.04‰ en *N. Truempyi*. La abundancia de los foraminíferos plantónicos de aguas cálidas mantiene valores altos, y además los foraminíferos bentónicos alóctonos aumentan en proporción. Entre los foraminíferos bentónicos autóctonos la diversidad es baja y llaman la atención los picos de *Aragonia aragonensis* y *Globobulimina*. Los icnofósiles se mantienen escasos en abundancia.

INTERVALO D

Es el intervalo posterior al evento, por encima del metro 148. No obstante, en los 10 primeros metros se reconoce un efecto rebote del evento hipertermal en el que los valores de los proxies paleoambientales superan a aquellas medias del intervalo A, para

después descender a valores parejos a los iniciales. Así, la proporción de calizas ascienden al 40% y aunque existe alguna intercalación de turbidita gruesa, las turbiditas finas disminuyen considerablemente. El contenido en carbonato llega al 77% y los minerales de arcilla descienden al 11%, dominados casi únicamente por esmectita e illita. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ oscilan entre 0.40‰ y 1.28‰ en roca total, y entre 0.30‰ y 0.60‰ en *N. Truempyi*. La proporción de foraminíferos plantónicos respecto a los bentónicos disminuye gradualmente a los valores del intervalo A y la diversidad de los foraminíferos bentónicos aumenta, aunque los foraminíferos bentónicos alóctonos se mantienen en los porcentajes de los intervalos B y C. Los icnofósiles aumentan ligeramente en diversidad, destacando las trazas de la familia pascichnia.

Los datos litológicos y geoquímicos de los cuatro intervalos se resumen en el gráfico de la figura 4.6 (Payros et al., 2012). Todos estos proxies serán contrastados en el apartado de interpretación con los resultados de los nanofósiles calcáreos obtenidos en este estudio.

Payros et al. (2012) consideraron que el inicio del evento C21r-H6 en Gorrondatxe se asocia a la base del intervalo B. Este límite se sitúa 15 pares marga-caliza por encima del GSSP de la base del Luteciense, el cual fue datado en 47.76 Ma (Payros et al., 2011; Molina et al., 2011). Suponiendo que cada par marga-caliza representa un ciclo de precesión de equinoccios y tuvo una duración media de 21 ka (Hays et al., 1976), el comienzo del evento C21r-H6 correspondería a 47.44 Ma (Payros et al., 2012). El intervalo C termina 1 par marga-caliza después de la inversión C21r-C21n, que se localiza en el metro 142 y fue datado en 47.235 Ma. Por lo tanto, el evento C21r-H6 duró 226 ka según Payros et al. (2012).

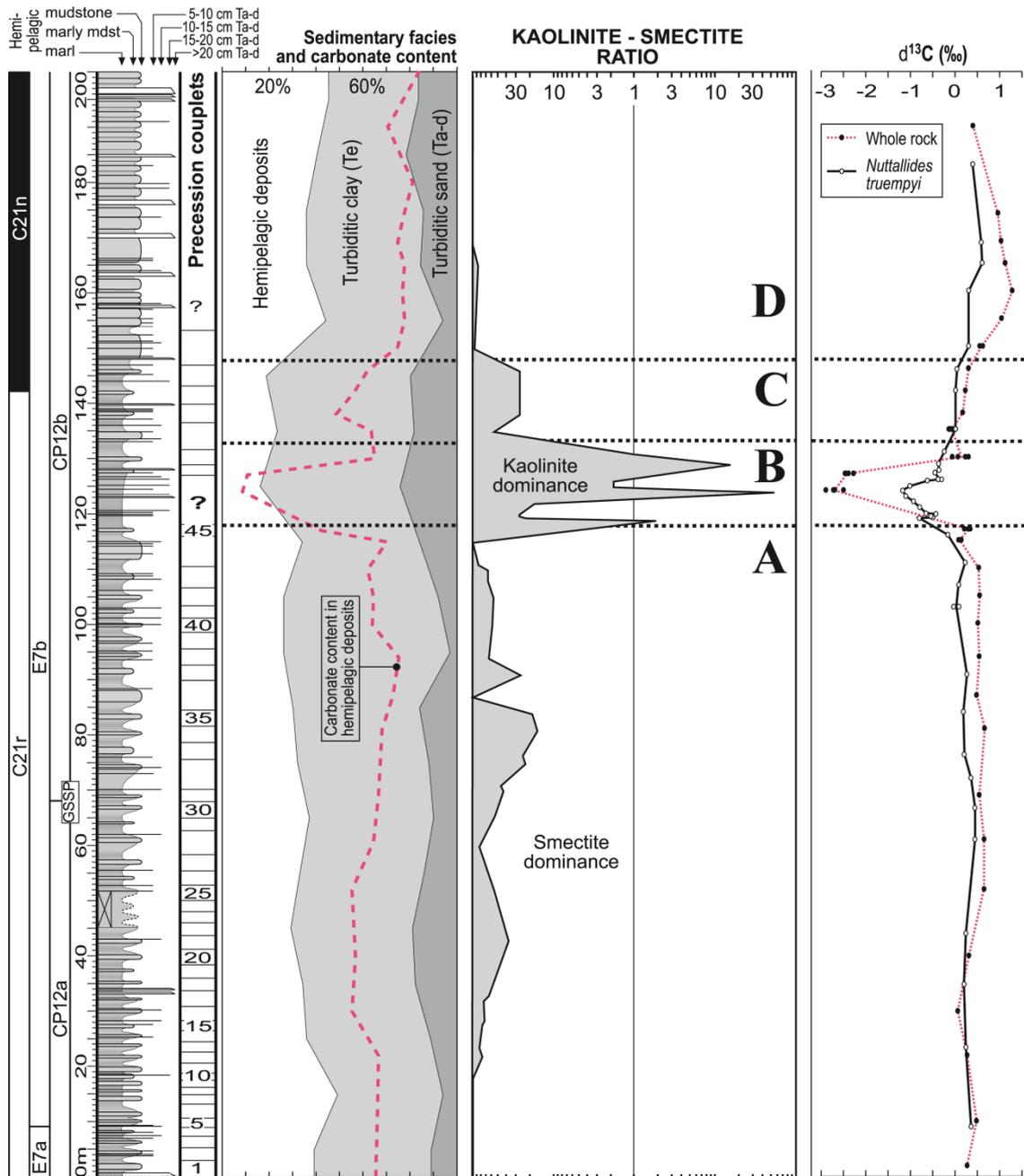


Fig. 4.6. Registro litológico de los 200 m analizados en la sección de Gorrondatxe por Payros et al. (2012), mostrando la cronoestratigrafía, los pares de precesión margaliza, contenido en calizas hemipelágicas, turbiditas y margas, y el contenido en carbonato (0 m corresponde a 900 m de la sucesión Sopela-Galea). Se añaden la ratio kaolinita-esmectita, en el que 1 representa la misma cantidad en ambos, y los resultados de $\delta^{13}\text{C}$ en calizas hemipelágicas (roca total) y *Nuttallides truempyi*. Los intervalos A-B-C-D corresponden, respectivamente, al tramo anterior al evento C21r-H6, el núcleo del evento C21r-H6, la recuperación del evento y el tramo posterior (Payros et al., 2012).

4.5. ASOCIACIONES DE NANOFÓSILES CALCÁREOS EN GORRONDATXE

4.5.1. OBTENCIÓN DE DATOS

Para el análisis del evento C21r-H6 mediante nanofósiles calcáreos en Gorrondatxe se tomaron 128 muestras, que abarcan los últimos 20 m del intervalo A (98-118 m), la totalidad de los intervalos B (118-133 m) y C (133-148 m), y 34 m (148-182 m) del intervalo D. El espaciado entre muestras varió a lo largo de la sección. En la mayoría del intervalo A (98-114 m) el espaciado fue de 80 cm. En los últimos 4 m del intervalo A y todo el intervalo B el espaciado se redujo a 30 cm. En el intervalo C y los primeros 14 m del intervalo D, el espaciado volvió a ser 80 cm y en el resto de la sección se incrementó gradualmente de 1.4 m a 2 m. Las muestras se tomaron en la parte más alta de las capas de margas grises, para tratar de evitar nanofósiles retrabajados asociados a turbiditas infrayacentes.

Las muestras fueron preparadas siguiendo el método de decantación (Flores & Sierro, 1997) y analizadas en el microscopio de luz transmitida Leica DMLP con un aumento de 1250X. En primer lugar, se identificaron todos los taxones presentes en cada lámina delgada (Lámina 1), siguiendo para ello la sistemática taxonómica de Perch-Nielsen (1985b), Bown (1998) y los catálogos digitales Nannotax y Nannoware (ver apartado 3.3). También se usó la bioestratigrafía realizada por Bernaola et al. (2006b) para la sucesión de Gorrondatxe. Se verificaron los intervalos temporales de los taxones identificados, siguiendo las referencias arriba indicadas, para determinar si los ejemplares encontrados son autóctonos o retrabajados durante el NP14 o el CP12b. Para la lista de los taxones presentes en Gorrondatxe, ver Intxauspe-Zubiaurre et al. (2017a).

Los géneros del Mesozoico se identifican fácilmente y han sido catalogados como retrabajados, excepto *Braarudosphaera* y *Markalius*, ya que perduraron hasta la biozona NP14-CP12b del Eoceno. Por otro lado, los géneros *Calciosolenia*, *Craticulithus*, *Ellipsolithus*, *Fasciculithus*, *Heliolithus*, *Hornibrookina*, *Neochiastozygus*, *Prinsius* y *Toweius*, así como especies como *Discoaster*

multiradiatus, han sido considerados como retrabajados del Cenozoico, ya que se extinguieron antes del comienzo de la biozona NP14 o CP12b del Eoceno. Sin embargo, varios taxones presentes en las láminas y cuya extensión estratigráfica abarca dichas biozonas, aparecieron antes de estas biozonas. Por desgracia, hasta la fecha no se ha podido establecer ningún patrón de distinción entre especímenes autóctonos y retrabajados, por lo que no se sabe con certeza si todos los especímenes autóctonos son realmente autóctonos o si algunos de ellos son transportados desde sedimentos anteriores. Para evitar confusiones, todos los individuos cuya extensión estratigráfica abarca las biozonas NP14-CP12b han sido considerados autóctonos.

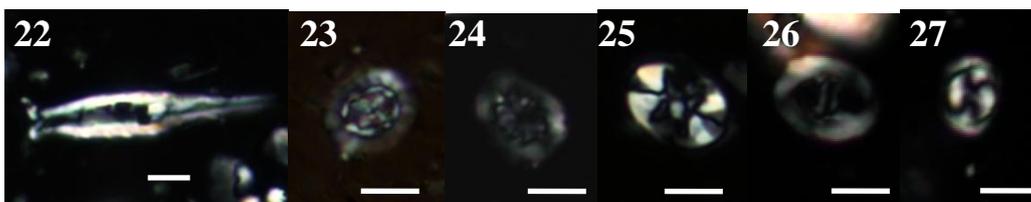
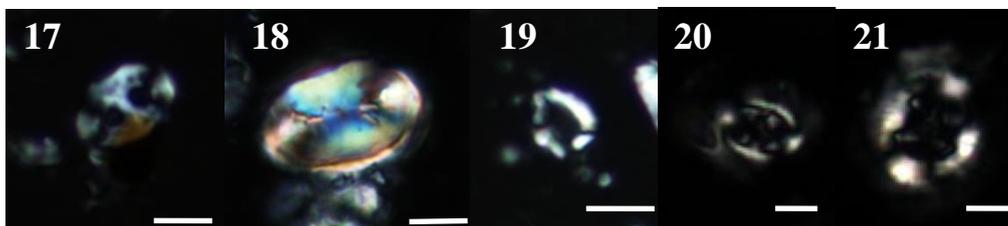
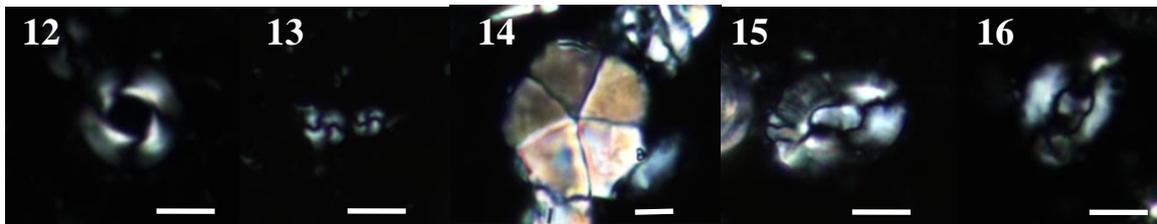
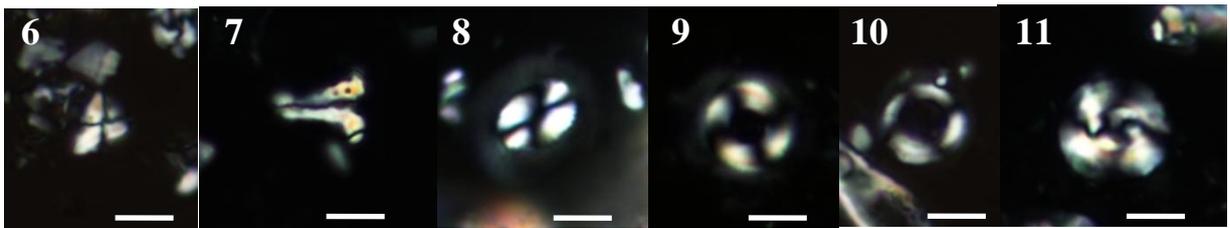
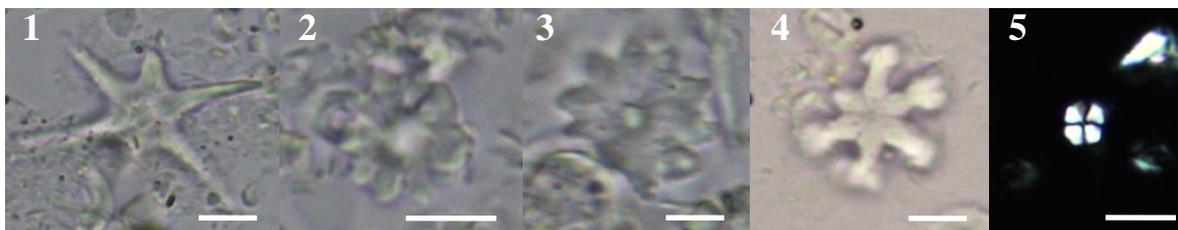


Lámina 1 (página anterior). Microfotografías de varios de los taxones presentes en Gorrondatxe. Barra de escala: 5 μm . **Taxones autóctonos:** (1) *Discoaster lodoensis*. (2) *Discoaster kuepperi*. (3) *Discoaster barbadiensis*. (4) *Discoaster deflandrei*. (5) *Sphenolithus moriformis*. (6) *Sphenolithus spiniger*. (7) *Zygrhablithus bijugatus*. (8) *Coccolithus pelagicus*. (9) *Coccolithus formosus*. (10) *Ericsonia orbis*. (11) *Reticulofenestra dictyoda* con área central restringida. (12) *Reticulofenestra dictyoda* con amplia área central. (13) *Reticulofenestra minuta*. (14) *Braarudosphaera bigelowii*. (15) *Helicosphaera lophota*. (16) *Helicosphaera seminulum*. (17) *Pontosphaera pulchra*. (18) *Pontosphaera plana*. (19) *Lanternithus minutus*. (20) *Chiasmolithus solitus*. (21) *Chiasmolithus consuetus*. (22) *Blackites inflatus*. **Taxones retrabajados:** (23) *Prediscosphaera* sp. (24) *Cretarhabdus* sp. (25) *Eiffelithus* sp. (26) *Tranolithus* spp. (27) *Toweius pertusus*.

4.5.2. ANÁLISIS DE LAS ASOCIACIONES

Los sedimentos de Gorrondatxe son muy abundantes en nanofósiles calcáreos, 3290 especímenes por mm^2 de media. La conservación de los nanofósiles calcáreos es de moderada a buena. Así, se observa que la asociación no ha sido afectada significativamente por disolución. *Reticulofenestra minuta* y *Zygrhablithus bijugatus* son dos taxones autóctonos susceptibles a la disolución (Adelseck, 1973; Bralower, 2002; Jiang & Wise, 2006; Raffi et al., 2009). Aunque ocasionalmente puede observarse una disolución parcial de algunos especímenes, esto no dificulta su identificación. Por lo tanto, se puede considerar que las proporciones de taxones calculadas en este trabajo son las originales y no han sido modificadas por procesos de disolución. De igual modo, algunos especímenes de *Discoaster* y *Zygrhablithus* muestran ligeras recristalizaciones, pero esto no dificulta su identificación.

Aunque para el recuento han sido consideradas todas las especies presentes, aquellas que representan menos del 3% de la asociación no deben ser tenidas en cuenta al realizar interpretaciones paleoecológicas (Backman & Shackleton, 1983). Por lo tanto, en este apartado solo se hablará sobre los resultados de los taxones que representan más del 3% de la asociación. También se han incluido agrupaciones de varios taxones con afinidad ecológica parecida, para los casos en los que individualmente cada taxón no

alcanza el 3% de la asociación, pero sí lo superan conjuntamente (Fig. 4.7). Para valores netos del recuento ver Intxauspe-Zubiaurre et al. (2017a).

Abundancia total de nanofósiles

Se ha calculado la abundancia total de nanofósiles calcáreos autóctonos presentes en un área de 1 mm² (Fig. 4.7). La media es de 3169 especímenes por mm² en el intervalo A, si bien es destacable un incremento de especímenes entre los metros 116 y 117 (4916 especímenes/mm²). El número disminuye considerablemente en el intervalo B, a una media de 2257 especímenes/mm² y un valor mínimo de 794 especímenes/mm² en el metro 125. La abundancia media aumenta gradualmente en el intervalo C (3254 especímenes/mm²). La media disminuye de nuevo a 2664 especímenes/mm² en el intervalo D, aunque se observa un rebote que supera los valores medios del intervalo A en los primeros 10 m del intervalo D (3965 especímenes/mm²).

La proporción de nanofósiles calcáreos retrabajados respecto a la abundancia total de nanofósiles calcáreos asciende durante el evento C21r-H6. Aquí se han separado los taxones retrabajados Mesozoicos de los Cenozoicos. La proporción de los taxones retrabajados Mesozoicos aumenta de una media de 8.44% en el intervalo A a una media de 13.22% en el intervalo B (mostrando unos valores máximos de hasta un 30% en algunas muestras). La proporción disminuye progresivamente a una media de 11.63% en el intervalo C y 6.27% en el intervalo D. Los taxones retrabajados del Cenozoico no varían mucho a lo largo de la sección, 7.55% en el intervalo A, 7.65% en el intervalo B, 7.53% en el intervalo C y 5.02% en el intervalo D. En cualquier caso, es de destacar que el incremento de taxones retrabajados Mesozoicos y Cenozoicos se da al mismo tiempo.

Reticulofenestra

El género *Reticulofenestra* constituye de media el 60% de la asociación. Existen tres tipos: aquellos menores que 5 µm se han denominado *R. minuta*. De entre los mayores que 5 µm, un tipo de *Reticulofenestra* tiene el área central muy restringida y en nícoles cruzados apenas se observa la apertura, siendo su figura un aspa que parte de un punto central. El otro tipo tiene el área central más amplia y ésta se observa en nícoles cruzados (Lámina 1). Ambos tipos se han considerado distintos morfotipos de la misma especie, debido a su parecido en todos los demás elementos del cocolito, salvo el tamaño de la apertura. El morfotipo de área central restringida se asemeja a la especie

Dictyococcites scripssae del Eoceno medio, pero *Dictyococcites* aparece por primera vez en la biozona NP16-17 (Bukry & Percival, 1971). Por lo tanto, se ha considerado incluir a los dos morfotipos dentro de la especie *R. dictyoda*. No se han encontrado referencias bibliográficas que permitan considerar que el morfotipo de área central restringida pueda tratarse de una fase evolutiva entre *R. dictyoda* y *Dictyococcites*. Sin embargo, en este estudio sí se ha considerado la posibilidad de que cada morfotipo sea una adaptación a condiciones ambientales diversas.

Los resultados son los siguientes (Fig. 4.7): *R. minuta* tiene una abundancia media de 32.22% en el intervalo A, 34.93% en el intervalo B, 33.8% en el intervalo C y 35.31% en el intervalo D. *R. dictyoda*, sumados los dos morfotipos, tiene una abundancia media de 24.85% en el intervalo A, 22.97% en el intervalo B, 24.26% en el intervalo C y 27.94% en el intervalo D. La proporción entre morfotipos se ha calculado dividiendo la cantidad del morfotipo de área abierta con la abundancia total de *R. dictyoda*. Así, la proporción de *R. dictyoda* de área amplia aumenta desde un 12.52% en el intervalo A a un 29.93% en el intervalo B, para luego descender a un 14.6% en el intervalo C y un 14.46% en el intervalo D.

Coccolithus

El segundo género más abundante es *Coccolithus* (Fig. 4.7). El total del género no muestra grandes diferencias, 15.35% en el intervalo A, 15.58% en el intervalo B, 17.09% en el intervalo C y 16.35% en el intervalo D. Existen individuos menores que 5 μm , de los cuales los que son circulares pueden clasificarse como *C. pauxillus* pero aquellos que son elípticos no presentan sus características distintivas. Sin embargo, no se ha definido hasta la fecha ninguna especie de *Coccolithus* menor que 5 μm salvo *C. pauxillus*. Por lo tanto, todos aquellos *Coccolithus* inferiores a 5 μm han sido incluidos en el grupo "*Coccolithus* <5 μm ". Su abundancia apenas varía, 4.05% en el intervalo A, 4.68% en el intervalo B, 5.66% en el intervalo C y 4.28% en el intervalo D. De entre los mayores que 5 μm , el 99% pertenece a *C. pelagicus* y *C. formosus*, y se ha calculado la proporción entre ambas especies. Así, *C. formosus* tiende a incrementar en proporción a la suma de *C. pelagicus* y *C. formosus*, 42.42% en el intervalo A, 43.75% en el intervalo B, 46.24% en el intervalo C y 54.89% en el intervalo D.

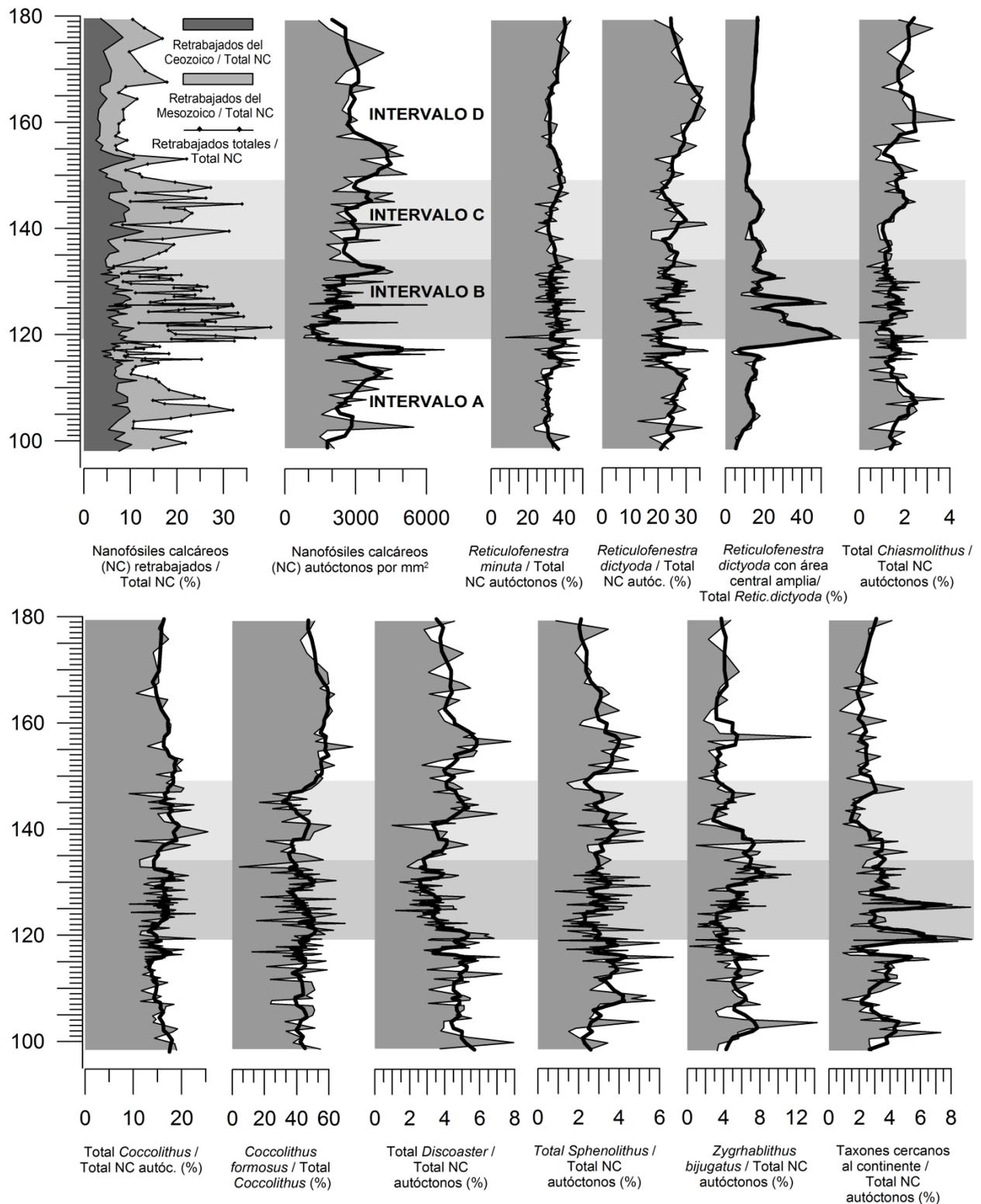


Fig. 4.7. Abundancia de diferentes grupos de nanofósiles calcáreos en la serie de Gorrondatxe analizada en este estudio. Nótese las diferencias entre los intervalos estratigráficos A-B-C-D; las escalas son diferentes para cada proxy. La línea gruesa de cada gráfico es la media móvil de 5 puntos consecutivos. 0 m de la columna corresponde a 900 m de la sección Sopela-Galea.

Taxones de alta temperatura y oligotrofia

De los géneros presentes en Gorrondatxe, *Discoaster*, *Sphenolithus* y *Zygrhablithus* son aquellos que históricamente han sido más reconocidos como indicadores de aguas cálidas, oligotróficas y tranquilas (ver capítulo II). En ninguna de ellas aumenta la proporción respecto al total de nanofósiles calcáreos autóctonos durante el evento C21r-H6 (intervalos B y C); la tendencia es más bien de disminuir durante el evento y a recuperarse en algunos casos en el intervalo posterior. Así, *Discoaster* presenta una abundancia media de 4.75% en el intervalo A, 3.6% en el intervalo B, 4.46% en el intervalo C y 4.29% en el intervalo D. *Sphenolithus* representa un 3.47% de la asociación en el intervalo A, 3.06% en el intervalo B, 3.33% en el intervalo C y 2.9% en el intervalo D. *Z. bijugatus* constituye un 5.52% de la asociación en el intervalo A, 4.9% en el intervalo B, 4.83% en el intervalo C y 3.81% en el intervalo D. Tal y como sucede con la abundancia total de nanofósiles calcáreos, valores relativamente altos de *Discoaster* (7.28%), *Sphenolithus* (6.68%) y *Zygrhablithus* (7.64%) se dan en el metro 116, y los valores mínimos en torno al metro 125 (1.18%, 0.83% y 1.14%).

Otros indicadores paleoecológicos

Aparte de los tres grupos arriba citados, *Ericsonia* y *Neococcolithes* también han sido empleados por algunos autores como indicadores de alta temperatura (Bramlette & Sullivan, 1961; Tremolada & Bralower, 2004; Agnini et al., 2007). Sin embargo, ninguno de ellos llega a alcanzar una abundancia media superior al 1% y, por lo tanto, en este estudio no pueden ser utilizados para interpretaciones paleoecológicas. La abundancia del indicador de baja temperatura y alta latitud *Chiasmolithus* tampoco es representativa, pero su tendencia es interesante dado que desciende de un 1.64% en el intervalo A al 1.33% en el intervalo B, para después ascender a un 1.47% en el intervalo C y a un 1.84% en el intervalo D.

Por último, existe un grupo de taxones que habitan cerca del continente, que individualmente no llegan a representar el 2% de la asociación, pero juntos superan el 3% en varias muestras de la sucesión. Este grupo incluye los géneros *Pontosphaera*, *Helicosphaera*, *Braarudosphaera*, *Micrantolithus*, *Pemma*, *Pseudotriquetrorhabdulus* y *Lanternithus*. La suma da una abundancia del 3.46% en el intervalo A, un 4.04% en el intervalo B, un 2.49% en el intervalo C y un 2.4% en el intervalo D. Es destacable que existen dos tramos del intervalo B en los que se llega a superar considerablemente la

media del intervalo: el grupo alcanza una abundancia del 6.85% entre los metros 118 y 119 (con un valor máximo de 9.37%) y del 6.52% entre los metros 125 y 126 (máximo 9.27%).

4.5.3. INTERPRETACIÓN

Condiciones paleoambientales en Gorrondatxe durante el Luteciense inferior

La abundancia de nanofósiles de Gorrondatxe es elevada, pero se ha observado una gran abundancia de nanofósiles reabajados, en torno al 20% de media. Esto implica una removilización importante del sedimento y podría provocar dudas sobre si todos los individuos contados como autóctonos realmente lo son. No obstante, se observa que apenas hay variaciones en las proporciones de los reabajados del Cenozoico, por lo tanto podría suponerse que si parte de los individuos considerados autóctonos es reabajado, la fracción de estos reabajados sería constante en toda la sección, y que las variaciones que se observan en los nanofósiles autóctonos reflejan variaciones reales acontecidas en la época del intervalo estudiado.

Comenzando con la abundancia total de nanofósiles calcáreos autóctonos, la brusca disminución en su abundancia al inicio del evento C21r-H6 puede ser interpretada de distintas maneras. Que la disminución sea debida a disolución queda descartada por la buena conservación de *Reticulofenestra minuta* y *Zygrhablithus bijugatus*, que son especies susceptibles a la disolución. Una interpretación posible es que la abundancia de cocolitóforos producidos en la superficie del océano pudo disminuir durante el evento C21r-H6, es decir, que bajara la productividad. Otra opción es que la productividad se mantuviese, o incluso aumentase, pero que el incremento en el aporte de material terrígeno continental provocase una mayor dilución de los nanofósiles calcáreos en el sedimento acumulado en el fondo marino. El incremento de nanofósiles reabajados del Mesozoico respalda esta segunda hipótesis, puesto que indica una removilización de sedimento antiguo. El incremento en kaolinita descrito por Payros et al. (2012) también indica un aumento en el aporte de sedimento desde el continente.

Los cambios en las proporciones de nanofósiles calcáreos autóctonos no son tan significativos como pueden ser los registrados en los eventos hipertermales PETM y ETM2 (Monechi et al., 2000; Bralower, 2002; Orue-Etxebarria et al., 2004; Gibbs et al.,

2006; Agnini et al., 2007). Esto sugiere que estos organismos se adaptaron con relativa facilidad a los cambios ambientales de la perturbación climática C21r-H6, pese a que hubo cambios geoquímicos importantes en el océano. Aun y todo, sí se observan tendencias significativas, como un ligero ascenso en la abundancia de los géneros más comunes y cosmopolitas, *Reticulofenestra* y *Coccolithus*, que pudiera responder a un incremento en el aporte de nutrientes continentales. De todos modos, no existe un aumento considerable de pequeñas *Reticulofenestra*, como se ha observado en los márgenes continentales durante el PETM (Bralower et al., 1995; Thompson & Schmitz, 1997; McGonigal & Wise, 2001; Taylor & Macquaker, 2011). Lo que sí llama la atención es la disminución de los taxones de alta temperatura y oligotrofia, sobre todo *Discoaster*. El aumento de 2-4°C calculado por Sexton et al. (2011) en el océano profundo hace pensar que también se produciría el calentamiento de la superficie marina en la cuenca Vasco-Cantábrica. Aunque hay una ligera disminución en la abundancia de *Chiasmolithus* de aguas frías, los indicadores de alta temperatura no aumentan, lo que hace pensar que no se produjo tal ascenso de temperatura o, alternativamente, que algún otro factor ambiental tuvo un mayor efecto. *Discoaster*, *Sphenolithus* y *Z. bijugatus* son, además de indicadores de temperatura cálida, habitantes de mares tranquilos y oligotróficos. *Discoaster* y *Zygrhablithus* han sido además considerados géneros que habitaban en mayores profundidades que la mayoría de los coccolitóforos del Eoceno (Aubry, 1998; Mutterlose et al., 2007; Giraldo-Gómez et al., 2016). Una mayor cantidad de material terrígeno en suspensión limitaría la luz en las profundidades, lo cual dificultaría la fotosíntesis de estos géneros. Además, se adaptarían peor que los taxones meso-eutróficos como *Reticulofenestra* al incremento en nutrientes procedentes del continente.

En este sentido, resultan muy significativos los picos que muestran los indicadores de cercanía al continente durante el evento C21r-H6. Esto demuestra que condiciones propias de zonas litorales se expandieron hacia el interior del océano, provocando, por ejemplo, una mayor presencia de aguas continentales en la superficie del mar y, por tanto, una disminución en la salinidad, las cuales son unas condiciones favorables para los taxones cercanos al continente.

En conjunto, las asociaciones de nanofósiles calcáreos indican un aumento del aporte continental durante el evento C21r-H6, lo que produjo un incremento en nutrientes y material terrígeno en suspensión en la zona marina abierta y un descenso en la salinidad.

Todo ello sugiere un incremento en el ciclo hidrológico de la cuenca Vasco-Cantábrica, que conllevaría mayores precipitaciones y mayor escorrentía continental hacia los océanos (Barron et al., 1989; Schmitz & Pujalte, 2003; Wing et al., 2005; Held & Soden, 2006; Sluijs et al., 2009). Puesto que la cuenca Vasco-Cantábrica no se encontraba en una zona de *upwelling* en el Eoceno (Bice & Marotzke, 2002), la abundancia de nutrientes dependía más del aporte continental que de la estratificación de las aguas y la posición de la *nutriclina*. De todos modos, dado que las pequeñas *Reticulofenestra* que solían formar eclosiones no aumentan considerablemente en proporción en este intervalo, puede decirse que no hubo un incremento notorio de productividad.

La mayoría de los taxones muestran una recuperación a valores iniciales durante el intervalo C, una vez finalizado el pico del evento C21r-H6. Esto demuestra una recuperación gradual del clima y una tendencia hacia condiciones marinas más estables y oligotróficas.

Peculiaridades en el comportamiento de algunos taxones

Por último, cabe resaltar las variaciones en la ratio entre *R. dictyoda* de área central amplia y restringida. La última es con diferencia la más común (80% de media), pero el morfotipo de área central amplia duplica su proporción durante el pico del evento C21r-H6, cuando la temperatura era más alta, el ambiente era meso-eutrófico y la salinidad descendió. Todo ello lleva a pensar que el morfotipo de mayor apertura de *R. dictyoda* se adaptaba mejor a condiciones cambiantes. Por otro lado, la abundancia de *Coccolithus formosus* también aumenta durante el evento respecto a *C. pelagicus*, pero continúa aumentando en número a lo largo de la sección. De ahí puede concluirse que esta especie se adecuó mejor a las alteraciones climáticas provocadas por el evento C21r-H6, así como a las condiciones de la fase de recuperación de la misma.

4.6. ANÁLISIS DE IMÁGENES

4.6.1. OBTENCIÓN DE DATOS

Para el análisis de imagen se han usado las mismas láminas delgadas empleadas en la caracterización de las asociaciones de Gorrondatxe, 128 muestras en total (Intxauspe-Zubiaurre et al., 2017b). Los taxones con los que se ha trabajado han sido tres, siendo todos cocolitos:

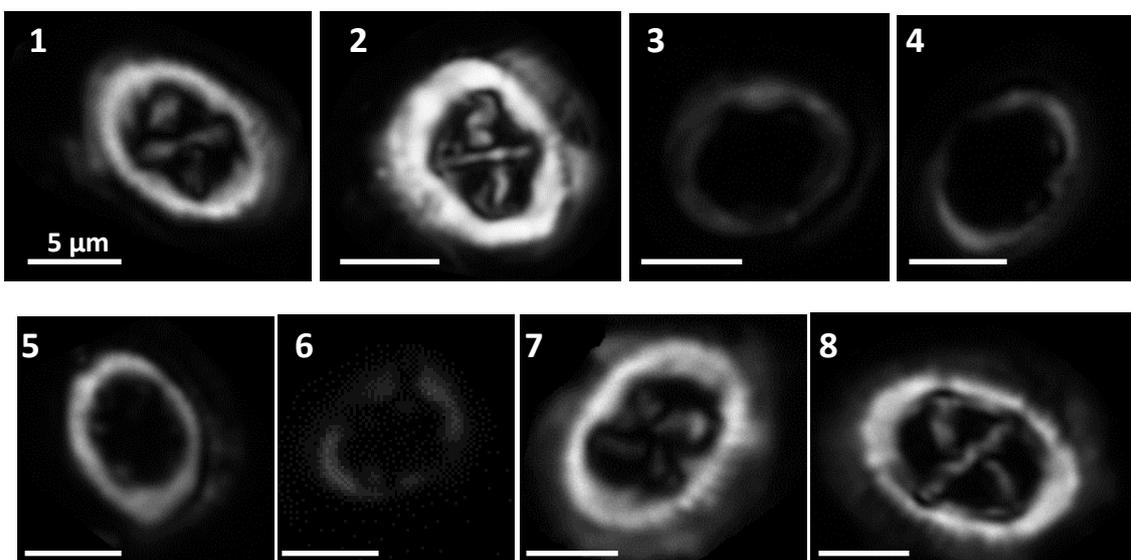
(1) *Chiasmolithus solitus*: Al caracterizar las asociaciones se observó que en las muestras correspondientes al evento C21r-H6, muchos especímenes de *C. solitus* carecen de sus barras centrales, viéndose en su lugar huecos en los escudos, reliquias donde antes existieron las barras (Lámina 2). Esto hizo suponer que esta especie puede ser un buen indicador de procesos de disolución, por lo que fue directamente seleccionada para el análisis de imagen. Además, *C. solitus* se encuentra presente en las otras dos secciones analizadas en esta tesis, por lo que permite realizar análisis comparativos.

(2) *Reticulofenestra minuta*: Esta especie ha sido considerado en numerosas ocasiones como poco resistente a la disolución, debido a su pequeño tamaño y la fragilidad de sus cristales (Perch-Nielsen, 1985b; Aubry, 2009). Como en las muestras de Gorrondatxe la especie es abundante, fue seleccionada para el análisis de imagen. Además, la especie es autóctona también en la sección de Oyambre.

(3) *Toweius pertusus*: A pesar de ser una especie extinguida antes del evento C21r-H6, es relativamente abundante entre los taxones retrabajados de Gorrondatxe. Se consideró que podía ser interesante realizar el análisis de imagen de esta especie debido a tres razones. Por un lado, es sabido que es un taxón susceptible a la disolución (Adelseck, 1973; Tremolada and Bralower, 2004; Jiang & Wise, 2006; Raffi et al., 2009; Stoll et al., 2007) y podría mostrar bien los cambios en el contenido del CaCO₃. Por otro lado, al ser *Toweius* un género extinto en NP14, sus resultados podrían compararse con los de taxones autóctonos para así determinar en qué momento y en qué parte de la cuenca pudieron producirse los posibles cambios en el contenido de carbonato. En tercer lugar, *Toweius pertusus* existió durante la biozona NP11, que corresponde a la edad de la

sección de Barinatxe; al no existir el género *Reticulofenestra* en esa época, los resultados de *Toweius pertusus* en Gorrondatxe, en caso de ser fidedignos, podrían compararse con los de Barinatxe.

Para realizar el análisis de imagen, en primer lugar se tomaron 50 fotografías con polarización circular (ver capítulo III) de cada taxón en cada muestra, lo cual supuso un total de 19200 fotografías (Lámina 2). Después, utilizando el programa C-Calcita se recortaron todas las fotografías circunscribiendo los especímenes seleccionados y se calculó automáticamente el área, volumen y masa de cada espécimen. Se descartó la posibilidad de realizar los cálculos en unidades $\text{pg}/\mu\text{m}^3$ porque son distintos los espesores de las barras y los escudos de *Chiasmolithus* y la ausencia de barras en algunos especímenes provoca resultados espurios en el cálculo de masa/volumen. Por consiguiente, el parámetro considerado para el análisis de los datos fue el cociente entre masa y área ($\text{pg}/\mu\text{m}^2$). Así se pueden deducir las variaciones de contenido en carbonato en una unidad de área, es decir, ver si hay cambios de espesor en los individuos de la misma talla (misma longitud de los ejes de la elipse que forma el escudo). Para realizar el análisis de la evolución temporal de este parámetro se calculó la media de masa/área de cada una de las especies en cada una de las muestras. A los resultados obtenidos se les sumó el porcentaje de *C. solitus* sin barras centrales en cada muestra. Numerosos autores han considerado que no es posible que *Chiasmolithus* produzca cocolitos sin barras centrales, y que la existencia de esa malformación solo puede deberse a que las barras originales se hayan disuelto posteriormente (Perch-Nielsen, 1985b; Gibbs et al., 2004; Raffi & de Bernardi, 2008).



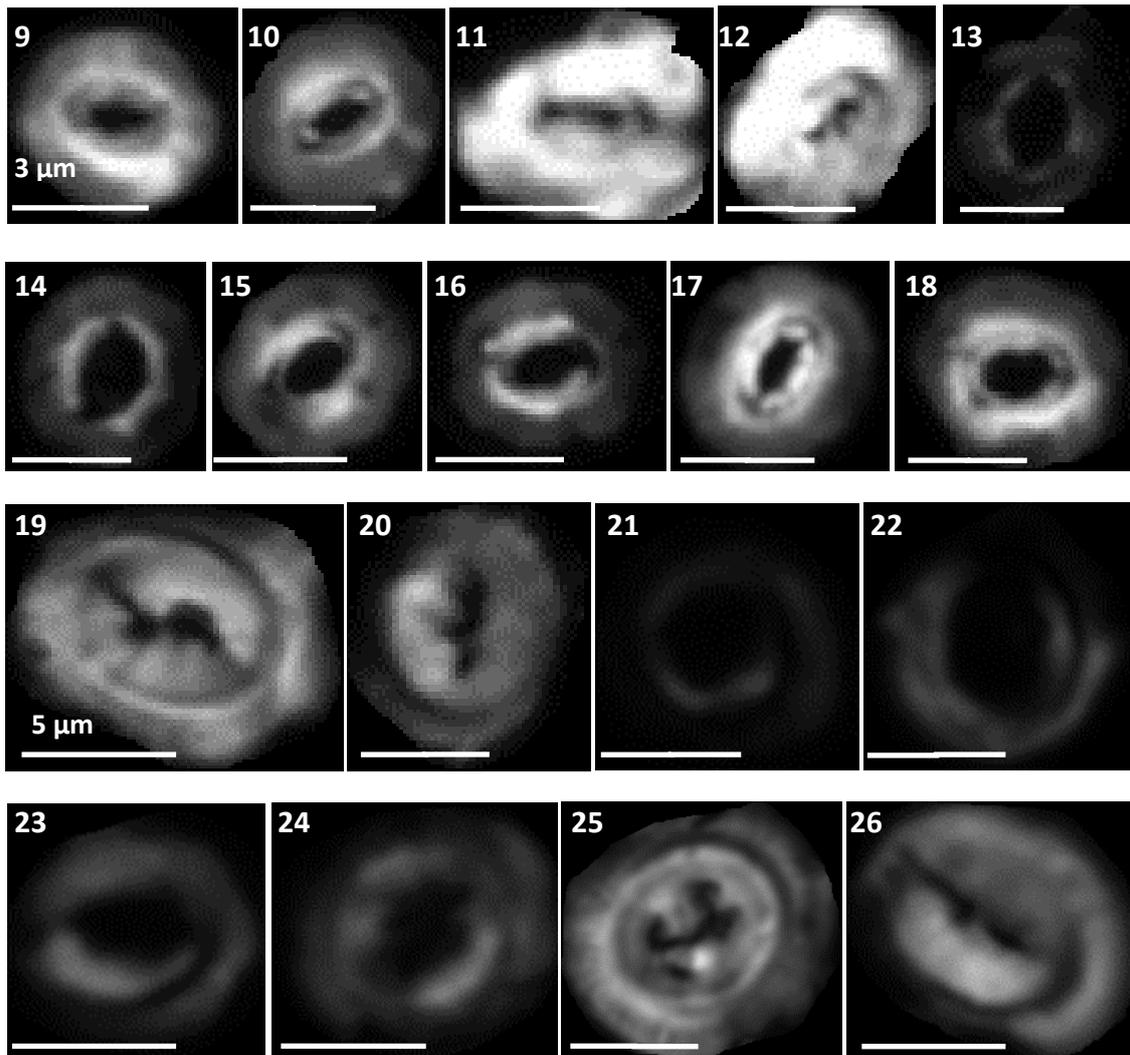


Lámina 2: Imágenes de las especies analizadas bajo polarización circular y cortadas con el software C-Calcita (Fuertes et al., 2014). (1-8) *Chiasmolithus solitus*. (1) Muestra anterior al evento C21r-H6, intervalo A, 100.5 m. (2) Muestra del intervalo A, 107.5 m. (3) Muestra del evento C21r-H6, intervalo B, 122.7 m. (4) Muestra del intervalo B, 125.3 m. (5) Muestra del evento, intervalo C, 135.5 m. (6) Muestra del intervalo C, 143.25 m. (7) Muestra posterior al evento, intervalo D, 156.7 m. (8) Muestra del intervalo D, 163.5 m. (9-18) *Reticulofenestra minuta*. (9) Muestra del intervalo A, 103.75 m. (10) Muestra del intervalo A, 107.5 m. (11) Muestra del intervalo A, 113 m. (12) Muestra del intervalo A, 116 m. (13) Muestra del intervalo B, 122.1 m. (14) Muestra del intervalo B, 122.5 m. (15) Muestra del intervalo C, 139.5 m. (16) Muestra del intervalo C, 143.25 m. (17) Muestra del intervalo D, 156.7 m. (18) Muestra del intervalo D, 163.5 m. (19-26) *Toweius pertusus*. (19) Muestra del intervalo A, 113m. (20) Muestra del intervalo A, 106.25 m. (21) Muestra del intervalo B, 121.6 m. (22) Muestra del intervalo B, 123.9 m. (23) Muestra del intervalo C, 140.75 m. (24)

Muestra del intervalo C, 142.75 m. (25) Muestra del intervalo D, 155.75 m. (26)
Muestra del intervalo D, 173 m. La barra de escala mide 5 μm para *Chiasmolithus solitus* y *Toweius pertusus*, 3 μm para *Reticulofenestra minuta*.

4.6.2. RESULTADOS

El índice masa/área de *C. solitus* disminuyó considerablemente en el intervalo B del evento C21r-H6 (Fig. 4.8; para detalles, ver Intxauspe-Zubiaurre et al., 2017b). El valor medio anterior al evento (intervalo A) es de 1.26 $\text{pg}/\mu\text{m}^2$, llegando a un valor máximo de 1.79 $\text{pg}/\mu\text{m}^2$ en el metro 102 y mostrando también dos picos consecutivos de 1.37 y 1.54 $\text{pg}/\mu\text{m}^2$ en los metros 113 y 116 m respectivamente. El índice masa/área disminuyó a 0.88 $\text{pg}/\mu\text{m}^2$ de media durante el intervalo B, con un valor mínimo de 0.51 $\text{pg}/\mu\text{m}^2$ en el metro 122, lo cual es menos de un tercio del valor máximo del intervalo A. El índice incrementa gradualmente a partir del metro 122 y a lo largo del intervalo C (0.92 $\text{pg}/\mu\text{m}^2$). En los primeros 10 m del intervalo D el índice es 0.98 $\text{pg}/\mu\text{m}^2$, y en el resto del intervalo D, 0.99 $\text{pg}/\mu\text{m}^2$. Estos resultados son perfectamente compatibles con el porcentaje de individuos de *C. solitus* sin barras centrales. Solo un 3% de los individuos de *C. solitus* carece de barras en el intervalo A, el porcentaje asciende a 12% en el intervalo B, con un valor máximo de 35% en el metro 121, y desciende nuevamente a 6.6% en el intervalo C, 8.71% en los primeros 10 m del intervalo D y 8.03% en el resto del intervalo D.

El índice masa/área de *R. minuta* muestra las mismas tendencias que las indicadas arriba, pero los valores no cambian tanto como en *C. solitus*. Se observan picos positivos en los metros 102, 113 y 116 (Fig. 4.8), pero la pérdida de masa durante el evento C21r-H6 no es tan significativa como en *C. solitus*, puesto que la media del índice masa/área es de 0.95 $\text{pg}/\mu\text{m}^2$ en el intervalo A, 0.9 $\text{pg}/\mu\text{m}^2$ durante el evento C21r-H6, 0.87 $\text{pg}/\mu\text{m}^2$ en el intervalo C y 0.89 $\text{pg}/\mu\text{m}^2$ en todo el intervalo D. Cabe destacar que el valor mínimo registrado (0.58 $\text{pg}/\mu\text{m}^2$ en el metro 125) es menor que la mitad del valor máximo (1.46 $\text{pg}/\mu\text{m}^2$ en el metro 116).

La tendencia registrada en el índice masa/área de *T. pertusus* también es similar. La media del índice masa/área es de 1.11 $\text{pg}/\mu\text{m}^2$ en el intervalo A, con picos positivos de 1.36 y 1.22 $\text{pg}/\mu\text{m}^2$ en los metros 113 y 116 respectivamente. El valor disminuye a 0.99

$\text{pg}/\mu\text{m}^2$ en el intervalo B, con un valor mínimo de $0.80 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$ en el metro 121. El valor aumenta a $1.03 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$ en el intervalo C, $1.12 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$ en los primeros 10 m del intervalo D, y $1.19 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$ en el resto del intervalo D.

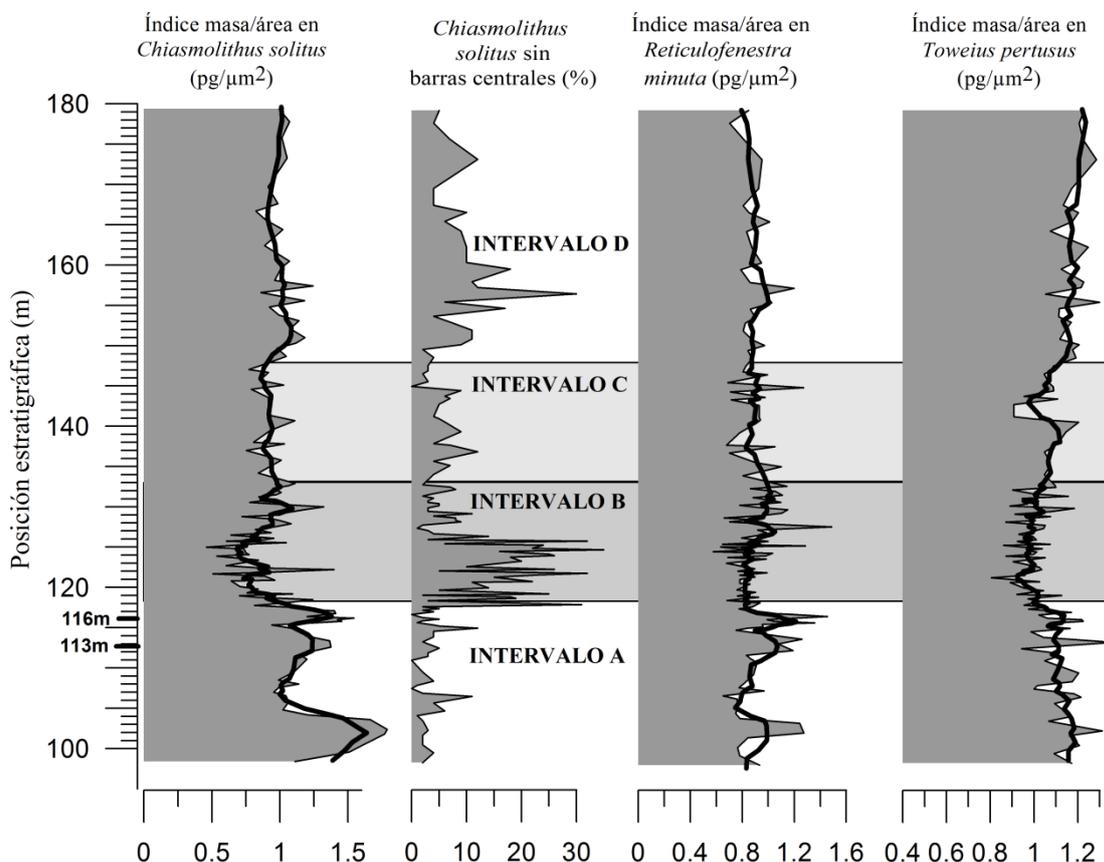


Fig. 4.8. Variaciones en el índice masa/área de los taxones analizados en Gorrondatxe, y la abundancia relativa (%) de *Chiasmolithus solitus* sin barras centrales. La línea gruesa indica la media móvil de 5 puntos consecutivos. 0 m de la columna corresponde a 900 m de la sección Sopela-Galea.

4.6.3. INTERPRETACIÓN

Causa de los cambios en el índice masa/área: ¿disolución o cambios en la calcificación?

Se han registrado cambios considerables en el índice masa/área de las especies analizadas a lo largo de la sucesión estratigráfica de Gorrondatxe. Esto refleja variaciones temporales en el contenido de CaCO_3 de los nanofósiles calcáreos. Estas variaciones pudieron ocurrir en respuesta a tres factores principales: (1) los

cocolitóforos produjeron más o menos carbonato durante su ciclo de vida; (2) tras la muerte de los individuos, durante su decantación a través de la columna de agua o una vez depositados en el fondo marino, se produjeron reacciones químicas que hicieron variar el contenido en carbonato de los cocolitos; (3) el contenido en carbonato varió durante procesos diagenéticos más tardíos.

En primer lugar, se ha indicado anteriormente que la conservación de los nanofósiles es buena y que apenas se observa recrecimiento en los taxones más susceptibles, como son *Discoaster* y *Zygrhablithus bijugatus*. Esto significa que la diagénesis no alteró el contenido de CaCO_3 de los cocolitos.

En segundo lugar, es posible que se produjeran variaciones en la tasa de producción de carbonato de los cocolitos durante el periodo de vida de los nanofósiles calcáreos. Sexton et al. (2011) concluyeron que durante el evento C21r-H6 se produjo una emisión de carbono orgánico a la atmósfera. Procesos similares están produciéndose en la actualidad debido a la actividad industrial, y la comunidad científica investiga cómo afecta el enriquecimiento en dióxido de carbono a la producción de carbonato de los cocolitos. Una de las hipótesis sugiere que el CO_2 es uno de los compuestos necesarios para la producción del CaCO_3 y que, por lo tanto, el aumento en su concentración, en caso de que exista suficiente Ca^{2+} , facilita la precipitación de calcita (Rost et al., 2003; Langer et al., 2006). Así, a pesar de que el incremento del CO_2 en el agua hace aumentar la concentración de H^+ y bajar el pH (ver capítulos I y II), esta hipótesis sostiene que los cocolitos no son vulnerables al cambio del pH. Se han realizado ensayos de laboratorio sometiendo a los cocolitóforos a concentraciones de CO_2 similares a las anteriores y posteriores a la Revolución Industrial, y se ha visto que la masa de los cocolitos es mayor bajo concentraciones más altas de CO_2 (Langer et al., 2006; Iglesias-Rodriguez et al., 2008; Rivero-Calle et al., 2015). Algunos autores sostienen que la razón es que los cocolitos formados en condiciones de alta concentración de CO_2 tienen cristales más grandes y por ello son más gruesos (Rost et al., 2003; Riebesell, 2004). Sin embargo, otros autores sugieren que el aumento en carbonato no es consecuencia de que los cocolitos tengan cristales más grandes y más gruesos, sino que es la célula misma la que crece más y, por lo tanto, produce más cantidad de cocolitos, aunque estos tengan el mismo grosor (Stoll et al., 2007; Gibbs et al., 2013, Bolton et al., 2016).

Al contrario, otra hipótesis defiende que al aumentar el $p\text{CO}_2$ y bajar el pH, los cocolitóforos generan cristales incompletos y amorfos, dando formas imprecisas al cocolito (Beaufort et al., 2011; Raven & Crawford, 2012; Langer et al., 2013; O’Dea et al., 2014). En la mayoría de los estudios sobre la calcificación en eventos hipertermales Paleógenos, entre los cuales destaca el PETM, los nanofósiles calcáreos muestran evidencias de disolución o corrosión considerable, y también existen muchos ejemplos de malformaciones, como cristales torcidos o dispuestos con orientaciones anómalas (Kahn & Aubry, 2004; Jiang & Wise, 2006; Agnini et al., 2007, Mutterlose et al., 2007; Raffi & De Bernardi, 2008; Bralower et al., 2014). Los resultados sugieren que el aumento del $p\text{CO}_2$ pudo ser el causante de estas malformaciones.

En Gorrondatxe el índice masa/área de todos los taxones analizados disminuye durante el evento C21r-H6, y esto puede deberse a una menor calcificación durante el evento. Sin embargo, la proporción de *C. solitus* sin barras centrales aumenta considerablemente, y esto es un patrón claro de disolución. Por lo tanto, la disminución de los índices masa/área puede deberse tanto a la menor calcificación como a la disolución. Para resolver esta cuestión habría que analizar muestras coetáneas de menor profundidad, de las cuales se carece por el momento. Lo que sí puede verificarse es el hecho de que existen intervalos de la sección de Gorrondatxe en los que el índice masa/área de los nanofósiles calcáreos es mayor que la media. En concreto los índices de los metros 113 y 116 son los máximos de toda la sección. Además ejemplares de *R. minuta* de los metros 113 y 116 muestran tonos más brillantes que el resto (Lámina 2), indicando que constituyen cocolitos de mayor grosor. Estos hechos acontecen justamente antes del inicio del intervalo B, por lo que podrían estar relacionados con una inyección de CO_2 en el sistema, previo al evento hipertermal, que pudo favorecer una mayor acumulación de carbonato en los cristales de los cocolitos.

Por otro lado, la disminución del contenido en CaCO_3 durante el intervalo B puede justificarse con la disolución de los cocolitos, basándose en el incremento de la pérdida de las barras centrales de *C. solitus*. Esta disolución pudo ocurrir tanto durante su decantación hacia el fondo marino, como una vez acumulados en el fondo marino. Desafortunadamente, no existe un patrón de disolución distintivo para cada caso. La disolución en la columna de agua podría justificarse si los individuos coetáneos de sedimentos de menor profundidad mostrasen también disolución, pero el evento C21r-H6 no se ha identificado en ninguna sección más somera hasta la fecha. En

consecuencia, el único proxy que se ha podido emplear a modo de referencia es el índice masa/área de *T. pertusus*. Este taxón es retrabajado en la sección de Gorrondatxe, pero su índice masa/área muestra las mismas tendencias que el de los taxones autóctonos. Resulta muy improbable que los ejemplares de *T. pertusus* retrabajados justamente durante el evento C21r-H6 estuvieran disueltos con antelación. Por tanto, se puede concluir que todos los taxones analizados sufrieron procesos de pérdida de masa por disolución simultáneamente y que estos procesos ocurrieron en el fondo marino. Esta conclusión viene respaldada por la mayor fragmentación de foraminíferos y un considerable aumento en foraminíferos aglutinantes durante el intervalo B de Gorrondatxe (Payros et al., 2012). En definitiva, la pérdida de masa en los nanofósiles calcáreos durante el evento C21r-H6 se produjo, al menos parcialmente, en el fondo marino, si bien no se puede descartar que también se hubiese producido disolución parcial en la columna de agua.

Susceptibilidad a la disolución de las especies analizadas

Se ha observado que los cambios en el índice masa/área ocurrieron en distinto grado en las tres especies analizadas. *C. solitus* es la especie más propensa a la disolución, dado que su valor medio mínimo es menos del tercio del máximo. *R. minuta* y *T. pertusus* solo llegan a perder la mitad de su masa en algunas muestras, a pesar de que se observen corroídas en las imágenes de la Lámina 2 (si bien conviene recordar que *T. pertusus* es una especie retrabajada en Gorrondatxe). Por tanto, es posible que las dos últimas especies no sean tan susceptibles a la disolución como se creía anteriormente. *C. solitus* tiene las ventajas adicionales de que permite realizar estimaciones complementarias de disolución en base a la presencia o ausencia de barras centrales y, además, tiene un rango estratigráfico que abarca gran parte del Eoceno. En consecuencia, la especie *C. solitus* debería ser tenida en cuenta en futuros análisis del contenido en carbonato de nanofósiles calcáreos del Paleógeno.

Causas de la disolución en el fondo oceánico

La disolución observada en el evento C21r-H6 pudo ser causada por un proceso local, como la acidificación producida por degradación de la materia orgánica acumulada en el fondo marino, que redujera el pH del entorno, provocando una disolución local del carbonato (Agnini *et al.*, 2007, 2009; Bralower, 2002; Gibbs *et al.*, 2006; Khalil and Al Sawy, 2014; Payros et al., 2015a). En efecto, en Gorrondatxe se ha

constatado una mayor acumulación de material terrígeno durante el evento C21r-H6 (Payros et al., 2012), por lo que cabría esperar un mayor contenido en materia orgánica. Sin embargo, no existe ninguna característica distintiva que permita discernir si este proceso pudo ser el responsable, al menos parcial, de la disolución observada en Gorrondatxe.

Sin embargo, sí podría pensarse que la disolución de CaCO_3 producida durante el evento C21r-H6 fue un proceso global, puesto que también se observa en otras secciones correspondientes al cron C21r. Sexton et al. (2011) encontraron varios estratos marrones con bajo contenido en carbonato en tres localidades de la misma época: Site 1260 en el Atlántico ecuatorial (3000 m de paleoprofundidad), Site 1262 en el Atlántico Sur (3000 m de paleoprofundidad) y Site 1210 en el NW Pacífico (2500 m de paleoprofundidad). Uno de dichos niveles corresponde al evento C21r-H6. Además, en base a un trabajo de revisión bibliográfica Payros et al. (2012) señalaron que también existe un intervalo sin carbonato en la misma época en el NW Atlántico, Site 647, mar Labrador (3800 m de profundidad actual; Firth et al., 2012). La interpretación propuesta por Sexton et al. (2011) y Payros et al. (2012) es que hubo una disolución generalizada en el fondo de los océanos en todo el planeta, y que la causa tuvo que estar relacionada con una perturbación oceanográfica de grado mayor.

Dadas las similitudes del registro del evento C21r-H6 y otros eventos hipertermales paleógenos (Zachos et al., 2005; Ridgwell, 2007; Zeebe & Zachos, 2007; Kelly et al., 2010), podría pensarse que una subida brusca de temperatura durante el C21r-H6 condujera a una estratificación de las aguas en el océano del Sur, y la activación de un *downwelling* en el NW del Atlántico (Fig. 4.9). A consecuencia de ello, la lisoclina ascendería, lo que explicaría la disolución deducida en Gorrondatxe con el análisis de imagen. Esto significa que la disolución alcanzaría los 1500 m de paleoprofundidad en Gorrondatxe. Se ha tratado de localizar otras secciones de la misma cuenca donde se pueda observar la misma pérdida en contenido del CaCO_3 . El DSDP Site 401 se localizaba a 1800-2000 m de paleoprofundidad, al norte de Galicia y al oeste de Bretaña, el sitio idóneo para evaluar el ascenso de la lisoclina durante el evento C21r-H6. Desafortunadamente, en el Site 401 no se han realizado medidas del contenido en carbonato para el intervalo del cron 21 (Montadert & Roberts, 1979). Sin embargo, sí se registró una disminución del contenido en carbonato de 80 a 30 %wt durante el PETM (Bornemann et al., 2014) y de 80 a 40 %wt durante el ETM2 (D'Haenens et al., 2014),

demostrando que la lisoclina llegó a situarse a unos 1500 m de profundidad en estos dos eventos en Atlántico Norte. Por lo tanto, un fenómeno parecido podría también haber ocurrido en el evento C21r-H6. Por otra parte sí existe un registro significativo de la disolución durante el evento C21r-H6 en el NW del Atlántico: en el mar de Labrador se produjo una intensa pérdida del CaCO_3 a 3800 m de profundidad actual (Firth et al., 2012). Esto indica que el CCD llegó a situarse por encima de esa profundidad. Comparando las evidencias del mar de Labrador, Site 401 y Gorrondatxe, parece evidente que ocurrieran ascensos del CCD y la lisoclina en el N del Atlántico y, por lo tanto, en la cuenca Vasco-Cantábrica.

En consecuencia, puede afirmarse que se produjo una acidificación de las aguas profundas del N del Atlántico durante el evento C21r-H6. Esto corrobora la hipótesis de que el funcionamiento del océano Atlántico durante este evento fue parecido al del PETM: una estratificación de las aguas del S del Atlántico que hizo disminuir la intensidad del *downwelling*, reduciendo las corrientes oceánicas profundas. Bajo esa circunstancia, pudieron producirse masas de agua hipersalinas y corrosivas en el Tethys y en el N del Atlántico, dando lugar a un *downwelling* en el NW del Atlántico y haciendo ascender la lisoclina y el CCD (Fig. 4.9).

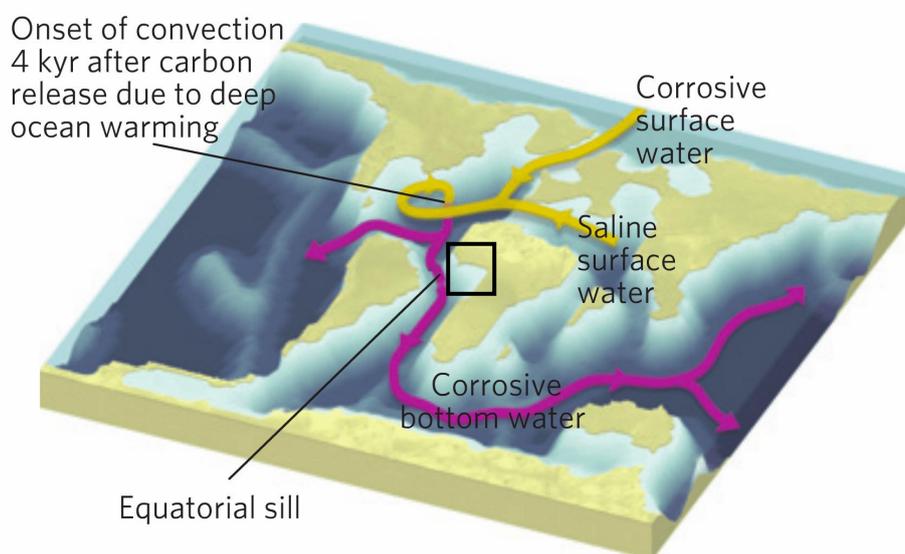


Fig. 4.9. Hipótesis de la generación (flechas amarillas) y la propagación (flechas moradas) de corrientes oceánicas corrosivas profundas generadas en el PETM (Alexander et al., 2015). Se estima que un escenario parecido tuviera lugar en el evento C21r-H6.

4.7. DISCUSIÓN GENERAL

¿Se trata de un evento hipertermal?

Los nanofósiles calcáreos del evento C21r-H6 en Gorrondatxe muestran la misma tendencia que la identificada en los mares epicontinentales durante otros eventos hipertermales: un incremento en taxones meso-eutróficos en respuesta al incremento en aportes continentales, ricos en nutrientes como consecuencia de la intensificación del ciclo hidrológico (Agnini et al., 2006; 2009; Villa et al., 2008; D'Onofrio et al., 2016). Además, en Gorrondatxe se ha deducido que la lisoclina ascendió hasta al menos 1500 m de paleopropundidad durante el evento C21r-H6, provocando la disolución parcial del carbonato en el fondo oceánico y por tanto, en los nanofósiles calcáreos. Los rasgos sedimentológicos y geoquímicos obtenidos por Payros et al., (2012) son también típicos de depósitos hipertermales. Por todo ello, cabe considerar que el evento C21r-H6 de Gorrondatxe representa un evento hipertermal.

Al igual que en otros márgenes continentales, el incremento en aporte continental explica la recuperación del clima tras el aumento del carbono en el sistema atmósfera-oceano. Cuando el carbono orgánico liberado durante los eventos hipertermales pasa parcialmente al agua de los océanos, éste queda enriquecido en CO_2 , que en su caso se disociará dando iones de HCO_3^- o CO_3^{2-} . Estos iones se pueden neutralizar aumentando la alcalinidad del sistema, es decir, introduciendo cationes del tipo de Al^{3+} , Ca^{2+} , Na^+ o K^+ . En aguas oceánicas superficiales, el origen principal de los iones alcalinos son los continentes. Cuanto mayor sea el aporte continental, mayor será la capacidad del mar para neutralizar los aniones de carbonato producidos por el incremento de CO_2 . Además, el Ca^{2+} en concreto reacciona con los aniones de carbonato produciendo CaCO_3 , el cual precipita en el fondo marino. La disminución del CO_2 por la alcalinización de las aguas superficiales es lo que condujo la recuperación ambiental tras otros eventos hipertermales (Kelly et al., 2005; Stap et al., 2009; Krishnan et al., 2014; Penman, 2016; Penman et al., 2016), y los resultados de Gorrondatxe corroboran esta hipótesis para el evento C21r-H6. Los cocolitóforos pudieron participar en la disminución del CO_2 del sistema, si se redujera su productividad y con ello, la calcificación (ver Capítulo II). Sin embargo, los resultados de Gorrondatxe no muestran indicios de disminución de productividad, dado que los taxones meso-eutróficos

sobrepasan en abundancia a los oligotróficos durante el evento C21r-H6, y la abundancia de los nanofósiles calcáreos en el sedimento está controlada por la cantidad de material terrígeno. Por lo tanto, solo puede demostrarse la alcalinización de las aguas como causa de la disminución del efecto invernadero, que provocaría una desaceleración del ciclo hidrológico. En consecuencia, en los primeros 10 m del intervalo D, ocurriría un rebote donde las condiciones ambientales se convirtieron más oligotróficas y con menos descarga continental que en el intervalo A, antes del evento C21r-H6.

Duración del evento

Los nanofósiles calcáreos de Gorrondatxe muestran unas tendencias ligeramente distintas a las mostradas por los proxies analizados por Payros et al. (2012). Cabe señalar que tanto la abundancia total de nanofósiles como los géneros cálidos y oligotróficos muestran valores relativamente altos en torno al metro 116, donde comienza la excursión del $\delta^{13}\text{C}$, antes del comienzo del intervalo B, definido en el metro 118 por Payros et al. (2012). Esto puede indicar condiciones extremadamente oligotróficas y secas antes del comienzo de la perturbación climática y la intensificación del ciclo hidrológico. En tales condiciones secas el aporte continental habría sido escaso, aumentando proporcionalmente el número de nanofósiles autóctonos por área. El inicio de la excursión de $\delta^{13}\text{C}$ coincide con el primero de los picos en taxones epicontinentales, probablemente indicando el primer pulso de intensificación del ciclo hidrológico. El segundo pico de taxones epicontinentales ocurre en el metro 125, coincidiendo con los valores mínimos de la abundancia total de nanofósiles calcáreos y de géneros oligotróficos. A partir de ese punto las asociaciones de nanofósiles calcáreos empiezan a recuperarse, indicando que también el clima comenzó su recuperación.

Cabe plantearse si el intervalo seco y oligotrófico registrado en el metro 116 fue parte del evento hipertermal C21r-H6 o no. Existen modelos del clima Eoceno que indican que el calentamiento global provocaba una disminución del gradiente latitudinal de la temperatura atmosférica, es decir, menor contraste de temperatura entre los trópicos y los polos (Winguth et al., 2010; Herold et al., 2014). Esto provocaría menor intensidad de vientos, menor contraste entre la temperatura de aguas oceánicas de distinta latitud, y el ascenso de la temperatura de las aguas profundas de altas latitudes. El incremento en la temperatura del agua desestabilizaría los gases disueltos en el fondo

marino y esto conllevaría la liberación de carbono orgánico (Sexton et al., 2011). Las emisiones de gas acentuarían el efecto invernadero, provocarían el calentamiento climático global. Esta hipótesis es respaldada por el mayor contenido en CaCO_3 de los cocolitos que ocurre en el metro 116. La liberación de carbono orgánico elevaría el pCO_2 de las aguas superficiales, facilitando una mayor calcificación de los cocolitos. Por lo tanto, puede considerarse que este periodo de condiciones secas y oligotróficas donde ocurrió una liberación del carbono orgánico fue, en efecto el pulso inicial del evento hipertermal C21r-H6. Después se intensificaría el ciclo hidrológico y con ello el evento se agravaría hasta el metro 125 donde se han observado los valores mínimos de los taxones oligotróficos y de los índices de masa/área. En consecuencia, la intensificación del evento C21r-H6 abarcaría los metros 116-125, con una duración de 80 ka. La recuperación se iniciaría en el metro 125.

En cuanto al final del evento, la abundancia total de nanofósiles calcáreos autóctonos muestra valores superiores a los iniciales en los primeros 10 m del intervalo D, y los valores mínimos de especímenes retrabajados se registran precisamente en ese tramo. El incremento en la abundancia total de nanofósiles calcáreos pudo producirse en relación al aumento relativo del carbonato producido por la disminución en el aporte de material terrígeno. Por lo tanto, cabe pensar que el aporte continental disminuyó considerablemente tras el evento C21r-H6, tal y como sugieren los resultados geoquímicos (Payros et al., 2012). Sin embargo, las asociaciones no muestran un efecto rebote que supere los valores anteriores al evento, sino que los valores se recuperan para el final del intervalo C y después se mantienen. Este hecho puede deberse a la escasa influencia que tuvo la alcalinización de las aguas oceánicas en las especies. Los índices de masa/área tampoco muestran valores superiores a las iniciales, pero esto se justifica con el hecho de que no ocurrió ninguna otra inyección de carbono orgánico en el sistema durante el proceso de recuperación. Por lo tanto, la recuperación del evento se extendería hasta el metro 158 ya en el intervalo D, un total de 178 ka. Teniendo en cuenta el evento hipertermal *sensu strictu* de 80 ka y la recuperación de 178 ka, la duración total del evento C21r-H6 sería de 258 ka, un valor ligeramente mayor a los 170 ka de la duración del PETM (Röhl et al., 2007). La comparación entre la duración propuesta por Payros et al. (2012) y esta nueva estimación se muestra en Fig. 4.10.

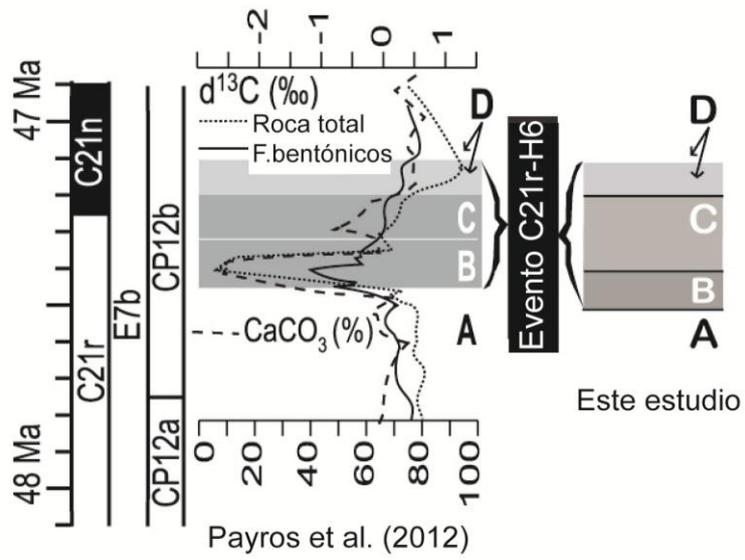


Fig. 4.10. Comparación de la duración del evento C21r-H6 propuesta por Payros et al. (2012) y este estudio.

CAPÍTULO V: SECCIÓN DE BARINATXE

- *Localización geográfica*
- *Rasgos geológicos de la sección*
- *Características generales del evento ETM2*
- *Posible expresión del ETM2 en la sección de Barinatxe*
- *Asociaciones de nanofósiles calcáreos en Barinatxe*
- *Análisis de imágenes*
- *Discusión final*

Parte del contenido de este capítulo fue publicado por Intxauspe-Zubiaurre et al. (2018a).

5.1. LOCALIZACIÓN GEOGRÁFICA

La playa de Barinatxe se sitúa inmediatamente al noreste de la de Gorrondatxe, estando ambas separadas por la punta de Azkorri. La playa de Barinatxe pertenece a la localidad de Sopela, y se accede a ella tomando desde la carretera BI-634 la salida hacia las playas Arriatera-Barinatxe, Long. 43°23'09''N, Lat. 3°00'09''W (Fig. 5.1).

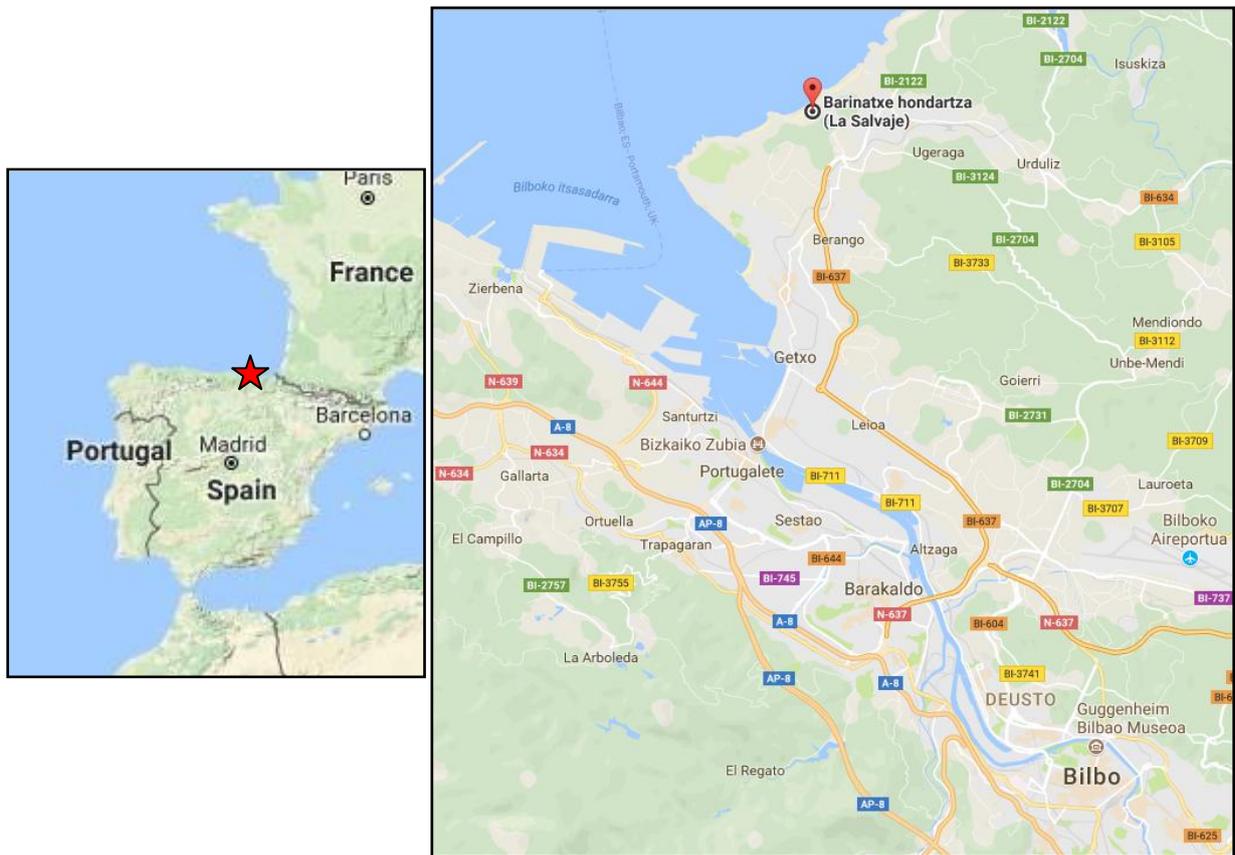


Fig. 5.1. Localización geográfica de la sección de Barinatxe.

5.2. RASGOS GEOLÓGICOS DE LA SECCIÓN

La sección de Barinatxe es parte de la misma sucesión eocena de Sopela-Galea a la que pertenece Gorrondatxe. Al igual que en ésta, los materiales eocenos de Barinatxe se acumularon en el fondo de la cuenca Vasco-Cantábrica, a unos 1500 m aproximados de paleoprofundidad y en torno a 35°N de paleolatitud (Payros et al., 2006). La sucesión Sopela-Galea tiene un espesor de 2300 m y los materiales más antiguos (muro) afloran en la punta Solondotas que separa las playas de Barinatxe y Arriatera. El afloramiento de Barinatxe tiene un buzamiento de 60°SW y se extiende desde la punta Solondotas hasta la punta de Azkorri, que separa las playas Barinatxe y Gorrondatxe en el intervalo 550-800 m de la sucesión (Fig. 5.2).

La parte baja de la sección de Barinatxe está formada por una alternancia de margas y calizas duras con algunas intercalaciones de turbiditas y slumps (Payros et al., 2006, 2015a; Fig. 5.2). Estos materiales constituyen la punta más prominente de la costa en esta playa (punta Solondotas), dado que el resto del acantilado se encuentra más deprimido y, en varios tramos, cubierto de vegetación (Fig. 5.2).

Según el modelo de edad propuesto por Bernaola et al. (2006a) para la sección de Barinatxe, se anticipó que el evento hipertermal ETM2, atribuido por diversos autores a la biozona NP11 de nanofósiles calcáreos (Martini, 1971) y a la parte más alta del magnetocron C24r del Eoceno inferior (Agnini et al., 2015; Westerhold et al., 2017), podría localizarse en la parte baja de la sección de Barinatxe, entre los metros 0 y 34, a partir del cual la vegetación comienza a cubrir el afloramiento en el acantilado (Fig. 5.2).

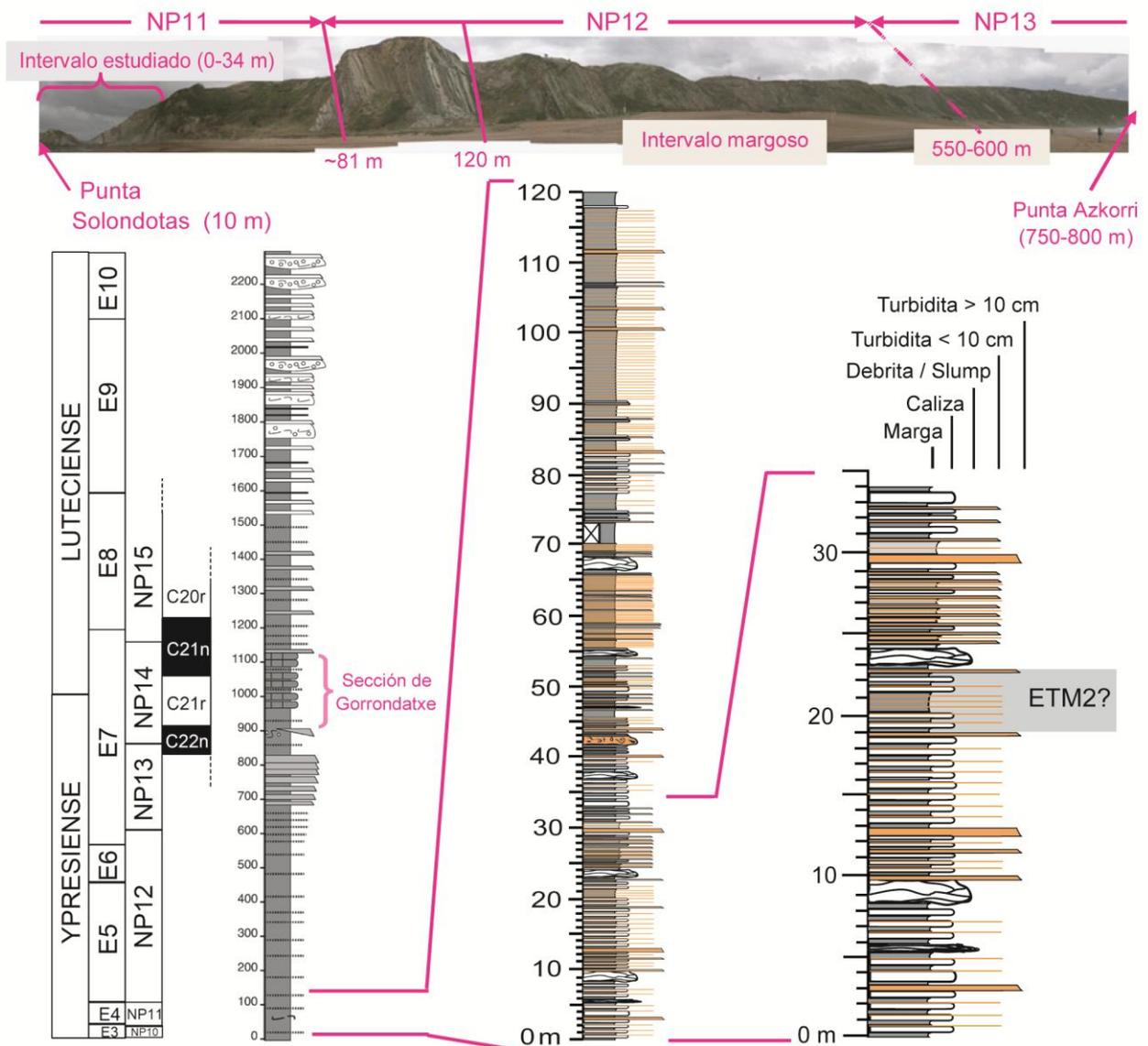


Fig. 5.2. Arriba, vista panorámica del afloramiento de Barinatxe (Payros et al., 2015a), donde se indican la posición del intervalo estudiado, bioestratigrafía de nanofósiles calcáreos (Bernaola et al., 2006a, con referencia a la escala de Martini, 1971) y la posición de puntos de interés. Abajo a la izquierda, columna estratigráfica general de la sección Sopela-Galea (Payros et al., 2006) con modelo de edad, bioestratigrafía de foraminíferos plantónicos (Wade et al., 2011), bioestratigrafía de nanofósiles calcáreos (Martini, 1971) y magnetoestratigrafía. En el centro, columna de los primeros 120 m de Barinatxe donde se ha realizado bioestratigrafía en este estudio. A la derecha, columna estratigráfica más detallada del intervalo de 34 m analizado en Barinatxe, donde se destaca la posición del posible evento hipertermal estudiado.

5.3. CARACTERÍSTICAS GENERALES DEL EVENTO ETM2

El evento hipertermal ETM2 (también conocido como H1 y ELMO, Eocene Layer of Mysterious Origin) fue, con excepción del PETM, el más intenso del Paleógeno inferior (Nicolo et al., 2007; Lei et al., 2016). Su descripción se ha realizado ya en el apartado 1.2.2 del capítulo I. Como carácter general, cabe indicar que el evento data de ~54.1 Ma, coincidiendo con máximos de excentricidad y precesión (Lourens et al., 2005; Galeotti et al., 2017; Westerhold et al., 2017), y conlleva picos negativos en $\delta^{13}\text{C}$ que oscilan entre -0.4‰ y -1.5‰ (Cramer et al., 2003; Agnini et al., 2009; Galeotti et al., 2010; Lei et al., 2016; Figs. 5.3 y 5.4).

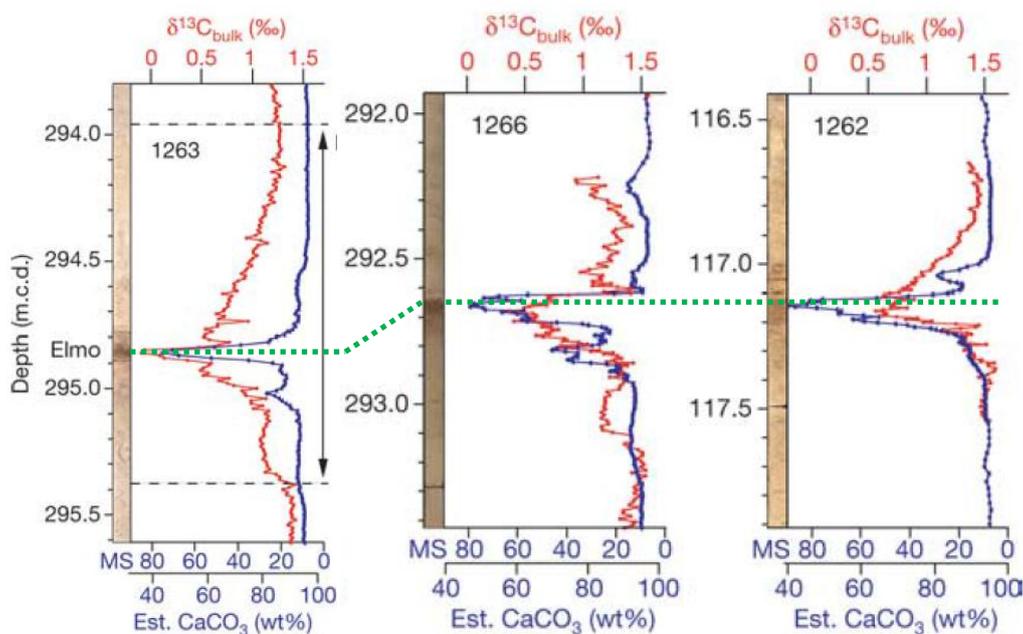


Fig. 5.3. Curvas isotópicas y de contenido en CaCO_3 obtenidas en los Sites 1263, 1266 y 1262 del ODP Leg 208, sureste del Atlántico subtropical (Lourens et al., 2005). El evento hipertermal ETM2 viene referido como Elmo (Eocene Layer of Mysterious Origin).

En base a las variaciones de $\delta^{18}\text{O}$ durante el evento ETM2, se ha calculado un ascenso brusco de temperatura atmosférica de entre 3 y 5°C (Lourens et al., 2005; Westerhold et al., 2017), un ascenso medio de 3.5°C en la temperatura de las aguas oceánicas superficiales (Sluijs et al., 2007b; Stap et al., 2009), y de 0.2-2.5°C en las

aguas profundas (D'Haenens et al., 2012, 2014; Jennions et al., 2015). Además, se dedujo una mayor estratificación de las aguas oceánicas, un ascenso superior a 500 m del CCD y la lisoclina en el Atlántico subtropical (D'Haenens et al., 2014), y una intensificación del ciclo hidrológico, registrado por una mayor acumulación de material terrígeno en sedimentos hemipelágicos e indicios de alta productividad de nanofósiles calcáreos producida por eutrofización de las aguas someras (Sluijs et al., 2009; D'Haenens et al., 2012; D'Onofrio et al., 2016). Tras el ETM2 se produjo otro evento hipertermal (H2) que también dio lugar a una excursión isotópica registrada mundialmente. Ambos eventos estuvieron separados por un ciclo de excentricidad de 100 ka.

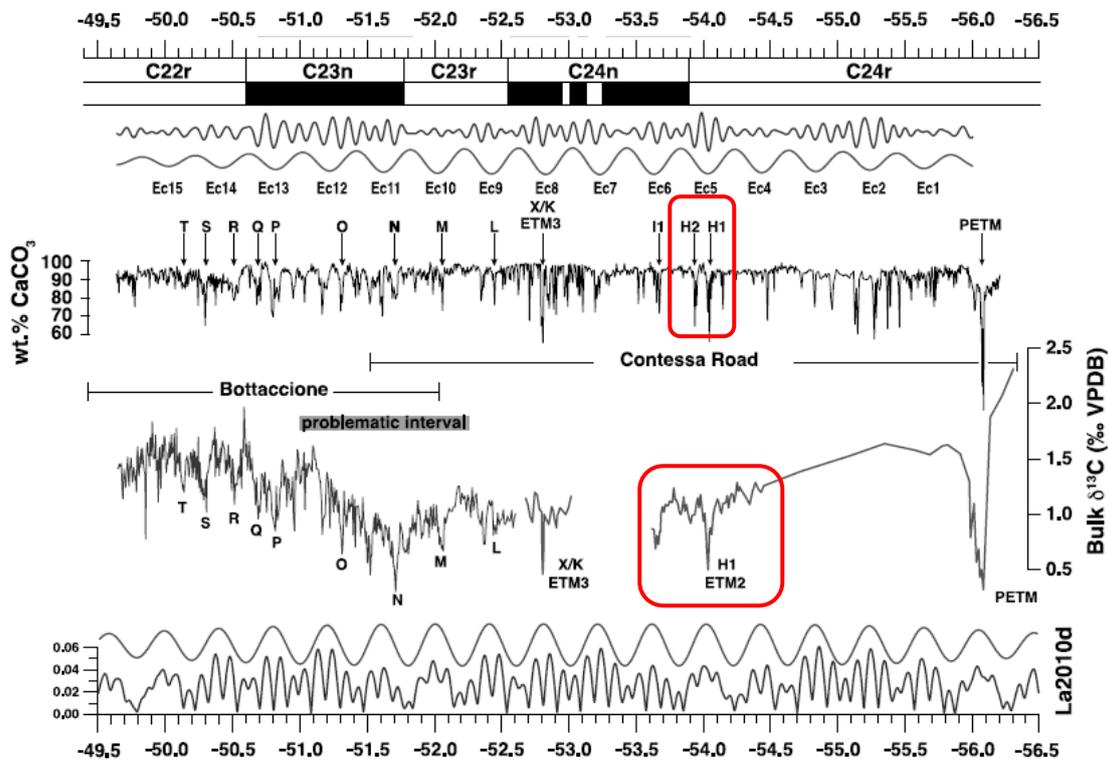


Fig. 5.4. Curva isotópica de roca total de las secciones del Eoceno inferior de Contessa Road y Bottaccione (Italia), destacando la brusca excursión atribuida al evento ETM2 (también denominado H1; Galeotti et al., 2017). Se incluyen el modelo astronómico, la magnetoestratigrafía y el contenido en carbonato.

Según Lourens et al. (2005), el evento ETM2 sucedió dentro de la biozona NP11 (Martini, 1971), que equivale a las biozonas CP9b (Okada & Bukry, 1980) y CNE3 (Agnini et al., 2014). Esta biozona de corta duración data entre 54.37 y 53.7 Ma (GTS2012, Gradstein et al., 2012) y su inicio viene marcado por la primera aparición de

Tribrachiatulus orthostylus. Unos 0.2 Ma después (54.17 Ma) ocurrieron la primera aparición de *Sphenolithus radians* y la última aparición de *Tribrachiatulus contortus*. El final de la biozona NP11 lo marca la primera aparición de *Discoaster lodoensis*. Para mayor precisión cronoestratigráfica, dentro de la biozona NP11 ocurre la inversión magnética del cron C24r al C24n.3n. El ETM2 está registrado ubicuamente dentro del cron C24r y aproximadamente 100 ka antes de la inversión, puesto que el evento H2, posterior al ETM2, ocurre justo en el límite C24r/C24n.3n (Westerhold et al., 2017).

5.4. POSIBLE EXPRESIÓN DEL ETM2 EN LA SECCIÓN DE BARINATXE

La suposición de que el evento ETM2 pudiera estar registrado dentro del intervalo basal de 34 m de la sección de Barinatxe estaba basada en estudios previamente realizados en la sucesión. Bernaola et al. (2006a) demostraron que la parte basal de la sección de Barinatxe corresponde a la biozona NP11 de nanofósiles calcáreos, puesto que el LO (Lowest Occurrence, registro inferior) de *Tribrachiatulus orthostylus* ocurre por debajo del metro 0 de la sucesión eocena y el LO de *Discoaster lodoensis* se sitúa en el metro 81. Estudios magnetoestratigráficos preliminares (datos sin publicar) sugirieron que el límite entre los crones C24r y el C24n.3n podía situarse en el metro 35. Además, análisis isotópicos preliminares realizados en muestras de roca total (calizas micríticas hemipelágicas) mostraron un intervalo con valores relativamente bajos de $\delta^{13}\text{C}$ (CIE, Carbon Isotope Excursion) y $\delta^{18}\text{O}$ entre los metros 19 y 23 (datos parcialmente publicados en Payros et al., 2015a). Con todo, se consideró que este CIE_{19-23m} podría corresponder al evento ETM2, por lo que se decidió abordar su estudio más detallado, especialmente desde el punto de vista de los nanofósiles calcáreos (este trabajo). Análisis magnetoestratigráficos más detallados realizados en este contexto han demostrado que el límite entre los crones C24r y el C24n.3n se sitúa en el metro 56 de la sección de Barinatxe, 21 m más arriba que lo considerado en los estudios preliminares (Intxauspe-Zubiaurre et al., 2018a; Fig. 5.5).

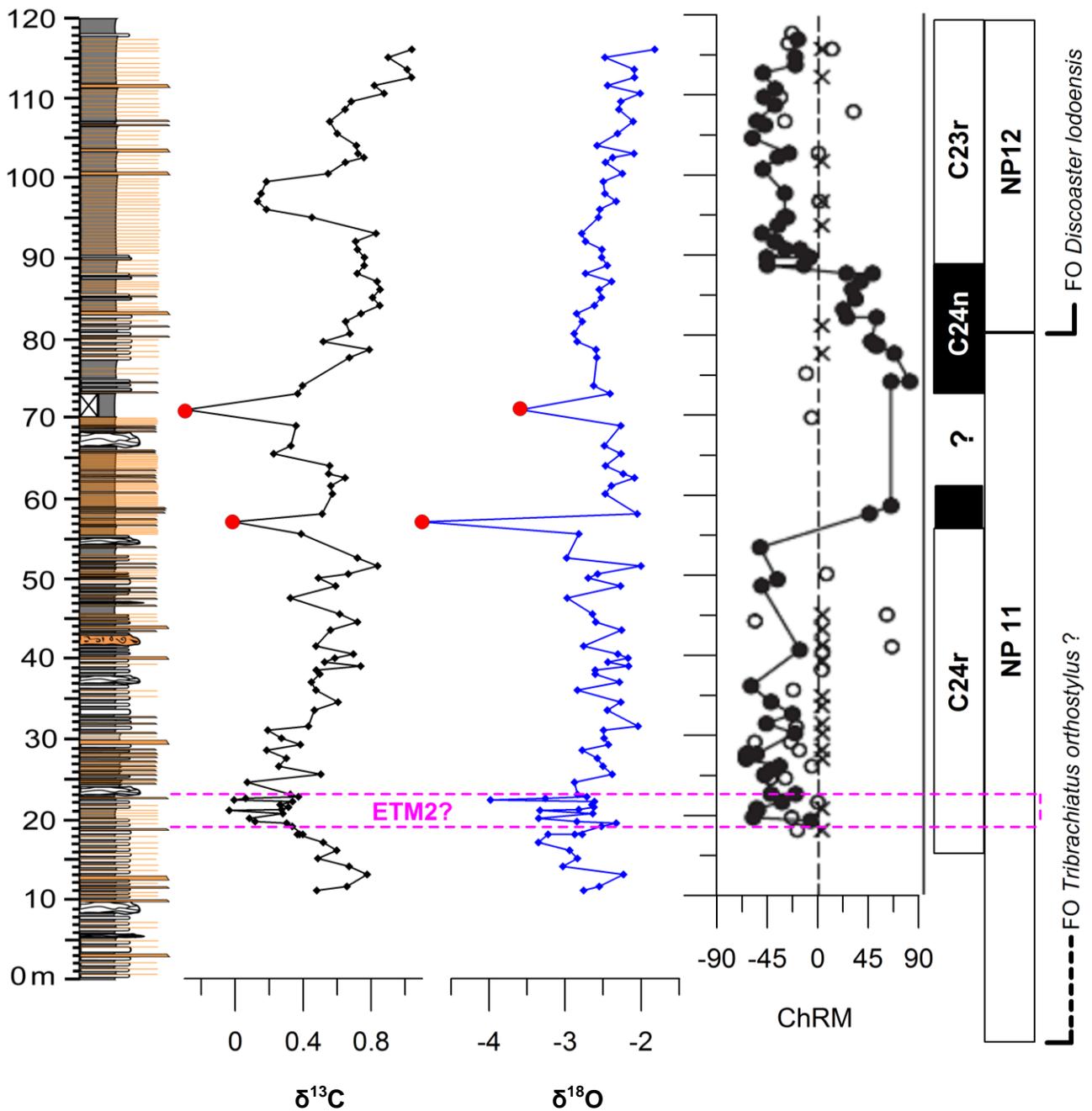


Fig. 5.5. Análisis realizados en los primeros 120 m de la sección de Barinatxe (Bernaola et al., 2006a; Intxauspe-Zubiaurre et al., 2018a). Columna estratigráfica, curvas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ (los puntos rojos han sido inicialmente desestimados como valores anómalos aislados), magnetoestratigrafía, eventos de nanofósiles calcáreos y bioestratigrafía (definidos por Bernaola et al., 2006a basándose en la bioestratigrafía de Martini, 1971). Los primeros 34 m son el intervalo analizado en detalle en esta tesis. Se indica en rosa la posible posición del ETM2.

En la nueva curva isotópica de Barinatxe, compuesta por 65 puntos estratigráficos, se observan varias excursiones de $\delta^{13}\text{C}$ (CIEs) y $\delta^{18}\text{O}$ hacia valores bajos (Fig. 5.5). Dos picos muy negativos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ procedentes de muestras aisladas (puntos rojos en los metros 56 y 71; Fig. 5.5) fueron inicialmente considerados como anomalías y, por tanto, desestimados. Teniendo en cuenta que, según los nuevos datos magnetoestratigráficos, el ETM2 debe encontrarse por debajo del metro 56, las opciones para la localización de este evento se reducen a la CIE entre 19 y 23 m compuesto por varios puntos de valores isotópicos bajos (valor mínimo de $\delta^{13}\text{C}$: -0.04‰), otra CIE similar entre 25 y 31 m (valor mínimo de $\delta^{13}\text{C}$: 0.18‰) y un nivel aislado en el metro 47 (valor de $\delta^{13}\text{C}$: 0.32‰). De todos ellos, la única CIE que conlleva un pico negativo en la curva de $\delta^{18}\text{O}$ es el situado entre 19 y 23 m (una excursión de -1.3‰), lo que confirmaba que este intervalo presentaba características adecuadas para poder representar el evento ETM2. Sin embargo, los nuevos datos isotópicos también mostraron que el CIE_{19-23m} no constituye un intervalo claramente diferenciado en la sucesión y que presenta grandes oscilaciones internas en los valores de $\delta^{13}\text{C}$.

El CIE_{19-23m} se encuentra estratigráficamente por encima de los niveles que constituyen la punta Solondotas (10 m), correspondiendo el metro 20 al punto más deprimido del acantilado (Fig. 5.6). Litológicamente, desde la punta Solondotas hasta el metro 19 se suceden niveles de calizas de 5-25 cm de espesor, separados por margas de unos pocos centímetros. Existe una prominente turbidita (42 cm de espesor) en el metro 13 pero hay pocas turbiditas más en este tramo, todas de 5-10 cm o menos de espesor. Entre los metros 19 y 20 las calizas disminuyen y las margas aumentan en espesor, y comienzan a intercalarse turbiditas de 5-10 cm. Entre los metros 20 y 21 el intervalo se compone únicamente de margas con intercalaciones de turbiditas de 1-2 cm. Desde este intervalo hasta el metro 31 de la columna aumenta notablemente la cantidad de turbiditas, al mismo tiempo que aumenta su espesor de 5 cm hasta 30 cm, todos ellos con secuencia Tbe de Bouma. Las intercalaciones de calizas entre sucesivos niveles turbidíticos son de pocos centímetros de espesor. Además, entre los metros 23 y 24 se encuentra un nivel de slump muy margoso. Por último, entre los metros 31 y 34 se recupera la intercalación caliza-marga de la parte baja de la sucesión.

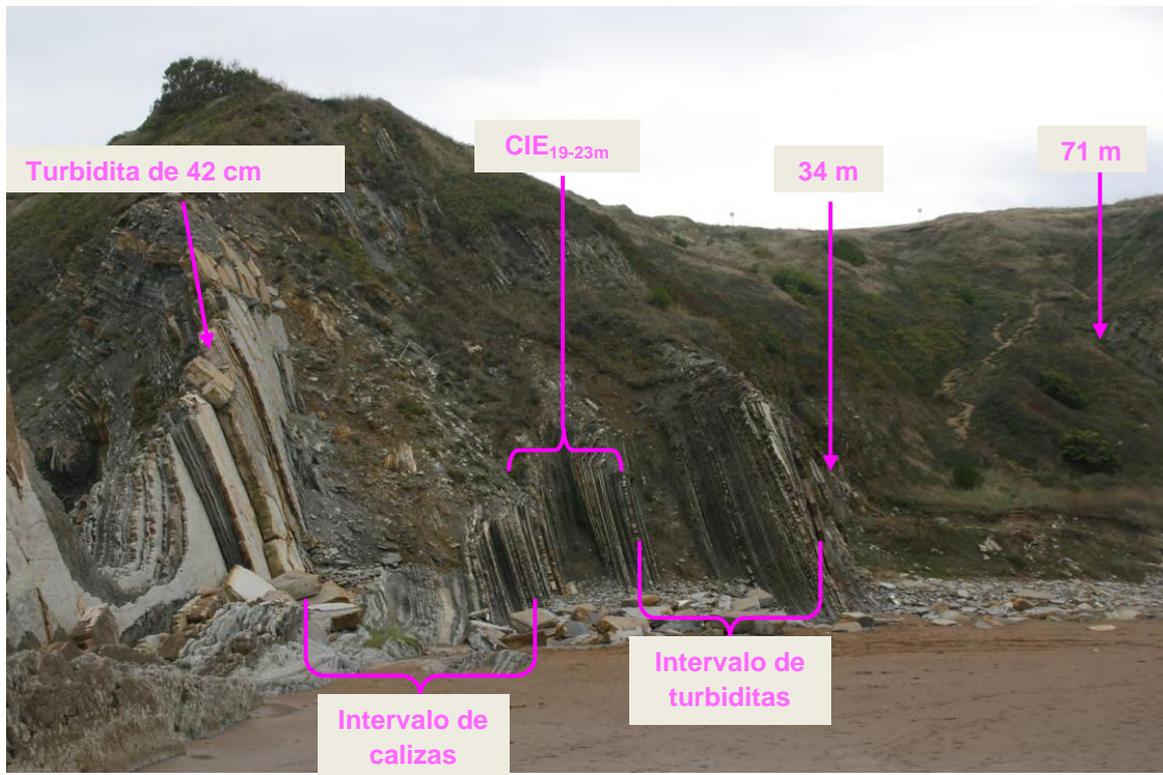


Fig. 5.6. Imágenes de los primeros 34 m de la serie eocena aflorada en Barinatxe.

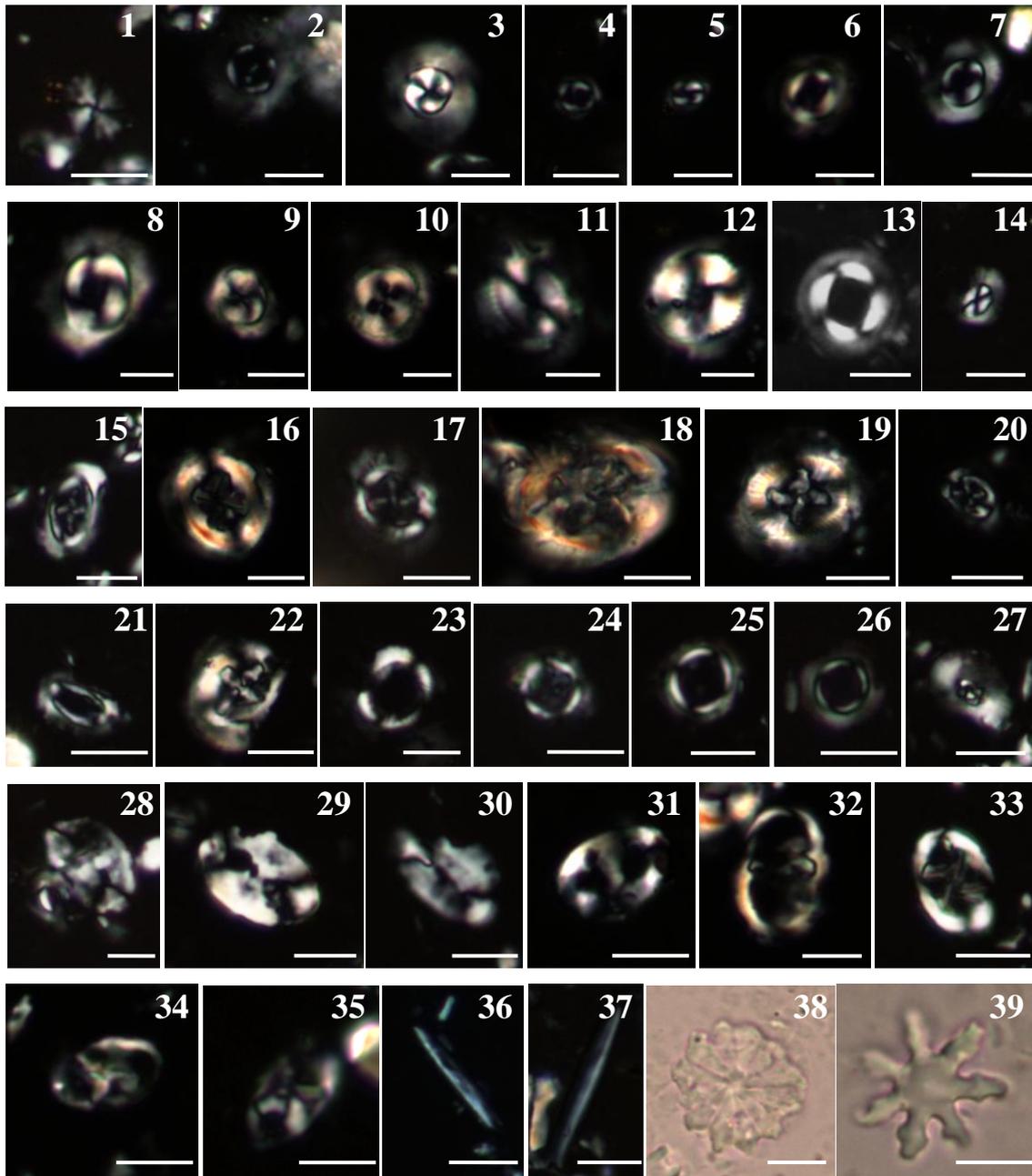
5.5. ASOCIACIONES DE NANOFÓSILES CALCÁREOS EN BARINATXE

5.5.1. OBTENCIÓN DE DATOS

En un estudio inicial, se tomaron 35 muestras desde el metro 0 hasta el metro 120, con el fin de comprobar las biozonas y los bioeventos definidos por Bernaola et al. (2006a) en la parte inferior de la serie de Barinatxe. A fin de calibrar la bioestratigrafía con la magnetoestratigrafía, el espaciado fue de 6 m entre los metros 0 y 52, 1.5 m entre 52 y 82 m, y de nuevo 6 m entre 82 y 120 m. Estas muestras no fueron utilizadas para el análisis de las asociaciones de nanofósiles calcáreos en torno al CIE_{19-23m}; para ello, se tomaron 125 muestras adicionales en el intervalo 7-34 m de la sucesión de Barinatxe. Se comenzó en el metro 7 porque el intervalo 0-7 m es menos accesible y, además, no se consideró indispensable para el análisis detallado del CIE_{19-23m}. Entre los metros 7 y 19 el espaciado medio entre muestras fue 35 cm, pero varió de 20 a 50 cm para poder muestrear debidamente en niveles margosos, dado que las calizas dominan la mayor parte del intervalo. Entre los metros 19 y 20.8 el espaciado fue de 6 cm, y se redujo a 3 cm entre 20.8 y 21.2 m. De nuevo el espaciado aumentó a 8 cm hasta el metro 23, y después fue de 31 cm de media hasta el metro 34. En algunas ocasiones, para evitar alterar demasiado el espaciado, las muestras se tomaron en calizas.

Durante la preparación de las láminas delgadas resultó complicado disgregar las muestras y separar unos nanofósiles de otros. De hecho, tres de las cuatro calizas muestreadas por razones de espaciado no pudieron disgregarse. Aun trituradas con mortero e introducidas en la máquina de ultrasonidos, las láminas delgadas mostraban grandes agregados de cocolitos en los cuales la identificación no era posible. Algunas de las margas tampoco pudieron disgregarse adecuadamente. En total, de las 125 muestras de campo, solo 110 proporcionaron material apto para el análisis de nanofósiles calcáreos, 24 de las cuales corresponden al intervalo anterior al CIE_{19-23m}, 55 al intervalo del CIE_{19-23m} y 31 al intervalo suprayacente.

La identificación de los taxones se ha realizado siguiendo los catálogos referidos en el capítulo III. La abundancia de especímenes retrabajados es alta en Barinatxe, por lo que cabe la duda de si los taxones considerados autóctonos lo son realmente o si parte de ellos pueden ser retrabajados de materiales penecontemporáneos. Ante la imposibilidad de resolver esta duda, se ha optado por considerar como autóctonos los especímenes cuyo rango estratigráfico abarca el intervalo analizado. La Lámina 3 muestra fotografías de la mayoría de los taxones identificados en Barinatxe.



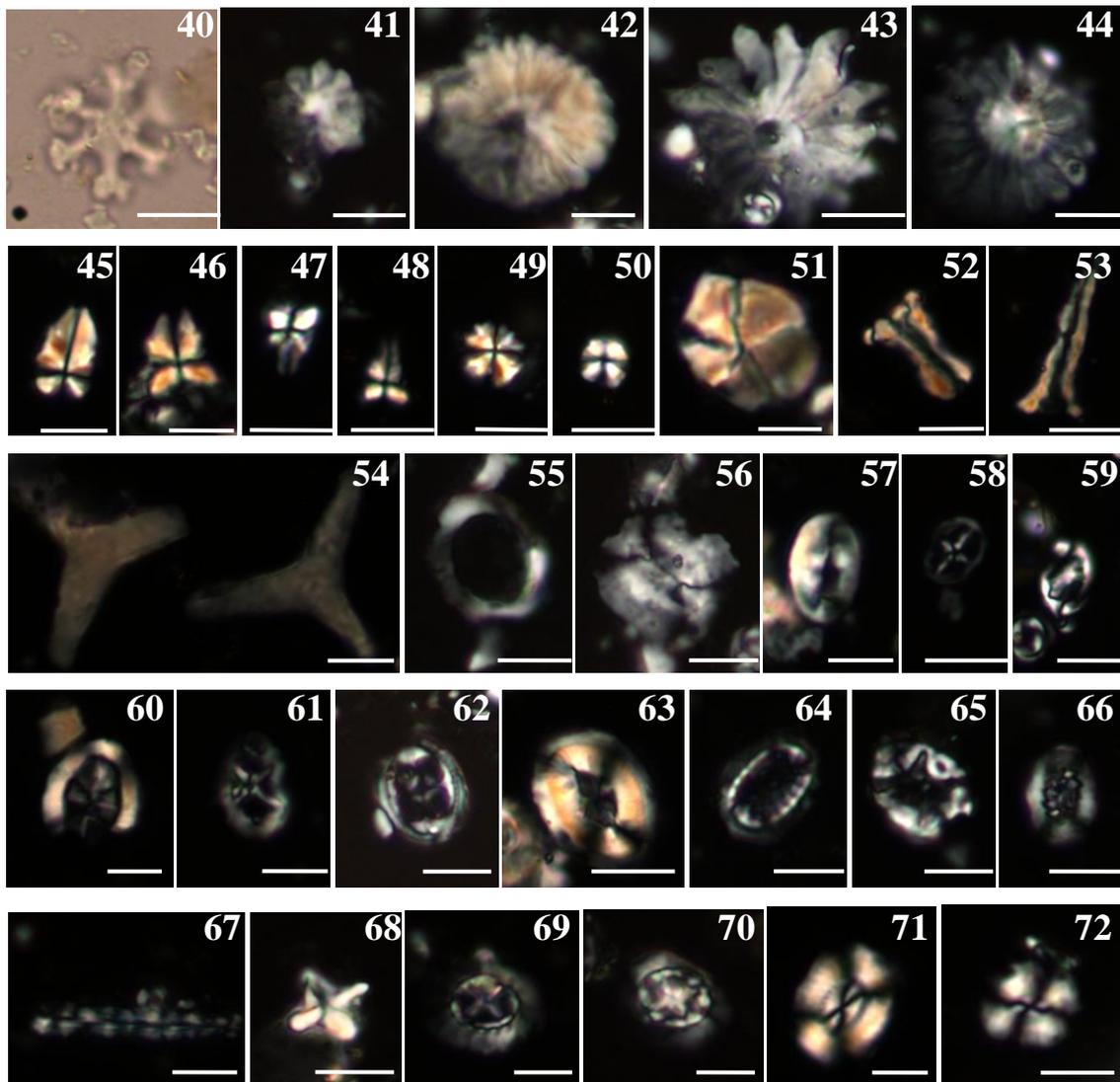


Lámina 3. Microfotografías de varios de los taxones identificados en Barinatxe. Barra de escala: 5 μ m. **Taxones autóctonos:** (1) *Cyclicargolithus parvus*. (2) *Markalius apertus*. (3) *Markalius inversus*. (4) *Toweius* <5 μ m. (5) *Toweius* <5 μ m. (6) *Toweius callosus*. (7) *Toweius callosus*. (8) *Toweius magnicrassus*. (9) *Toweius pertusus*. (10) *Toweius pertusus*. (11) *Coccolithus pelagicus*. (12) *Coccolithus formosus*. (13) *Coccolithus latus* (Fotografía extraída de Bown, 2005). (14) *Coccolithus* <5 μ m. (15) *Campylosphaera dela*. (16) *Chiasmolithus bidens*. (17) *Chiasmolithus solitus*. (18) *Chiasmolithus grandis*. (19) *Chiasmolithus consuetus*. (20) *Chiasmolithus nitidus*. (21) *Craticulithus cassus*. (22) *Cruciplacolithus* sp. (23) *Ericsonia orbis*. (24) *Ericsonia staerkeri*. (25) *Umbilicosphaera bramlettei*. (26) *Umbilicosphaera protoannulus*. (27) *Calcidiscus parvicrucis*. (28) *Pontosphaera duocava*. (29) *Pontosphaera pulchra*. (30) *Pontosphaera clinosulcata*. (31) *Pontosphaera exilis*. (32) *Lophodolithus* sp. (33) *Neochiastozygus rosenkrantzii*. (34) *Neococcolithes dubius*. (35) *Neococcolithes*

protenus. (36) *Blackites* sp. (37) *Blackites perlongus*. (38) *Discoaster barbadiensis*. (39) *Discoaster binodosus*. (40) *Discoaster deflandrei*. (41) *Discoaster kuepperi*. (42) *Discoaster multiradiatus*. (43) *Discoaster diastypus*. (44) *Discoaster salisburgensis*. (45) *Sphenolithus radians*. (46) *Sphenolithus arthurii*. (47) *Sphenolithus editus*. (48) *Sphenolithus editus*. (49) *Sphenolithus moriformis*. (50) *Sphenolithus primus*. (51) *Braarudosphaera bigelowii*. (52) *Zygrhablithus bijugatus*. (53) *Zygrhablithus bijugatus*. (54) *Tribrachiatus orthostylus*. **Taxones retrabajados del Paleoceno y Eoceno inferior:** (55) *Jakubowskia leoniae*. (56) *Ellipsolithus macellus*. (57) *Neocrepidolithus* sp. (58) *Staurolithites* sp. (59) *Zygodiscus* sp. **Taxones retrabajados del Mesozoico:** (60) *Arhangelskiella* sp. (61) *Chiastozygus* sp. (62) *Axopodorhabdus* sp. (63) *Reinhardtites* sp. (64) *Cribrosphaerella* sp. (65) *Eiffelithus* sp. (66) *Cretarhabdus* sp. (67) *Microrhabdulus* sp. (68) *Micula* sp. (69) *Prediscosphaera* sp. (70) *Prediscosphaera* sp. (71) *Watznaueria* sp. (72) *Watznaueria* sp.

5.5.2. ANÁLISIS DE LAS ASOCIACIONES

Los nanofósiles calcáreos son abundantes en los sedimentos de Barinatxe, aunque menos que en Gorrondatxe, 1829 especímenes por mm². La conservación es de pobre a moderada, pero no ha impedido la clasificación de los individuos. El recrecimiento en los nanolitos es significativo y se observa disolución parcial en los placolitos. Sin embargo, *Toweius* <5 µm y *Zygrhablithus bijugatus*, dos taxones autóctonos considerados susceptibles a la disolución (Adelseck, 1973; Bralower, 2002; Jiang & Wise, 2006; Raffi et al., 2009), aparecen abundantemente en toda la sección. Por lo tanto, puede considerarse que la disolución no ha alterado la composición de las asociaciones.

Bioestratigrafía

Se ha verificado que *Tribrachiatus orthostylus* está presente en toda la sección, por lo que el inicio de la biozona NP11 se sitúa estratigráficamente por debajo del metro 0. En cambio, el límite entre las bizonas NP11 y NP12, marcado por el LO de *Discoaster lodoensis*, se ha situado en el metro 66, unos 15 m más abajo que lo inicialmente señalado por Bernaola et al. (2006a). Además, se han observado el HO (Highest Occurrence, registro superior) de *Sphenolithus primus* en el metro 88 y el LO de *Clausicoccus* spp. en el metro 46.

Abundancia total de nanofósiles

A continuación se expondrán los resultados de taxones con abundancias relativas superiores al 3% de las asociaciones y/o con interés por su significado paleoecológico (Fig. 5.7 y 5.8). La abundancia total de nanofósiles calcáreos autóctonos presentes en un área de 1 mm² es mucho menor que en Gorrondatxe (una media de 2766 especímenes por mm²). La media es de 1384 especímenes/mm² antes del CIE_{19-23m}, aumenta considerablemente a una media de 1706 especímenes/mm² en el intervalo del CIE_{19-23m} y después se recude a 1675 especímenes/mm².

En cuanto a los nanofósiles calcáreos retrabajados, existe una gran diferencia entre la sección de Gorrondatxe y Barinatxe. Los especímenes retrabajados del Cenozoico apenas llegan al 0.5% en Barinatxe, mientras que en Gorrondatxe rondaban en torno al 7%. Tal diferencia se debe a que la mayoría de los especímenes retrabajados Cenozoicos de Gorrondatxe correspondían al género *Toweius*, taxón que en Barinatxe es considerado autóctono. Por lo tanto, en Barinatxe solo se ha considerado la abundancia total de nanofósiles retrabajados, sin especificar su edad (Fig. 5.7). De este modo, la proporción de especímenes retrabajados asciende de un 9.8% antes del CIE_{19-23m} a un 12.3% durante el CIE_{19-23m} y un 13.1% después.

Toweius

El género *Toweius* es el antecesor de *Reticulofenestra* y muestra características morfológicas y paleoecológicas similares. En Barinatxe representa el 50% de la asociación, siendo el taxón más abundante. Más concretamente, la abundancia de *Toweius* inferiores a 5 µm (<5 µm) asciende de un 26.5% antes del CIE_{19-23m} a un 31.7% en el intervalo del CIE_{19-23m}, a pesar de que justo al inicio del intervalo hay algunos puntos donde muestran valores mínimos de un 17%. Después del CIE_{19-23m} se mantienen en 32%. La abundancia relativa de *Toweius* mayores a 5 µm (>5 µm) disminuye de una media del 20.99% antes del evento a un 17% durante el CIE_{19-23m} y vuelve a aumentar a un 22.91% después. Por otro lado, al igual que se realizó con los especímenes de *Reticulofenestra* de Gorrondatxe, también se ha calculado la proporción entre los especímenes de *Toweius* con área central amplia y restringida en Barinatxe. En este caso, ambos morfotipos no pertenecen a la misma especie y en lugar de considerar el tamaño de la apertura, se ha tenido en cuenta la presencia o ausencia de una red que cubre la apertura. Este rasgo solo puede diferenciarse entre las especies medianas, de

entre 5 y 10 μm de diámetro. La especie *Toweius callosus* carece de red y en cambio *T. pertusus* tiene una muy gruesa (Perch-Nielsen, 1985b). Por lo tanto se ha calculado la proporción de *T. callosus* respecto a la suma de las dos especies. Los resultados son interesantes: la proporción de *T. callosus* aumenta de un 5.55% antes del CIE_{19-23m} a un 8.4% durante el CIE_{19-23m} y desciende a un 5.32% después.

Coccolithus

En Barinatxe el segundo género más abundante es *Coccolithus*. El porcentaje del género varía de un 20.23% antes del CIE_{19-23m} a un 21.19% durante el CIE_{19-23m} y un 18.44% después. Los *Coccolithus* <5 μm se mantienen estables con un 0.51% antes del CIE_{19-23m}, un 0.65% durante el evento y 0.41% después, aunque muestran picos de hasta un 2% en el centro del evento (Fig. 5.7). Al igual que en Gorrondatxe, se ha calculado la ratio entre *Coccolithus formosus* y la suma de *C. formosus* con *C. pelagicus*, con el fin de evaluar si tienen afinidades paleoecológicas distintas. Así, la proporción de *C. formosus* desciende de un 43.95% antes del CIE_{19-23m} a un 36.81% durante el evento, ascendiendo de nuevo a un 47.04% después del mismo. Destaca sobre todo la baja media del 31.23% entre los metros 19 y 21 (Fig. 5.8).

Taxones de alta temperatura y oligotrofia

Al igual que en Gorrondatxe, los géneros indicadores de aguas cálidas y oligotrofia son *Discoaster*, *Sphenolithus* y *Zygrhablithus*. Los resultados son distintos a los de Gorrondatxe. La abundancia relativa de *Discoaster* desciende de un 3.65% antes del CIE_{19-23m} a un 2.42% durante el CIE_{19-23m} y se mantienen en un 2.53% después (Fig. 5.7). El valor mínimo se da en el metro 21 (0.23%), tras el cual comienza la recuperación. En cuanto a *Sphenolithus*, su abundancia relativa desciende progresivamente de un 9.08% antes del CIE_{19-23m} a un 6.43% durante el evento (donde también destacan picos de tan solo 3.27% en torno al metro 21), y a un 5.52% después del CIE_{19-23m}. La abundancia de *Zygrhablithus bijugatus* también desciende de un 7.52% antes del CIE_{19-23m} a un 5.55% durante el evento y a un 4.07% después del CIE₁₉₋

23m.

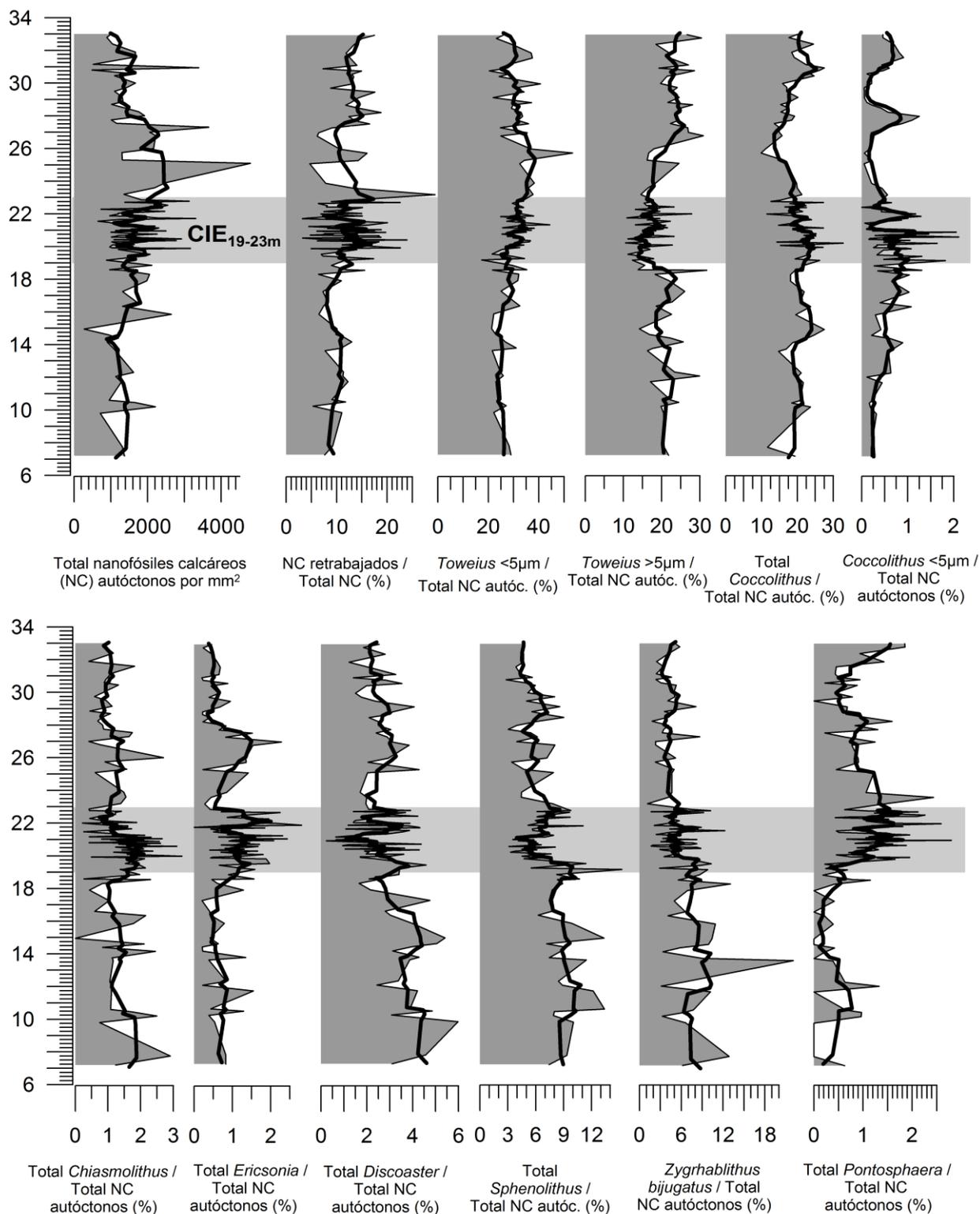


Fig. 5.7. Características de las asociaciones de nanofósiles calcáreos de Barinatxe. Nótese las características distintivas del intervalo correspondiente al CIE_{19-23m}; las escalas son diferentes para cada proxy. La línea gruesa de cada gráfico es la media móvil de 5 puntos consecutivos.

Otros indicadores paleoecológicos

Al igual que en Gorrondatxe, otros taxones indicadores de temperatura son escasos en abundancia, pero muestran picos interesantes en Barinatxe. La proporción del indicador de alta temperatura *Ericsonia* con respecto al total de nanofósiles calcáreos autóctonos aumenta de un 0.54% antes del CIE_{19-23m} a un 1.07% durante el CIE_{19-23m} y disminuye a un 0.6% después. La proporción de *Chiasmolithus*, indicador de aguas frías y meso-eutróficas, aumenta de un 1.34% antes del CIE_{19-23m} a un 1.47% durante el CIE_{19-23m} y desciende a un 1.08% después (Fig. 5.7).

En cuanto a los taxones indicadores de cercanía al continente, su abundancia es mucho menor en Barinatxe que en Gorrondatxe. De hecho, en Barinatxe no hay *Helicosphaera* ni *Pseudotriquetrorhabdulus*, y la suma de los pentálicos *Braarudosphaera*, *Micrantholithus* y *Pemma* no llega al 0.5%; además, su abundancia no muestra variaciones a lo largo de la sucesión, tal y como también sucede con *Lanternithus*. Esto reduce todo el grupo a un único género, *Pontosphaera*, con abundancia considerable. Este género sí muestra una tendencia significativa, dado que su abundancia aumenta de un 0.4% en la parte basal de Barinatxe a un 1.25% en el CIE_{19-23m}, para después descender a un 0.93% (Fig. 5.7).

Tendencias significativas de algunos taxones

Una característica propia de Barinatxe es que, al igual que ocurre con distintas especies de *Toweius* y *Coccolithus*, hay también otros géneros dentro de los cuales algunas especies muestran variaciones interesantes a lo largo del CIE_{19-23m}. Uno de tales cambios ocurre dentro del género *Discoaster*. La mayoría de sus especies tienen forma de roseta, pero existen especies con forma de estrella (e.g. *Discoaster binodosus*, Lámina 3) que se distinguen de los demás por la clara separación de los asterolitos (cristales radiales que forman los brazos del nanolito). Las formas en estrella descienden de un 25.58% antes del CIE_{19-23m} a un 13.86% entre 19 y 21 m (mitad inferior del CIE_{19-23m}) y asciende a un 23.15% después del metro 21. Otra especie con una evolución interesante es *Sphenolithus editus*. Comparando con el total de *Sphenolithus*, su abundancia relativa aumenta de un 31.35% antes del CIE_{19-23m} a un 41.68% durante el evento y un 43.75% después del CIE_{19-23m} (Fig. 5.8).

Para terminar, existen tres géneros que en Gorrondatxe no muestran claras tendencias pero sí lo hacen en Barinatxe. La abundancia relativa de *Umbilicosphaera* asciende progresivamente de un 0.41% antes del CIE_{19-23m} a un 0.94 durante el CIE_{19-23m} y 1.17% después del CIE_{19-23m}. *Lophodolichus* está casi ausente hasta el metro 17, pero su proporción asciende a un 2% en el resto de la sección. Por último, la abundancia de *Blackites* aumenta de un 0.08% antes del CIE_{19-23m} a un 0.25% durante el CIE_{19-23m} y desciende a un 0.15% después (Fig. 5.8).

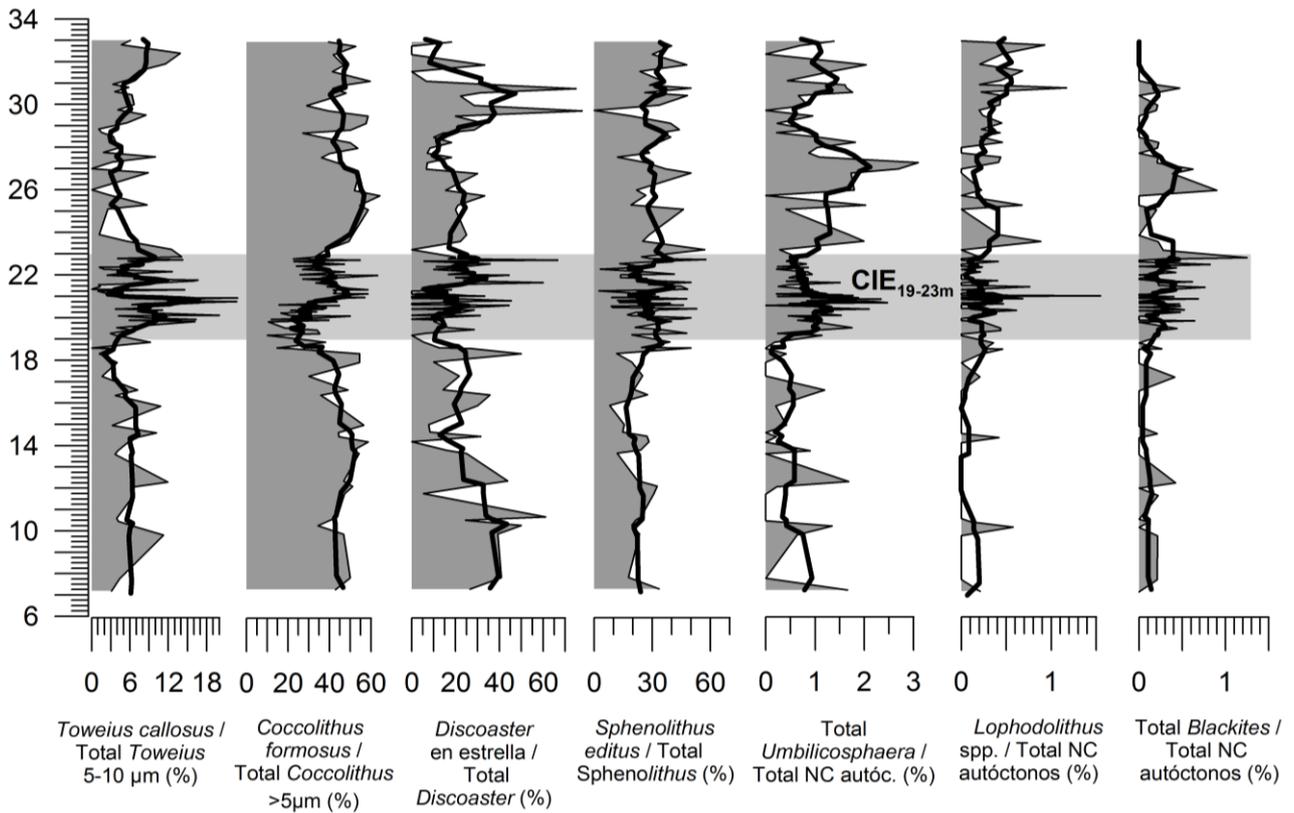


Fig. 5.8. Otros resultados de las asociaciones de nanofósiles calcáreos. Nótese las características distintivas del intervalo correspondiente al CIE_{19-23m}; las escalas son diferentes para cada proxy. La línea gruesa de cada gráfico es la media móvil de 5 puntos consecutivos.

5.5.3. INTERPRETACIÓN

Paleoambiente en Barinatxe en las inmediaciones del CIE_{19-23m}

La gran abundancia de nanofósiles calcáreos retrabajados (~12%) limita la fiabilidad de la interpretación paleoecológica, puesto que la abundancia relativa de algunos de los taxones considerados autóctonos podría haber aumentado mediante el aporte de ejemplares retrabajados de sedimentos penecontemporáneos.

La mayor abundancia de nanofósiles calcáreos autóctonos durante el CIE_{19-23m}, a pesar de la existencia de indicios de mayor aporte terrígeno, sugiere una mayor productividad de los cocolitóforos. El incremento en la productividad contrasta con la ligera disminución de los cosmopolitas *Toweius* >5µm. El hecho de que los *Toweius* >5µm sean cosmopolita reduce la opción de que no se hubieran adecuado a las condiciones ambientales durante el CIE_{19-23m}. La disminución de *Toweius* >5µm más bien parece el resultado de que otros taxones incrementaron su abundancia, por lo que la proporción de *Toweius* disminuyó.

La proporción de los taxones oligotróficos de aguas cálidas, tales como *Discoaster*, *Sphenolithus* y *Zygrhablithus bijugatus*, disminuye durante el CIE_{19-23m} de Barinatxe, llevando a pensar que al igual que en el evento C21r-H6 de Gorrondatxe, la temperatura no es un factor determinante en los cambios de las asociaciones. En efecto, los taxones indicadores de condiciones meso-eutróficas, *Coccolithus* y *Chiasmolithus*, aumentan en proporción al total de los nanofósiles calcáreos autóctonos, y también incrementa la abundancia del género *Pontosphaera*, el cual habita en posiciones próximas al continente y aguas hiposalinas. En conclusión, el escenario que sugieren los cambios en la asociación de nanofósiles calcáreos durante el CIE_{19-23m} de Barinatxe es un incremento en el ciclo hidrológico que hace aumentar el aporte continental y el contenido en nutrientes, bajar la salinidad y provocar mayor turbulencia, por lo que se acumulan menos calizas. La hipótesis viene respaldada por el incremento progresivo en nanofósiles retrabajados a lo largo de la sucesión, lo cual sugiere una removilización de los sedimentos cada vez mayor (Intxauspe-Zubiaurre et al., 2018a). Por su parte, el incremento en nutrientes se demuestra con el incremento de *Toweius* <5 µm. Por lo tanto, la interpretación de los cambios en el paleoambiente de Barinatxe es similar a la de Gorrondatxe, salvo que en Barinatxe los nanofósiles retrabajados son un 12% de

media, mientras que en Gorrondatxe son un 20%. Esta diferencia puede deberse a que Barinatxe se encontraba más alejado del continente y recibía menor aporte continental, hipótesis respaldada por la mayor abundancia de calizas respecto a Gorrondatxe.

Peculiaridades en el comportamiento de algunos taxones

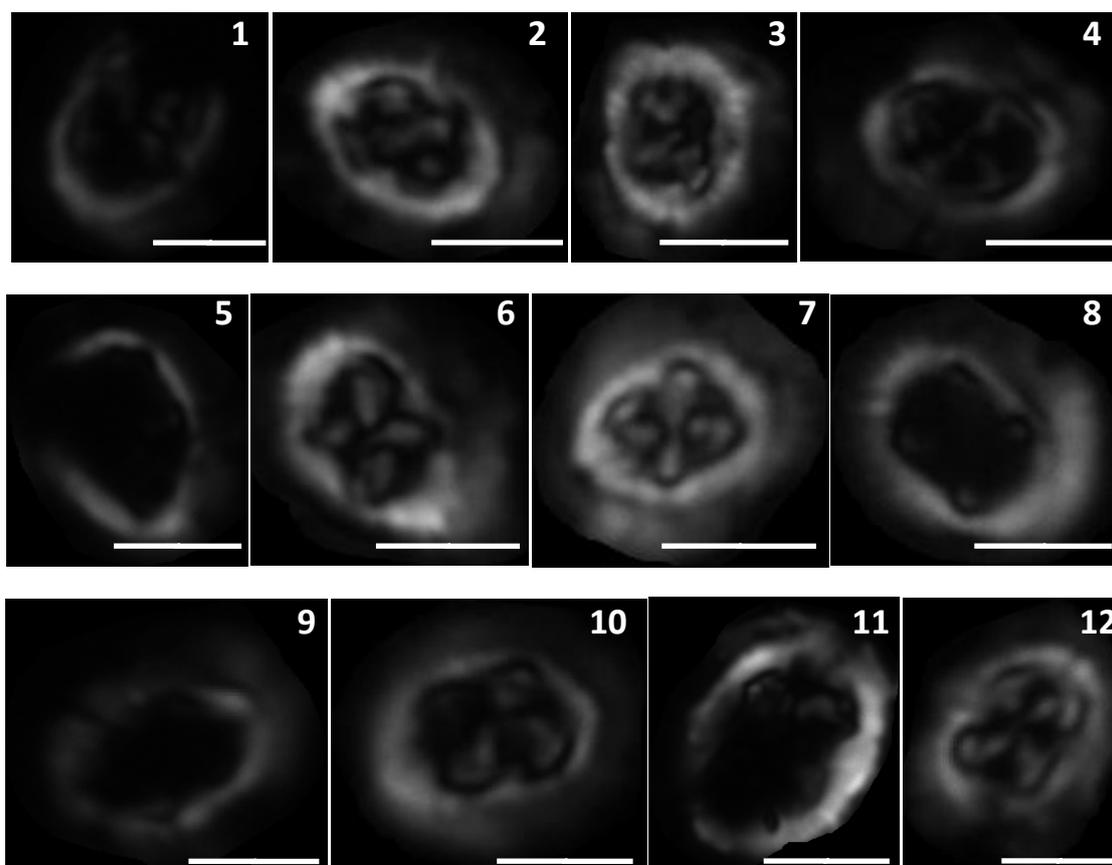
Toweius callosus muestra una tendencia exactamente igual que el morfotipo de área central amplia de *Reticulofenestra dictyoda* en Gorrondatxe, ya que es más abundante durante el CIE_{19-23m}. Por tanto, parece que las especies de esta familia tienden a una mayor apertura del área central durante perturbaciones del ciclo del carbono y/o periodos de mayor descarga continental. La abundancia de *Coccolithus formosus* disminuyó en proporción a *C. pelagicus* durante el CIE_{19-23m} de Barinatxe, por lo que la especie *C. formosus* se adaptó peor a los cambios del CIE_{19-23m} de Barinatxe. En cambio, *C. formosus* aumentó notablemente después del CIE_{19-23m}, lo que puede indicar que se recuperó rápidamente cuando el ambiente volvió a las condiciones iniciales. También se produjo un aumento similar después del evento C21r-H6 de Gorrondatxe, sugiriendo que *C. formosus* está mejor adaptado a épocas de menor descarga continental. Por otro lado, la abundancia de *Ericsonia* spp. aumenta, y esto puede deberse tanto a una subida de temperatura, como a un incremento en nutrientes.

La abundancia de *Sphenolithus editus* tiende a aumentar a lo largo de la sección de Barinatxe, por lo que podría pensarse que se adaptó mejor a las condiciones del CIE_{19-23m} y de su recuperación. Por último, la proporción de *Umbilicosphaera*, *Lophodolithus* y *Blackites* aumenta considerablemente durante el CIE_{19-23m}, lo cual sugiere que pudieran estar mejor adaptados a las perturbaciones ambientales del CIE_{19-23m}. Al contrario, *Discoaster binodosus*, en representación de los *Discoaster* en estrella, parece adaptarse peor.

5.6. ANÁLISIS DE IMÁGENES

5.6.1. OBTENCIÓN DE DATOS

Para el análisis de imagen se han usado las mismas láminas delgadas usadas para el análisis de las asociaciones, 110 láminas en total. De los taxones analizados en Gorrondatxe, en Barinatxe solo se repiten dos: *Chiasmolithus solitus* y *Toweius pertusus*, el cual en Barinatxe es autóctono en contraposición a Gorrondatxe. No se ha analizado un tercer taxón porque *Zygrhablithus bijugatus* es el único taxón, aparte de los ya citados, que esté considerado como susceptible a la disolución (Adelseck, 1973; Jiang & Wise, 2006), pero por desgracia no se le puede aplicar la técnica de análisis de imagen debido a sus características ópticas. En conjunto, se han realizado las medias del índice masa/área de 50 especímenes de cada taxón por muestra, 11000 especímenes en total (Lámina 4). Además se ha calculado el índice de *C. solitus* sin barras centrales.



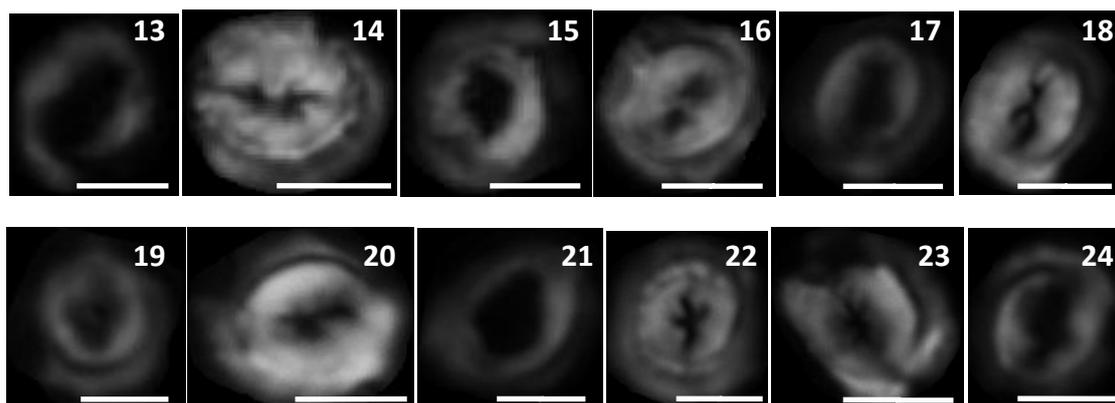


Lámina 4: Imágenes de las especies analizadas bajo polarización circular y cortadas con el software C-Calcita (Fuertes et al., 2014). La barra de escala representa 5 μm . Se especifica la muestra y la posición estratigráfica de la que proceden, con lo que se puede observar que existen individuos más o menos disueltos en todas las alturas. (1-12) *Chiasmolithus solitus*. (1) BA-YP-1a, anterior al CIE_{19-23m}, 7.2 m. (2) BA-YP-1a, 7.2 m. (3) BA-YP-5b, anterior al CIE_{19-23m}, 13.75 m. (4) BA-YP-5b, 13.75 m. (5) BA-YP-27, intervalo CIE_{19-23m}, 20.36 m. (6) BA-YP-27, 20.36 m. (7) BA-YP-42a, intervalo CIE_{19-23m}, 21.13 m. (8) BA-YP-42a, 21.13 m. (9) BA-YP-75, posterior al CIE_{19-23m}, 27 m. (10) BA-YP-75, 27 m. (11) BA-YP-88, posterior al CIE_{19-23m}, 30 m. (12) BA-YP-88, 30 m. (13-24) *Toweius pertusus*. (13) BA-YP-1a, anterior al CIE_{19-23m}, 7.2 m. (14) BA-YP-1a, 7.2 m. (15) BA-YP-5b, anterior al CIE_{19-23m}, 13.75 m. (16) BA-YP-5b, 13.75 m. (17) BA-YP-27, intervalo CIE_{19-23m}, 20.36 m. (18) BA-YP-27, 20.36 m. (19) BA-YP-42a, intervalo CIE_{19-23m}, 21.13 m. (20) BA-YP-42a, 21.13 m. (21) BA-YP-75, posterior al CIE_{19-23m}, 27 m. (22) BA-YP-75, 27 m. (23) BA-YP-88, posterior al CIE_{19-23m}, 30 m. (24) BA-YP-88, 30m.

5.6.2. RESULTADOS

El índice masa/área de *Chiasmolithus solitus* da valores medios de 0.88 $\text{pg}/\mu\text{m}^2$ antes del CIE_{19-23m}, 0.86 $\text{pg}/\mu\text{m}^2$ durante el evento y 0.81 $\text{pg}/\mu\text{m}^2$ después (Fig. 5.9). Por tanto, el valor medio se mantiene prácticamente constante para todos los intervalos de la sección, salvo que muestra cierto descenso en la parte final. Destacan, sin embargo, dos picos positivos en los metros 21 y 22.5 donde los valores superan 1 $\text{pg}/\mu\text{m}^2$. Por otro lado, se observa una clara tendencia hacia la pérdida de barras centrales de *C. solitus* a medida que se asciende en la sección (Fig. 5.9). La proporción media de *C. solitus* sin barras centrales es de 14% antes del CIE_{19-23m}, 22% durante el evento y 27%

después. Resulta interesante que en los metros 21 y 22.5, coincidiendo con los picos positivos del índice masa/área, desciende significativamente la proporción de *C. solitus* sin barras centrales (7% y 4% respectivamente). Por otro lado, el índice masa/área de *Toweius pertusus* da valores medios de $1.08 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$ antes del CIE_{19-23m}, $1.07 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$ durante el evento y $1.03 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$ después. El valor se mantiene relativamente constante al igual que en *C. solitus*, con una media de $1.06 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$. No obstante, existe un pico de $1.32 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$ en el metro 21.

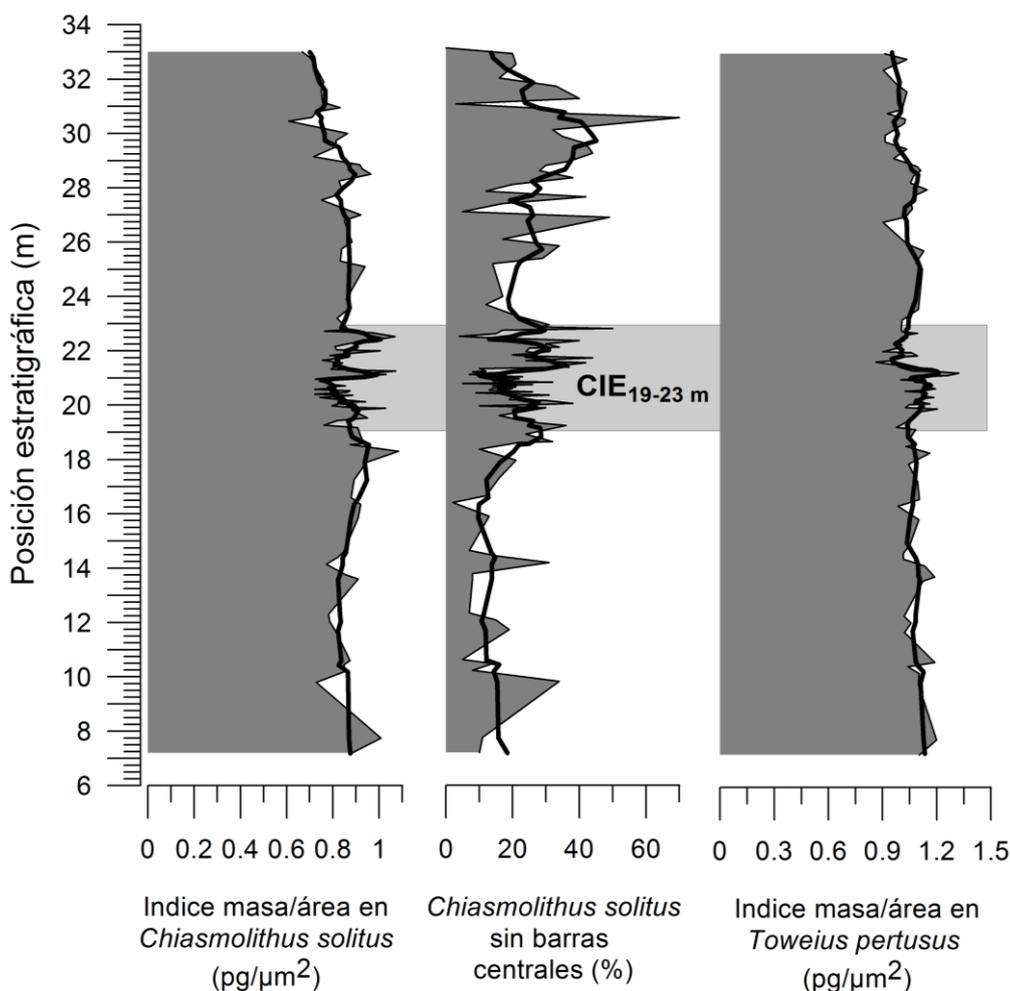


Fig. 5.9. Variaciones en el índice masa/área de los taxones analizados en Barinatxe, y la abundancia relativa (%) de *Chiasmolithus solitus* sin barras centrales. La línea gruesa indica la media móvil de 5 puntos consecutivos.

5.6.3. INTERPRETACIÓN

Antes de intentar cualquier interpretación, conviene recordar la pobre conservación de los nanofósiles calcáreos, indicador de una posible alteración diagenética que pudo

remover parte de la calcita y cristalizar en otros puntos. Más que las tendencias registradas a lo largo de la sección de Barinatxe en el índice masa/área de las especies estudiadas, lo realmente llamativo es su bajo valor absoluto, sobre todo cuando se comparan con los resultados obtenidos en Gorrondatxe. En Gorrondatxe, *Chiasmolithus solitus* presenta un valor medio del índice masa/área de $1.25 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$ en la sucesión anterior al evento C21r-H6, que se reduce a $0.88 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$ durante el evento, valor que se corresponde con la media de toda la sección de Barinatxe. A su vez, el valor medio de *C. solitus* sin barras centrales es del 12% en el evento C21r-H6 de Gorrondatxe (con valores máximos del 35%), mientras que en Barinatxe el valor medio llega al 27% después del CIE_{19-23m}. En Gorrondatxe el índice masa/área de *Toweius pertusus* es $1.12 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$ tanto antes como después del evento C21r-H6, y de $0.99 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$ durante el evento; en Barinatxe el índice es relativamente constante con una media de $1.06 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$, sugiriendo que durante el Eoceno inferior en Barinatxe las condiciones ambientales generales eran equivalentes a las del evento C21r-H6 Luteciense de Gorrondatxe (~47.4 Ma). Por tanto, los nanofósiles calcáreos de Barinatxe estuvieron continuamente sometidos a procesos de disolución durante el Eoceno inferior. Lo que no puede demostrarse, al no haberse analizado taxones retrabajados, es si esta disolución ocurrió en el fondo oceánico o en la columna de agua. No obstante, en base a las interpretaciones realizadas en Gorrondatxe, se considera más plausible que en Barinatxe la disolución hubiera ocurrido en el fondo oceánico. Por lo tanto, las evidencias de disolución de nanofósiles calcáreos a lo largo de toda la sucesión de Barinatxe sugieren que el área estuvo permanentemente por debajo la lisoclina, sufriendo disolución parcial continuamente. En base a la relación entre foraminíferos planctónicos y bentónicos, Payros et al. (2006) calcularon que la paleopropundidad fue similar (1500 m) para los materiales acumulados en Barinatxe y Gorrondatxe. Esto significa que en el Golfo de Vizcaya, la lisoclina descendió desde una profundidad menor que 1500 m en el Eoceno inferior hasta una profundidad mayor que 1500 m en el Eoceno medio, si bien volvió a ascender de manera transitoria durante el evento C21r-H6. El hecho de que los sedimentos de Barinatxe contengan más carbonato que los de Gorrondatxe indica simplemente un menor aporte de sedimento terrígeno continental durante el Eoceno inferior (Payros et al., 2006, 2015a).

En cuanto a las tendencias temporales en los índices masa/área de los nanofósiles calcáreos de Barinatxe, las variaciones que se observan son mínimas. Esto indica que la

saturación del CaCO_3 , el pCO_2 y el pH apenas variaron a lo largo de la sección de Barinatxe. Solo se reconoce una ligera tendencia a la pérdida de masa de los nanofósiles calcáreos a medida que se asciende en la sucesión estratigráfica. Asimismo, el número de *C. solitus* sin barras centrales aumenta considerablemente en el mismo sentido, de modo que la proporción de especímenes sin barras es el doble en la parte superior que en la parte inferior. Todo esto indica que, por un lado, durante el CIE_{19-23m} no tuvo lugar ningún ascenso importante de la lisoclina que incrementara la disolución del carbonato de los nanofósiles calcáreos. Por otra parte, el hecho de que la disolución se acentuara ligeramente a medida que se asciende en la sección podría ser producto de un ascenso gradual de la lisoclina o una profundización progresiva del fondo oceánico.

Para terminar, resultan interesantes los picos observados en los metros 21 y 22.5, ya que aumenta el índice masa/área de los nanofósiles calcáreos y desciende la proporción de *C. solitus* sin barras centrales. La coincidencia entre los picos de incremento en los índices masa/área y valores bajos de $\delta^{13}\text{C}$ (-0.04 en el metro 21 y -0.01 en el metro 22.5) sugiere que los nanofósiles calcáreos calcificaron más en el núcleo del CIE_{19-23m}, al igual que ocurre en el intervalo previo al C21r-H6 de Gorrondatxe. Esto lleva a pensar que la disolución eliminó las muestras de una mayor calcificación durante el evento C21r-H6 de Gorrondatxe, una mayor calcificación que sí se muestra en el intervalo anterior al ascenso de la lisoclina. Sin embargo, cuando la lisoclina ascendió a la posición de Gorrondatxe, la disolución parcial eliminó los indicios de mayor calcificación. Por lo tanto, podría decirse que una excursión negativa del $\delta^{13}\text{C}$ se relaciona con una mayor calcificación de los nanofósiles calcáreos, por eso en Barinatxe este aumento en la calcificación ocurre en los metros 21 y 22.5, donde ocurren los picos negativos de $\delta^{13}\text{C}$.

5.7. DISCUSIÓN GENERAL

¿Corresponde el CIE_{19-23m} al evento ETM2?

Los avances que se han hecho mundialmente sobre las asociaciones de nanofósiles calcáreos durante el evento hipertermal ETM2 cuestionan claramente que los resultados obtenidos en el CIE_{19-23m} de Barinatxe puedan corresponder al mismo evento. En el caso

de Barinatxe, no puede comprobarse el ascenso de la lisoclina de 500 m deducido por D'Haenens et al. (2014), puesto que la sección se colocaba constantemente bajo la lisoclina. Sin embargo, los picos en calcificación de los cocolitos se restringen a dos intervalos cortos, y cabría esperar un resultado más continuo y pronunciado en caso de tratarse del ETM2. En cuanto a las asociaciones de nanofósiles calcáreos en mares epicontinentales, donde destacan secciones del norte del Tethys, la abundancia de taxones oportunistas como los pequeños *Toweius* aumenta considerablemente durante el ETM2, con claros indicios de disminuciones en taxones oligotróficos (Sluijs et al., 2009; D'Haenens et al., 2012; D'Onofrio et al., 2016). En Barinatxe no se observa un aumento en la abundancia de *Toweius* y las tendencias marcadas por el resto de nanofósiles calcáreos no son tan significativas, oscilaciones de tan solo 1-2%, que muestran que el evento representado por el CIE_{19-23m} no tuvo una gran incidencia sobre los cocolitóforos. De todas formas, las tendencias marcadas por los nanofósiles calcáreos de Barinatxe se asemejan mucho a las registradas en Gorrondatxe durante el evento C21r-H6. El evento C21r-H6 fue menos intenso que el ETM2, lo cual lleva a pensar que la perturbación que se ha analizado en Barinatxe pueda ser un evento distinto al ETM2, que también provocó una perturbación climática pero de menor intensidad. Los isótopos estables respaldan esta hipótesis: la CIE del ETM2 llega a -1.5‰ en otras secciones (Agnini et al., 2009; D'Haenens et al., 2012, 2014; Schoon et al., 2013; Lei et al., 2016), mientras que en Barinatxe el CIE_{19-23m} es de solo -0.6‰.

Por lo tanto, se debe pensar a qué otro evento podría estar vinculado el CIE_{19-23m} de Barinatxe. Hasta la fecha nadie ha hablado de un evento climático de menor intensidad ocurrida antes que el ETM2 y dentro de la biozona NP11. El evento más próximo documentado hasta la fecha es el evento G, que ocurrió un ciclo largo de excentricidad (400 ka) antes que el ETM2 (ciclo 5 en Lourens et al., 2005; letra G en Galeotti et al., 2010; Fig. 5.10). Sin embargo, es interesante resaltar que en el estudio de Galeotti et al. (2010) también se observa un pico negativo en el contenido de CaCO₃ 100 ka antes del ETM2, dentro de la biozona NP11 (Fig. 5.9). Este evento coincide con el máximo de excentricidad número 2 de Lourens et al. (2005; Fig. 5.10). Es una oscilación lo suficientemente intensa como para provocar los resultados observados en el CIE_{19-23m}. Por lo tanto, cabe la posibilidad de que el CIE_{19-23m} ocurriera en el máximo de excentricidad acontecido 100 ka antes del ETM2.

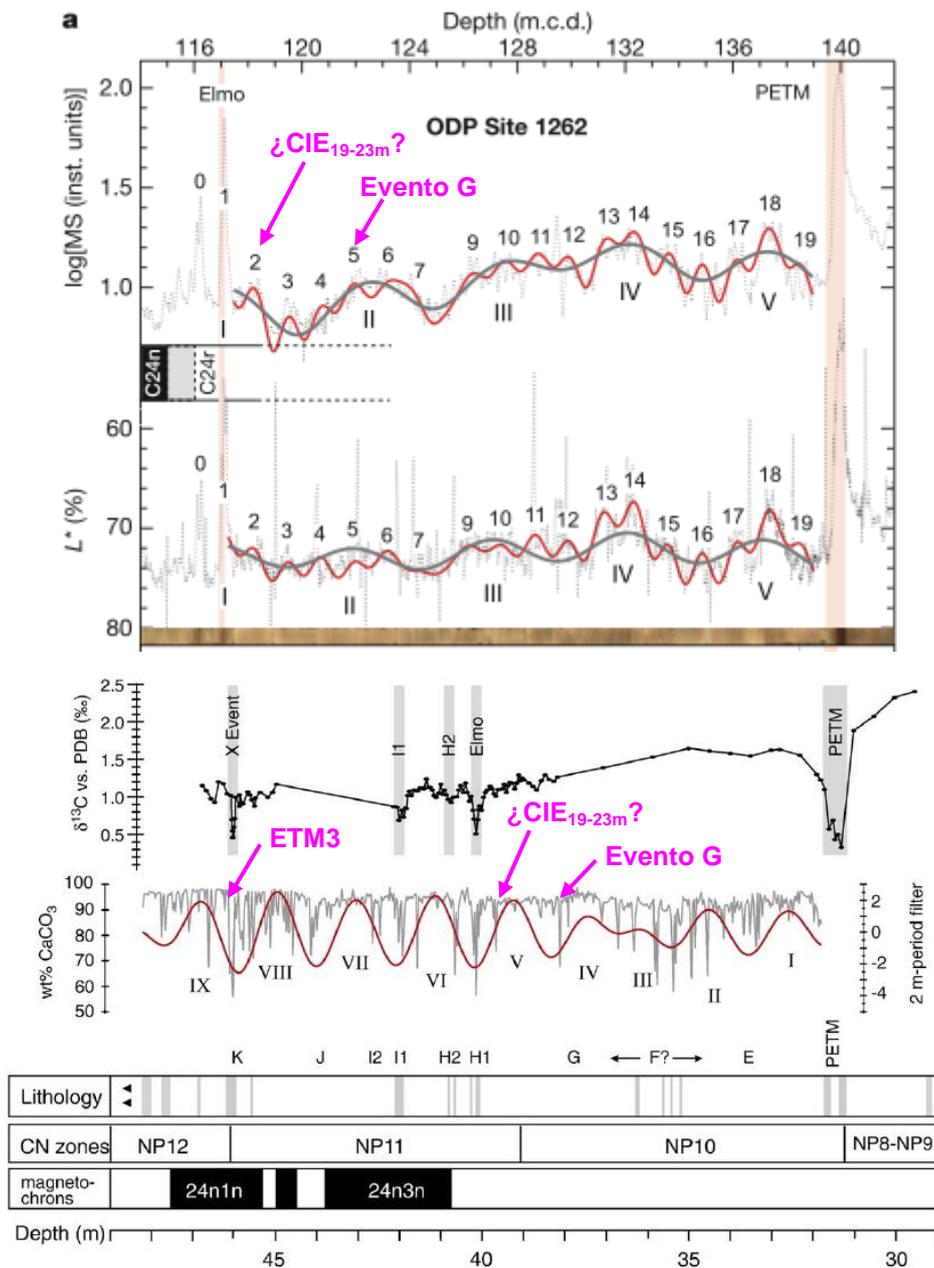


Fig. 5.10. Arriba, posición cronoestratigráfica del máximo de excentricidad n° 2 (identificado en el registro del ODP Site 1262), posible causante del CIE_{19-23m} de Barinatxe (Lourens et al., 2005; Elmo corresponde al ETM2). Abajo, análisis geoquímicos de Galeotti et al. (2010) en Contessa, donde está destacado el pico negativo en el contenido de CaCO₃ que se correlaciona, tentativamente, con el CIE_{19-23m}. También se señala el evento G, correspondiente al máximo de excentricidad 5 de Lourens et al. (2005).

Por otro lado, si el CIE_{19-23m} corresponde a un evento anterior al ETM2, debería existir un intervalo en Barinatxe correspondiente al ETM2. Para su identificación se ha creado un modelo de edad correlacionando la posición estratigráfica de los eventos

observados en Barinatxe con su correspondiente edad absoluta (Gradstein et al., 2012; Westerhold et al., 2017; Fig. 5.11). Después se ha tratado de localizar la posible posición estratigráfica de los eventos hipertermales no identificados en esta sección (ETM2, H2 y ETM3), partiendo de las edades atribuidas por Westerhold et al. (2017).

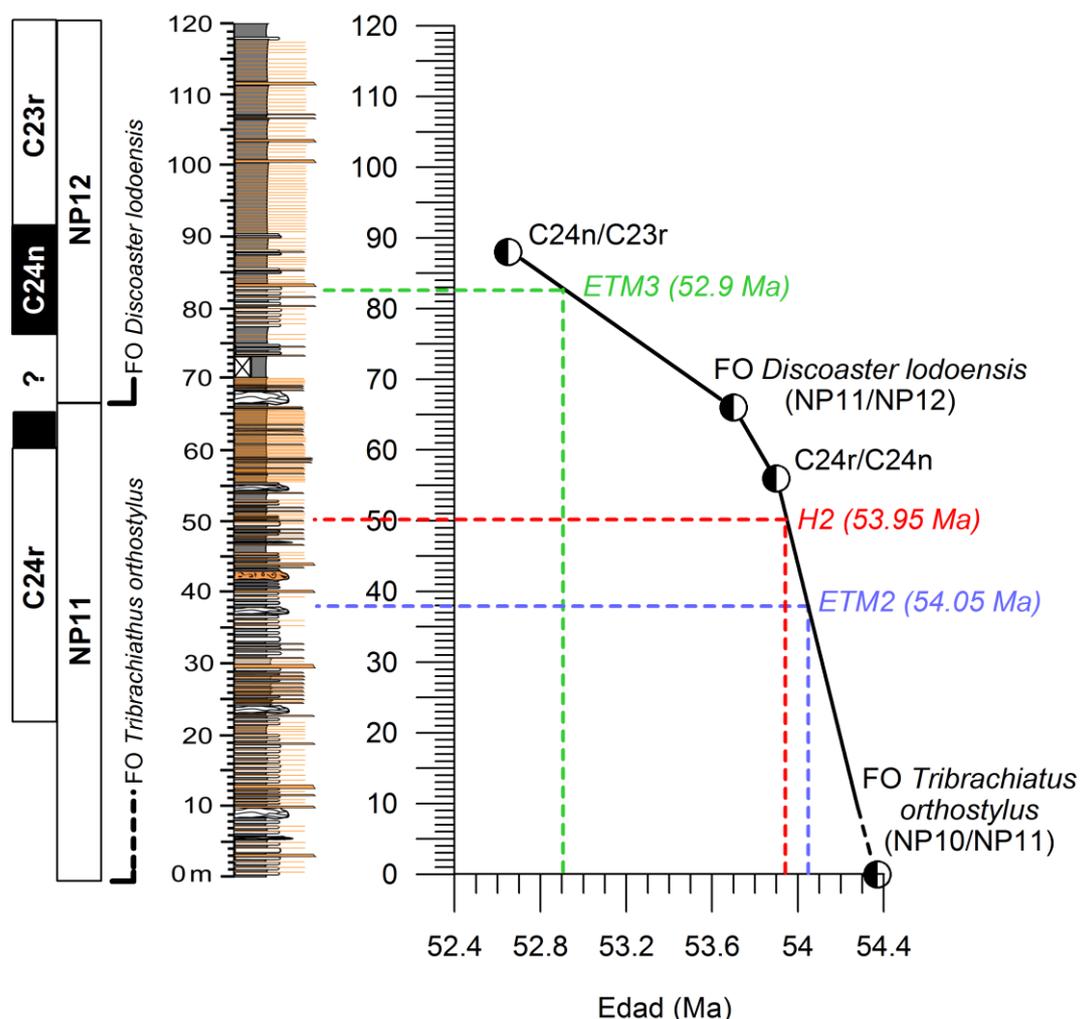


Fig. 5.11. Modelo de edad de Barinatxe elaborado a partir de los datos bioestratigráficos y magnetoestratigráficos. Posible posición del ETM2, H2 y ETM3 según sus edades en Westerhold et al. (2017).

La posible localización de los eventos hipertermales de Barinatxe se ha comparado con la litología (Figs. 5.11, 5.12). Generalmente los eventos hipertermales coinciden con intervalos margosos en las sucesiones sedimentarias (Agnini et al., 2009; D'Onofrio et al., 2016), pero la posición deducida para los tres eventos no coincide con intervalos excepcionalmente margosos. Una posible explicación puede ser la abundancia de slumps y turbiditas, que alteran la tasa de sedimentación de la sección. En consecuencia,

es posible que los eventos hipertermales no se localicen exactamente en los puntos que se ha calculado en la Fig. 5.11, sino en intervalos cercanos. Partiendo de esta premisa, se han utilizado los datos de isótopos estables para refinar la posible posición de los eventos hipertermales, puesto que coinciden generalmente con excursiones negativas. La Fig. 5.12 muestra posibles localizaciones del ETM2, H2 y ETM3 en la sección de Barinatxe, combinando los cálculos obtenidos del modelo de edad y comparándolos con la litología y el registro de isótopos estables.

Con todo ello, el ETM2 podría localizarse en un nivel de margas en torno al metro 47 de la sucesión, donde el $\delta^{13}\text{C}$ muestra una excursión de -0.4% , aunque el $\delta^{18}\text{O}$ no muestre una variación considerable (Fig. 5.12). Según el modelo de edad esta margá dataría 54 Ma, precediendo unos 150 ka a la inversión C24r/C24n del metro 56. De la misma manera, el evento H2, acontecido 100 ka después del ETM2 (Galeotti et al., 2010) podría estar relacionado con el valor isotópico negativo del nivel margoso del metro 54, coincidiendo con el punto anómalo del $\delta^{13}\text{C}$ que, en ese caso, no sería tal anomalía sino un valor aislado correspondiente a un evento hipertermal. Por último, el ETM3 podría potencialmente localizarse en el tramo margoso en torno al metro 71, un tramo que desgraciadamente no aflora adecuadamente ni en el acantilado (Fig. 5.6) ni en la rasa mareal (Fig. 5.12), pero que proporcionó un valor isotópico negativo inicialmente considerado anómalo. Este punto se encuentra 10 m por debajo de lo calculado con el modelo de edad; sin embargo, conviene destacar que en ODP Site 1263 (Atlántico Sur), Laurentano et al. (2016) identificaron el evento ETM3 dentro del cron C24n.1n y justo después del límite NP11/NP12, condiciones que cumple el intervalo margoso del metro 71 de Barinatxe (Fig. 5.12).

En definitiva, los eventos ETM2, H2 y ETM3 podrían encontrarse registrados en los metros 47, 54 y 71 de la sección de Barinatxe, respectivamente. Para confirmar esta hipótesis debería realizarse un estudio exhaustivo de cada nivel, lo cual sobrepasa los objetivos de esta tesis.

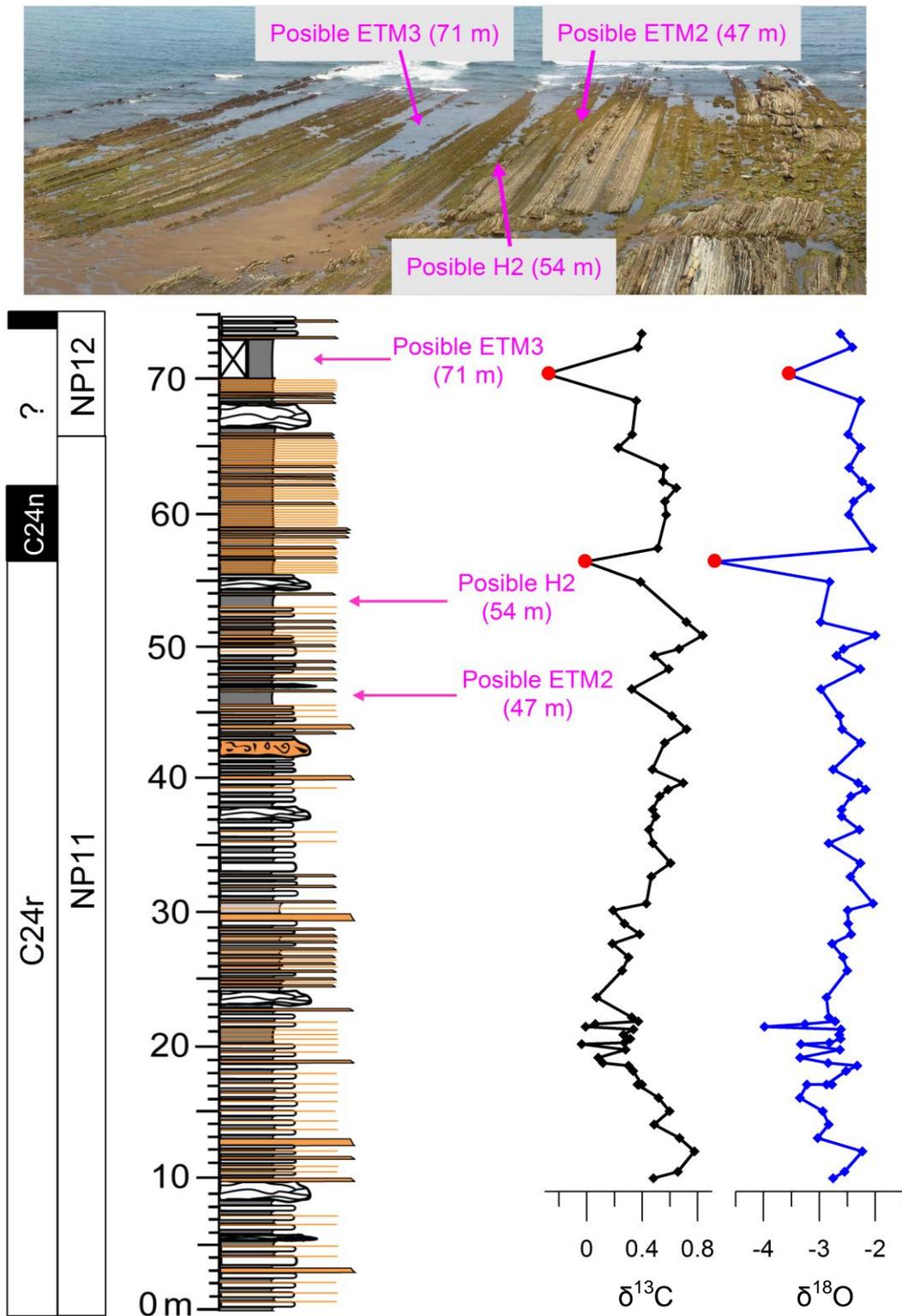


Fig. 5.12. Posibles localizaciones de los eventos ETM2, H2 y ETM3 en la columna estratigráfica y en el afloramiento de la rasa mareal de Barinatxe, junto con la magnetoestratigrafía, bioestratigrafía (Martini, 1971) y curvas isotópicas.

CAPÍTULO VI: SECCIÓN DE OYAMBRE

- *Localización geográfica*
- *Rasgos geológicos de la sección*
- *El evento C19r: antecedentes y estado actual del tema*
- *Delimitación del evento C19r en Oyambre*
- *Isótopos estables*
- *Mineralogía*
- *Foraminíferos bentónicos*
- *Asociaciones de nanofósiles calcáreos*
- *Resultados e interpretación del análisis de imagen*
- *Discusión general sobre el evento C19r en Oyambre*

Parte de los contenidos de este capítulo están publicados en el artículo de Intxauspe-Zubiaurre et al. (2018b).

6.1. LOCALIZACIÓN GEOGRÁFICA

La sección de Oyambre se encuentra en el extremo Oeste de la provincia de Cantabria. Se sitúa en la parte oriental de un cabo que está a 4 km al este de la población de San Vicente de la Barquera (Fig. 6.1). Coordenadas: Lat. $43^{\circ}24'13''\text{N}$, Long. $4^{\circ}20'24''\text{W}$.



Fig. 6.1. Localización geográfica de la sección de Oyambre.

6.2. RASGOS GEOLÓGICOS DE LA SECCIÓN

Al igual que las secciones de Barinatxe y Gorrondatxe, durante el Eoceno la sección de Oyambre formaba parte del golfo marino Pirenaico (Payros et al., 2015b; Fig. 6.2). Más concretamente, la sección de Oyambre se encontraba en la parte distal de la plataforma meridional, en su transición a la parte superior del talud, a una profundidad de 500-900 m.

Los primeros estudios estratigráficos que se realizaron en la zona fueron sintetizados y actualizados por Hines (1985). Según este autor, la sucesión de Oyambre comprende la Formación (Fm) Colombres del Luteciense, la Fm Acebosa del Luteciense-Bartoniense, la Fm Oyambre del Priaboniense, y la Fm Merón del Oligoceno. El intervalo aquí estudiado corresponde a la Fm Acebosa. Toda la sucesión está prácticamente vertical, encontrándose la parte más antigua o el muro en el norte y el techo en el sur (Fig. 6.2). La sección está expuesta en la parte este del cabo de Oyambre, en un acantilado costero de una altura de unos 2-5 m por encima de la playa (Payros et al., 2015b). La parte más antigua de la sucesión también aflora en la rasa mareal, accesible en marea baja (Fig. 6.2). La parte más joven está generalmente cubierta por arena en la rasa, pero queda expuesta cuando el oleaje de temporal retira la arena.

La Fm Acebosa se acumuló en un talud inclinado en dirección noreste que profundizó progresivamente de 500 a 900 m (Payros et al., 2015b). La Fm Acebosa (aproximadamente 130 m de espesor) está compuesta por depósitos hemipelágicos (alternancia de margas y calizas) con intercalaciones esporádicas de turbiditas. En la parte superior, se encuentran también una serie de slumps y debritas. La alternancia de margas y calizas se da por parejas, y el espesor de cada pareja aumenta progresivamente según se asciende en la sucesión, de 20-30 a >100 cm (Fig. 6.2 y 6.3). Las parejas están organizadas en conjuntos de 5-6, con un espesor de 2-6 m. En cada conjunto, hay 2 parejas bien definidas y 3-4 parejas cuyo límite es más confuso. La alternancia caliza-marga ha sido interpretada como la manifestación de ciclos astronómicos de precesión de 21 ka, y los conjuntos de 5-6 parejas corresponden a ciclos de excentricidad de 100 ka (Payros et al., 2015b; Martínez-Braceras et al., 2017; Dinarès-Turell et al., 2018;

Intxauspe-Zubiaurre et al., 2018b). En la parte baja de la Fm Acebosa (0-61 m) Dinarès-Turell et al. (2018) realizaron la calibración astronómica de la sucesión, proponiendo soluciones astronómicas integradas y numéricas de los ciclos de precesión (21 ka), corta excentricidad (100 ka) y larga excentricidad (405 ka).

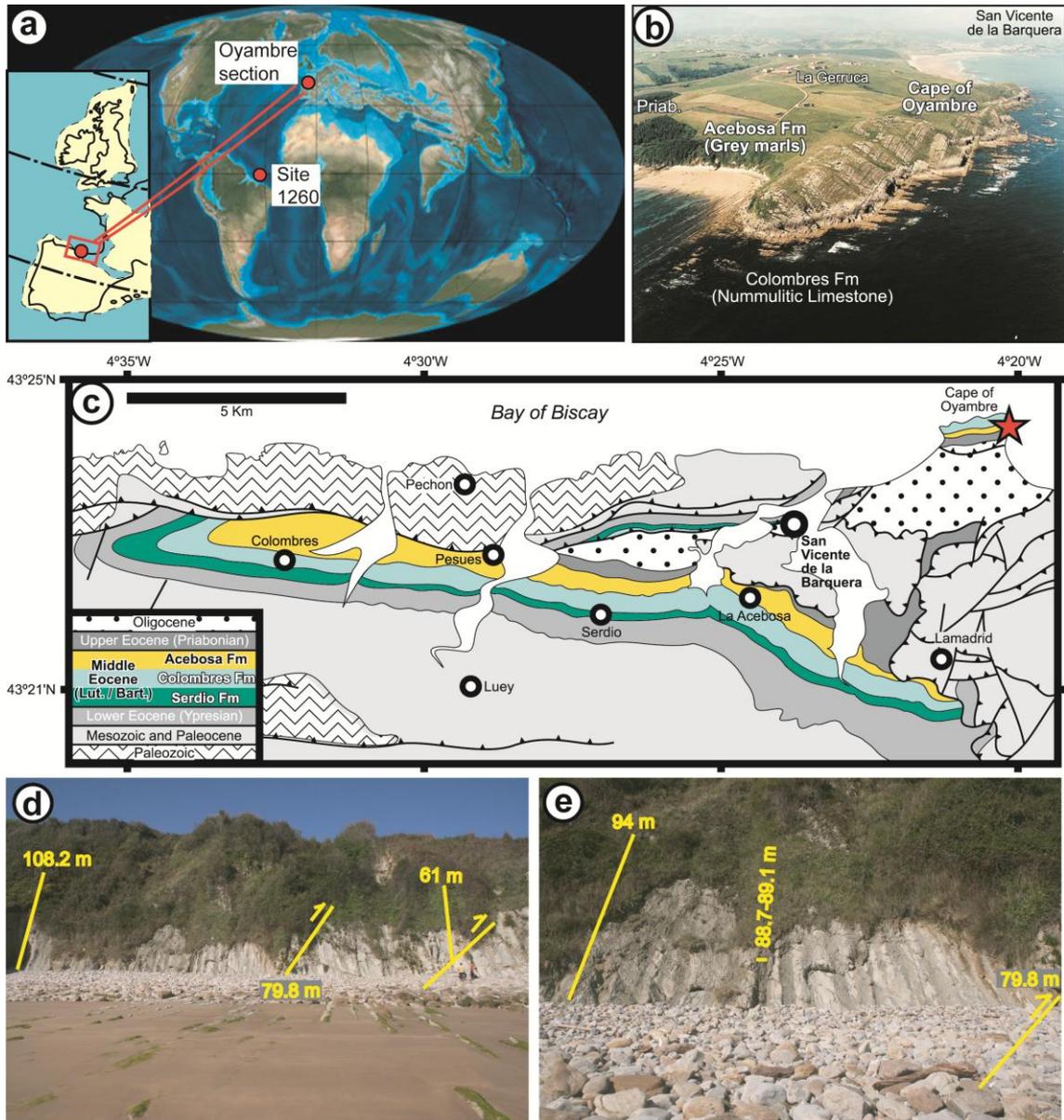


Fig. 6.2. Contexto de la sección de Oyambre (tomado de Intxauspe-Zubiaurre et al., 2018b). (a) Localización paleogeográfica de la sección de Oyambre en el Eoceno medio, junto a la localización del ODP Site 1260, donde fue definido el evento C19r. (b) Vista panorámica del cabo de Oyambre. (c) Mapa geológico de las inmediaciones de Oyambre. (d-e) Vista general y de detalle de la sección estudiada en Oyambre (parte media de la Fm Acebosa), donde se indican algunos niveles importantes.

Respecto a las biozonas de nanofósiles calcáreos de la Fm Acebosa, Payros et al. (2015b; Fig. 6.4) identificaron desde CP13c hasta CP14b de Okada & Bukry (1980), y desde CNE12 hasta CNE17 de Agnini et al. (2014). También identificaron las biozonas de foraminíferos plantónicos desde E10 a E13/14 de Wade et al. (2011). Señalaron que las partes inferior y medio son relativamente continuas (Fig. 6.4), mientras que varias discontinuidades estratigráficas afectan a la parte superior. Los resultados magnetoestratigráficos permitieron la identificación de los crones C20r, C20n, C19r y C18r en la Fm Acebosa (Payros et al., 2015b; ver también Dinarès-Turell et al., 2018). No obstante, la calidad del paleomagnetismo de la parte media fue pobre, por lo que no fue posible precisar la posición del límite C20n/C19r y tampoco se pudo delimitar el cron C19n (Payros et al., 2015b; Fig. 6.4). Sin embargo, sí pudo determinarse con seguridad que una parte del cron 19r está representada en la parte media de la Fm Acebosa.

6.3. EL EVENTO C19r: ANTECEDENTES Y ESTADO ACTUAL DEL TEMA

El evento C19r o Máximo Térmico del Luteciense Tardío (LLTM; Late Lutetian Thermal Maximum) fue descrito por primera vez en el ODP Site 1260, Demerara Rise, oeste del Atlántico ecuatorial (2700 m paleopropundidad; Edgar et al., 2007). Está caracterizado por una única excursión de corta duración del $\delta^{13}\text{C}$ y el $\delta^{18}\text{O}$ (descenso de un 1.2-1.5‰ y 0.4‰ respectivamente en foraminíferos y 1.1‰ y 1.8‰ en roca total) que ocurrió dentro del cron C19r, acompañado de un descenso del contenido en carbonato (de 75% a 35%) y un incremento en la disolución de foraminíferos y en el contenido en arcillas (Edgar et al., 2007; Fig. 6.3). Se interpretó como resultado de un ascenso del CCD hasta 2500-3000 m, en consonancia con lo acontecido en el evento hipertermal ETM2. Edgar et al. (2007) propusieron que el evento C19r estuvo relacionado a una inyección de carbono orgánico al sistema océano-atmósfera hace 41.83 Ma, justo antes de un evento de acumulación de carbonato que tuvo lugar hace 41.6 Ma.

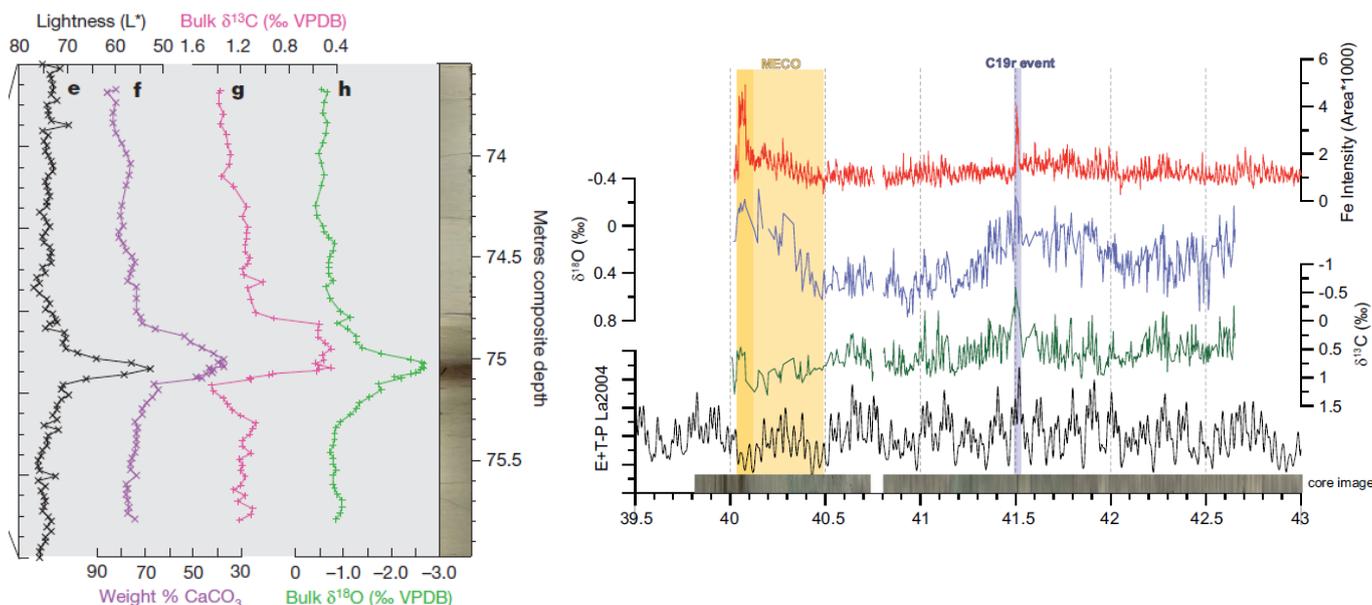


Fig. 6.3. A la izquierda, claridad, contenido en CaCO_3 , $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ en torno al evento C19r en el ODP Site 1260, según Edgar et al. (2007). A la derecha, registro de Fe, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ y el modelo de insolación en el intervalo del evento C19r en el ODP Site 1260 (Westerhold & Röhl, 2013).

Posteriormente, Westerhold & Röhl (2013) utilizaron el registro de la intensidad del Fe en el ODP Site 1260 para realizar un estudio cicloestratigráfico, concluyendo que el evento C19r ocurrió hace 41.51 Ma y duró entre 20 y 40-50 ka. También concluyeron que el evento C19r coincidió con uno de los mayores máximos de insolación ocurridos en los últimos 45 Ma. Más tarde, Westerhold et al. (2018) postularon que el máximo de insolación pudo estar relacionado con la alineación de un máximo de oblicuidad y un mínimo de precesión modulado por una alta excentricidad. Este máximo de insolación pudo facilitar la emisión de carbono al sistema océano-atmósfera.

Por último, Westerhold et al. (2018) también analizaron el evento en el Site 702 (cresta de las Islas Orcadas del Sur) y en el ODP Site 1263 (Walvis Ridge), ambos en el Sur del Atlántico, donde hallaron también excursiones negativas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ parecidas a las del ODP Site 1260. Con ello confirmaron que el evento está registrado en distintas localidades y que puede ser considerado un evento hipertermal global, por lo que lo denominaron LLTM (Late Lutetian Thermal Maximum). En el mismo estudio, refinaron la duración del evento, restringiendo a 30 ka la duración total del evento, mientras que el pulso inicial duraría 7 ka y el calentamiento 10 ka. En esta tesis doctoral se conservará su nombre original (evento C19r).

6.4. DELIMITACIÓN DEL EVENTO C19r EN LA SECCIÓN DE OYAMBRE

A la hora de acometer los trabajos para esta tesis doctoral, existía una diferencia sustancial entre el evento hipertermal C19r de la sección de Oyambre y los eventos de las secciones de Barinatxe y Gorrondatxe: gracias a estudios previos, la posición estratigráfica de la perturbación climática era conocida con anterioridad en Barinatxe y Gorrondatxe, pero el primer trabajo a realizar en Oyambre fue fijar en qué punto de la sección podría localizarse el evento C19r. En primer lugar, se afinó la columna estratigráfica publicada por Payros et al. (2015b). El espesor de 130 m estimado inicialmente para la Fm Acebosa aumentó a un espesor de 140 m (Fig. 6.4). Además, se identificaron dos fallas que afectan a la sucesión, una a los 61 m de sección (dentro del cron C20n) y otra a 79.8 m (cron 19r). En base a la primera magnetoestratigrafía realizada en la sucesión, para este estudio se delimitó un intervalo de la parte media de la Fm Acebosa, 57-100 m en Payros et al. (2015b) que corresponde a 61-108.2 m corregidos en este estudio. Además, para realizar el estudio cicloestratigráfico se reconstruyó una sección hemipelágica hipotética, eliminando el espesor representado por depósitos turbidíticos (Fig. 6.5; proyecto de tesis doctoral de Naroa Martínez Braceras, Departamento de Estratigrafía y Paleontología, UPV/EHU).

En este estudio se ha revisado la bioestratigrafía de nanofósiles calcáreos presentada por Payros et al. (2015b). *Reticulofenestra umbilicus* >14 μm comienza desde la falla del metro 61, y el LCO (Lowest Common Occurrence) de *Cribocentrum reticulatum* ocurre en el metro 74 de la sección (71.5 m de la sucesión hemipelágica, sin turbiditas; Fig. 6.5). Con los datos magnetoestratigráficos previos (Payros et al., 2015b) y usando las nuevas posiciones de los eventos bioestratigráficos de nanofósiles calcáreos como puntos de referencia, pudo hacerse la calibración orbital de la sección, identificando ciclos de 21, 100 y 400 ka (Martínez-Braceras et al., 2017; Martínez-Braceras en Intxauspe-Zubiaurre et al., 2018b; Fig. 6.5). Así, las amplitudes de los ciclos orbitales pudieron correlacionarse con los del ODP Site 1260 (Westerhold & Röhl, 2013).

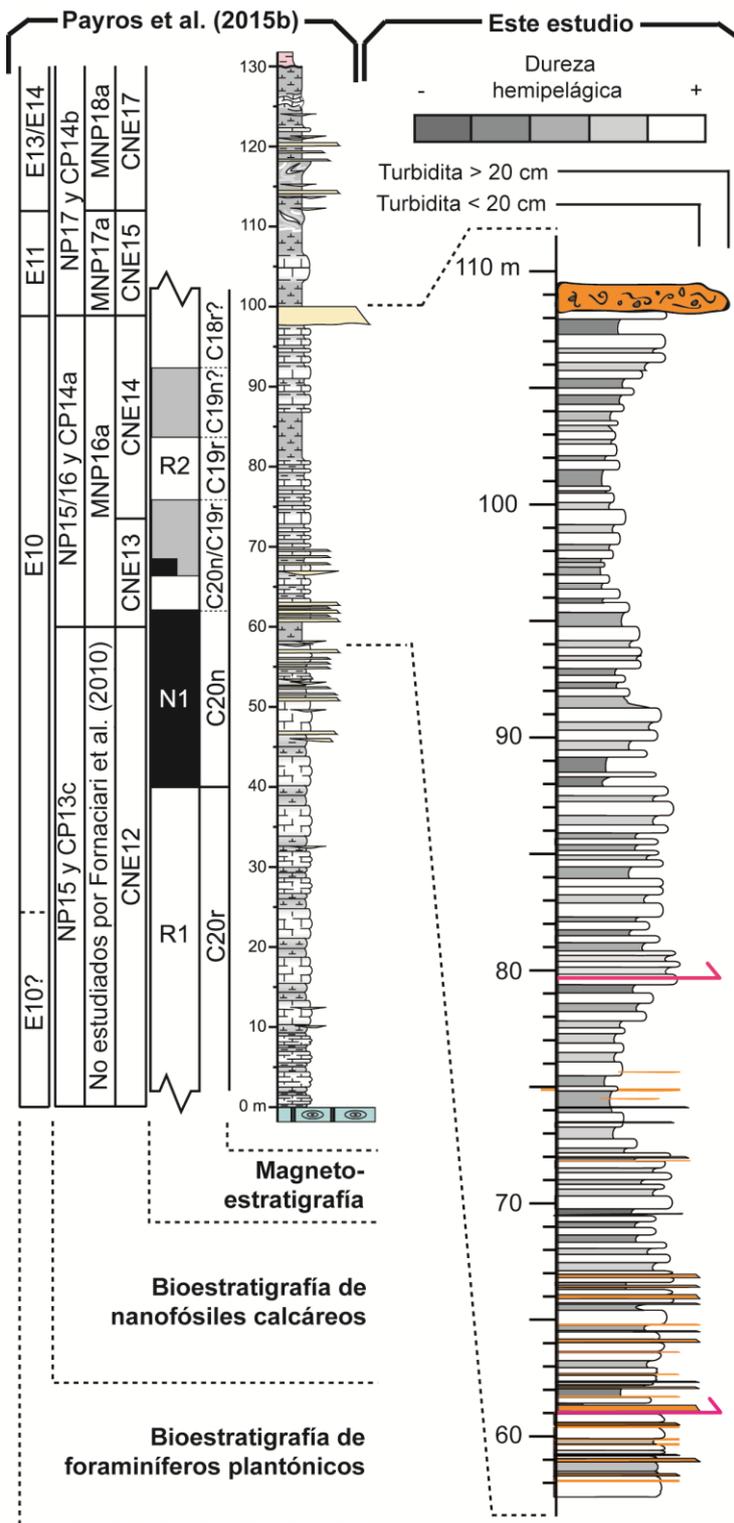


Fig. 6.4. Izquierda, columna estratigráfica de la Formación Acebosa en la parte Este del cabo de Oyambre (Payros et al., 2015b). Se indican las calibraciones biomagnetoestratigráficas establecidas en aquel trabajo. Derecha, columna detallada de la sección entre 58 y 109 m, analizada en este trabajo, donde el espesor de la columna ha sido corregido en función de resultados más recientes.

El evento C19r se relacionó con el ciclo largo de excentricidad 103 y con la parte media/superior del ciclo corto 15 (Westerhold & Röhl, 2013), un intervalo que coincide con los dos niveles de margas más oscuras de la sección de Oyambre, entre 87.9 y 89.1 m (84-85.2 m de la sucesión hemipelágica; Fig. 6.5). El resto de los análisis de esta sección parten de la base de que el evento C19r pueda vincularse a estas margas.

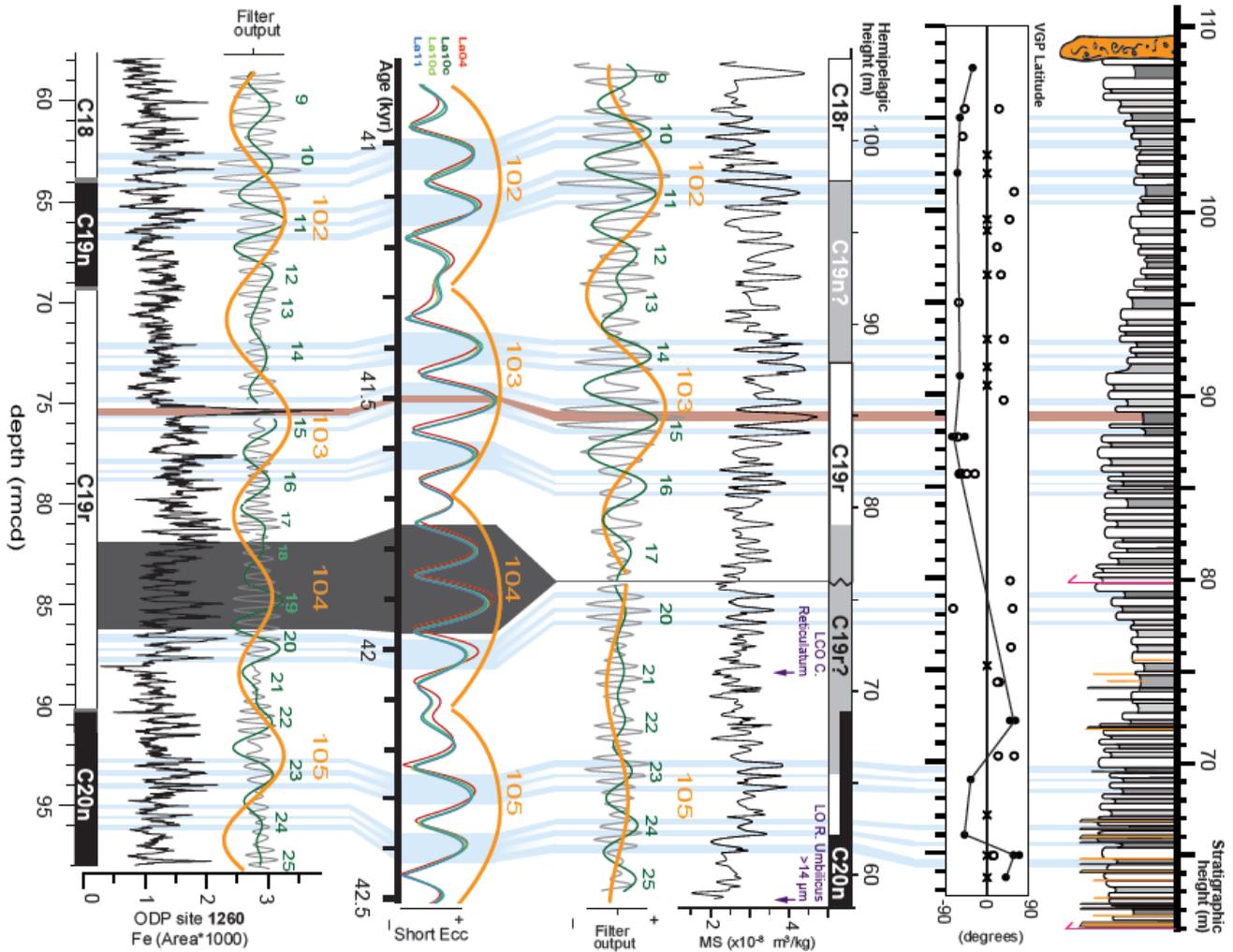


Fig. 6.5. Calibración astronómica de la parte media de la Fm Acebosa en la sección de Oyambre en base a datos cronoestratigráficos previos (Payros et al., 2015b) y nuevos biohorizontes (más detalles en Fig. 6.10). Se muestra también la correlación con la calibración del ODP Site 1260 (Westerhold & Röhl, 2013). Los ciclos de precesión (gris), excentricidad corta (verde) y excentricidad larga (naranja) están contados como en Westerhold & Röhl (2013). Ambos modelos se comparan con las soluciones astronómicas de Laskar (2004, 2011). La franja marrón indica la posición del evento C19r. El área gris oscura es el intervalo que falta en Oyambre debido a la falla del metro 79.2 (75.9 m de la sucesión hemipelágica; Intxauspe-Zubiaurre et al., 2018b).

6.5. ISÓTOPOS ESTABLES

6.5.1. OBTENCIÓN DE DATOS

Se tomaron 162 muestras de roca total entre los metros 64 y 108. Entre los metros 64 y 86 se tomó una muestra en cada estrato, con un espaciado medio de 33 cm. El espaciado disminuyó progresivamente entre 86 y 88.5 m, y entre 88.5 y 91.7 m se tomaron 3-4 muestras por estrato (11 cm de espaciado). Después el espaciado fue aumentando nuevamente hasta 95.7 m, y se volvió a tomar una muestra en cada estrato en el resto de la sección. Los análisis se realizaron en el laboratorio de Leibniz (ver capítulo III), expresándose los resultados con la notación de Vienna Pee Dee Bee (VPDB) respecto a NBS19. La precisión fue de $\pm 0.05\%$ para el $\delta^{13}\text{C}$ y $\pm 0.09\%$ para el $\delta^{18}\text{O}$ (Intxauspe-Zubiaurre et al., 2018b).

6.5.2. RESULTADOS

Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ son generalmente positivos hasta 88.7 m, variando entre -0.35 y 1.25% (Fig. 6.6; para detalles, ver Intxauspe-Zubiaurre et al., 2018b). Existe una prominente excursión negativa de los isótopos de carbono (CIE) de $\sim -0.85\%$ entre 88.7 y 89.1 m, en la parte superior de la segunda marga oscura citada anteriormente, donde los valores varían entre -0.14 y 0.17% y la media es de -0.03% . La CIE viene registrada por varios puntos consecutivos y presenta una forma simétrica. En el resto de la sección el $\delta^{13}\text{C}$ oscila entre -0.51 y 0.95% y la media es de 0.61% . Dos niveles con valores de $\delta^{13}\text{C}$ bajos representados en cada caso por un único punto (metros 56 y 71) han sido consideradas anomalías, ya que corresponde a niveles con evidencias de meteorización.

El $\delta^{18}\text{O}$ de roca total oscila entre -2.83% y -1.21% hasta 88.7 m, con una media de 1.83% (Fig. 6.6). También ocurre una excursión negativa de 0.80% en la marga entre 88.7 y 89.1 m, donde los valores oscilan entre -3.01% y -2.23% , con una media de -2.86% . En el resto de la sección los valores oscilan entre -2.98% y -1.23% , con una media de -1.92% . También se observan dos puntos anómalos en los metros 56 y 71.

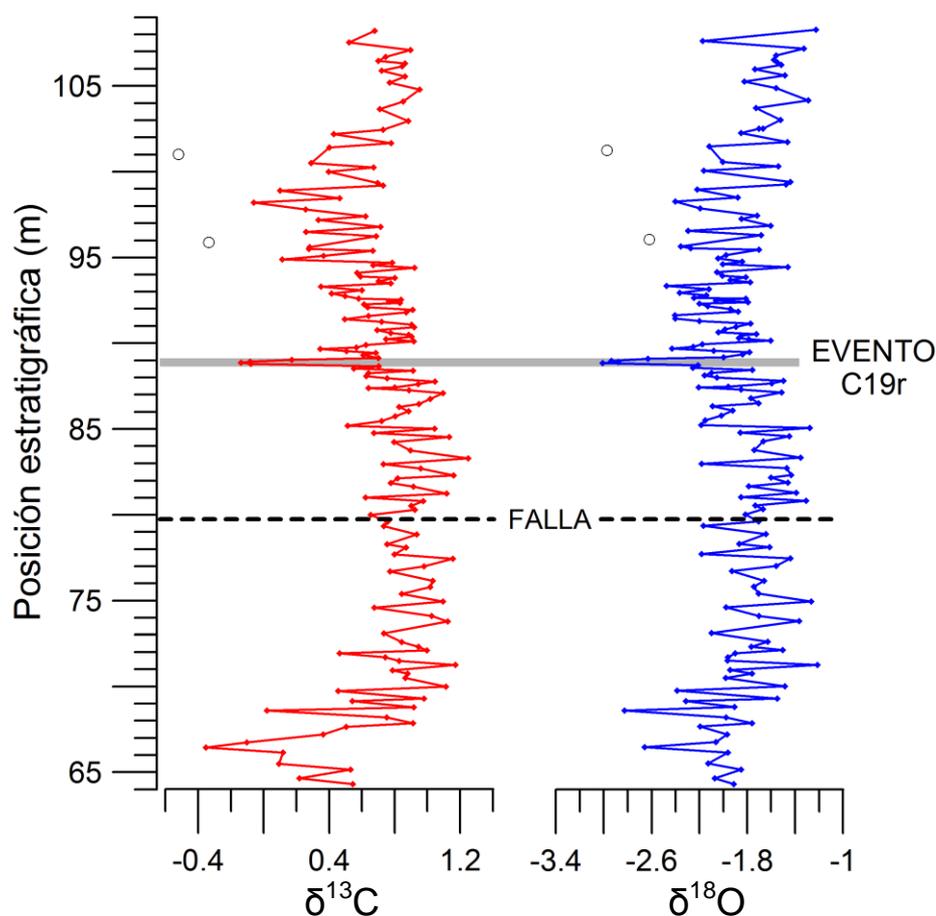


Fig. 6.6. Resultados de los isótopos estables en roca total. Se indican las excursiones de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ citadas en el texto. Los círculos huecos corresponden a datos considerados como anomalías. Se observan varios puntos consecutivos que forman una excursión negativa entre 88.7 y 89.1 m, que corresponde al evento C19r en base a la cicloestratigrafía.

6.5.3. INTERPRETACIÓN

Varios puntos entre 88.7 y 89.1 m, localizados en la parte superior de la segunda capa de marga oscura, forman la CIE del evento C19r, mientras que las muestras de la parte inferior de la misma capa muestran valores equivalentes a la media de la sección. Al producirse la CIE en solo una parte de un mismo estrato, puede considerarse que los valores del $\delta^{13}\text{C}$ reflejan un cambio original en la composición inicial del carbonato en el Eoceno. La excursión de -0.85‰ es parecida a la de -1.2‰ del ODP Site 1260 (Edgar et al., 2007). Además, los valores absolutos son muy parecidos en ambas secciones. Todo esto respalda la posición del evento C19r entre los metros 88.7 y 89.1 de la sección de Oyambre.

La alteración diagenética incide a menudo en el $\delta^{18}\text{O}$ (Marshall, 1992; Maslin & Swann, 2006) y esto parece haber sucedido en Oyambre, dado que los valores son más bajos que en el ODP Site 1260 en la misma época (Edgar et al., 2007). Por lo tanto, no pueden realizarse estimaciones de paleotemperatura con los datos de Oyambre. Como máximo, se pueden comparar los valores del $\delta^{18}\text{O}$ a lo largo de la sección y analizar las tendencias, como se hizo en otras secciones del Cretácico superior y Cenozoico en la cuenca Vasco-Cantábrica (Jimenez-Berrocoso et al., 2013; Payros et al., 2015a; Martínez-Braceras et al., 2017). En este caso, podría decirse que la temperatura más alta o la salinidad más baja de la sección se alcanzaron durante la CIE del evento C19r.

6.6. MINERALOGÍA

6.6.1. OBTENCIÓN DE DATOS

Una vez localizado el evento C19r entre los 88.7 y 89.1 m de la sección de Oyambre, se realizó el análisis mineralógico con el fin de caracterizar el régimen climático de la zona, puesto que la mineralogía aporta información acerca de los tipos de meteorización, erosión y transporte de las rocas del continente. El análisis se restringió al intervalo entre 85.48 y 93.3 m (Intxauspe-Zubiaurre et al., 2018b). Se tomaron 16 muestras en calizas y 27 en margas. El espaciado medio del muestreo fue 22 cm entre 85.48 y 87.27 m, y entre 90.5 y 93.3 m, y disminuyó progresivamente en dirección a la CIE del evento C19r, donde el espaciado fue de 11 cm (cuatro muestras por estrato). El análisis mineralógico fue llevado a cabo con difracción de rayos X usando un difractor Philips PW1710 de la Euskal Herriko Unibertsitatea.

6.6.2. RESULTADOS

El mineral más abundante es la calcita (rango: 36-73%; media: 65% en calizas y 53% en margas), seguido por los minerales de arcilla (rango: 15-44%; media: 22% en calizas y 30% en margas) y el cuarzo (rango: 11-20%; media: 13% en calizas y 16% en margas), apareciendo la dolomita (0-3%) y el feldespato-K (0-1%) como accesorios (Fig. 6.7; para detalles, ver Intxauspe-Zubiaurre et al., 2018b). Los valores son relativamente constantes, salvo en el evento C19r, donde los minerales de arcilla (43%

de media) superan a la calcita (37% de media), y el cuarzo también aumenta a un 20%. Dentro de los minerales de arcilla, la esmectita oscila entre 71 y 84% (77% de media), la illita entre 16 y 30% (22% de media) y la clorita entre 0 y 1%. Las proporciones apenas varían a lo largo de la sección (Fig. 6.7).

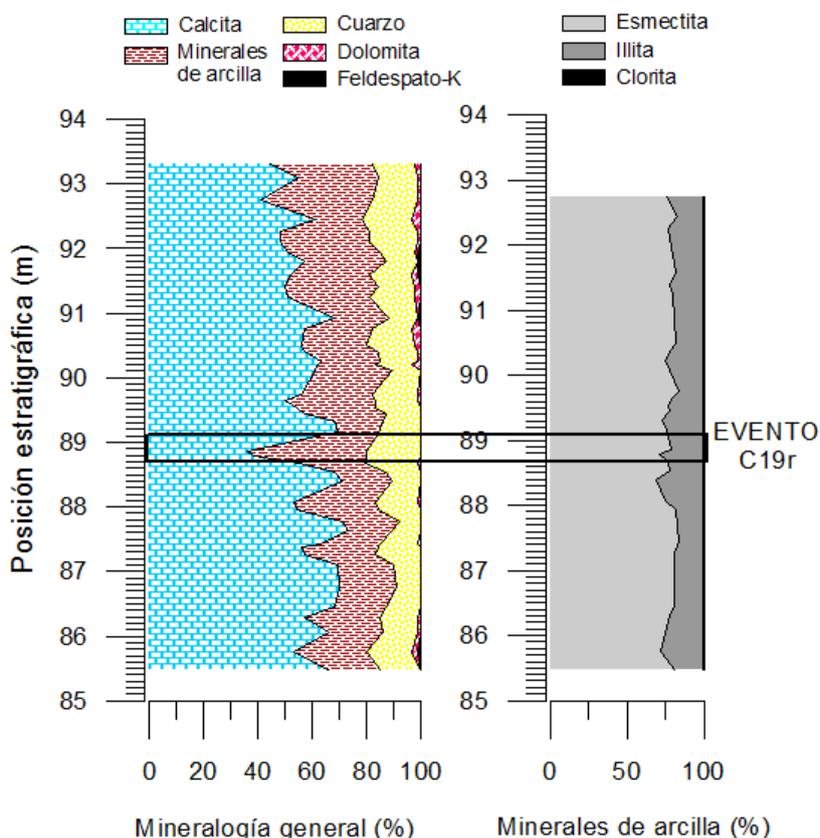


Fig. 6.7. Mineralogía obtenida de la difracción de rayos X de las calizas y margas de Oyambre. Porcentaje de la abundancia de la mineralogía general (izquierda) y minerales de arcilla (derecha).

6.6.3. INTERPRETACIÓN

Las variaciones en la abundancia de calcita y minerales de arcilla se relacionan con la alternancia caliza-marga, siendo las calizas más ricas en calcita. La amplitud de esta fluctuación es máxima en torno al evento C19r. La disminución de la calcita en el evento C19r es parecida a la observada por Edgar et al. (2007) en el ODP Site 1260 (de 75% a 35%). Las margas de Oyambre representan hemicyclos de precesión con una estacionalidad pronunciada y fuertes precipitaciones estivales, cuando los veranos tenían lugar en el perihelio y los inviernos en el afelio (Martínez-Braceras et al., 2017;

Intxauspe-Zubiaurre et al., 2018b). Al contrario, las calizas se formaban en condiciones de menor contraste estacional, cuando los veranos se producían en el afelio y los inviernos en el perihelio (Einsele et al., 1991). El hecho de que las calizas sean más gruesas que las margas a pesar de que las margas tengan más material terrígeno hace pensar que la producción del carbonato era mayor en calizas, es decir, en los hemisferios de precesión de menor contraste estacional. Por ello, el valor mínimo de calcita que ocurre en el evento C19r puede relacionarse con la mayor intensidad del ciclo hidrológico de toda la sección, coincidiendo con valores máximos de insolación estacional.

La estacionalidad característica del Luteciense se ve reflejada en los minerales de arcilla de Oyambre, suponiendo que provengan de suelos cercanos y coetáneos. El predominio de la esmectita indica un clima generalmente cálido y semiárido, con fluctuaciones estacionales del nivel de humedad (Thiry, 2000). En depósitos Pirenaicos de la época se han identificado suelos de tipo vertisol esmectíticos que confirman esta atribución paleoclimática (Atkinson, 1986). No se observa ningún cambio en minerales de arcilla en el evento C19r, lo cual puede deberse a que la formación de suelos maduros es un proceso lento que generalmente dura centenares de miles de años (Thiry, 2000).

Los resultados obtenidos en Oyambre con los isótopos estables y la mineralogía (en concreto el contenido en CaCO_3) se asemejan a aquellos obtenidos por Westerhold et al. (2018), lo cual corrobora la atribución de los 88.7-89.1 m de la sección de Oyambre al evento C19r. También se observan tonos más oscuros en las margas correspondientes al evento C19r en ambas secciones (Fig. 6.8). La única diferencia remarcable es la recuperación de los distintos proxies, la cual es mucho más corta en Oyambre. Este aspecto se tratará en el último apartado de este capítulo.

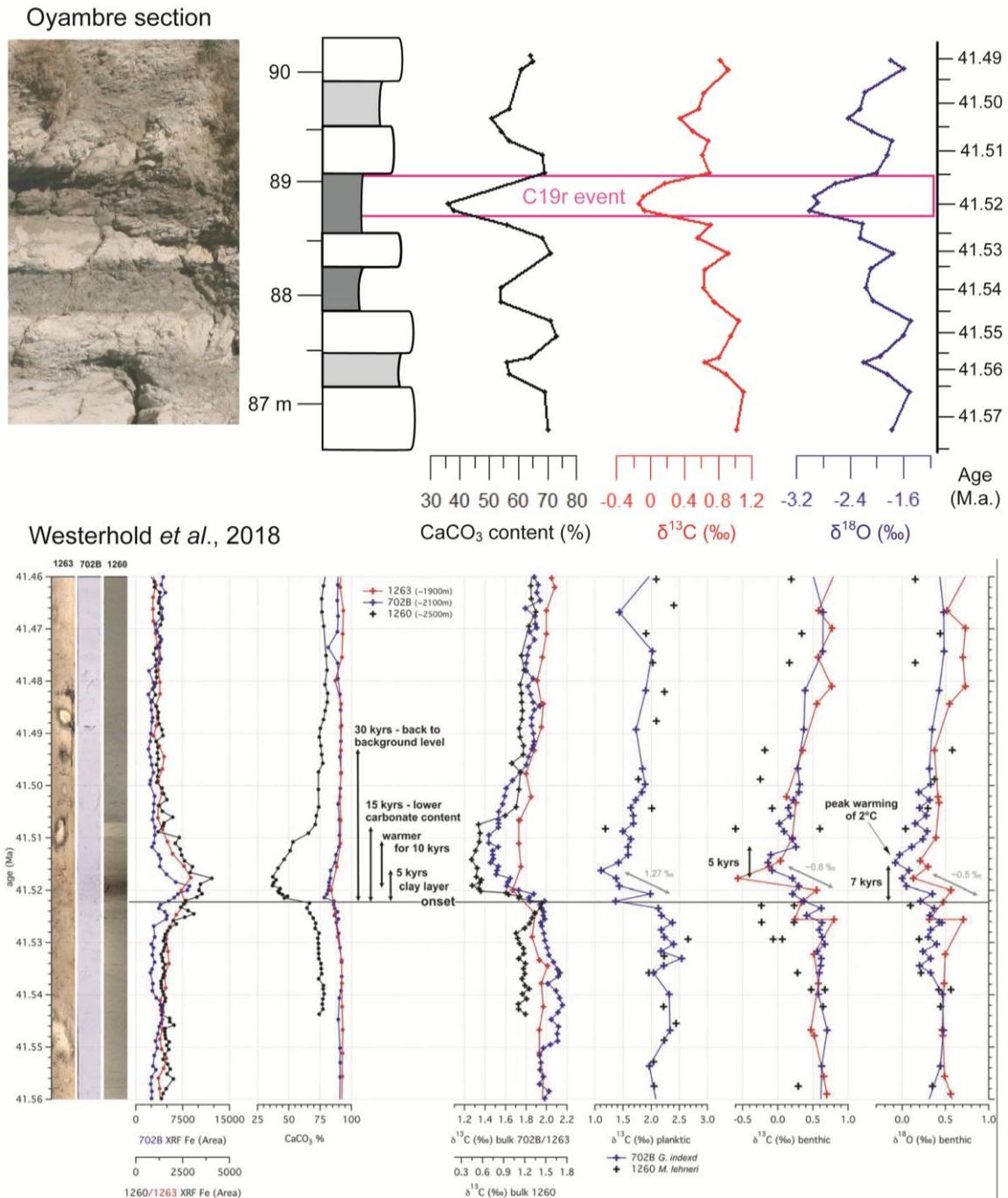


Fig. 6.8. Arriba, vista de detalle del intervalo del evento C19r en Oyambre (Intxauspe-Zubiaurre et al., 2018b), mostrando las margas oscuras de los metros 88 y 89, contenido en CaCO_3 e isótopos estables de roca total. Nótese que la fotografía está rotada con la base del acantilado a la izquierda. Abajo, imágenes de los testigos, contenido en CaCO_3 e isótopos estables de roca total, foraminíferos plantónicos y bentónicos de los Sites 1263 (rojo), 702B (azul) y 1260 (negro) de Westerhold et al. (2018).

6.7. FORAMINÍFEROS BENTÓNICOS

6.7.1. OBTENCIÓN DE DATOS

El análisis de foraminíferos bentónicos no abarcó el total de la sucesión estudiada, ya que se disponía de información previa al respecto (Payros et al., 2015b). En este caso el estudio de foraminíferos bentónicos se limitó a los cambios que pudieran producirse durante el evento C19r. Para ello se restringió el área de análisis al intervalo entre 85.68 y 92.75 m, tomando un total de 17 muestras. El espaciado entre las primeras y las últimas muestras fue de 70 cm, y se redujo progresivamente a 10 cm entre 88.7 y 89.1 m. Todas las muestras se tomaron en margas, salvo en la caliza posterior al evento (89.24 m). Para el estudio específico de foraminíferos se contó con la colaboración de la Dra. Ortiz (PetroStrat, Gales, UK). Se calculó la abundancia relativa de especies, la ratio de foraminíferos plantónicos-bentónicos (P/B) y la ratio de bentónicos aglutinantes-calcáreos.

6.7.2. RESULTADOS

Los resultados de la Dra. Ortiz sobre las asociaciones de foraminíferos bentónicos de Oyambre y sus interpretaciones se pueden consultar en Intxauspe-Zubiaurre et al. (2018b). En términos generales, la asociación de foraminíferos bentónicos es heterogénea, con predominio de especies calcáreas (75%; Fig. 6.9). La ratio P/B es de 79% y bastante constante a lo largo de la sección, con un valor mínimo del 68% (88.96 m).

6.7.3. INTERPRETACIÓN

Según la ratio P/B, el fondo marino de Oyambre debió colocarse a una profundidad de 700 m durante el evento C19r (Payros et al., 2015b). Las asociaciones de foraminíferos bentónicos indican condiciones mesotróficas con un flujo de nutrientes suficiente para que la diversidad de foraminíferos epifaunales e infaunales sea amplia. La abundancia de taxones con caparazón grueso (e.g. *Lenticulina*) indica aguas profundas bien oxigenadas (Bernhard, 1986; Koutsoukos et al., 1990). El predominio de taxones calcáreos sobre aglutinantes indica una elevada concentración del carbonato en el agua.

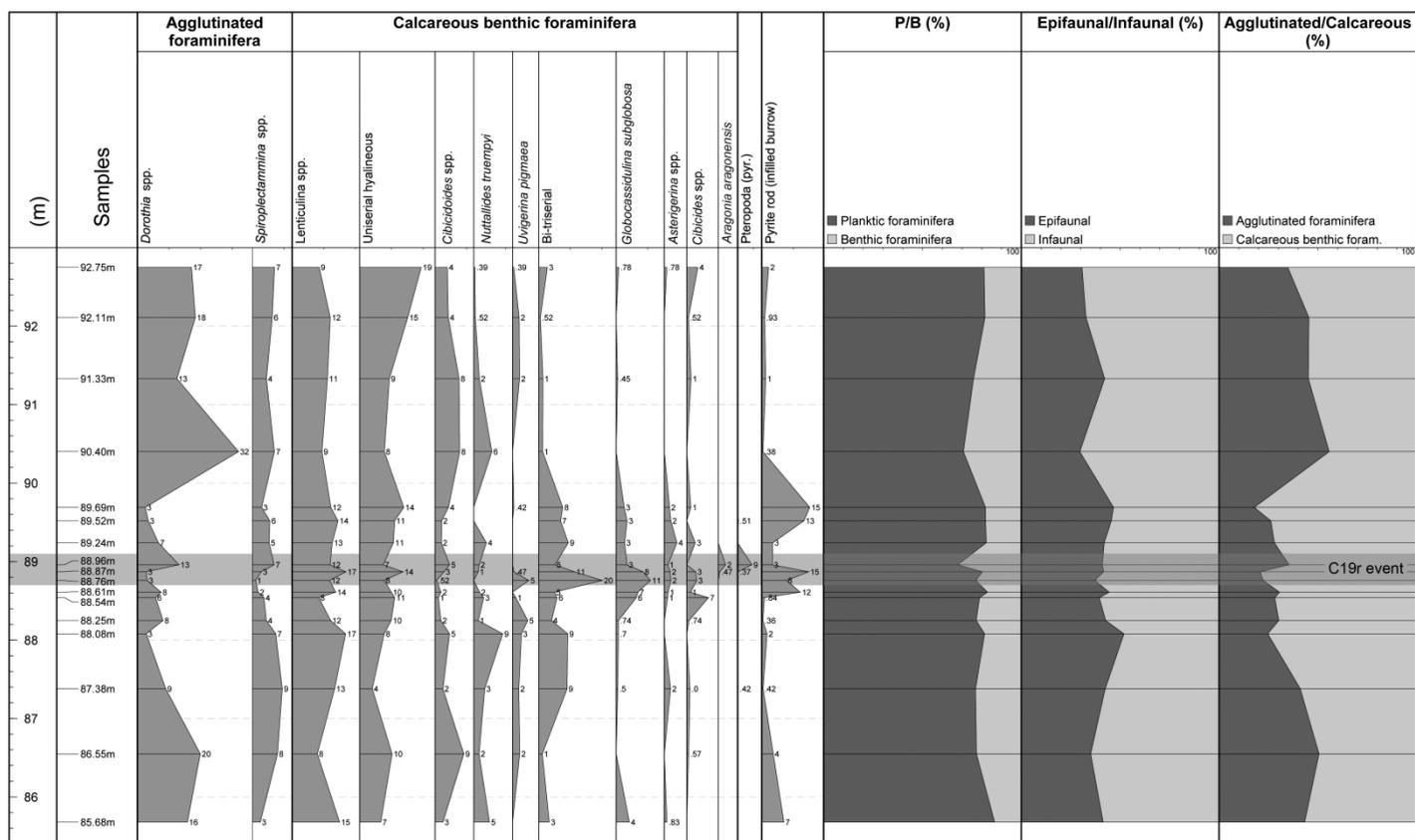


Fig. 6.9. Distribución estratigráfica de las asociaciones de foraminíferos bentónicos en el intervalo estudiado en Oyambre. Se indican también las ratios de foraminíferos plantónicos-bentónicos (P/B), morfogrupos epifaunales-infaunales y aglutinantes-calcáreos (Intxauspe-Zubiaurre et al., 2018b).

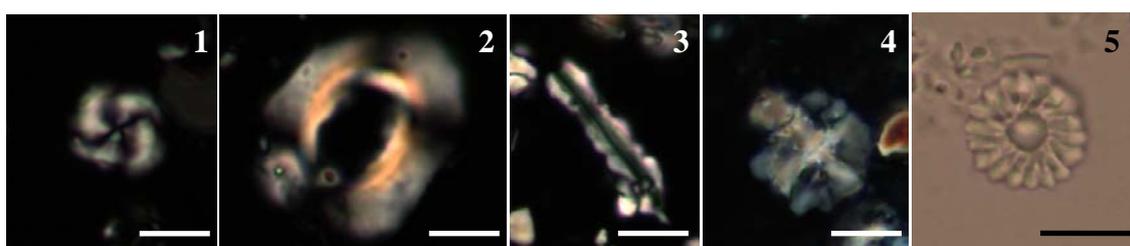
En el intervalo del evento C19r el aumento de taxones cercanos al continente (*Astigerina* y *Cibicides*) indica un mayor aporte continental (Ortiz et al., 2011). Además, la abundancia de los taxones aglutinantes (dominados por el género *Dorothyia*) disminuye y aumenta la de los bi-triseriados infaunales, indicando un mayor aporte de materia orgánica (Jorissen et al., 2007) y la pérdida de oxígeno por la oxidación de la misma (Bernhard and Sen Gupta, 1999). La degradación de la materia orgánica pudo provocar procesos locales de disolución de carbonato. En efecto, el valor mínimo de la ratio P/B ocurre en el evento C19r, lo cual puede relacionarse con la disolución de foraminíferos plantónicos, ya que sus caparazones más pequeños y finos los hacen más susceptibles a tales procesos. En este mismo sentido, el aporte y la degradación de materia orgánica también se deduce del aumento en pterópodos piritizados (Janssen et al., 2016).

6.8. ASOCIACIONES DE NANOFÓSILES CALCÁREOS

6.8.1. OBTENCIÓN DE DATOS

Dado que los nanofósiles calcáreos constituyen el núcleo de esta tesis, su estudio fue más detallado. Para el análisis de las asociaciones se tomaron 254 muestras entre los metros 64 y 108.2, comenzando ligeramente por encima de la falla del metro 61 y terminando debajo de una gruesa debrita. Hasta el metro 86 se tomaron una o dos muestras por estrato, tanto de calizas como de margas. El espaciado medio fue de 25 cm. Desde el metro 86 hasta el comienzo de la marga oscura del metro 88.5 el espaciado disminuyó gradualmente. Entre 88.5 y 94.7 m se muestreó cada 6 cm, llegando a tomar 7 muestras por estrato. Después el espaciado aumentó gradualmente hasta el metro 98.2 y en el resto de la sección se volvió a muestrear cada 25 cm a lo largo de todos los estratos. Tras preparar las láminas delgadas, la identificación de los taxones se realizó partiendo de los catálogos descritos anteriormente. Fotografías de la mayoría de los taxones presentes en la sección de Oyambre se muestran en las Láminas 5 y 6.

Existe una diferencia significativa respecto a las otras dos secciones analizadas en esta tesis: los taxones que son claramente retrabajados apenas llegan al 2% de la asociación en Oyambre, mientras que su abundancia era notablemente más alta en Barinatxe (ver capítulo V) y Gorrondatxe (capítulo IV). Esto permite suponer que prácticamente todos los taxones que habitaron en el intervalo temporal correspondiente a Oyambre sean autóctonos con un margen de error muy pequeño. Para la lista taxonómica completa de los nanofósiles calcáreos presentes en Oyambre, ver Intxauspe-Zubiaurre et al. (2018b).



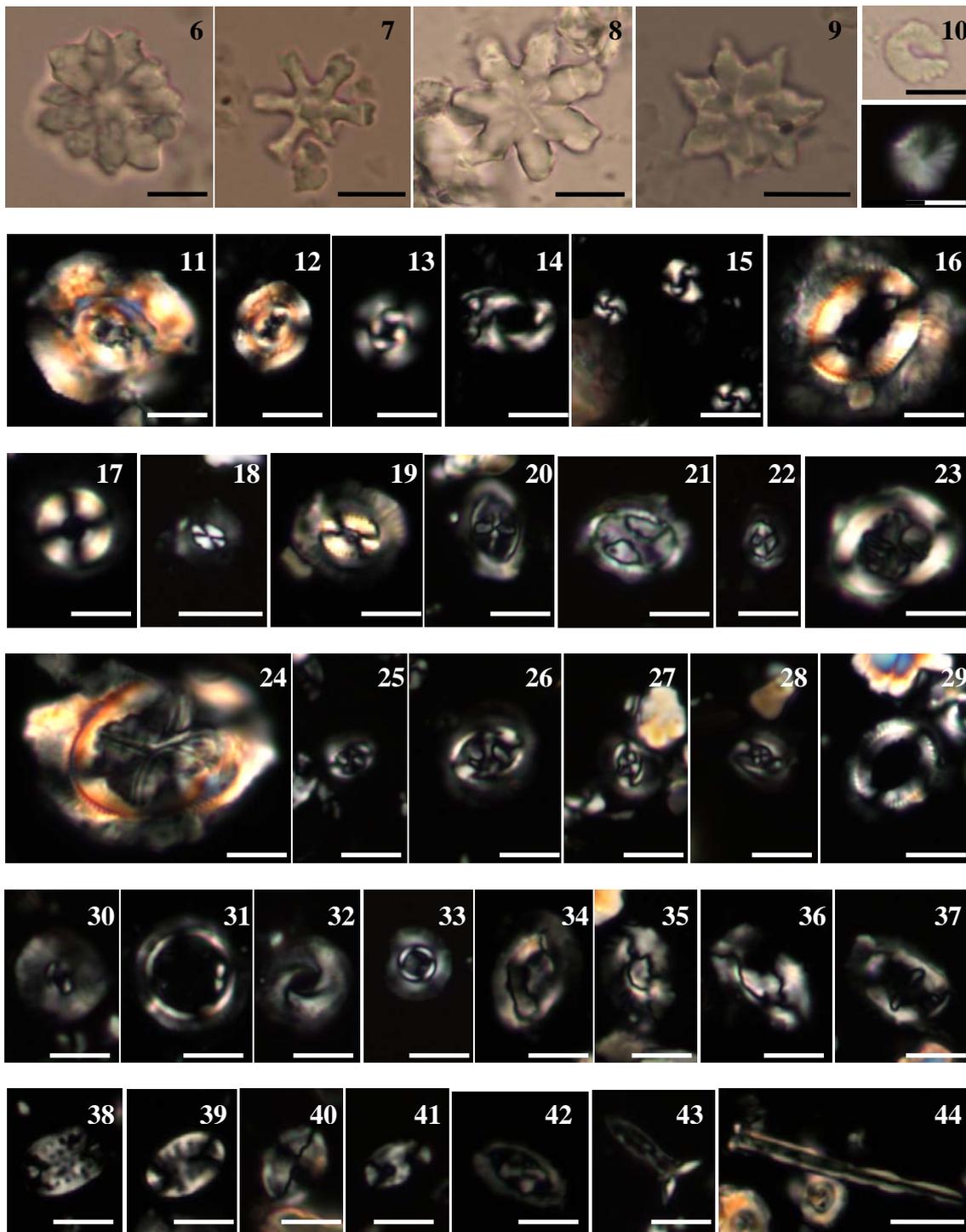


Lámina 5. Microfotografías de varios de los taxones presentes en Oyambre. Barra de escala: 5 μ m. **Taxones autóctonos:** (1) *Cribocentrum reticulatum*. (2) *Reticulofenestra umbilicus* >14 μ m. (3) *Pseudotriquetrorhabdulus inversus*. (4) *Nannotetrina cristata*. (5) *Discoaster bifax*. (6) *Discoaster barbadiensis*. (7) *Discoaster deflandrei*. (8) *Discoaster nodifer*. (9) *Discoaster saipanensis*. (10) *Discoaster wemmelensis*. (11) *Dictyococcites bisectus*. (12) *Cyclicargolithus floridanus*. (13) *Reticulofenestra dictyoda* con área central restringida. (14) *Reticulofenestra dictyoda* con amplia área

central. (15) *Reticulofoenstra minuta*. (16) *Coccolithus eopelagicus*. (17) *Coccolithus formosus*. (18) *Coccolithus* <5 μm . (19) *Coccolithus pelagicus*. (20) *Campylosphaera dela*. (21) *Clausicoccus fenestratus*. (22) *Clausicoccus subdistichus*. (23) *Chiasmolithus altus*. (24) *Chiasmolithus grandis*. (25) *Chiasmolithus nitidus*. (26) *Chiasmolithus solitus*. (27) *Chiasmolithus titus*. (28) *Cruciplacolithus* sp. (29) *Ericsonia* sp. (30) *Calcidiscus bicircus*. (31) *Umbilicosphaera bramlettei*. (32) *Umbilicosphaera henrikseniae*. (33) *Umbilicosphaera protoannulus*. (34) *Helicosphaera compacta*. (35) *Helicosphaera lophota*. (36) *Lophodolithus* sp. (37) *Helicosphaera seminulum*. (38) *Pontosphaera multipora*. (39) *Pontosphaera pectinata*. (40) *Pontosphaera plana*. (41) *Pontosphaera pulchra*. (42) *Neococcolithes dubius*. (43) *Blackites gladius*. (44) *Blackites spinosus*.

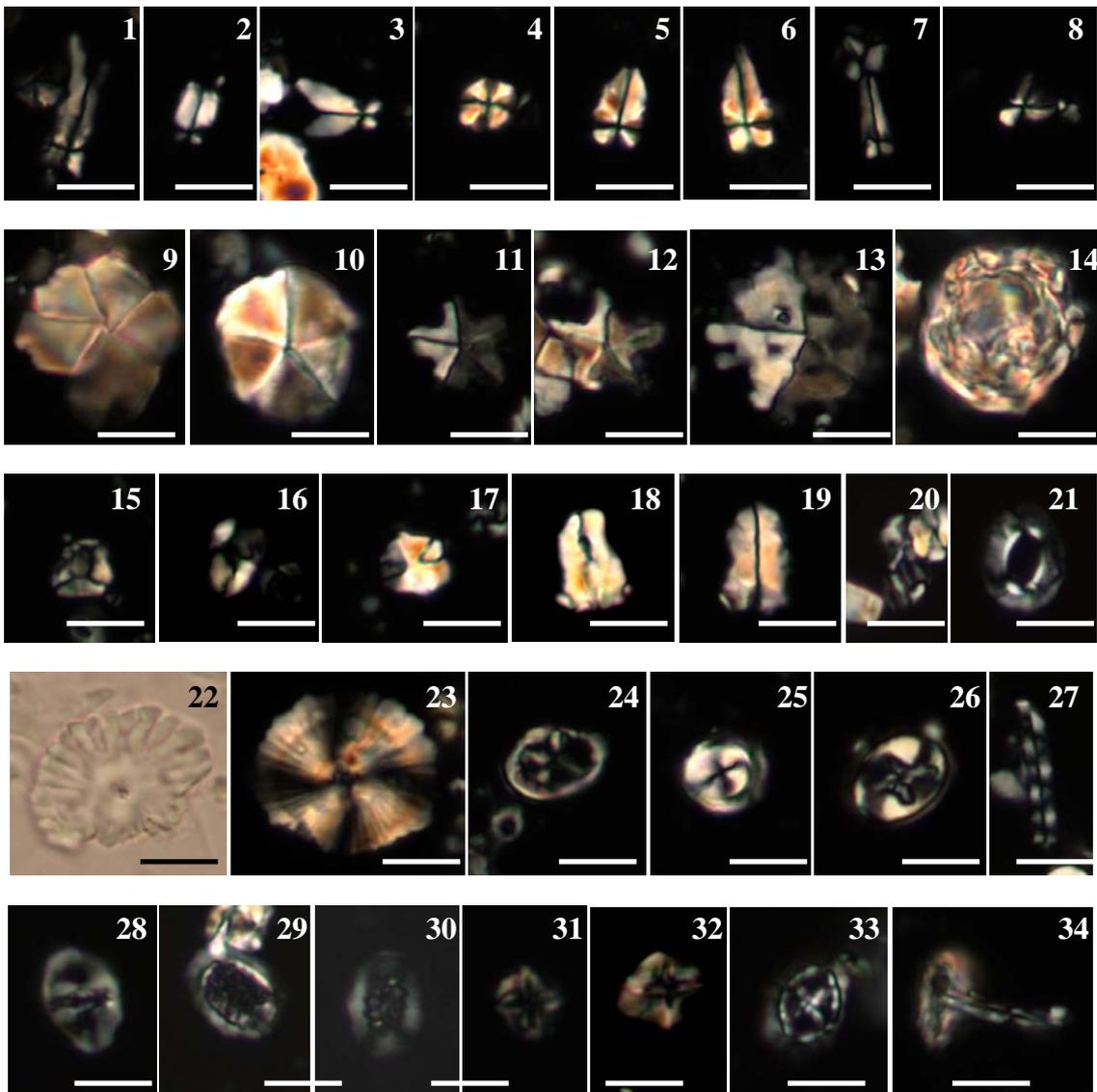


Lámina 6. Microfotografías de varios de los taxones presentes en Oyambre. Barra de escala: 5 μ m. **Taxones autóctonos:** (1) *Sphenolithus furcatolithoides*. (2) *Sphenolithus furcatolithoides*. (3) *Sphenolithus furcatolithoides*. (4) *Sphenolithus moriformis*. (5) *Sphenolithus pseudoradians*. (6) *Sphenolithus radians*. (7) *Sphenolithus radians*. (8) *Sphenolithus spiniger*. (9) *Braarudosphaera bigelowii*. (10) *Braarudosphaera perampla*. (11) *Micrantholithus* sp. (12) *Micrantholithus* sp. (13) *Pemma basquense*. (14) dinoflagelado *Thoracosphaera* sp. (15) *Lanternithus minutus*. (16) *Lanternithus minutus*. (17) *Lanternithus minutus*. (18) *Zygrhablithus bijugatus*. (19) *Zygrhablithus bijugatus*. **Taxones retrabajados del Cenozoico:** (20) *Calciosolenia* sp. (21) *Craticulithus* sp. (22) *Discoaster multiradiatus*. (23) *Heliolithus* sp. (24) *Neochiastozygus* sp. (25) *Toweius pertusus*. **Taxones retrabajados del Mesozoico:** (26) *Eiffelithus* sp. (27) *Microrhabdulus* sp. (28) *Tranolithus* sp. (29) *Cribrosphaerella* sp. (30) *Retecapsa* sp. (31) *Micula* sp. (32) *Micula* sp. (33) *Prediscosphaera* sp. (34) *Chiastozygus* sp.

6.8.2. ANÁLISIS DE LAS ASOCIACIONES

Los niveles de Oyambre son muy ricos en nanofósiles calcáreos, 3423 especímenes por mm² de media. La conservación es moderada y la disolución, si la hubiere, no ha alterado las proporciones de los taxones, puesto que *Reticulofenestra minuta* y *Zygrhablithus bijugatus*, dos taxones autóctonos considerados susceptibles a la disolución (Adelseck, 1973; Bralower, 2002; Jiang & Wise, 2006; Raffi et al., 2009), son constantes y abundantes en toda la sección. Sin embargo, en algunos tramos de la sección varios taxones han sufrido recrecimiento. Este proceso afecta sobre todo a taxones que no son del tipo placolito, por ejemplo aquellos heterococolitos que tienen elementos grandes o los holococolitos. Sobre todo destacan los recrecimientos de *Braarudosphaera*, *Discoaster* y *Zygrhablithus*, a los que se les adhiere más calcita, dando formas hinchadas y deformes (Fig. 6.10). Este recrecimiento se concentra sobre todo en el intervalo entre 80 y 85 m, un intervalo donde las calizas son más pronunciadas. El recrecimiento es más fuerte en calizas y es posible que sea esta la razón por la cual los nanofósiles calcáreos estén más recristalizados aquí. Además, cabe recordar que la conservación de los foraminíferos bentónicos tampoco es óptima. En

cualquier caso, el recrecimiento calcítico no ha impedido identificar a nivel específico los individuos de nanofósiles calcáreos.

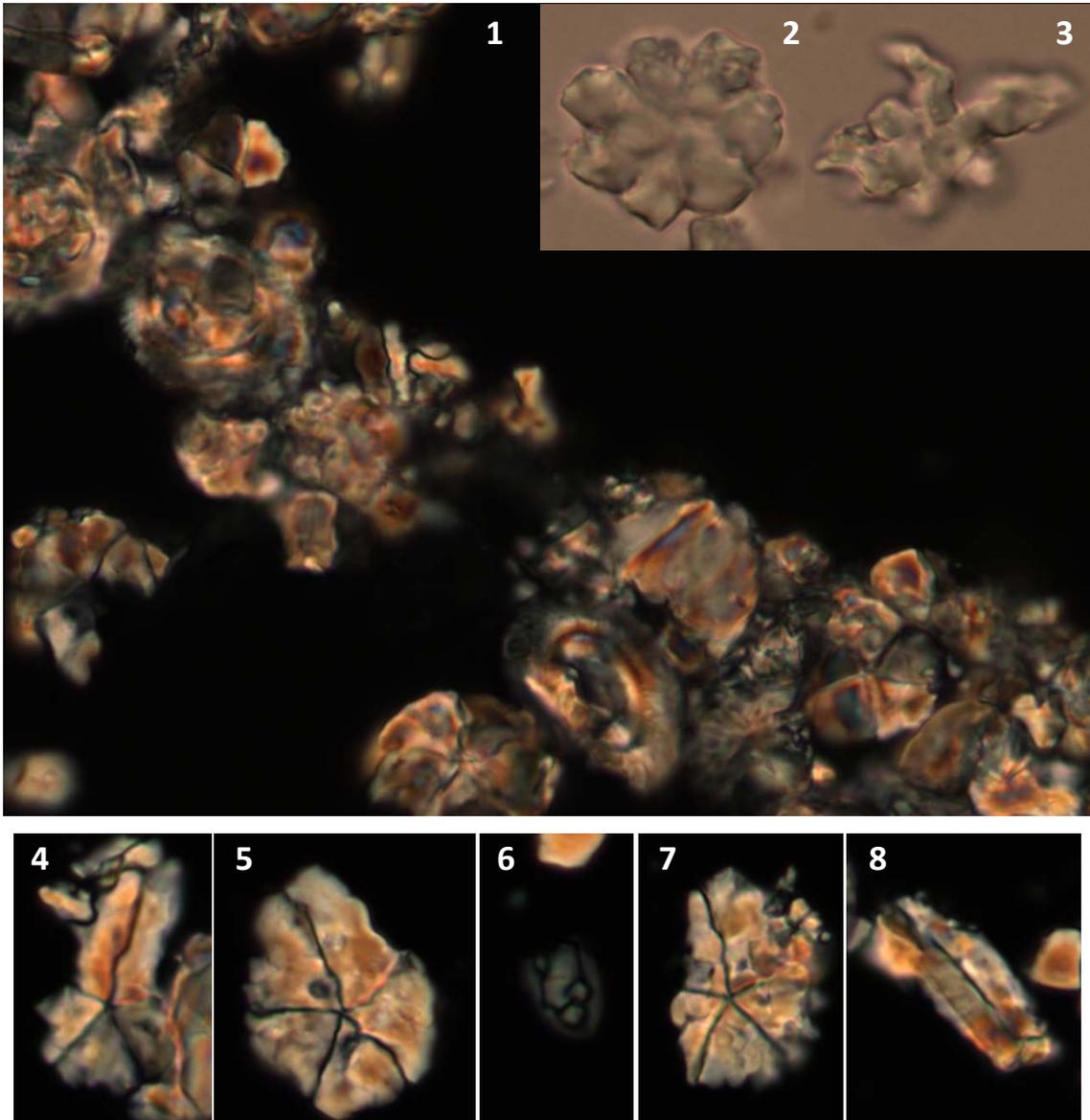


Fig. 6.10. Imágenes de taxones recrecidos. (1) Aspecto general de una muestra que sufrió recristalización durante la diagénesis. (2-3) *Discoaster nodifer*. (4-5) *Braarudosphaera bigelowii*. (6) *Neococcolithes dubius*. (7) *Pemma* sp. (8) *Zygrhablithus bijugatus*.

6.8.2.1. Bioestratigrafía

A continuación se describirán los resultados de los taxones bioestratigráficamente útiles, según los modelos de Martini (1971), Okada & Bukry (1980) y Agnini et al. (2014). El cron 19r se localiza dentro de las biozonas NP16, CP14a y CNE14

respectivamente. En su estudio previo, Payros et al. (2015b) localizaron el LO de *Reticulofenestra umbilicus* >14 μm en el metro 72 de la sección (según la nueva medición de la columna estratigráfica realizada en esta tesis), evento que marca el inicio de las biozonas NP16, CP14a y CNE13. Sin embargo, en este estudio se ha encontrado el taxón en toda la sección, por lo que abarca desde la falla que se encuentra en el metro 61 (Intxauspe-Zubiaurre et al., 2018b; Fig. 6.11). El límite entre CNE13 y CNE14 lo marca el LCO (Lowest Common Occurrence, registro de abundancia inferior) de *Cribocentrum reticulatum*, límite que no se usa en las otras dos escalas bioestratigráficas. Este evento fue localizado en el metro 81 por Payros et al. (2015b) pero en este estudio se ha reajustado su posición en el metro 74 (Intxauspe-Zubiaurre et al., 2018b; Fig. 6.11). Payros et al. (2015b) utilizaron otros dos HO que también se repositionan en este estudio: HO *Pseudotriquetrorhabdulus inversus* (80 m antes, 74 m ahora) y HO *Nannotetrina* spp. (81 m antes, 75 m ahora). Además, en este estudio se añade el HO *Discoaster bifax* en el metro 82 (Fig. 6.11). Los individuos que aparecen de manera aislada y esporádica después de su HO son considerados retrabajados.

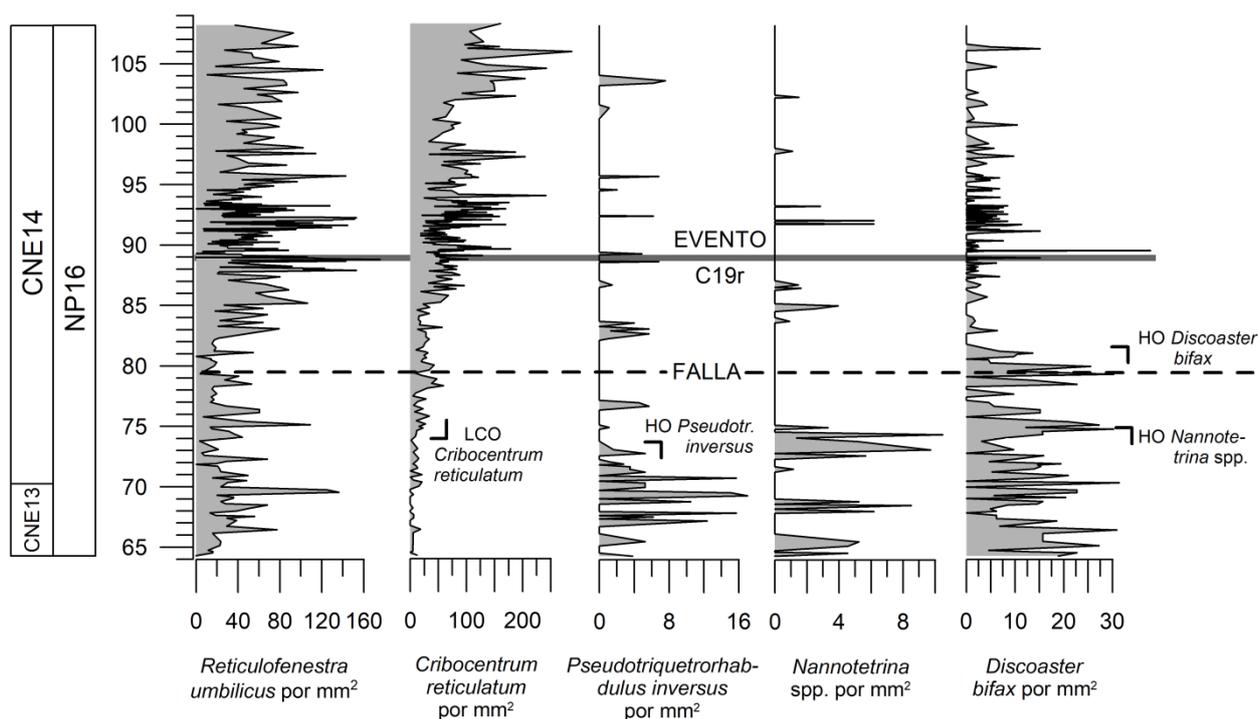


Fig. 6.11. Variaciones de los taxones bioestratigráficamente significativas en la sección de Oyambre y calibración de las biozonas.

6.8.2.2. Paleoecología

A continuación se expondrán los resultados relativos a taxones cuya abundancia supera el 3% de las asociaciones y a aquellos otros que, sin llegar a ese porcentaje, sean interesantes por su significado paleoecológico (Fig. 6.12, 6.13 y 6.14; para detalles, ver Intxauspe-Zubiaurre et al., 2018b). Para el cálculo de las medias correspondientes a los taxones autóctonos, se han diferenciado cuatro intervalos, de acuerdo a las tendencias generales a lo largo de la sección (Fig. 6.12): 64-72 m, 72-85 m, 85-93.5 m y el resto de la sección (93.5-108.2 m). Además, se han calculado por separado las medias correspondientes a las muestras de la CIE (88.7-89.1 m).

Abundancia total de nanofósiles

La abundancia total de nanofósiles calcáreos autóctonos presentes en un área de 1 mm² varía entre 1823 y 5829 especímenes por mm² (Fig. 6.12). La media total de la sección es de 3423 esp./mm², superior a la de Gorrondatxe (2766 esp./mm²) y Barinatxe (1627 esp./mm²). La media es de 3052 esp./mm² entre 64 y 72 m, 2972 esp./mm² entre 72 y 85 m, 3830 esp./mm² entre 85 y 93.5 m, y 3329 esp./mm² después. La media en la CIE es de 4020 esp./mm². Por otro lado, la abundancia de nanofósiles retrabajados es escasa, ya que varía entre 0% y 2.68% con una media del 0.76%. Los valores más altos se incluyen en los intervalos 64-72 m y 85-93.5 m, encontrándose el valor más alto en una muestra de la CIE (Fig. 6.12).

Reticulofénestridos

La familia de los reticulofenéstridos (Familia Nöelaerhabdaceae) es la más abundante, con una media del 54% de la asociación. Sin embargo, los taxones de esta familia han sido nombrados de diversas maneras en la literatura y a día de hoy todavía existen discrepancias. Por lo tanto, en primer lugar se fijarán los criterios en los cuales se ha basado la diferenciación de los taxones (Lámina 5). Para empezar, todos los individuos <5 µm han sido clasificados como *Reticulofenestra minuta*. En segundo lugar, aquellos individuos >10 µm, pertenecen o bien a la especie *R. umbilicus*, o bien a *Dictyococcites bisectus*. Entre los individuos de 5-10 µm se han diferenciado cuatro especies. *Cribocentrum reticulatum* se distingue por su pronunciada red central. *Cyclicargolithus floridanus* son todos aquellos con un muro grueso entre los dos escudos. Las otras dos formas sin red ni muro grueso son más problemáticas, debido a

que han sido incluidos dentro de los géneros *Dictyococcites* o *Reticulofenestra* dependiendo de los autores (Agnini et al., 2006; Fornaciari et al., 2010; Toffanin et al., 2011; Fioroni et al., 2012). En este trabajo, dado que su aspecto es idéntico al de otros de Gorrondatxe, todos los reticulofenenéstridos de 5-10 μm sin red ni muro grueso han sido clasificados como *R. dictyoda*. Se han diferenciado dos morfotipos, unos con área central restringida y otros con área central amplia. Es cierto que los individuos de área central restringida se asemejan a la especie *D. scripssae*, pero este taxón no existía aún en la época de acumulación de los materiales de Gorrondatxe.

- *R. minuta* es la especie más abundante (Fig. 6.12). Muestra su mayor abundancia entre 64 y 72 m (40.26%), disminuye a una media de 34.31% entre 72 y 85 m, e incrementa a 38.78% entre 85 y 93.5 m y a 39.98% en el resto. En el intervalo de la CIE la media aumenta significativamente a 49.11% (con un pico máximo de 61.31%).
- La abundancia de *R. dictyoda*, incluidos los dos morfotipos, muestra una tendencia muy similar a *R. minuta* (Fig. 6.12). De una media de 17.4% entre 64 y 72 m disminuye a 10.06% entre 72 y 85 m; aumenta a 10.68% entre 85 y 93.5 m, y disminuye a 8.82% en el resto. La media asciende a 13.69% en la CIE. En cuanto a la proporción del morfotipo de amplia área central, el valor apenas varía: 9.04% entre 64 y 72 m, 8.43% entre 72 y 85 m, 8.4% entre 85 y 93.5 m, y 8.32% después (Fig. 6.13). En la CIE de Oyambre disminuye su proporción (8.16%), mientras que en la CIE de Gorrondatxe su abundancia aumentaba considerablemente.
- *C. floridanus* no muestra variaciones significativas de abundancia (Fig. 6.13), 7.27% entre 64 y 72 m, 7.67% entre 72 y 85 m, 6.8% entre 85 y 93.5 m, y 7.75% después, con una media de 6.93% en la CIE.
- La abundancia de *C. reticulatum* muestra un incremento constante (Fig. 6.11), de 0.29% entre 64 y 72 m, a 1.24% entre 72 y 85 m, 3.31% entre 85 y 93.5 m, y 5.2% después, con una media de 3.24% en la CIE.
- Todos los individuos de *R. umbilicus* de la sección superan los 14 μm , por lo que se incluyen en un solo grupo (Fig. 6.11). Su abundancia relativa es de 1.06% entre 64 y 72 m, 1.06% entre 72 y 85 m, 1.67% entre 85 y 93.5 m, y 1.76% después, con una media de 2.14% en la CIE.
- La abundancia de *D. bisectus* asciende de 2.54% entre 64 y 72 m a 3.54% entre 72 y 85 m, y desciende a 3% entre 85 y 93.5 m, y 2.64% después, con una media de 2.15% en la CIE (Fig. 6.13).

Coccolithus

El segundo género más abundante es *Coccolithus*. El total del género varía de 14.08% entre 64 y 72 m a 14.39% entre 72 y 85 m, 15.81% entre 85 y 93.5 m, y 13.3% después, con una media de 14.08% en la CIE (Fig. 6.12). La abundancia de *Coccolithus* <5µm varía de 6.09% entre 64 y 72 m, a 5.11% entre 72 y 85 m, 5.88% entre 85 y 93.5 m, y 4.07% después, con una media de 6.76% (valor máximo de 14.4%) en la CIE. *C. formosus* apenas varía con respecto a *Coccolithus* >5 µm, rondando el 45% en casi toda la sección, incluyendo la CIE, salvo una disminución a una media del 42% justo después del CIE entre 89.2 y 93.5 m (Fig. 6.13).

Taxones de alta temperatura y oligotrofia

Discoaster, *Sphenolithus* y *Zygrhablithus* son los mejores indicadores de aguas cálidas, oligotróficas y tranquilas (ver Capítulo II). *Discoaster* no muestra variaciones considerables, 3.13% entre 64 y 72 m, 2.56% entre 72 y 85 m, 2.28% entre 85 y 93.5 m, y 2.7% después, con una media de 2.48% en la CIE (Fig. 6.12). Las especies en estrella de *Discoaster* (*D.nodifer* y *D.deflandrei*) tienen una tendencia ascendente respecto al total de *Discoaster*, desde 24.76% entre 64 y 72 m, hasta 29.07% entre 72 y 85 m, 29.57% entre 85 y 93.5 m, y 30.99% después, ascendiendo también el valor en la CIE a 31.46% (Fig. 6.13). La tendencia de *Sphenolithus* es idéntica a *Discoaster*, casi estable, 3.7% entre 64 y 72 m, 3.12% entre 72 y 85 m, 3.06% entre 85 y 93.5 m, y 3.44% después, con una media algo más baja (2.79%) en la CIE (Fig. 6.12). No obstante, la especie *S. spiniger* muestra una variación interesante con respecto al total de *Sphenolithus*, variando de 28.74% entre 64 y 72 m, a 27.2% entre 72 y 85 m, 31.88% entre 85 y 93.5 m, y 27.98% después, pero aumentando a 40.56% en la CIE (Fig. 6.13). *Z. bijugatus* pasa de 7.5% entre 64 y 72 m, a 8.76% entre 72 y 85 m, 6.53% entre 85 y 93.5 m, y 9.02% después, pero disminuye notablemente a 2.7% en la CIE (Fig. 6.12).

Otros indicadores paleoecológicos

De entre los nanofósiles calcáreos indicadores de paleotemperatura con baja representación en las asociaciones estudiadas, *Ericsonia* no muestra tendencias significativas. *Chiasmolithus*, en cambio, asciende de 1.05% entre 64 y 72 m, a 1.41% entre 72 y 85 m, y 1.97% entre 85 y 93.5 m, y desciende a 1.22% después, con una media de 1.7% en la CIE (Fig. 6.12).

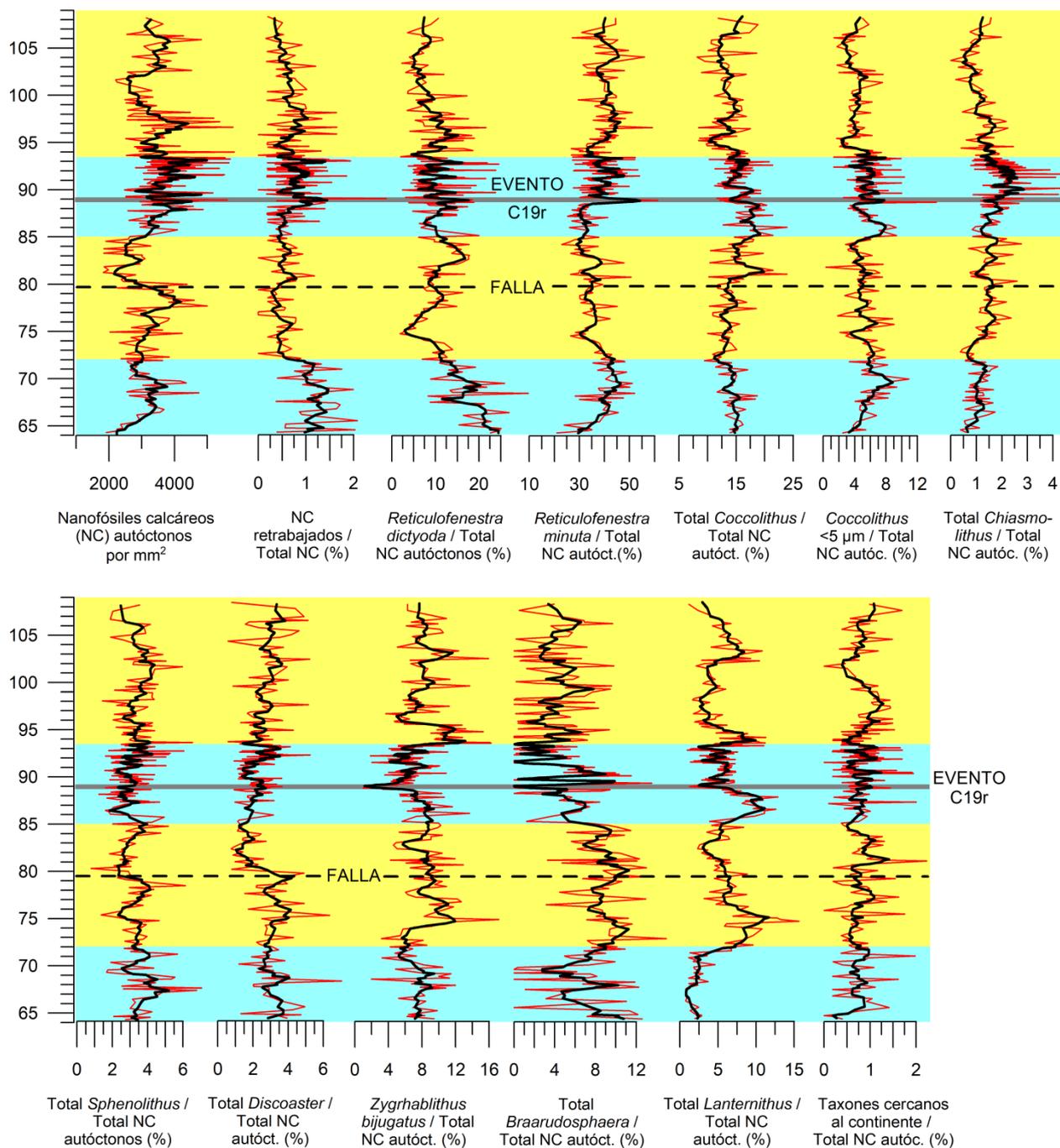


Fig. 6.12. Variaciones en la abundancia de los nanofósiles calcáreos de la sección de Oyambre. Las líneas rojas muestran valores reales y las líneas gruesas de cada gráfico son las medias móviles de 5 puntos consecutivos. Los colores amarillos y azules indican los cuatro intervalos que se han diferenciado según las distintas tendencias de varios taxones (intervalos 64-72 m, 72-85 m, 85-93.5 m y 93.5-108.2 m). El evento C19r viene señalado por una franja gris. Atención a las distintas barras de escala para cada taxón.

La mayor diferencia con respecto a las otras secciones estudiadas (Barinatxe y Gorrondatxe), aparte de la menor proporción de especímenes retrabajados, es la abundancia de los taxones cercanos al continente. En este caso concreto, dos taxones son mucho más abundantes y además muestran fluctuaciones muy interesantes. El total de *Braarudosphaera* da una media de 6.95% entre 64 y 72 m, 8.93% entre 72 y 85 m, 3.93% entre 85 y 93.5 m, y 4.15% después, con una media de 1.68% en la CIE. Curiosamente, entre 64 y 72 m, así como a partir de 85 m, el taxón desaparece completamente en varias muestras, incluyendo algunas de la CIE. *Lanternithus minutus* tiene una tendencia parecida, salvo que no desaparece en ninguna muestra. Su media es de 2.49% entre 64 y 72 m, 6.44% entre 72 y 85 m, 5.76% entre 85 y 93.5 m, y 5.39% después, con una media de 3.7% en la CIE. El conjunto de los demás taxones cercanos al continente (*Pontosphaera*, *Helicosphaera*, *Micrantolithus* y *Pemma*) no llega a representar el 1% de la asociación, y su abundancia se mantiene relativamente constante a lo largo de toda la sección (Fig. 6.12).

Tendencias significativas de algunas especies

En Oyambre también hay algunos taxones, además de los indicadores paleoecológicos habituales, que muestran tendencias interesantes (Fig. 6.13). *Clausicoccus* spp. asciende de 0.51% entre 64 y 72 m, a 0.87% entre 72 y 85 m, y 1.57% entre 85 y 93.5 m (2.18% en la CIE), para después descender a 0.97%. *Cruciplacolithus* spp. asciende continuamente de 0.63% entre 64 y 72 m, a 0.74% entre 72 y 85 m, 1.65% entre 85 y 93.5 m (2.08% en la CIE), y 1.74% después. *Coccolithus eopelagicus* da una media general de 0.39%, pero supera ese valor entre 64 y 72 m (0.55%), y disminuye entre 88 y 93.5 m (0.32%), estando ausente en muchas muestras. *Umbilicosphaera bramlettei* es casi constante en la sección (1.11%) pero su abundancia incrementa considerablemente en la CIE (2.72% de media, máximo 6.01%). *U. henrikseniae* aparece continuamente solo en el intervalo 80-86 m (0.7%), mientras que está ausente en casi todo el resto (0.05%). *Helicosphaera compacta* es muy poco abundante entre 64 y 79 m (0.09%) y 85 y 93.5 m (0.17%), es más común entre 79 y 85 m (0.39%), pero sobre todo es más abundante por encima de 93.5 m (0.75%). Para terminar, *Blackites* spp. es escaso hasta 85 m (0.38%), pero asciende a 1.11% en la CIE (con un pico de 4.62%), y da una media de 0.65% después.

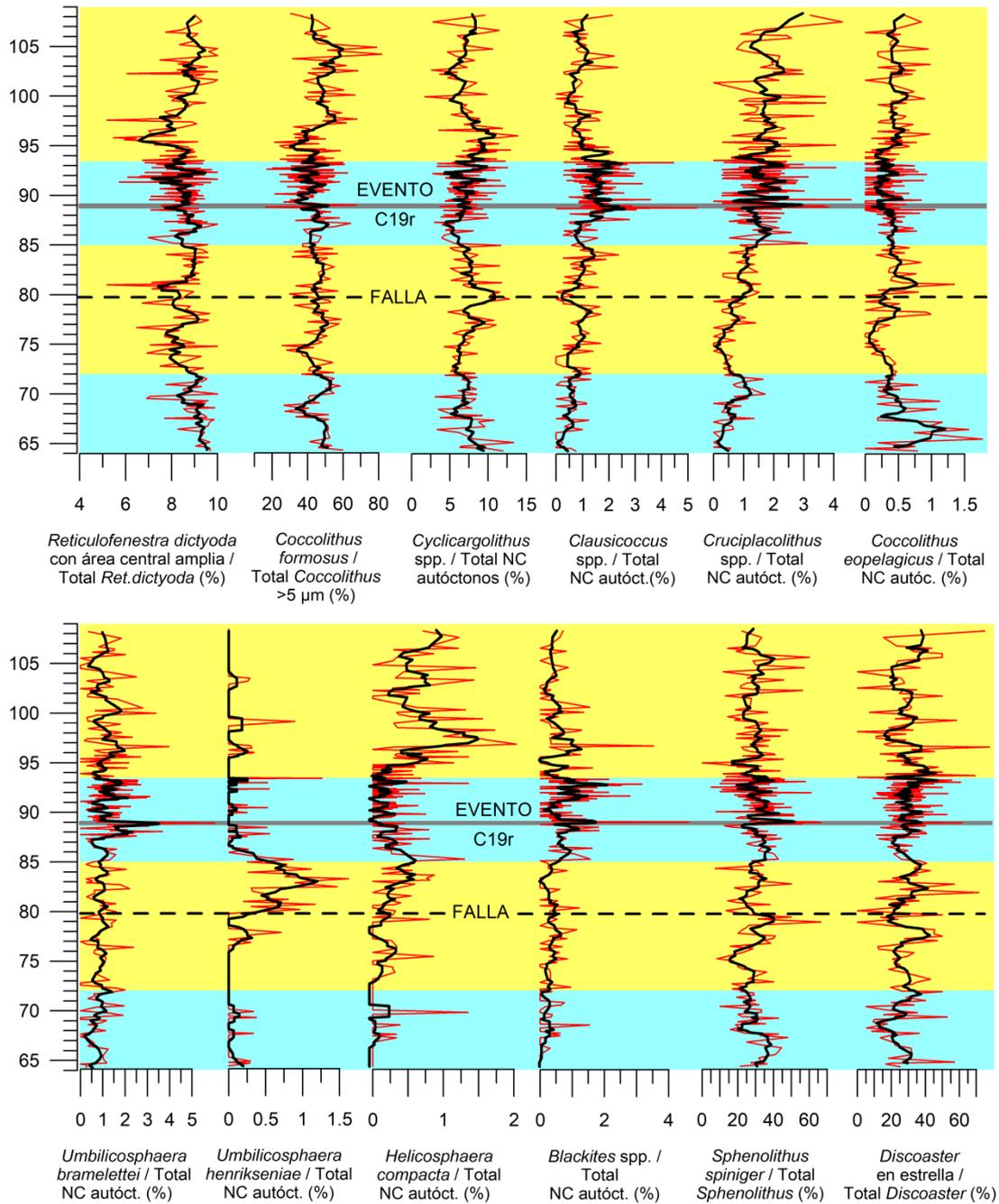


Fig. 6.13. Variaciones en la abundancia de algunos taxones minoritarios a lo largo de la sección de Oyambre. Las líneas rojas muestran valores reales y las líneas gruesas de cada gráfico son las medias móviles de 5 puntos consecutivos. Los colores amarillos y azules indican los cuatro intervalos que se han diferenciado según las distintas tendencias de varios taxones (intervalos 64-72 m, 72-85 m, 85-93.5 m y 93.5-108.2 m). El evento C19r viene señalado por una franja gris. Atención a las distintas barras de escala para cada taxón.

Entre los nanofósiles calcáreos de las tres secciones estudiadas se encuentra el dinoflagelado *Thoracosphaera*, interpretado como un taxón oportunista (Schiller, 1930; Deflandre, 1947). Sin embargo, no muestra una abundancia superior al 0.5% en ninguna de las tres secciones, ni tampoco ninguna tendencia significativa, por lo que no ha sido posible verificar su afinidad paleoecológica.

Diferencias entre calizas y margas

Oyambre es la única de las tres secciones estudiadas que muestra una clara alternancia caliza-marga, por lo que ha sido posible analizar las variaciones en la abundancia de los diferentes taxones en ambos materiales (Fig. 6.14). La abundancia de nanofósiles calcáreos autóctonos por unidad de área es significativamente mayor en margas (3709 especímenes/mm² de media) que en calizas (3001 esp./mm²). Casi todos los grupos y taxones son también más abundantes en margas que en calizas (Fig. 6.14). Por ejemplo, la abundancia total de retrabajados (0.65% en calizas *versus* 0.83% en margas), los reticulofenéstridos entre 5 y 10 µm (10.58% *vs.* 11.69%), *R.minuta* (37.2% *vs.* 38.7%), *Coccolithus* (14.41% *vs.* 14.77%), *Sphenolithus* (3.24% *vs.* 3.25%), *Discoaster* (2.32% *vs.* 2.69%) y los cercanos al continente, excepto *Braarudosphaera* y *Lanternithus* (0.72% *vs.* 0.87%). Solo cuatro taxones son más abundantes en calizas: *Z. bijugatus* (8.41% *vs.* 7.28%), *Braarudosphaera* (6.75% *vs.* 4.78%), *L. minutus* (5.86% *vs.* 5.06%) y *Dictyococcites bisectus* (3.78% *vs.* 2.41%). En consonancia con lo anterior, todas las muestras en las que desaparece *Braarudosphaera* son margas.

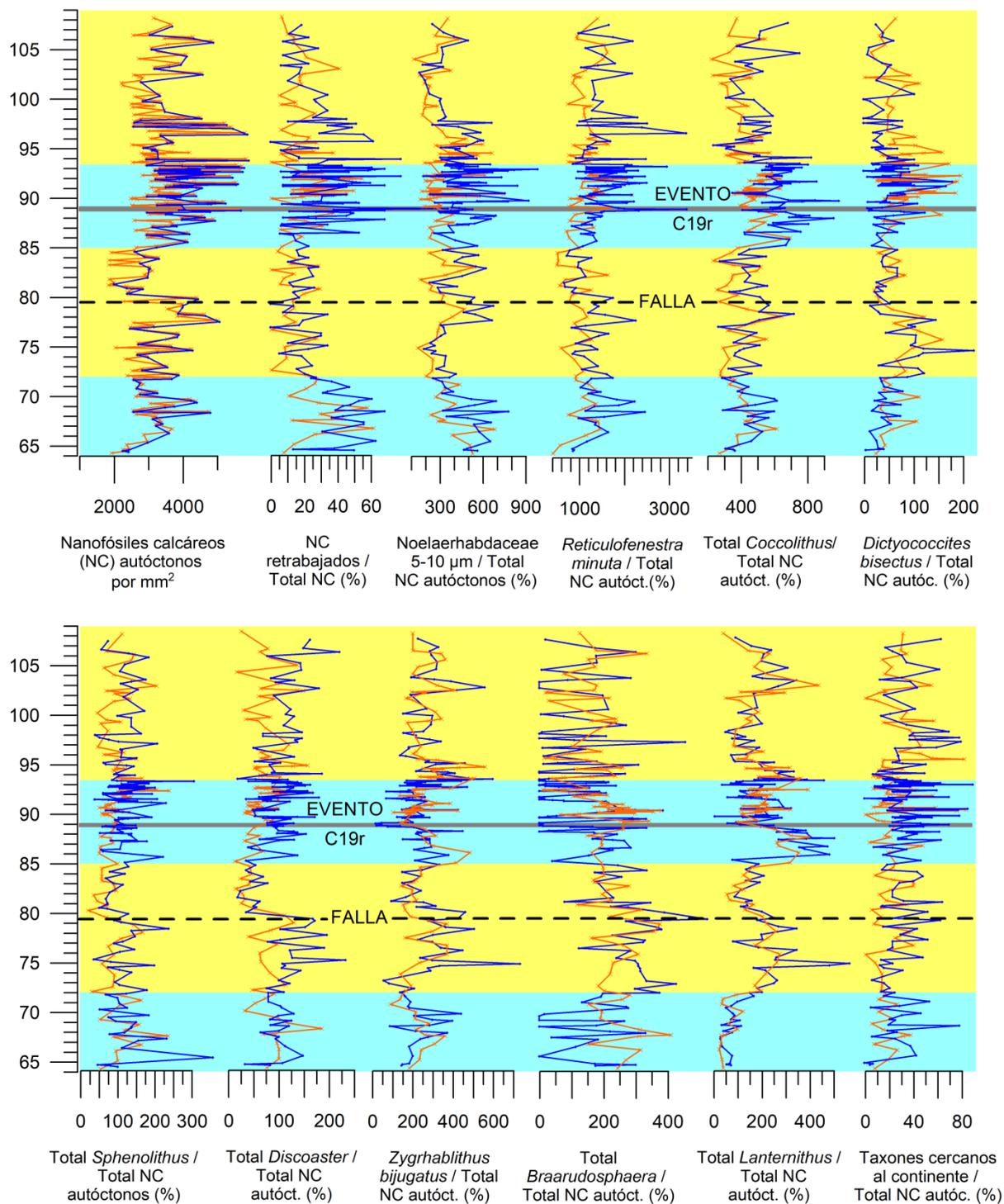


Fig. 6.14. Variaciones de varios taxones en calizas (naranja) y margas (azul) a lo largo de la sección. Los colores de fondo amarillos y azules indican los cuatro intervalos que se han diferenciado según las distintas tendencias de varios taxones (intervalos 64-72 m, 72-85 m, 85-93.5 m y 93.5-108.2 m). El evento C19r viene señalado por una franja gris. Atención a las distintas barras de escala para cada taxón.

6.8.3. INTERPRETACIÓN

Manifestación de la ciclicidad precesional en los nanofósiles calcáreos

La sección de Oyambre es la más adecuada de las tres estudiadas en esta tesis para realizar interpretaciones paleoecológicas, por la escasa abundancia de nanofósiles retrabajados, por la fácil identificación de la alternancia caliza-marga y porque no hay claros indicios de disolución parcial. Como se ha explicado anteriormente, se ha interpretado la alternancia caliza-marga como el registro de los ciclos orbitales de precesión de los equinoccios, siendo las margas el reflejo de una mayor estacionalidad y una intensificación del ciclo hidrológico, mientras que las calizas representan un menor contraste entre estaciones con condiciones más estables a lo largo de todo el año. A pesar de que las margas contienen mayor cantidad de material terrígeno que las calizas, lo cual podría producir un efecto de dilución de nanofósiles calcáreos autóctonos en las margas, su abundancia es considerablemente mayor. En consecuencia, la productividad tuvo que ser significativamente mayor durante el periodo de formación de las margas que en el de las calizas, lo cual indica que los cocolitóforos eran más abundantes en periodos de mayor estacionalidad y ciclo hidrológico más intenso. Esto choca con las deducciones de Martínez-Braceras et al. (2017) en la parte inferior de la sección de Oyambre y de Hopkins (2015) en otras secciones. Según ellos, las calizas son más gruesas que las margas porque la producción de calcita fue mayor que durante los periodos de formación de margas, enlazando esto con una mayor productividad en veranos cálidos durante los periodos de menor estacionalidad. Los datos de nanofósiles calcáreos de este estudio indican que su abundancia aumentó cuando mayor era la estacionalidad, coincidiendo con la hipótesis de Holligan et al. (1983) que proclama que la mayor productividad de los cocolitóforos ocurre en épocas de mayor concentración en nutrientes en aguas superficiales debido a un mayor aporte continental. Por lo tanto, el hecho de que las calizas sean más gruesas que las margas, teniendo éstas más material terrígeno, puede explicarse con una mayor producción de calcita, pero no por parte de los nanofósiles calcáreos, sino de otros organismos.

La abundancia de la mayoría de los taxones sigue el mismo patrón que el de la abundancia total de nanofósiles autóctonos, siendo más abundantes en margas. Al igual que en las perturbaciones climáticas de Gorrondatxe y Barinatxe, en Oyambre la mayoría de los taxones aumenta en número cuanto mayor sea la descarga continental,

seguramente bajo condiciones meso-eutróficas. Así lo muestran los reticulofenéstidos, *Coccolithus*, *Chiasmolithus*, los taxones cercanos al continente minoritarios, e incluso *Sphenolithus* y *Discoaster*. Estos últimos son taxones que han sido considerados oligotróficos hasta la fecha, pero parece ser que la tendencia en Oyambre es la contraria. Es posible que muestren afinidad a la oligotrofia en cambios climáticos de mayor escala, pero que sean tolerantes a las oscilaciones típicas de los ciclos orbitales. Por último, la abundancia de nanofósiles retrabajados también aumenta en las margas, aspecto que encaja con la hipótesis de mayor descarga continental.

En cambio, hay taxones que muestran mayor abundancia en calizas. La tendencia de *Zygrhablithus bijugatus* es la esperada, dado que ha sido caracterizado como oligotrófico. *Dictyococcites bisectus* es una especie de gran tamaño, por lo que podría ser k-estratega, y estar habituado, como se ha observado en Oyambre, a condiciones más estables de menor estacionalidad. *Braarudosphaera* y *Lanternithus* son géneros cercanos al continente que superan el 5% de la asociación en Oyambre, mientras que en Barinatxe y Gorrondatxe, secciones más alejadas del continente, apenas rondaban el 0.5%. En el caso de *Braarudosphaera*, algunos autores la han considerado meso-eutrófica, de aguas turbulentas y/o de baja salinidad, incluso como oportunista en épocas como la posterior al límite K/T (Deflandre, 1947; Roth, 1974; Romein, 1982). Se esperaría que a mayor aporte continental mayor debería ser su abundancia, pero los resultados de Oyambre muestran lo contrario, con una menor abundancia en los niveles de margas. Por lo tanto, los resultados de Oyambre sugieren que *Braarudosphaera* y *L. minutus* son oligotróficos, prefieren climas con menor estacionalidad y menor aporte de aguas continentales.

Manifestación climática de los ciclos orbitales de mayor escala

La tendencia de los nanofósiles calcáreos en las alternancias caliza-marga se repite también a una escala mayor. Se ha observado que existen cuatro intervalos con tendencias distintas para la mayoría de los taxones. Los intervalos 64-72 m y 85-93.5 m se caracterizan por una mayor abundancia de nanofósiles calcáreos autóctonos, retrabajados, reticulofenéstidos, *Coccolithus*, *Chiasmolithus*, taxones cercanos al continente minoritarios, *Sphenolithus* y *Discoaster*. En cambio, *Z. bijugatus*, *Braarudosphaera* y *L. minutus* disminuyen. Es el mismo patrón que en los niveles de margas. Sin embargo, ocurre justo lo contrario en los intervalos 72-85 m y 93.5-108.2

m. Según el análisis cicloestratigráfico de la sección, se pueden diferenciar ciclos de excentricidad de 400 ka: las mayores amplitudes de los máximos de excentricidad de 100 ka ocurren en los metros 69, 89 y 101, estando otro cortado por la falla en el metro 79, por lo que parece que en el afloramiento puede observarse un patrón de ciclicidad de los ciclos de excentricidad. El intervalo 64-72 m tiene en medio el máximo de excentricidad del metro 69, y el intervalo 85-93.5 el máximo del metro 89. En cambio, los intervalos 72-85 m y el posterior a 93.5 m corresponden a las amplitudes mínimas de ciclos de excentricidad de 100 ka (Fig. 6.5 y 6.15). Bajo la situación de menor amplitud de los ciclos orbitales, la abundancia total de nanofósiles calcáreos autóctonos disminuye, y los oligotróficos *Z. bijugatus*, *Braarudosphaera* y *L. minutus* aumentan, a expensas de los demás taxones. Además, hay que indicar que el mayor incremento de *Discoaster*, *Braarudosphaera* y *Zygrhablithus* se da en el intervalo 80-85 m, donde las calizas son más pronunciadas, y la mayor presencia de CaCO₃ también es indicador de un ambiente de menor aporte continental. Según esta interpretación, debería localizarse un intervalo de ciclo hidrológico más intenso entorno al metro 101, pero los máximos de amplitud no son tan pronunciados en este intervalo (Fig. 6.5 y 6.15). En definitiva, en Oyambre se demuestra que los nanofósiles calcáreos responden a los cambios en la estacionalidad y la intensidad del ciclo hidrológico provocados por ciclos astronómicos.

Consecuencias del evento C19r

El evento C19r ocurrió durante un máximo de excentricidad, el más prominente de toda la sección. Las asociaciones de nanofósiles calcáreos siguen las tendencias generales iniciadas en depósitos más antiguos, pero algunos de los taxones muestran valores anómalos. Los más claros son el aumento brusco en la abundancia de *R. minuta* y las disminuciones bruscas de *Z. bijugatus* y *Braarudosphaera* spp. La abundancia total de nanofósiles autóctonos y retrabajados muestra también aumentos considerables, y es el único intervalo en el que los oligotróficos *Sphenolithus* disminuyen. Todo ello sugiere condiciones eutróficas extremas en las que los géneros oportunistas o cosmopolitas proliferan considerablemente y los oligotróficos se restringen. La interpretación es, por tanto, similar a la de los eventos de Gorrondatxe y Barinatxe: una intensificación en el ciclo hidrológico que provoca mayores precipitaciones, mayor descarga continental hacia los océanos y mayor contenido en nutrientes. Esta interpretación viene respaldada por la disminución en la cantidad de calcita y por el incremento en cuarzo y minerales de arcilla provenientes del continente, así como por el

incremento en foraminíferos infaunales. La gran diferencia con respecto a las otras secciones es que en Oyambre los cambios paleoambientales generales pueden justificarse como consecuencia de ciclos orbitales, sin necesidad de invocar eventos extraordinarios. Cabe resaltar, sin embargo, que los picos pronunciados de los taxones de nanofósiles calcáreos que se indican a continuación resultan claramente anómalos, por lo que el evento C19r pudo ser algo más que la mera consecuencia de una alta estacionalidad durante un máximo de excentricidad.

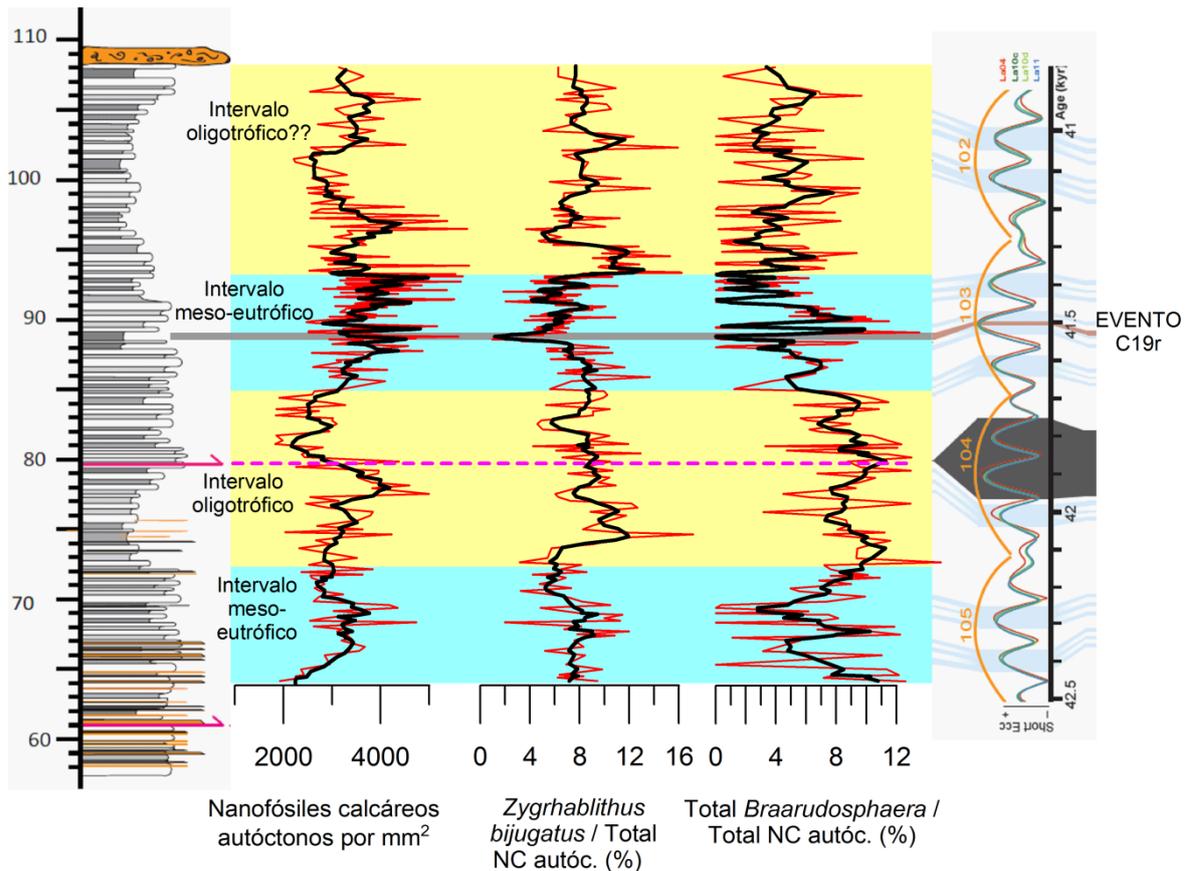


Fig. 6.15. Posibles intervalos de diferente intensidad del ciclo hidrológico deducidos a partir de distintos parámetros de nanofósiles calcáreos y de las amplitudes del modelo astronómico de Laskar (2004, 2011). Un intervalo de menor intensidad del ciclo hidrológico conlleva un intervalo oligotrófico. Probablemente la falla del metro 79.8 haya suprimido un intervalo meso-eutrófico. El último intervalo oligotrófico es incierto, y es posible que haya más subdivisiones dentro de este intervalo.

Peculiaridades en el comportamiento de algunos taxones

Discoaster, género indicador de alta temperatura y oligotrofia (ver capítulo II), registra disminuciones considerables de abundancia en los eventos de Barinatxe y Gorrondatxe, pero no muestra ningún cambio destacable en Oyambre. No obstante, el incremento en contenido de nutrientes durante el evento C19r de Oyambre está justificado por otros taxones. Por lo tanto, parece que las especies de *Discoaster* presentes en la sección de Oyambre eran más tolerantes a los cambios ambientales. Un dato interesante es el aumento brusco de las especies en forma de estrella de *Discoaster* durante el evento C19r, casi todos pertenecientes a la especie *D. nodifer*. Esto podría sugerir que esta especie se adapta mejor a ambientes de mayor descarga continental, si bien no existen evidencias al respecto en publicaciones anteriores. No obstante, un aumento en *D. nodifer* podría ser la razón por la que el total del género *Discoaster* no haya disminuido en proporción al resto de taxones.

En cuanto a *Sphenolithus*, la abundancia de la especie *S. spiniger* aumenta considerablemente en el evento C19r, mientras que la abundancia total de *Sphenolithus* disminuye. Esto indica que la otra especie dominante, *S. moriformis*, disminuye de forma importante en el evento. En Barinatxe ocurre algo similar. Allí se constata un aumento en la abundancia de la especie *S. editus* durante el evento CIE_{19-23 m}, al mismo tiempo que disminuye el total de *Sphenolithus* debido a la caída en la abundancia de *S. moriformis*. Todo esto sugiere que *S. moriformis* es una especie que no se adapta a las condiciones de ciclo hidrológico intenso.

Por otra parte, en el evento C21r-H6 de Gorrondatxe la abundancia del morfotipo de amplia área central de *R. dictyoda* aumentaba considerablemente, mientras que en el evento C19r de Oyambre no se produce ningún cambio significativo. Una interpretación lógica podría ser que el morfotipo de área central restringida llegó a adaptarse mejor a las condiciones hipertermales a finales del Luteciense que al inicio del mismo. Podría decirse lo contrario de *Coccolithus formosus*, una especie cuya abundancia relativa respecto a *C. pelagicus* aumentaba en las recuperaciones de los eventos de Barinatxe y Gorrondatxe pero disminuye en el de Oyambre.

Finalmente, varios taxones muestran picos inusuales en el intervalo del evento C19r. Las abundancias de *Coccolithus* <5µm, *Clausicoccus* spp., *Cruciplacolithus* spp., *Umbilicosphaera bramlettei* y *Blackites* spp. muestran aumentos bruscos. Los dos

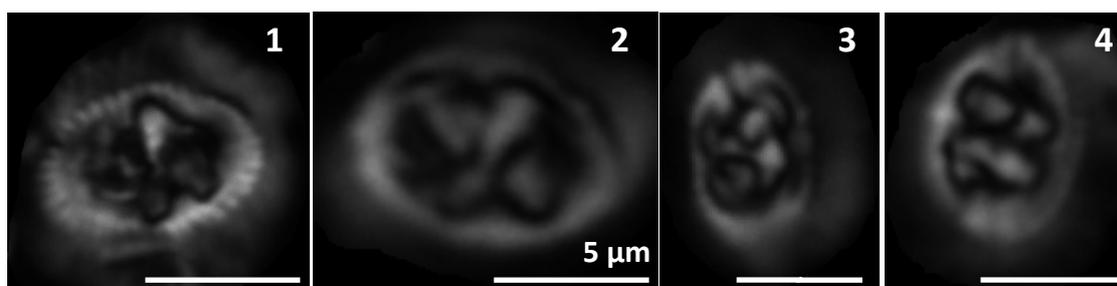
últimos lo hacían también en el CIE_{19-23 m} de Barinatxe. A la vista las semejanzas en el comportamiento de todos estos taxones en Oyambre, quizá podrían ser catalogados como taxones adaptables a condiciones hipertermales. En cambio, *Helicosphaera compacta* es más abundante en épocas de menor aporte continental, por lo que puede ser considerado un taxón oligotrófico. Por último, *U. henrikseniae* solo abunda entre los metros 80 y 86, lo cual podría servir para la bioestratigrafía de futuras investigaciones.

6.9. ANÁLISIS DE IMÁGENES

6.9.1. OBTENCIÓN DE DATOS

Para el análisis de imagen se han empleado 124 muestras, poco menos de la mitad que se han usado para el análisis de las asociaciones, seleccionadas una vez se conocían los intervalos estratigráficos más significativos. Hasta el metro 86 se tomó una muestra cada dos margas, y una muestra cada dos calizas, y así el espaciado fue de 50 cm. El espaciado disminuyó a 3 muestras por estrato entre 86 y 88.5 m (15 cm) y a 5 por estrato entre 88.5 y 90 m (10 cm), después aumentó a 3 muestras por estrato entre 90 y 94 m (15 cm) y en el resto de la sección se volvió a tomar una muestra cada dos margas y una cada dos calizas (45 cm).

Se eligieron dos especies para el trabajo: *Reticulofenestra minuta* y *Chiasmolithus solitus* (Lámina 7). Los dos son autóctonos en Gorrondatxe y Oyambre, y en la primera sección demostraron ser útiles para el análisis de imagen. Los cálculos se hicieron con el índice masa/área. Además, se ha calculado la proporción de *C. solitus* sin barras centrales.



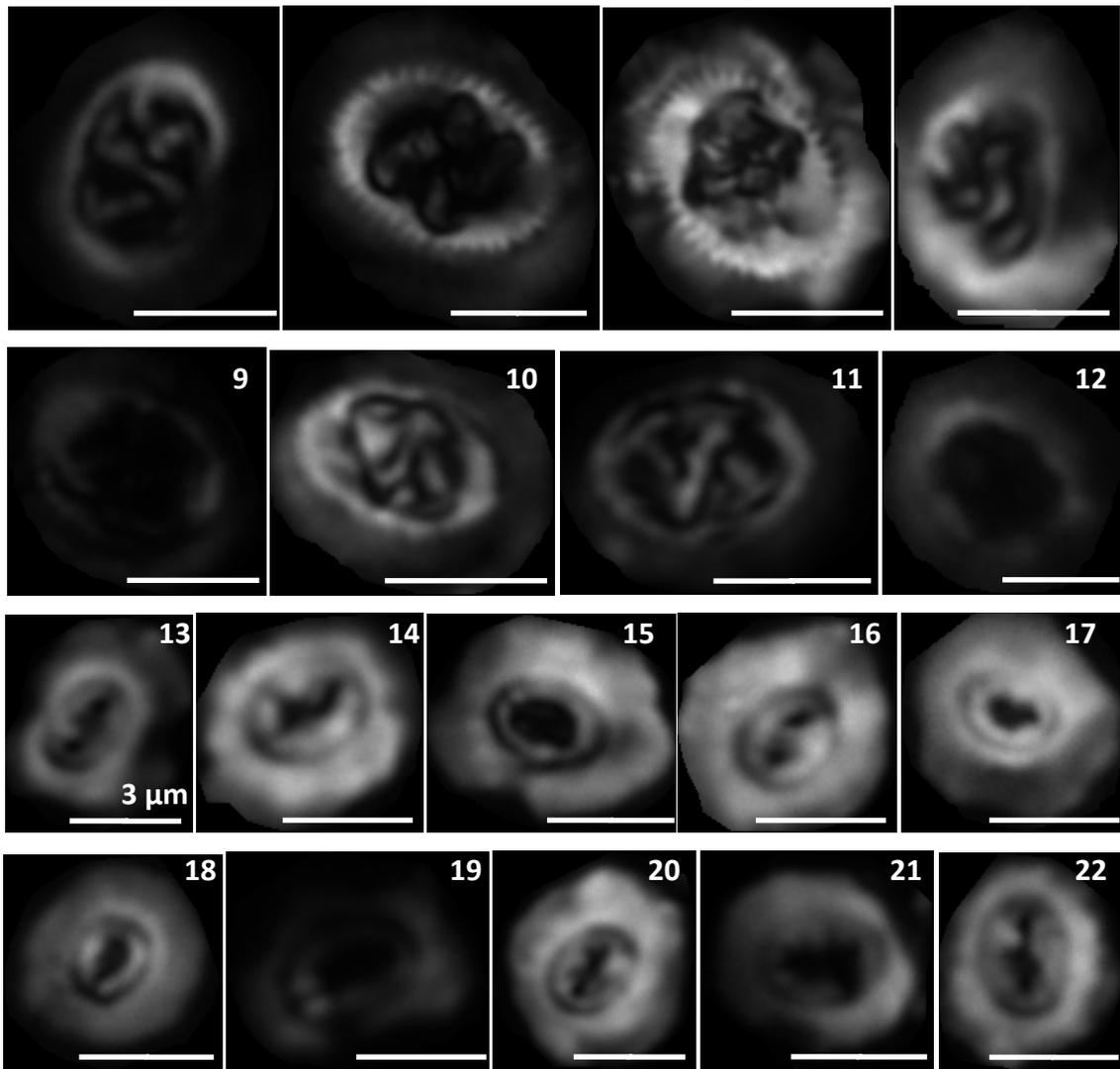


Lámina 7. Imágenes de las especies analizadas bajo polarización circular y cortadas con el software C-Calcita (Fuentes et al., 2014). La barra de escala es 5 μm para *Chiasmolithus solitus* y 3 μm para *Reticulofenestra minuta*. Se especifica la muestra y la altura a la que pertenecen, a fin de destacar las diferencias en calcificación y disolución. (1-12) *Chiasmolithus solitus*. (1) OY-LU-012, anterior a la CIE, 68.8 m. (2) OY-LU-012, 68.8 m. (3) OY-LU-048, anterior a la CIE, 81.25 m. (4) OY-LU-048, 81.25 m. (5) OY-LU-071e, intervalo de la CIE, 88.8 m. (6) OY-LU-071e, 88.8 m. (7) OY-LU-072b, inmediatamente después de la CIE, 89.32 m. (8) OY-LU-072b, 89.32 m. (9) OY-LU-081r, posterior a la CIE, 93.5 m. (10) OY-LU-081r, 93.5 m. (11) OY-LU-096, posterior a la CIE, 100.25 m. (12) BA-YP-096, 100.25 m. (13-22) *Reticulofenestra minuta*. (13) OY-LU-012, anterior a la CIE, 68.8 m. (14) OY-LU-012, 68.8 m. (15) OY-LU-048, anterior a la CIE, 81.25 m. (16) OY-LU-048, 81.25 m. (17) OY-LU-071e, intervalo de la CIE, 88.8 m. (18) OY-LU-071e, 88.8 m. (19) OY-LU-081r, posterior a la

CIE, 93.5 m. (20) OY-LU-081r, 93.5 m. (21) OY-LU-096, posterior a la CIE, 100.25 m. (22) OY-LU-096, 100.25 m.

6.9.2. RESULTADOS

Ninguno de los dos taxones analizados muestra indicios de recrecimiento calcítico. Parece que este proceso se ha concentrado selectivamente en los géneros *Discoaster*, *Braarudosphaera* y *Zygrhablithus*. En los parámetros analizados mediante el análisis de imagen no se observa ninguna tendencia cíclica que pueda relacionarse con parámetros orbitales (i.e., no hay variaciones correlacionables con los cambios litológicos margaliza de origen astronómico; Fig. 6.16). La media del índice masa/área de *R. minuta* es de $1.2 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$ en toda la sección, siendo el valor mínimo $0.99 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$ y el máximo $1.42 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$. En el intervalo anterior al evento C19r la media es de $1.26 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$, $1.11 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$ en el evento y $1.16 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$ después. La caída más brusca del índice masa/área ocurre de la última muestra antes del evento ($1.39 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$) a la primera muestra del evento ($1.05 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$).

La media del índice masa/área de *C. solitus* es $0.88 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$ en toda la sección, con un máximo de $1.04 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$ y un mínimo de $0.72 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$. Antes del evento C19r la media es de $0.89 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$, se eleva a $0.92 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$ en el evento y disminuye a $0.86 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$ después. Por tanto, no hay un pico negativo pronunciado en el evento C19r, pero es destacable que el valor máximo de la sección ocurre en la primera muestra después del evento.

En cambio, la proporción de *C. solitus* sin barras centrales sí muestra una tendencia significativa. Tanto antes como durante el evento C19r la media de *C. solitus* sin barras centrales no llega a 1%. Después del evento la media es de 3%, pero hay algunas muestras en las que la proporción llega al 10% (Fig. 6.16).

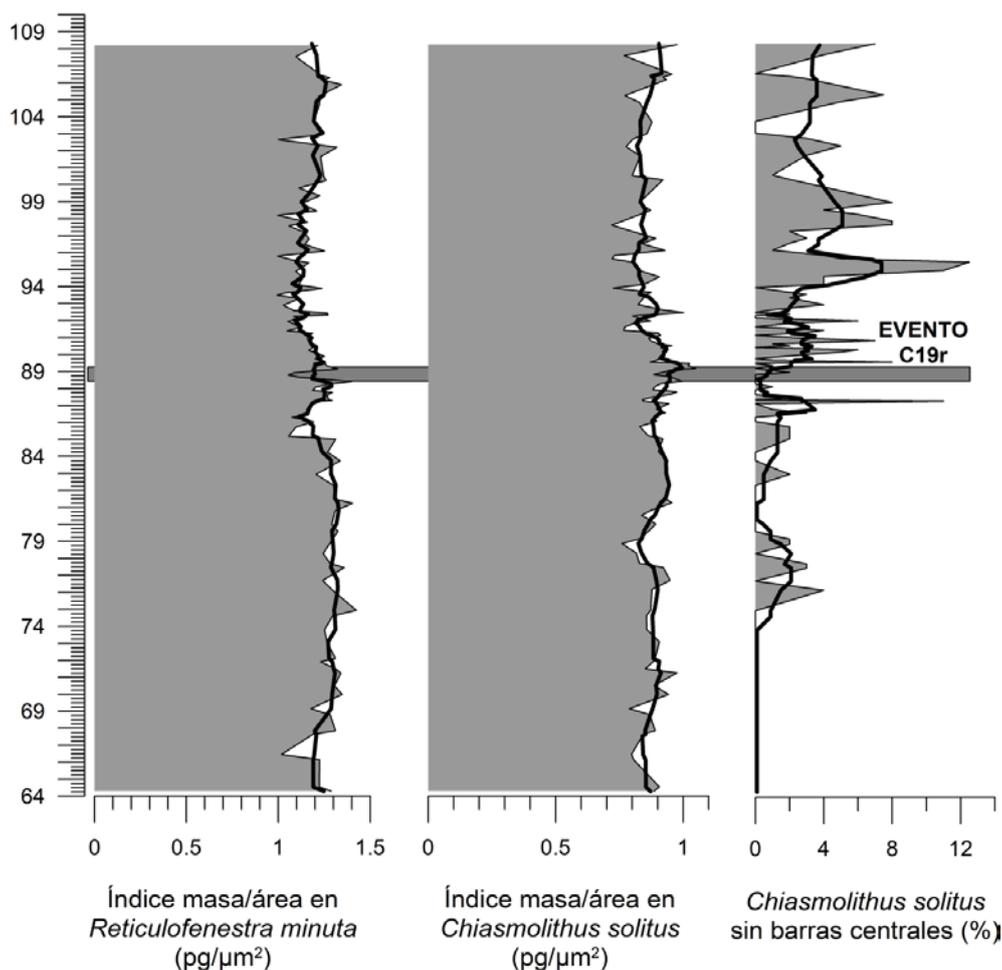


Fig. 6.16. Variaciones en los índices de masa/área en los taxones analizados en Oyambre, y el porcentaje de *Chiasmolithus solitus* sin barras centrales. La línea gruesa indica la media móvil de 5 puntos consecutivos.

6.9.3. INTERPRETACIÓN

Lo más llamativo de la sección de Oyambre es el bajo porcentaje de *C. solitus* sin barras centrales; la media más alta es del 3% después del evento C19r, similar al porcentaje de Gorrondatxe antes del evento C21r-H6. Además, el porcentaje se mantiene relativamente constante a lo largo de la sección de Oyambre. En cambio, en Barinatxe el valor de *C. solitus* sin barras centrales oscila entre 10 y 35%. Todo ello lleva a pensar que la sección de Oyambre estuvo situada permanentemente por encima de la lisoclina, al igual que Gorrondatxe antes del evento C21r-H6, mientras que Barinatxe se colocaría por debajo de la lisoclina constantemente.

Por otro lado, la media del índice masa/área de *C. solitus* es de $0.88 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$ en Oyambre, valor que equivale a la media del evento C21r-H6 de Gorrondatxe. Curiosamente, este dato podría sugerir que se producía disolución a lo largo de toda la sección de Oyambre. La aparente contradicción entre los resultados de *C. solitus* sin barras centrales y los de su índice masa/área la puede resolver *R. minuta*. La media de su índice masa/área es $0.92 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$ en la sección de Gorrondatxe y $1.2 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$ en Oyambre. Por lo tanto, el índice masa/área en Oyambre es menor que en Gorrondatxe para el caso de *C. solitus* y mayor para el caso de *R. minuta* (Fig. 6.17). Esto lleva a pensar que la tasa de calcificación de una especie puede variar a lo largo del tiempo. *R. minuta* calcificaría más en el Luteciense superior que en el inferior, mientras que *C. solitus* calcificaría menos en el Luteciense superior que en el Ypresiense y en el Luteciense inferior. Esta hipótesis mantiene que en Oyambre no se produjo disolución y que el mejor indicador para evaluar la tasa de disolución es, por tanto, el porcentaje de *C. solitus* sin barras centrales.

La sección de Oyambre se encontraba en torno a 700 m de profundidad en el intervalo analizado, mientras que Gorrondatxe y Barinatxe se situaban en torno a 1500 m. Se ha deducido que durante el evento C21r-H6 en Gorrondatxe la lisoclina ascendió hasta situarse justamente por encima de los 1500 m de profundidad, mientras que Barinatxe permaneció constantemente bajo la lisoclina. En cambio, el fondo marino de Oyambre permaneció invariablemente por encima de los 1500 m profundidad, y por consiguiente, por encima de la lisoclina. Así, si hubiera habido un ascenso de la lisoclina hasta una mayor profundidad que la de Oyambre durante el evento C19r, no habría tenido ningún efecto en Oyambre. Por otro lado, la tendencia a aumentar ligeramente la abundancia de *C. solitus* sin barras centrales y a disminuir ligeramente los índices masa/área a lo largo de la sección puede deberse a su profundización gradual (Payros et al., 2015b) y/o a la degradación de la materia orgánica, que incrementa en torno al evento C19r según los resultados de foraminíferos bentónicos y pterópodos (Intxauspe-Zubiaurre et al., 2018b).

Por último, conviene mencionar los valores máximos del índice masa/área en posiciones próximas al evento C19r, y el pequeño pico negativo de este índice en *R. minuta* durante el evento. Empezando con esto último, el valor es de $1.11 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$ (Fig. 6.16), mientras que el valor medio de la sección es de $1.20 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$. No es un dato tan relevante como para ser interpretado como una pérdida real de masa y, además, el valor

medio después del evento es también más bajo que la media, $1.16 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$. También conviene destacar la ausencia de pérdida de masa en *C. solitus*, cuando el mismo taxón era el más susceptible a la disolución en Gorrondatxe (Fig. 6.17). Por lo tanto, en lugar de una pérdida de masa, esta bajada del índice masa/área en *R. minuta* se tomará como un contraste con el punto precedente, el cual sí es mayor que la media ($1.39 \text{ pg}/\mu\text{m}^2$). Curiosamente, en *C. solitus* también ocurren picos máximos relativos en la caliza anterior y posterior al evento C19r (Fig. 6.16 y 6.17). Se observó el mismo fenómeno en el intervalo precedente al evento C21r-H6 en Gorrondatxe. Por tanto, parece que ambos eventos hipertermales vienen precedidos (y en el caso de Oyambre también sucedidos) por intervalos de mayor acumulación del CaCO_3 en nanofósiles calcáreos. Esto podría estar provocado por procesos diagenéticos, pero se ha señalado que en Oyambre el recrecimiento calcítico sobre los nanofósiles calcáreos se concentra sobre todo entre 80 y 85 m y allí, sin embargo, no asciende su índice masa/área. Por lo tanto, se podría hacer la generalización de que el aumento en el índice masa/área de los nanofósiles calcáreos en los límites de los eventos hipertermales se debe a que calcifican más inmediatamente antes de los mismos. Las causas de esta mayor calcificación pueden ser una mayor llegada de radiación solar debido a una mayor insolación o el aumento del CO_2 en el sistema. En cualquier caso, es necesario realizar estudios similares en otros eventos hipertermales para confirmar o refutar esta hipótesis.

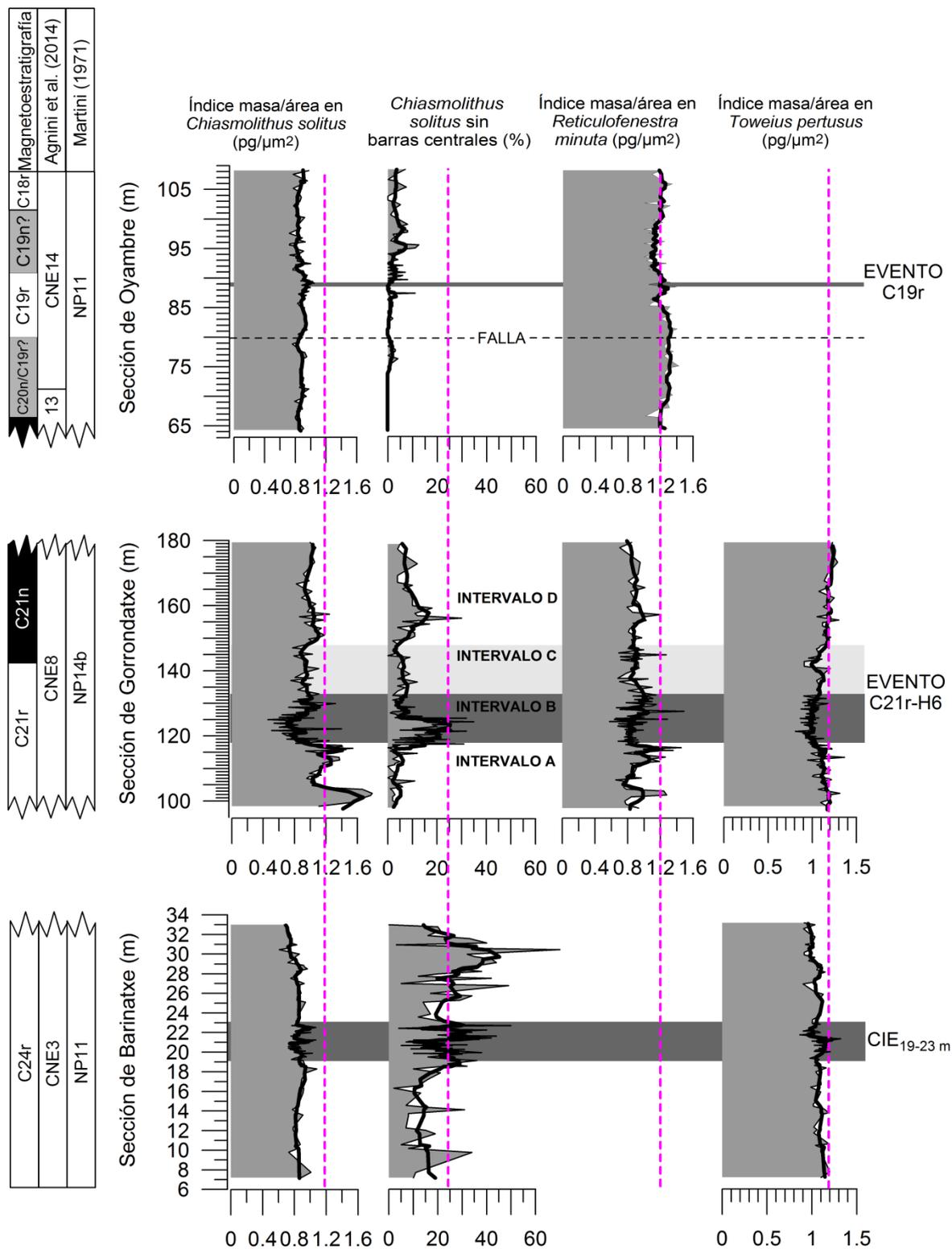


Fig. 6.17. Comparación de los índices de masa/área y la proporción de *Chiasmolithus solitus* sin barras centrales de las tres secciones analizadas. Se añade el rango temporal de cada sección (magnetoestratigrafía y bioestratigrafía de nanofósiles calcáreos). Las líneas rosas indican un valor de referencia de cada proxy para facilitar la comparación.

6.10. DISCUSIÓN GENERAL

Según la calibración astronómica del registro cicloestratigráfico y la información bioestratigráfica, la CIE identificada en Oyambre entre 88.7 y 89.1 m se correlaciona perfectamente con la posición del evento C19r definido en el ODP Site 1260 del Atlántico ecuatorial (Edgar et al., 2007; Westerhold & Röhl, 2013), también identificado como LLTM en los Sites 702 y 1263 del Atlántico sur (Westerhold et al., 2018). Se ha demostrado con resultados de mineralogía, nanofósiles calcáreos y foraminíferos bentónicos que el evento causó una perturbación medioambiental en golfo marino pirenaico. Por lo tanto, Oyambre constituye el primer, y hasta la fecha único, lugar disponible para el análisis del evento C19r en afloramiento, a pesar de que su posible ubicación en la sección Contessa de Italia también fue sugerida (Westerhold & Röhl, 2013).

¿El evento C19r es un hipertermal?

El evento C19r de Oyambre cumple las características típicas de los depósitos de eventos hipertermales en ambientes marinos profundos: excursiones cortas y rápidas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$, acompañadas de una disminución en el contenido en carbonato (Dickens et al., 1995; Zachos et al., 2004, 2008; Zeebe, 2013). También se asocia a un máximo de excentricidad, como ocurre con otros eventos hipertermales del Eoceno inferior (Dickens et al., 1997; Westerhold et al., 2007; Galeotti et al., 2010; Lunt et al., 2012). Además, la interpretación ambiental realizada en Oyambre coincide con la de otros eventos registrados en secciones epicontinentales: aumento de las precipitaciones y la descarga continental, provocando cambios en las asociaciones de los microorganismos marinos.

Westerhold & Röhl (2013) postularon que el evento C19r coincidió con la mayor tasas de insolación de los últimos 45 Ma, la cual provocó cambios en la ventilación de los océanos. Esto condujo a una liberación de entre 600 y 1000 Pg de carbono orgánico pobre en ^{13}C al sistema océano-atmósfera, antes disuelto en el fondo oceánico, y el consiguiente incremento de 2°C en el fondo oceánico (Westerhold & Röhl, 2013; Westerhold et al., 2018). Desafortunadamente, en Oyambre no puede demostrarse un ascenso de temperatura vinculado a la mayor tasas de insolación, puesto que los valores

del $\delta^{18}\text{O}$ han sufrido alteración diagenética (Martínez-Braceras et al., 2017; Intxauspe-Zubiaurre et al., 2018b). Los nanofósiles calcáreos potencialmente indicadores de paleotemperatura tampoco resultan de utilidad, puesto que responden principalmente a los cambios en nutrientes y la llegada del aporte continental.

Una diferencia significativa de Oyambre con respecto al ODP Site 1260 es que en este último Edgar et al. (2007) atribuyeron la reducción del contenido en calcita a un ascenso de la lisoclina hasta 2500-3000 m, mientras que en Oyambre no se observa ninguna disolución salvo la que muestran los foraminíferos plantónicos debido a la degradación de la materia orgánica. Esto se debe a que la zona de Oyambre, situada a unos 700 m de profundidad, permaneció permanentemente por encima de la lisoclina. La disminución en el contenido en calcita en Oyambre se relaciona con la dilución del sedimento por un incremento en el aporte de material terrígeno.

Existe una similitud en cuanto la magnitud de la CIE en las diferentes localidades donde ha sido estudiado el evento C19r. La excursión del $\delta^{13}\text{C}$ en roca total fue de 0.86‰ en el ODP Site 1260, en relación a la liberación de carbono orgánico pobre en ^{13}C (Edgar et al., 2007; Westerhold & Röhl, 2013; Westerhold et al., 2018). En Oyambre la CIE es de 0.85‰ y en el Site 702 de 0.55‰ (Westerhold et al., 2018). Estas diferencias pueden deberse a la distinta localización paleogeográfica de cada sección, algo que ya se ha constatado en otros eventos hipertermales (e.g., Stap et al., 2010; Lei et al., 2016; Galeotti et al., 2017). También es posible que el registro haya sido afectado localmente por otros procesos, como la llegada de cuñas hipopícnicas de agua dulce rica en nutrientes que alteraron la composición isotópica de las aguas superficiales (Hüneke & Henrich, 2011; Hoefs, 2015).

En definitiva, los resultados de Oyambre por sí mismos no demuestran que el evento C19r fuera un evento hipertermal caracterizado por un efecto invernadero intenso y un fuerte calentamiento global, puesto que los resultados obtenidos pueden ser explicados aduciendo simplemente la insolación excepcional durante un máximo de excentricidad (Intxauspe-Zubiaurre et al., 2018b). Sin embargo, los resultados de los ODP Sites 702, 1260 y 1263 sí muestran características típicas de un evento hipertermal. Por tanto, los resultados de Oyambre son complementarios a ese escenario hipertermal, poniendo de manifiesto la importancia de la correlación de registros derivados de distintos contextos paleogeográficos.

Duración del evento

Según la calibración astronómica del registro del ODP Site 1260, Westerhold & Röhl (2013) sugirieron una posible duración de 40-50 ka para el evento C19r, si bien reconocieron la existencia de ciertos problemas con la identificación de los ciclos de precesión. Posteriormente, los resultados de los Sites 702 y 1263 indicaron que el pico de descenso del $\delta^{13}\text{C}$ duró tan solo 3-6 ka y el periodo de emisiones de C orgánico 10-13 ka, explicando la aparente mayor duración del evento en el ODP Site 1260 en base a procesos de disolución del carbonato (Westerhold et al., 2018). En Oyambre se estimó una tasa de sedimentación de 3.69 cm/ka para el ciclo de excentricidad corta nº 15, que incluye al evento C19r (Fig. 6.5). Por lo tanto, los 40 cm correspondientes a la CIE suponen una duración de 11 ka. Alternativamente, cabe considerar que un estrato de marga corresponde a 10.5 ka (la mitad de un ciclo de precesión de 21 ka) y dado que la CIE abarca 2/3 de una capa de marga, se puede deducir una duración de 7 ka (Intxauspe-Zubiaurre et al., 2018b). La validez de esta deducción se fundamenta en que Oyambre se situaba a unos 35°N de paleolatitud en el Eoceno, prácticamente en el límite entre la franja latitudinal cálida-árida y la franja templada-húmeda. Este límite oscilaba al Norte y al Sur según el comportamiento del ecuador calórico a lo largo de un ciclo de precesión (Berger, 1978; De Boer, 1991; De Boer & Smith, 1994), de modo que la zona de Oyambre se veía más o menos afectada por cada franja durante intervalos de tiempo similares. En consecuencia, los resultados de Oyambre indican que la duración del evento C19r fue de 7-11 ka, una duración que se asemeja a la del LLTM en los ODP Sites 702 y 1263 (Westerhold et al., 2018). Por lo tanto, el evento C19r fue más corto que el resto de los eventos hipertermales del Eoceno (Sexton et al., 2011; Payros et al., 2012; Kirtland-Turner et al., 2014; Littler et al., 2014; Laurentano et al., 2016; Westerhold et al., 2017).

*CAPÍTULO VII:
CONCLUSIONES*

El trabajo de esta tesis doctoral ha consistido en caracterizar mediante nanofósiles calcáreos de tres secciones de la cuenca Vasco-Cantábrica los cambios paleoambientes producidos por tres posibles eventos hipertermales del Eoceno: (i) el evento CIE_{19-23m} (~54 Ma, Eoceno inferior) registrado en la sección de Barinatxe; (ii) el evento C21r-H6 (~47.4 Ma, principios del Eoceno medio) expuesto en Gorrondatxe; y (iii) el evento C19r (~41.5 Ma, mediados del Eoceno medio) de la sección de Oyambre. Para su caracterización con nanofósiles calcáreos se han empleado dos técnicas principales: por un lado, con el recuento de taxones y grupos característicos de las asociaciones de nanofósiles calcáreos se ha tratado de realizar reconstrucciones paleoecológicas; por otro lado, mediante el análisis de imagen se han evaluado los cambios en el contenido de CaCO₃ de los cocolitos.

Los géneros cercanos al continente, como *Braarudosphaera* y *Lanternithus*, superan el 5% en Oyambre pero no llegan al 0.5% en Barinatxe y Gorrondatxe, demostrando que Oyambre se encontraba mucho más cerca del continente. Además, en Oyambre la proporción de los nanofósiles re TRABAJADOS es inferior al 2%, mientras que ronda entre 15 y 20% en las otras dos secciones, que presentan un contenido más alto en turbiditas. Ello confirma interpretaciones paleoambientales previas de que Oyambre se encontraba en la parte superior del talud o en la parte distal de la plataforma, a unos 700 m de profundidad, mientras que Barinatxe y Gorrondatxe se encontraban en el fondo de la cuenca, a unos 1500 m de profundidad. Entre estas dos últimas secciones, los procesos de recrecimiento calcítico y disolución de nanofósiles fueron más acusados en Barinatxe, los nanofósiles calcáreos re TRABAJADOS eran más abundantes en Gorrondatxe, y las calizas hemipelágicas eran más abundantes en Barinatxe. Todo ello sugiere que Barinatxe se encontraba más lejos del continente y probablemente a una profundidad algo mayor. Esta hipótesis se sostiene con la cantidad total de nanofósiles calcáreos autóctonos, que suelen ser menos abundantes en océano abierto (Winter & Siesser, 1994): en Oyambre la cantidad es mayor que en Gorrondatxe, donde a su vez es mayor que en Barinatxe.

1) Reconstrucción paleoecológica de los eventos hipertermales analizados

Las características paleoambientales cambiaron de manera similar durante las tres perturbaciones climáticas analizadas. Para empezar, un corto intervalo seco y cálido precedió a cada uno de los eventos. Durante ese intervalo se produjo un incremento

general del contenido en CaCO_3 en el sedimento, valores más positivos que la media en el $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{18}\text{O}$ del sedimento, aumento en la abundancia de especies de nanofósiles calcáreos de condiciones cálidas y oligotróficas, y mayor contenido en CaCO_3 en los cocolitos. Este intervalo podría corresponder a un ascenso inicial de la temperatura de los océanos, quizá en relación a variaciones en la tasa de insolación, que provocó la posterior liberación de gases de efecto invernadero, dando así comienzo al evento hipertermal.

Después de la fase inicial, las características ambientales cambiaron significativamente durante el resto del evento. En cuanto al registro geoquímico y mineralógico, el $\delta^{13}\text{C}$, el $\delta^{18}\text{O}$ y el contenido en CaCO_3 muestran bajadas bruscas, mientras que los minerales de arcilla aumentan. Estas variaciones se asocian a la liberación de gases ricos en ^{12}C al sistema océano-atmósfera, la intensificación del efecto invernadero, la subida de temperatura global y la aceleración del ciclo hidrológico, provocando el aumento de la descarga fluvial y el transporte de material continental hacia los océanos. En cuanto a los nanofósiles calcáreos, se observa una disminución en la abundancia de los taxones cálidos y oligotróficos (*Discoaster*, *Sphenolithus* y *Zygrhablithus*), y un ascenso de los taxones meso-eutróficos (e.g. *Reticulofenestra*, *Coccolithus* y *Chiasmolithus*) y epicontinentales (*Pontosphaera*, *Helicosphaera* y *Braarudosphaera*). Esto sugiere un aumento en el contenido en nutrientes de las aguas, al mismo tiempo que disminuye la salinidad de las aguas superficiales. Todo ello indica que en contextos de margen continental el factor determinante para los cambios en las asociaciones de nanofósiles calcáreos durante eventos hipertermales es la llegada del aporte continental, y no la temperatura. Se ha podido deducir que bajo condiciones de mayor aporte de nutrientes continentales, la productividad de los cocolitóforos aumentó. Sin embargo, no es posible calcular con certeza en qué medida aumentó la cantidad total de nanofósiles calcáreos autóctonos durante los eventos hipertermales, ya que el sedimento terrígeno también es más abundante y diluye la concentración de los nanofósiles calcáreos. La cantidad de nanofósiles retrabajados aumenta también en los tres eventos, respaldando una mayor descarga continental.

Los resultados obtenidos coinciden con previos modelos de un incremento en la descarga fluvial a los océanos: a lo largo de los eventos hipertermales se aportan cationes como el K^+ o el Ca^{2+} a los océanos, los cuales aumentan la alcalinidad de las

aguas. Como consecuencia, la concentración del CO₂ en el agua disminuye gradualmente, retornando a las condiciones anteriores al hipertermal.

2) Afinidades paleoecológicas de algunos taxones

Se han observado tendencias interesantes de algunos taxones a lo largo del registro de los eventos hipertermales analizados:

- ❖ Se han observado dos morfotipos de *Reticulofenestra dictyoda*: uno con área central restringida (incluido dentro del género *Dictyococcites* por varios autores, e.g. Fornaciari et al., 2010) y otro con área central amplia. La abundancia del morfotipo de área central amplia aumenta considerablemente durante el evento C21r-H6 de Gorrondatxe, pero no en el evento C19r de Oyambre, por lo que se considera que la amplia área central pudo ser una adaptación de la especie a condiciones ambientales características del evento C21r-H6. El género no existía en la época de Barinatxe
- ❖ *Toweius callosus* es una especie de *Toweius* con una amplia área central, y su abundancia aumenta considerablemente en proporción a *T. pertusus* en el evento CIE_{19-23m}, dando a entender que las formas de amplia área central parecen adaptarse mejor a perturbaciones ambientales.
- ❖ La abundancia de *C. formosus* aumenta en proporción a *C. pelagicus* en las recuperaciones de los eventos de Barinatxe y Gorrondatxe. Pudiera ser que *C. formosus* presentara cierta afinidad por condiciones cálidas y secas, acomodándose mejor al efecto rebote que sufre el ecosistema después de una perturbación ambiental. En Oyambre la proporción de *C. pelagicus* disminuye tras el evento C19r. Con toda probabilidad, esta peculiaridad se relaciona con la prolongación de condiciones húmedas tras este evento hipertermal.
- ❖ *Braarudosphaera* y *Lanternithus* son mucho más abundantes en Oyambre que en las otras dos secciones y esto sugiere que son taxones más cercanos al continente. Ambos taxones son más abundantes en los niveles de caliza que en los de marga, indicando su afinidad por climas secos y oligotróficos con mayor salinidad.
- ❖ La abundancia de otros taxones cercanos al continente, entre los cuales destacan *Pontosphaera* y *Helicosphaera*, aumenta durante los eventos registrados en secciones de cuenca profunda, ya que una mayor llegada de aporte fluvial

provoca que cuñas hipopícnicas de agua menos salada se adentren hacia el océano.

- ❖ La abundancia de *Sphenolithus moriformis* disminuye notablemente durante los eventos hipertermales, por lo tanto es un claro indicador de clima seco y oligotrófico.
- ❖ *Discoaster binodosus* parece estar peor adaptado a eventos medioambientales que los *Discoaster* en forma de roseta, dada su considerable disminución durante el evento CIE_{19-23m}. En cambio, *D. nodifer* parece prosperar en condiciones hipertermales, visto el aumento de su abundancia durante el evento C19r de Oyambre.
- ❖ *Umbilicosphaera bramlettei*, *Coccolithus* <5 μm, *Clausicoccus* spp., *Blackites* spp., *Lophodolithus* spp. y *Cruciplacolithus* spp. presentan incrementos de abundancia considerables durante uno o varios de los eventos estudiados, por lo que pueden ser considerados taxones afines a las condiciones hipertermales, sea por la temperatura, las condiciones meso-eutróficas, la turbiedad de las aguas o la baja salinidad. Al contrario, *Helicosphaera compacta* disminuye en épocas de mayor estacionalidad, por lo que se interpreta como un taxón cálido y oligotrófico.
- ❖ *Umbilicosphaera henrikseniae* solo abunda entre los metros 80 y 85 de Oyambre, aproximadamente 400 ka antes del evento C19r, por lo que este resultado podría utilizarse para la bioestratigrafía de esa época.

3) Cambios en el contenido del CaCO₃

Parte de la tesis doctoral se ha centrado en el análisis de imagen, que ha permitido reconocer la evolución del contenido en CaCO₃ de algunas especies de nanofósiles calcáreos durante eventos hipertermales. Durante el evento C21r-H6 de la sección de Gorrondatxe el índice masa/área de *Chiasmolithus solitus* disminuyó un 66%, y los individuos que perdieron las barras centrales aumentaron de una media del 3% a una media del 12% con valores de hasta 35%. Además, los índices masa/área de *Reticulofenestra minuta* y *Toweius pertusus* mostraron la misma tendencia. Esto sugiere la intervención de procesos de disolución en el fondo oceánico durante el evento C21r-H6. La disolución estuvo asociada a la parada o el debilitamiento del *downwelling* del océano del Sur, que produjo una estratificación de las aguas y un ascenso del CCD y la lisoclina global en respuesta a que el pCO₂ del agua aumentó. De hecho, se considera

que la lisoclina se situó a una profundidad menor que los 1500 m a la que se encontraba Gorrondatxe, provocando la disolución parcial en los nanofósiles calcáreos.

En la sección de Barinatxe apenas se observan cambios en el contenido en CaCO_3 de los nanofósiles calcáreos. Sin embargo, es destacable que los valores absolutos del índice masa/área de *C. solitus* y *T. pertusus* se asemejan a aquellos del intervalo correspondiente al evento C21r-H6 de Gorrondatxe; además, la proporción de *C. solitus* sin barras centrales supera continuamente el 14%. Con esto se concluye que Barinatxe se situaba permanentemente bajo la lisoclina.

En Oyambre la proporción de individuos de *C. solitus* sin barras centrales no llega al 3%, lo que sugiere que la zona se encontraba constantemente por encima de la lisoclina, en consonancia con la paleoprofundidad estimada de 700 m. No obstante, el índice de masa/área de *C. solitus* es equivalente al del evento C21r-H6 de Gorrondatxe. Al contrario, los valores de *R. minuta* son superiores a los de Gorrondatxe. Cabe deducir de todo ello que *C. solitus* tendió a calcificar menos hacia mediados del Eoceno medio.

4) Oscilaciones climáticas regulares

Oyambre es la única de las tres secciones donde está bien definido el registro de los ciclos astronómicos. Los ciclos de rango más pequeño, de precesión de los equinoccios, se manifiestan como alternancias regulares de niveles de margas y calizas. En las margas, se observa una mayor abundancia en nanofósiles calcáreos autóctonos y retrabajados, así como en taxones meso-eutróficos, mientras que desciende la abundancia de algunos taxones oligotróficos. Estos resultados, junto a la disminución del contenido en CaCO_3 y el aumento en minerales de arcilla, sugieren que durante los intervalos en los que se acumulaban las margas el ciclo hidrológico se intensificaba y el aporte continental era mayor, aumentando la productividad de los cocolitóforos probablemente en relación con épocas con estacionalidad mayor. Durante los intervalos de formación de las calizas la situación era justo la contraria. Se observan alternancias similares también a mayor escala, en relación a ciclos de excentricidad de 400 ka, manifestados en el afloramiento en forma de intervalos más calcáreos correspondientes a periodos de condiciones secas y oligotróficas, e intervalos más margosos correspondientes a periodos de clima húmedo.

AGRADECIMIENTOS

Antes de dar fin a la redacción de la tesis doctoral, el autor quisiera destacar la labor realizada por los directores. Han prestado una excelente dedicación y ofrecido todo conocimiento, medios e información que se les ha sido solicitado para facilitar la labor de investigación. No ha pasado desapercibido de sus ojos ni el más mínimo detalle y han marcado las pautas para poder presentar un trabajo de calidad.

Para llevar a cabo este doctorado ha sido imprescindible la colaboración de Euskal Herriko Unibertsitatea, Universidad de Salamanca, departamento de Estratigrafía y Paleontología, escuela de Máster y Doctorado y el programa de doctorado. Además, se quiere agradecer la financiación de la UPV/EHU por la beca predoctoral, al Gobierno Vasco por el proyecto IT-930-16 y al Gobierno de España por el proyecto CGL2015-65404-R (MINECO/FEDER, EU).

Mi máxima gratitud a los miembros, al microscopio y a las paredes del departamento de Estratigrafía y Paleontología de la EHU/UPV, por la ayuda prestada y por su paciencia, respectivamente. A su vez, mil y una gracias a los miembros del Grupo de Geociencias Oceánicas de la Universidad de Salamanca por todo lo que me han enseñado tanto en el departamento como fuera de él. Un fuerte abrazo también a todos los sapos de la familia. Por otro lado, mi máximo agradecimiento y el más sentido pésame a los pobres miembros del tribunal que hayan tenido que leer esta tesis.

No es una labor sencilla el empezar y terminar un doctorado y me gustaría tener un detalle con todos los que han sufrido mis casquetas y cansancios a lo largo de este camino, empezando con los de casa y con la kuadrilla más xelebre del mundo, con la esperanza de que no sea demasiado tarde. Un fuerte abrazo también a mis abuelos y abuelas. Aparte de su apoyo, me han servido mucho para despejar las imágenes de losocolitos de la cabeza todas las salsas en las que me he metido en el pueblo de Zarautz, y me gustaría agradecerles a todos los siguientes por hacerlo posible: asteazkenetako gitarra taldea, Alproja antzerki taldea, Azken Portuko komisiyua, Arrano elkarteko kideak, Ikastolako jendea, euskaltzaleak, saltserak, people that I met travelling... pero sobre todo, a todos los que trabajan por el pueblo y por los derechos humanos.

BIBLIOGRAFÍA

Ordenados alfabéticamente según el primer autor. En caso de múltiples referencias con el mismo primer autor, ordenados según el año de publicación. Añadir <https://doi.org/> antes de los DOIs citados si se requiere buscar esa información.

- Abels, H.A., Laurentano, V., Van Yperen, A.E., Hopman, T., Zachos, J.C., Lourens, L.J., Gingerich, P.D., Bowen, G.J., 2016. Environmental impact and magnitude of paleosol carbonate carbon isotope excursions marking five early Eocene hyperthermals in the Bighorn Basin, Wyoming. *Climate of the Past*, 12, 1151-1163. DOI: 10.5194/cp-12-1151-2016
- Adelseck Jr., C.G., Geehan, G.W., Roth, P.H. 1973. Experimental evidence for the selective dissolution and overgrowth of calcareous nannofossils during diagenesis. *Geological Society of America Bulletin*, 84, 2755-2762. DOI: 10.1130/0016-7606(1973)84<2755:EEFTSD>2.0.CO;2
- Agnini, C., Muttoni, G., Kent, D.V., Rio, D., 2006. Eocene biostratigraphy and magnetic stratigraphy from Possagno, Italy: The calcareous nannofossil response to climate variability. *Earth and Planetary Science Letters*, 241, 815-830. DOI: 10.1016/j.epsl.2005.11.005
- Agnini, C., Fornaciari, E., Rio, D., Tateo, F., Backman, J., Giusberti, L., 2007. Responses of calcareous nannofossil assemblages, mineralogy and geochemistry to the environmental perturbations across the Paleocene/Eocene boundary in the Venetian Pre-Alps. *Marine Micropaleontology*, 63, 19-38. DOI: 10.1016/j.marmicro.2006.10.002
- Agnini, C., Macrì, P., Backman, J., Brinkhuis, H., Fornaciari, E., Giusberti, L., Luciani, V., Rio, D., Sluijs, A., Speranza, F., 2009. An early Eocene carbon cycle perturbation at ~52.5 Ma in the Southern Alps: Chronology and biotic response. *Paleoceanography*, 24, 2209-2222. DOI: 10.1029/2008PA001649
- Agnini, C., Fornaciari, E., Raffi, I., Catanzariti, R., Pälike, H., Backman, J., Rio, D., 2014. Biozonation and biochronology of Paleogene calcareous nannofossils from low and middle latitudes. *Newsletters on Stratigraphy*, 47 (2), 131-181. DOI: 10.1127/0078-0421/2014/0042
- Agnini, C., Spofforth, D.J.A., Dickens, G.R., Rio, D., Pälike, H., Backman, J., Muttoni, G., Dallanave, E., 2015. Stable isotope and calcareous nannofossil assemblage

records for the Cicogna section: toward a detailed template of late Paleocene and early Eocene global carbon cycle and nannoplankton evolution. *Climate of the Past Discussions*, 11, 4329-4389. DOI: 10.5194/cp-12-883-2016

Agnini, C., de Bernardi, B., Erba, E., 2017. Volume and carbonate production estimates of early Palaeogene calcareous nannofossils. *Lethaia*, 50 (1), 58-68. DOI: 10.1111/let.12176

Alegret, L., Ortiz, S., Arenillas, I., Molina, E., 2010. What happens when the ocean is overheated? The foraminiferal response across the Paleocene–Eocene Thermal Maximum at the Alamedilla section (Spain). *Geological Society of America Bulletin*, 122 (9-10), 1616-1624. DOI: 10.1130/B30055.1

Alexander, K., Meissner, K.J., Bralower, T.J., 2015. Sudden spreading of corrosive bottom water during the Palaeocene-Eocene Thermal Maximum. *Nature Geoscience*, 8, 458-462. DOI: 10.1038/ngeo2430

Alonso-Zarza, A.M., Armenteros, I., Braga, J.C., Muñoz, A., Pujalte, V., Ramos, E., Aguirre, J., Alonso-Gavilán, G., Arenas, C., Baceta, J.I., Carballeira, J., Calvo, J.P., Corrochano, A., Fornós, J.J., González, A., Luzón, A., Martín, J.M., Pardo, G., Payros, A., Pérez, A., Pomar, L., Rodríguez, J.M., Villena, J., 2002. Tertiary. In: Gibbons, W., Moreno, T. (Eds.), *The Geology of Spain*. Geological Society, London, UK, 293-334.

Andruleit, H., Rogalla, U., Stäger, S., 2005. Living coccolithophores recorded during the onset of upwelling conditions off Oman in the western Arabian Sea. *Journal of Nannoplankton Research*, 27 (1), 1-14. [http://ina.tmsoc.org/JNR/online/27/Andruleit et al JNR 27-1.pdf](http://ina.tmsoc.org/JNR/online/27/Andruleit%20et%20al%20JNR%2027-1.pdf)

Archer, D. E., Maier-Reimer, E., 1994. Effect of deep-sea sedimentary calcite preservation on atmospheric CO₂ concentration. *Nature*, 367, 260-264. DOI: 10.1038/367260a0

Archer, D., 1996. An atlas of the distribution of calcium carbonate in sediments of the deep sea. *Global Biogeochemical Cycles*, 10, 159-174. DOI: 10.1029/2000GB001279

Archer, D., 1999. Modeling CO₂ in the ocean: A review. In: Bouwman, A.F. (Ed.), *Scaling of Trace Gas Fluxes between Terrestrial and Aquatic Ecosystems and the Atmosphere*, *Developments in Atmospheric Science*, 24. Elsevier Sciences, Amsterdam, 169-184.

Ariovich, D., 1980. An investigation into the role of light in the intracellular formation of coccoliths in *Hymenomonas carterae* (Braarud and Fagerland) Manton and Peterfi. Unpublished PhD Thesis, University of the Witwatersrand, Johannesburg.

- Arostegi, J., Baceta, J.I., Pujalte, V., Carracedo, M., 2011. Late Cretaceous-Palaeocene mid-latitude climates: inferences from clay mineralogy of continental-coastal sequences (Tresp-Graus area, southern Pyrenees, N Spain). *Clay Minerals*, 46, 105-126. DOI: 10.1180/claymin.2011.046.1.105
- Arthur, M.A., Dean, W.E., Bottjer, D., Scholle, P.A., 1984. Rhythmic bedding in Mesozoic-Cenozoic pelagic carbonate sequences: The primary and diagenetic origin of Milankovitch-like cycles. In: Berger, A., Imbrie, J., Kukla, G., Saltzman, B. (Eds.), *Milankovitch and Climate Understanding the Response to Astronomical Forcing*. Reidel, Hingham, Mass., 1, 191-222. DOI: 10.1130/0091-7613(1986)14<153:RBIUCP>2.0.CO;2
- Atkinson, C.D., 1986. Tectonic control on alluvial sedimentation as revealed by an ancient catena in the Capella Formation (Eocene) of Northern Spain. In: Wright, V.P. (Ed.), *Paleosols: Their Recognition and Interpretation*. Blackwell Science, Oxford, p. 139-179.
- Aubry, M.P., 1984. *Handbook of Cenozoic Calcareous Nannoplankton*. Micropaleontology Press, American Museum of Natural History, New York.
- Aubry, M.P., 1998. Early Paleogene Calcareous nannoplankton evolution: a tale of climatic amelioration. In: Aubry, M.-P., Lucas, S., Berggren, W.A. (Eds.), *Late Paleocene–early Eocene Biotic and Climatic Events in the Marine and Terrestrial Records*. Columbia University Press, New York, 158-201.
- Aubry, M.P., 2001. Provincialism in the photic zone during the LPTM. In: Ash, A. M., Wing, S. L. (Eds), *Climate and Biota of the Early Paleogene*. International meeting, Wyoming, USA, 6.
- Aubry, M.P., 2009. A sea of Lilliputians. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 284 (1-2), 88-113. DOI: 10.1016/j.palaeo.2009.08.020
- Bach, L.T., Riebesell, U., Gutowska, M.A., Federwisch, L., Schulz, K.G., 2015. A unifying concept of coccolithophore sensitivity to changing carbonate chemistry embedded in an ecological framework. *Progress in Oceanography*, 135, 125-138. DOI: 10.1016/j.pocean.2015.04.012
- 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.
- Bains, S., Corfield, R.M., Norris, R.D., 1999. Mechanisms of climate warming at the end of the Paleocene. *Science*, 285, 724-727. DOI: 10.1126/science.285.5428.724
- Bains, S., Norris, R.D., Corfield, R.M., Faul, K.L., 2000. Termination of global warmth at the Palaeocene/Eocene boundary through productivity feedback, *Nature*, 407, 171-174. DOI: 10.1038/35025035

- Balch, W.M., Holligan, P.M., Ackleson, S.G., Voss, K.J., 1991. Biological and optical properties of mesoscale coccolithophore blooms in the Gulf of Maine. *Limnology and Oceanography*, 36, 629-643. DOI: 10.4319/lo.1991.36.4.0629
- Barnolas A., Pujalte, V., 2004. La Cordillera Pirenaica. In: Vera, J.A. (Ed.), *Geología de España*. SGE-IGME, Madrid, Spain, 231-344.
- Barron, E.J., 1987. Eocene equator-to-pole surface ocean temperatures: A significant climate problem? *Paleoceanography*, 2, 729-739. DOI: 10.1029/PA002i006p00729
- Barron, E.J., Hay, W., Thompson, S., 1989. The hydrologic cycle: a major variable during Earth history. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 75, 157-174. DOI: 10.1016/0031-0182(89)90175-2
- Baumann, K.H., Adrulleit, H., Boeckel, B., Geisen, M., Kinkel, H., 2005. The significance of extant coccolithophores as indicators of ocean water masses, surface water temperature, and palaeoproductivity: a review. *Palaeontologische Zeitschrift*, 79, 93-112. DOI: 10.1007/BF03021756
- Beaufort, L., Probert, I., de Garidel-Thoron, T., Bendif, E.M., Ruiz-Pino, D., Metzl, N., Goyet, C., Buchet, N., Coupel, P., Grelaud, M., Rost, B., Rickaby, R.E., de Vargas, C., 2011. Sensitivity of coccolithophores to carbonate chemistry and ocean acidification. *Nature*, 476, 80-83. DOI: 10.1038/nature10295
- Beaufort, L., Barbarin, N., Gally, Y., 2014. Optical measurements to determine the thickness of calcite crystals and the mass of thin carbonate particles such as coccoliths. *Nature protocols*, 9, 633-642. DOI: 10.1038/nprot.2014.028
- Bellanca, A., Claps, M., Erba, E., Masetti, D., Neri, R., Premoli Silva, I., Venezia, F., 1996. Orbitally induced limestone/marlstone rhythms in the Albian—Cenomanian Cismon section (Venetian region, northern Italy): sedimentology, calcareous and siliceous plankton distribution, elemental and isotope geochemistry. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 126, 227-260. DOI: 10.1016/S0031-0182(96)00041-7
- Berger, W.H., 1967. Foraminiferal ooze: Solution at depths. *Science*, 156, 383-385. DOI: 10.1126/science.156.3773.383
- Berger, W.H., 1976. Biogenous deep-sea sediments: production, preservation and interpretation. In: Riley, J.P., Chester, R. (Eds.), *Chemical Oceanography*, 5, 265-383.
- Berger, A.L., 1978. Long-Term Variations of Daily Insolation and Quaternary Climatic Changes. *Journal of the Atmospheric Sciences*, 35, 2362-2367. DOI: 10.1175/1520-0469(1978)035<2362:LTVODI>2.0.CO;2

- Berger, A.L., Imbrie, J., Hays, J., Kukla, G., Saltzman, B., 1984. *Milankovitch and Climate: Understanding the Response to Astronomical Forcing*. Springer Science & Business Media, New York, 894 p.
- Bernaola, G., 2002. *Los Nannofósiles calcáreos del Paleoceno en el Dominio Pirenaico: Bioestratigrafía, Cronoestratigrafía y Paleoecología*. PhD Thesis, Universidad del País Vasco, Basque Country, 445 p.
- Bernaola, G., Nuño-Arana, Y., Payros, A., 2006a. Análisis bioestratigráfico del Eoceno Inferior de la sección de Barinatxe (Pirineos occidentales) mediante nanofósiles calcáreos. *Geogaceta*, 40, 175-178.
- Bernaola, G., Orue-Etxebarria, X., Payros, A., Dinarès-Turell, J., Tosquella, J., Apellaniz, E., Caballero, F., 2006b. Biomagnetostratigraphic analysis of the Gorrondatxe section (Basque Country, western Pyrenees): its significance for the definition of the Ypresian/Lutetian boundary stratotype. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 241, 67-109.
- Bernhard, J.M., Sen Gupta, B.K., 1999. Foraminifera in Oxygen-Depleted Environments. In: Sen Gupta, B.K. (Ed.), *Modern Foraminifera*, Kluwer, Dordrecht, 201-216. DOI: 10.1007/0-306-48104-9_12
- Bernhard, J.M., Sen Gupta, B.K., 1999. Foraminifera in Oxygen-Depleted Environments. In: Sen Gupta, B.K. (Ed.), *Modern Foraminifera*, Kluwer, Dordrecht, 201-216. DOI: 10.1007/0-306-48104-9_12
- Bice, K.L., Marotzke, J., 2000. Warm climate dynamics. *GFF*, 122, 29-30. DOI: 10.1080/11035890001221029
- Bice, K.L., Marotzke, J., 2001. Numerical evidence against reversed thermohaline circulation in the warm Paleocene/Eocene ocean. *Journal of geophysical research*, 106 (C6), 11529-11542. DOI: 10.1029/2000JC000561
- Bice, K.L., Marotzke, J., 2002. Could changing ocean circulation have destabilized methane hydrate at the Paleocene/Eocene boundary? *Paleoceanography*, 17 (2), 8.1-8.12. DOI: 10.1029/2001PA000678
- Billard, C., 2004. What is new in coccolithophore biology? In: Thierstein, H. R., Young, J. R. (Eds.), *Coccolithophores-from molecular processes to global impact*. Springer, Berlin, 1-29. ISBN 9783540219286.
- Black, M., 1963. The fine structure of the mineral parts of coccolithophoridae. *Proceedings of the Linnean Society of London*, 174, 41-46. DOI: 10.1111/j.1095-8312.1963.tb00894.x
- Black, M., 1964. Creaceous and Tertiary coccoliths from Atlantic seamounts. *Palaeontology*, 7, 306-316.

- Black, M., 1971. The systematic of coccoliths in relation to the palaeontological record. In: Funnell, B.M., Riedel, W.R. (Eds.), *The Micropaleontology of Oceans*, Cambridge University Press, 611-624.
- Black, M., 1972. Crystal development in Discoasteraceae and Braarudosphaeraceae (planktonic algae). *Paleontology*, 15, 276-489.
- Bohaty, S. M., Zachos, J.M., 2003. Significant Southern Ocean warming event in the late middle Eocene. *Geology*, 31, 1017-1020. DOI: 10.1130/G19800.1
- Boillot, G., Malod, J., 1988. The north and north-west Spanish continental margin: a review. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 1, 195-316.
- Bolton, C.T., Hernández-Sánchez, M.T., Fuertes, M.A., González-Lemos, S., Abrevayal, L., Mendez-Vicente, A., Flores, J.A., Probert, I., Giosan, L., Johnson, J., Stoll, H.M., 2016. Decrease in coccolithophore calcification and CO₂ since the middle Miocene. *Nature Communications*, 7, 10284. DOI: 10.1038/ncomms10284
- Bornemann, A., Norris, R.D., Lyman, J.A., d'Haenens, S., Groeneveld, J., Röhl, U., Farley, K.A., Speijer, R.P., 2014. Persistent environmental change after the Paleocene-Eocene Thermal Maximum in the eastern North Atlantic. *Earth and Planetary Science Letters*, 394, 70-81. DOI: 10.1016/j.epsl.2014.03.017
- Boudreaux, J.E., Hay, W.W., 1969. Calcareous nannoplankton and biostratigraphy of the Late Pliocene-Pleistocene-Recent sediments in the Submarex cores. *Revista Española de Micropaleontología*, 1, 249-292.
- Bowen, G.J., Beerling, D.J., Koch, P.L., Zachos, J.C., Quattlebaum, T., 2004. A humid climate state during the Palaeocene/Eocene Thermal Maximum. *Nature* 432, 495-499. DOI: 10.1038/nature03115
- Bown, P.R., 1998. *Calcareous Nannofossil Biostratigraphy*, British micropaleontological society publication series, Chapman & Hall, Kluwer Academic & Lipincott-Raven Publishers, London. ISBN 13: 978-9401060561
- Bown, P. R., Lees, J. A., Young, J. R., 2004. Calcareous nannoplankton evolution and biodiversity through time. In: Thierstein, H.R., Young, J.R. (Eds.), *Coccolithophores: from molecular processes to global impact*. Springer, New York, 481-508. DOI: 10.1007/978-3-662-06278-4_18
- Bown, P.R., 2005. Palaeogene calcareous nannofossils from the Kilwa and Lindi areas of coastal Tanzania (Tanzania Drilling Project 2003-4). *Journal of Nannoplankton Research*, 27 (1), 21-95.
- Bralower, T.J., Zachos, J. C., Thomas, E., Parrow, M., Paull, C. K., Kelly, D.C., Premoli Silva, I., Sliter, W.V., Lohmann, K.C., 1995. Late Paleocene to Eocene paleoceanography of the equatorial Pacific ocean: Stable isotopes recorded at ODP Site 865, Allison Guyot. *Paleoceanography*, 10, 841-865.

- Bralower, T.J., 2002. Evidence of surface water oligotrophy during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum: Nannofossil assemblage data from ocean drilling program Site 690, Maud Rise, Weddell Sea. *Paleoceanography*, 17 (2), 1029-1042. DOI: 10.1029/2001PA000662
- Bralower, T.J., Kelly, D.C., Gibbs, S.J., Farley, K., Eccles, L., Lindemann, T.L., Smith, G.J., 2014. Impact of dissolution on the sedimentary record of the Paleocene-Eocene thermal maximum. *Earth Planetary Science Letters*, 401, 70-82. DOI: 10.1016/j.epsl.2014.05.055
- Bramlette, M.N., 1958. Significance of coccolithophores in calcium carbonate deposition. *Geological Society of America bulletin*, 69, 121-126.
- Bramlette, M.N., Sullivan, F.R., 1961. Coccolithophorids and related nannoplankton of the Early Tertiary in California. *Micropaleontology*, 7, 129-174. DOI: 10.2307/1484276
- Brand, L.E., Guillard, R.R.L., 1981. The effects of continuous light and light intensity on the reproduction rates of twenty-two species of marine phytoplankton. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 50, 119-132. DOI: 10.1016/0022-0981(81)90045-9
- Brand, L.E., 1984. The salinity tolerance of forty-six marine phytoplankton isolates. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 18, 543-556. DOI: 10.1016/0272-7714(84)90089-1
- Brand, L.E., 1994. Physiological ecology of marine coccolithophores. In: Winter, A., Siesser, W.G. (Eds.), 1994. *Coccolithophores*. Cambridge University Press, UK, 39-50. ISBN: 0-521-38050-2.
- Brass, G.W., Southam, J.R., Peterson, W.H., 1982. Warm saline bottom water in the ancient ocean. *Nature*, 296, 620-623. DOI: 10.1038/296620a0
- Brinkhuis, H., Schouten, S., Collinson, M.C., Sluijs, A., Damsté, J.S.S., Dickens, G.R., Huber, M., Cronin, T.M., Onodera, J., Takahashi, K., Bujak, J.P., Stein, R., Burgh, J., Eldrett, J.S., Harding, I.C., Lotter, A.F., Sangiorgi, F., Cittert, H.K., Leeuw, J.W., Matthiessen, J., Backman, J., Moran, K., and the Expedition 302 Scientists, 2006. Episodic fresh surface waters in the Eocene Arctic Ocean. *Nature*, 441, 606-609. DOI: 10.1038/nature04692
- Broecker, W.S., 1974. *Chemical Oceanography*. Harcourt, Brace, Jovanovich, New York. ISBN: 978-0-155-06437-9
- Broecker, W.S., Peng, T.H., 1982. *Tracers in the Sea*. Lamont-Doherty Geological Observatory, Columbia University, 689 p.
- Broecker, W.S., Clark, E., 1999. CaCO₃ size distribution: A paleocarbonate ion proxy? *Paleoceanography*, 14 (5), 596-604. DOI: 10.1029/1999PA900016

- Broecker, W., Clark, E., 2009. Ratio of coccolith CaCO₃ to foraminifera CaCO₃ in late Holocene deeper-sea sediments. *Paleoceanography* 24, PA3205. DOI: 10.1029/2009PA001731
- Brown, C.W., Yoder, J.A., 1994. Coccolithophorid blooms in the global ocean. *Journal of Geophysical Research*, 99 (C4), 7467-7482. DOI: 10.1029/93JC02156
- Bryan, F. O., Danabasoglu, G., Nakashiki, N., Yoshida, Y., Kim, D.H., Tsutsui, J., Doney, S.C., 2006. Response of the North Atlantic thermohaline circulation and ventilation to increasing carbon dioxide in CCSM3. *Journal of Climate*, 19, 2382-2397. DOI: 10.1175/JCLI3757.1
- Bukry, D., 1969. Upper Cretaceous coccoliths from Texas and Europe. *Kansas University Paleontology Contributions*, Article 51 (Protista 2), Kansas University, U.S.A., 79 p.
- Bukry, D., 1971. Cenozoic calcareous nannofossils from the Pacific Ocean. *Transactions of San Diego Society of Natural History*, 16, 303-327.
- Bukry, D., Percival, S.F., 1971. New Tertiary calcareous nannofossils. *Tulane Studies in Geology and Paleontology*, 8, 123-146.
- Bukry, D., 1973. Low-latitude coccolith biostratigraphic zonation. *Initial Reports of the Deep Sea drilling Project*, 15, 685-703.
- Bukry, D., 1981. Cenozoic coccoliths from the Deep Sea Drilling Project. *Special Publications of the Society of Economic Paleontologists and Mineralogists*, Tulsa, 32, 335-353.
- Cachão, M., Drago, T., Silva, A.D., Moita, T., Oliveira, A., Naughton, F., 2002. The secret (estuarine?) life of *Helicosphaera carteri*: Preliminary results. *Journal of Nannoplankton Research* 24, 76-77.
- Calbet, A., Landry, M.R., 2004. Phytoplankton Growth, Microzooplankton Grazing, and Carbon Cycling in Marine Systems. *Limnology and Oceanography*, 49 (1), 51-57. DOI: 10.4319/lo.2004.49.1.0051
- Caldiera, K., Wickett, M.E., 2003. Anthropogenic carbon and ocean pH. *Nature* 425, 365. DOI: 10.1038/425365a
- Caldeira, K., Wickett, M.E., 2005. Ocean model predictions of chemistry changes from carbon dioxide emissions to the atmosphere and ocean. *Journal of Geophysical Research*, 110, C09S04. DOI: 10.1029/2004JC002671
- Carlson, H., Caballero, R., 2017. Atmospheric circulation and hydroclimate impacts of alternative warming scenarios for the Eocene. *Climate of the Past*, 13, 1037-1048. DOI: 10.5194/cp-13-1037-2017

- Carmichael, M.J., Lunt, D.J., Huber, M., Heinemann, M., Kiehl, J., Le Grande, A., Loptson, C.A., Roberts, C.D., Sagoo, N., Shields, C., Valdes, P.J., Winguth, A.M.E., Winguth, C., Pancost, R.D., 2016. A model-model and data-model comparison for the early Eocene hydrological cycle. *Climate of the Past*, 12, 455-481. DOI: 10.5194/cp-12-455-2016
- Chen, M.P., Sieh, K.S., 1982. Recent nannofossil assemblages from Sunda shelf to abyssal plain, South China Sea. *Proceedings of the National Science Council, China*, 6 (4), 250-285.
- Choukroune, P., ECORS Team, 1989. The ECORS deep seismic profile reflection data and the overall structure of an orogenic belt. *Tectonics*, 8, 23-39.
- Cole, J.J., Honjo, S., Erez, J., 1987. Benthic decomposition of organic matter at a deep-water site in the Panama Basin. *Nature*, 327 (6124), 703-704.
- Colosimo, A.B., Bralower, T.J., Zachos, J.C., 2006. Evidence for lysocline shoaling at the Paleocene/Eocene Thermal Maximum on Shatsky Rise, Northwest Pacific. *Proceedings of Ocean Drilling Program, Scientific Results*, 198, 1-36. DOI: 10.2973/odp.proc.sr.198.112.2006
- Cooper T.F., De'Ath, G., Fabricius K.E., Lough J.M., 2008. Declining coral calcification in massive Porites in two nearshore regions of the northern Great Barrier Reef. *Global Change Biology*, 14 (3), 529-38. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2007.01520.x
- Cope, J.T., Winguth, A.M.E., 2011. On the sensitivity of ocean circulation to arctic freshwater input during the Paleocene/Eocene Thermal Maximum. *Palaeogeography, Palaeoclimatology Palaeoecology*, 306 (1-2), 82-94. DOI: 10.1016/j.palaeo.2011.03.032
- Cramer, B.S., Wright, J.D., Kent, D.V., Aubry, M.P., 2003. Orbital climate forcing of $\delta^{13}\text{C}$ excursions in the late Paleocene - early Eocene (chrons C24n-C25n). *Paleoceanography*, 18 (4), 1097-1117. DOI: 10.1029/2003PA000909
- Cramer, B.S., Toggweiler, J.R., Wright, J.D., Katz, M.E., Miller, K.G., 2009. Ocean overturning since the Late Cretaceous: Inferences from a new benthic foraminiferal isotope compilation. *Paleoceanography*, 24, PA4216. DOI: 10.1029/2008PA001683
- Cronin, T.M., 1999. *Principles of Paleoclimatology*. Columbia University Press, New York, 560 p.
- De Boer, P.L., 1991. Pelagic black shale-carbonate rhythms: orbital forcing and oceanographic response. In: (Einsele, G., Ricken, W., Seilacher, A. (Eds.), *Cycles and Events in Stratigraphy*. Springer-Verlag, New York, p. 63-78.
- De Boer, P.L., Smith, D.G., 1994. Orbital forcing and cyclic sequences. In: De Boer, P.L., Smith, D.G. (Eds.), *Orbital forcing and cyclic sequences*. Special Publication

- International Association of Sedimentologists, 19, Blackwell, p. 1-14. DOI: 10.1002/9781444304039
- De Conto, R.M., Galeotti, S., Pagani, M., Tracy, D., Schaefer, K., Zhang, T., Pollard, D., Beerling, D.J., 2012. Past extreme warming events linked to massive carbon release from thawing permafrost, *Nature*, 484 (7392), 87-91. DOI: 10.1038/nature10929
- Dedert, M., Stoll, H.M., Kroon, D., Shimizu, N., Kanamaru, K., Ziveri, P., 2012. Productivity response of calcareous nannoplankton to Eocene Thermal Maximum 2 (ETM2). *Climate of the Past*, 8, 977-993. DOI: 10.5194/cp-8-977-2012
- Dedert, M., Stoll, H., Kars, S., Young, J.R., Shimizu, N., Kroon, D., Lourens, L., Ziveri, P., 2014. Temporally variable diagenetic overgrowth on deep-sea nannofossil carbonates across Palaeogene hyperthermals and implications for isotopic analyses. *Marine Micropaleontology*, 107, 18-31. DOI: 10.1016/j.marmicro.2013.12.004
- Deflandre, G., 1947. *Braarudosphaera* nov. gen., type d'une famille nouvelle de Coccolithophoridés actuels à éléments composites. *Compte Rendu Hebdomadaire des Séances de l'Académie des Sciences*, 225, 439-441.
- Deflandre, G., 1952. Classe des Coccolithophoridés. (Coccolithophoridae. Lohmann, 1902). In: Grassé, P.P. (Ed.), *Traite de Zoologie*. Masson, Paris, 439-470.
- Deflandre, G. Fert, C., 1954. Observations sur les Coccolithophoridés actuels et fossiles en microscopie ordinaire et électronique. *Annales Paléontologie*, 40, 115-176.
- De Kaenel, E.P., Villa, G., 1996. Oligocene-Miocene calcareous nannofossil biostratigraphy and paleoecology from the Iberia Abyssal Plain. In: *Whitmarsh, R.B., Sawyer, D.S., Klaus, A., Masson, D.G. (Eds.), Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results, College Station, TX (Ocean Drilling Program)*, 149, 79-145. DOI: 10.2973/odp.proc.sr.149.208.1996
- Dennison, J.M., Hay, W.W., 1967. Estimating the needed sampling area for subaquatic ecologic studies. *Journal Paleontology* 41, 706-708.
- D'Haenens, S., Bornemann, A., Stassen, P., Speijer, R.P., 2012. Multiple early Eocene benthic foraminiferal assemblage and $\delta^{13}\text{C}$ fluctuations at DSDP Site 401 (Bay of Biscay—NE Atlantic), *Marine Micropaleontology*, 88-89, 15-35. DOI: 10.1016/j.marmicro.2012.02.006
- D'Haenens, S., Bornemann, A., Claeys, P., Röhl, U., Steurbaut, E., Speijer, R.P., 2014. A transient deep-sea circulation switch during Eocene Thermal Maximum 2, *Paleoceanography*, 29, 2567-2585. DOI: 10.1002/2013PA002567
- Dickens, G.R., O'Neil, J.R., Rea, D.K., Owen, R.M., 1995. Dissociation of oceanic methane hydrate as a cause of the carbon isotope excursion at the end of the Paleocene. *Paleoceanography*, 10, 965-971. DOI: 10.1029/95PA02087

- Dickens, G.R., Castillo, M.M., Walker, J.C.G., 1997. A blast of gas in the latest Paleocene: simulating first-order effects of massive dissociation of oceanic methane hydrate. *Geology*, 25, 259-262. DOI: 10.1130/0091-7613(1997)025<0259:ABOGIT>2.3.CO;2
- Dickens, G.R., 2003. Rethinking the global carbon cycle with a large dynamic and microbially mediated gas hydrate capacitor. *Earth and Planetary Science Letters*, 213, 169-183. DOI: 10.1016/S0012-821X(03)00325-X
- Dickens, G.R., 2011. Down the Rabbit Hole: toward appropriate discussion of methane release from gas hydrate systems during the Paleocene-Eocene thermal maximum and other past hyperthermal events. *Climate of the Past*, 7, 831-846. DOI: 10.5194/cp-7-831-2011
- Dinarès-Turell, J., Baceta, J.I., Pujalte, V., Orue-Etxebarria, X., Bernaola, G., 2002. Magnetostratigraphic and cyclostratigraphic calibration of a prospective Paleocene-Eocene stratotype at Zumaia (Basque basin, Northern Spain). *Terra Nova*, 34, 279-290.
- Dinarès-Turell, J., Martínez-Bracerás, N., Payros, A., 2018. High-resolution integrated cyclostratigraphy from the Oyambre section (Cantabria, N Iberian Peninsula): constraints for orbital tuning and correlation of middle Eocene Atlantic deep-sea records. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 19 (3), 787-806. DOI: 10.1002/2017GC007367.
- Di Nocera, S., Scandone, P., 1977. Triassic nannoplankton limestones of deep basin origin in the central Mediterranean region. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 21, 101-111. DOI: 10.1016/0031-0182(77)90008-6
- Ditchfield, P., Marshall, J.D., 1989. Isotopic variation in rhythmically bedded chalks - paleotemperature variation in the upper-cretaceous. *Geology*, 17, 842-845. DOI: 10.1130/0091-7613(1989)017<0842:IVIRBC>2.3.CO;2
- Dmitrenko, O.B., 1985. The regularities of distribution of calcareous nannoplankton in bottom sediments of north-west part of Indian Ocean (Zakonomernosti raspredleniya izvestkovogo nannoplanktona v donnyx osadkakh severo-zapanyo chasti indijskogo okeana). *Okeanologia*, 25, 483-488.
- Doney, S.C., Fabry, V.J., Feely, R.A., Kleypas, J.A., 2009. Ocean acidification: The other CO₂ problem. *Annual Review of Marine Science*, 1, 169-192. DOI: 10.1146/annurev.marine.010908.163834
- D'Onofrio, R., Luciani, V., Fornaciari, E., Giusberti, L., Boscolo Galazzo, F., Dallanave, E., Westerhold, T., Sprovieri, M., Telch, S., 2016. Environmental perturbations at the early Eocene ETM2, H2 and I1 events as inferred by Tethyan calcareous plankton (Terche section, northeastern Italy). *Paleoceanography*, 31, 1225-1247. DOI: 10.1002/2016PA002940

- Dunkley Jones, T., Lunt, D.J., Schmidt, D.N., Ridgwell, A., Sluijs, A., Valdes, P.J., Maslin, M., 2013. Climate model and proxy data constraints on ocean warming across the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. *Earth Science Reviews*, 125, 123-145. DOI:10.1016/j.earscirev.2013.07.004
- ECORS Pyrenees Team, 1988. The ECORS deep reflection seismic survey across the Pyrenees. *Nature*, 331, 508-511.
- Edgar, K.M., Wilson, P.A., Sexton, P.F., Sugauma, Y., 2007. No extreme bipolar glaciation during the main Eocene calcite compensation shift. *Nature*, 448, 908-911. DOI: 10.1038/nature06053
- Edwards, A.R., 1973. Calcareous nannofossils from the southwest Pacific, Deep Sea Drilling Project, Leg 21. Initial Reports of the Deep Sea drilling Project, 21, 641-691.
- Egger, H., Homayoun, M., Huber, H., Roegl, F., Schmitz, B., 2005. Early Eocene climatic, volcanic, and biotic events in the northwestern Tethyan Untersberg section, Austria. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 217(3-4), 243-264. DOI: 10.1016/j.palaeo.2004.12.006
- Einsele, G., Ricken, W. Seilacher, A., 1991. *Cycles and Events in Stratigraphy*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 955 p. ISBN: 3540527842
- Emery, K.O., Uchupi, E. 1984. *The geology of the Atlantic Ocean*. Springer-Verlag, New York, 1050 p. DOI: 10.4319/lo.1986.31.3.0669
- Eppley, R.W., Holmens, R.W., Strickland, J.D.H., 1967. Sinking rates of marine phytoplankton measured with a fluorometer. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1, 191-208. DOI: 10.1016/0022-0981(67)90014-7
- Exon, N.F., Kennett, J.P., Malone, M.J., 2004. Proceedings ODP, Scientific Results, 189. College Station, TX (Ocean Drilling Program). DOI: 10.2973/odp.proc.sr.189.2004
- Faris, M., Abdelghany, O., Zahran, E., 2014. Upper Maastrichtian to Lutetian nannofossil biostratigraphy, United Arab Emirates, west of the Northern Oman Mountains. *Journal of African Earth Sciences*, 93, 42-56. DOI: 10.1016/j.jafrearsci.2013.12.008
- Fine, M., Tchernov, D., 2007. Scleractinian coral species survive and recover from decalcification. *Science*, 315, 1811. DOI: 10.1126/science.1137094
- Fioroni, C., Villa, G., Persico, D., Wise, S.W., Pea, L., 2012. Revised middle Eocene-upper Oligocene calcareous nannofossil biozonation for the Southern Ocean. *Revue de Micropaléontologie*, 55 (2), 53-70. DOI: 10.1016/j.revmic.2012.03.001
- Firth, J.V., Eldrett, J.S., Harding, I.C., Coxall, H.K., Wade, B.S., 2012. Palaeoceanographic events from high to low latitudes of ODP Hole 647A:

implications for correlating integrated biomagnetostratigraphy for the Palaeogene. Geological Society, London, Special Publications, 373.

- Flores, J.A., Sierro, F.J., Raffi, I., 1995. Evolution of the calcareous nannofossil assemblage as a response to the paleoceanographic changes in the eastern equatorial Pacific Ocean from 4 to 2 Ma, Leg 138, sites 849 and 852. In: Pisias, N.G., Mayer, L.A., Janecek, T.R., Palmer–Julson, A., van Andel, T.H. (Eds.), Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results 138. College Station, Texas, 163-176. DOI: 10.2973/odp.proc.sr.138.109.1995
- 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., 2013. Coccolithophores. In: Elias, S.A. (Ed.), *The Encyclopedia of Quaternary Science*, 2. Elsevier, Amsterdam, pp. 783-794
- Fornaciari, E., Agnini, C., Catanzariti, R., Rio, D., Bolla, E.M., Valvasoni, E., 2010. Mid-Latitude calcareous nannofossil biostratigraphy and biochronology across the middle to late Eocene transition. *Stratigraphy*, 7 (4), 229-264.
- Forster, P., Ramaswamy, V., Artaxo, P., Berntsen, T., Betts, R., Fahey, D.W., Haywood, J., Lean, J., Lowe, D.C., Myhre, G., Nganga, J., Prinn, R., Raga, G., Schulz, M., Van Dorland, R., 2007. Changes in atmospheric constituents and in radiative forcing. In: Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K.B., Tignor, M., Miller, H.L. (Eds.), *Climate Change 2007: The Physical Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge University Press, Cambridge, p. 131-234.
- Frada, M., Percopo, I., Young, J., Zingone, A., De Vargas, C., Probert, I., 2009. First observations of heterococcolithophore–holococcolithophore life cycle combinations in the family Pontosphaeraceae (Calcihaptophycidae, Haptophyta). *Marine Micropaleontology*, 71, 20-27. DOI: 10.1016/j.marmicro.2009.01.001
- Frankignoulle M., Gattuso J.P., 1993. Air-Sea CO₂ Exchange in Coastal Ecosystems. In: Wollast R., Mackenzie F.T., Chou L. (Eds), *Interactions of C, N, P and S Biogeochemical Cycles and Global Change. NATO ASI Series (Series I: Global Environmental Change)*, 4, Springer, Berlin, Heidelberg, 233-248. DOI: 10.1007/978-3-642-76064-8_9
- Frieling, J., Svensen, H.H., Planke, S., Cramwinckel, M.J., Selnes, H., Sluijs, A., 2016. Thermogenic methane release as a cause for the long duration of the PETM. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113 (43), 12059-12064. DOI: 10.1073/pnas.1603348113

- Fuertes, M.A., Flores, J.A., Sierro, F.J., 2014: The use of circularly polarized light for biometry, identification and estimation of mass of coccoliths. *Marine Micropaleontology*, 113, 44-55.
- Funnell, B.M., Smith, G., 1968. Opening of the Atlantic Ocean. *Nature*, 219, 1328-1333. DOI: 10.1038/2191328a0
- Galeotti, S., Krishnan, S., Pagani, M., Lanci, L., Gaudio, A., Zachos, J.C., Monechi, S., Morelli, G., Lourens, L., 2010. Orbital chronology of early Eocene hyperthermals from the Contessa Road section, central Italy. *Earth and Planetary Science Letters*, 290, 192-200. DOI: 10.1016/j.epsl.2009.12.021
- Galeotti, S., Moretti, M., Sabatino, N., Sprovieri, M., Ceccatelli, M., Francescone, F., Lanci, L., Laurentano, V., Monechi, S., 2017. Cyclochronology of the Early Eocene carbon isotope record from a composite Contessa Road-Bottaccione section (Gubbio, central Italy). *Newsletter on Stratigraphy*, 50 (3), 231-244. DOI: 10.1127/nos/2017/0347
- Gardner, W.D., Hinga, K.R., Marra, J., 1983. Observations on the degradation of biogenic material in the deep ocean with implications on accuracy of sediment trap fluxes. *Journal of Marine Research*, 41 (2), 195-214. DOI: 10.1357/002224083788520180
- Gartner, S.Jr, 1969. Two new calcareous nannofossils from the Gulf Coast Eocene. *Micropaleontology*, 15, 31-34. DOI: 10.2307/1484858
- Gartner, S.Jr, Bukry, D., 1969. Tertiary holococcoliths. *Journal of Paleontology*, 43, 1213-1221.
- Gartner, S., 1981. Calcareous nannofossils in marine sediments. In: Emiliani, C. (Ed.), *The Sea: The Oceanic Lithosphere*, 7. John Wiley, New York, 1145-1177.
- Geisen, M., Billard, C., Broerse, A.T.C., Cros, L., Probert, I., Young, J.R., 2002. Life-cycle associations involving pairs of holococcolithophorid species: Intraspecific variation or cryptic speciation? *European Journal of Phycology*, 37, 531-550.
- Geitzenauer, K.R., Roche, M.B., McIntyre, A., 1977. Coccolith biogeography from North Atlantic and Pacific surface sediments. In: Ramsey, A.T.S. (Ed.), *Oceanic Micropalaeontology*. Academic Press, London, 973-1008.
- Gertsch, B., Adatte, T., Keller, G., Tantawy, A.A.A., Berner, Z., Mort, H.P., Fleitmann, D., 2010. Middle and late Cenomanian oceanic anoxic events in shallow and deeper shelf environments of western Morocco. *Sedimentology*, 57, 1430-1462. DOI: 10.1111/j.1365-3091.2010.01151.x
- Gibbs, S.J., Shackleton, N.J., Young, J.R., 2004. Identification of dissolution patterns in nannofossil assemblages: A high-resolution comparison of synchronous records

- from Ceara Rise, ODP Leg 154. *Paleoceanography*, 19, PA1029. DOI: 10.1016/j.marmicro.2003.09.002
- Gibbs, S.J., Bralower, T.J., Bown, P.R., Zachos, J.C., Bybell, L.M., 2006. Shelf and open-ocean calcareous phytoplankton assemblages across the Paleocene–Eocene thermal maximum: implications for global productivity gradients. *Geology*, 34 (4), 233–236. DOI: 10.1130/G22381.1
- Gibbs, S.J., Stoll, H.M., Bown, P.R., Bralower, T.J., 2010. Ocean acidification and surface water carbonate production across the Paleocene–Eocene thermal maximum. *Earth and Planetary Science Letters*, 295, 583–592. DOI: 10.1016/j.epsl.2010.04.044
- Gibbs, S.J., Poulton, A.J., Bown, P.R., Daniels, C.J., Hopkins, J., Young, J.R., Jones, H.L., Thiemann, G.J., O’Dea, S.A., Newsam, C., 2013. Species-specific growth response of coccolithophores to Palaeocene–Eocene environmental change. *Nature Geoscience*, 6, 218–222. DOI: 10.1038/ngeo1719
- Gibbs, S.J., Bown, P.R., Ridgwell, A., Young, J., Poulton, A., O’Dea, S.A., 2015. Ocean warming, not acidification, controlled coccolithophore response during past greenhouse climate change. *Geology*, 44 (1), 59–62. DOI: 10.1130/G37273.1
- Giraldo-Gómez, V.M., Linnert, C., Podlaha, O.G., Mutterlose, J., 2016. Response of calcareous nannofossils to the Paleocene–Eocene thermal maximum from a shelf section in Jordan. *Marine Micropaleontology*, 127, 11–25. DOI: 10.1016/j.marmicro.2016.07.003
- Girardeau, J., Mercier, J.C.C., Yougong, Z., 1985. Origin of the Xigaze ophiolite, Yarlung suture zone, southern Tibet. *Tectonophysics*, 119, 407–433. DOI: 10.1016/0040-1951(85)90048-4
- Giusberti, L., Rio, D., Agnini, C., Backman, J., Fornaciari, E., Tateo, F., Oddone, M., 2007. Mode and tempo of the Paleocene–Eocene thermal maximum in an expanded section from the Venetian pre-Alps. *Geological Society of America Bulletin*, 119 (3–4), 391–412. DOI: 10.1130/B25994.1
- Giusberti, L., Coccioni, R., Sprovieri, M., Tateo, F., 2009. Perturbations at the sea-floor during the Paleocene–Eocene Thermal Maximum: evidence from benthic foraminifera at Contessa Road, Italy. *Marine Micropaleontology*, 70, 102–119. DOI: 10.1016/j.marmicro.2008.11.003
- Gradstein, F. M., Ogg, J.G., Smith, A.G., 2004. *A Geologic Time Scale 2004*, Cambridge University Press, Cambridge, U.K. DOI: 10.4095/215638
- Gradstein, F.M., Ogg, J.G., Schmitz, M., Ogg, G., 2012. *The Geologic Time Scale 2012*. Elsevier, Amsterdam, Netherlands, 1176 p. ISBN-13: 978-0444594259

- Green, J.C., Heimdal, B.R., Paasche, E., Moate, R., 1998. Changes in calcification and the dimensions of coccoliths of *Emiliania huxleyi* (Haptophyta) grown at reduced salinities. *Phycologia*, 37, 121-131. DOI: 10.2216/i0031-8884-37-2-121.1
- Guillard, R.R.L., Kilham, P., 1977. The ecology of marine planktonic diatoms. In: Werner, D., (Ed.), *The Biology of Diatoms*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 372-469.
- Guiraud, R., Bellion, Y., 1996. Late Carboniferous to Recent Geodynamic Evolution of the West Gondwanian Cratonic Tethyan Margins. In: Nairn, A.E.M., Ricou, L.E., Vrielynck, B., Dercourt, J. (Eds.), *The ocean basins and margins, Volume 8, The Tethys Ocean*, Springer Science + Business Media, New York, 101-124. DOI: 10.1007/978-1-4899-1558-0
- Hallam, A., 1989. The case for sea-level change as a dominant causal factor in mass extinction of marine invertebrates. *Philosophical transactions of the Royal Society B*, 325, 1228. DOI: 10.1098/rstb.1989.0098
- Hancock, H. J. L., Dickens, G.R., Thomas, E., Blake, K.L., 2007. Reappraisal of early Paleogene CCD curves: Foraminiferal assemblages and stable carbon isotopes across the carbonate facies of Perth Abyssal Plain. *International Journal of Earth Sciences*, 95, 925-946. DOI: 10.1007/s00531-006-0144-0
- Haq, B.U., Lohman, G.P., 1976. Early Cenozoic calcareous nannoplankton biogeography of the Atlantic Ocean. *Marine Micropaleontology*, 1, 119-194. DOI: 10.1016/0377-8398(76)90008-6
- Haq, B.U., Hardenbol, J., Vail, P.R., 1988. Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphy and cycles of sea-level change. In: Wilgus, C.K., Hastings, B.S., Posamentier, H., Van Wagoner, J., Ross, C.A., Kendall, C.G.St.C. (Eds.), *Sealevel-changes; An Integrated Approach*, Special Publication-Society of Economic Paleontologists and Mineralogists, 42, 71-108. DOI: 10.2110/pec.88.01.0071
- Harris, G.P., 1986. *Phytoplankton Ecology: Structure, Functions, and Fluctuations*. Chapman and Hall, London, 327 p. ISBN: 978-94-009-3165-7
- Hassenkam, T., Johnsson, A., Bechgaard, K., Stipp, S.L., 2011. Tracking single coccolith dissolution with pictogram resolution and implications for CO₂ sequestration and ocean acidification. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108 (21), 8571-8576. DOI: 10.1073/pnas.1009447108
- Hay, W.W., Towe, K.M., 1962. Electron microscope examination of some coccoliths from Donzacq (France). *Eclogae Geologicae Helveticae*, 55, 497-517.
- Hay, W.W., 1977. Calcareous nannofossils. In: Ramsay, A.T.S (Ed.), *Oceanic Micropaleontology*, Academic Press, 1055-1200.

- Hays, J.D., Imbrie, J., Shackleton, N.J., 1976. Variations in the earth's orbit: Pacemaker of the ice ages. *Science*, 194, 1121-1132. DOI: 10.1126/science.194.4270.1121
- Held, I.M., Soden, B.J., 2006. Robust responses of the hydrological cycle to global warming. *Journal of Climate*, 19, 5686-5699. DOI: 10.1175/JCLI3990.1
- Henderiks, J., 2008. Coccolithophore size rules – Reconstructing ancient cell geometry and cellular calcite quota from fossil coccoliths. *Marine Micropaleontology*, 67, 143-154. DOI: 10.1016/j.marmicro.2008.01.005
- Henderiks, J., Pagani, M., 2008. Coccolithophore cell size and the Paleogene decline in atmospheric CO₂. *Earth and Planetary Science Letters*, 269 (3-4), 576-584. DOI: 10.1016/j.epsl.2008.03.016
- Herold, N., Buzan, J., Seton, M., Goldner, A., Green, J.A.M, Müller, R.D., Markwick, P., Huber, M., 2014. A suite of early Eocene (~ 55 Ma) climate model boundary conditions. *Geoscientific Model Development*, 7, 2077-2090. DOI: 10.5194/gmd-7-2077-2014
- Hibberd, D.J., 1976. The ultrastructure and taxonomy of the Chrysophyceae and Prymnesiophyceae (Haptophyceae): survey with some new observations on the ultrastructure of the Chrysophyceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 72, 55-80. DOI: 10.1111/j.1095-8339.1976.tb01352.x
- Hibbard, D.J., 1980. Prymnesiophytes (=Haptophytes). In: Cox, E.R. (Ed.), *Phytoflagellates*, Elsevier North Holland, New York, 273-318.
- Higgins, J.A., Schrag, D.P., 2006. Beyond methane: towards a theory for the Paleocene–Eocene Thermal Maximum. *Earth and Planetary Science Letters*, 245, 3-4, 523-537. DOI: 10.1016/j.epsl.2006.03.009
- Hines, F.M., 1985. Sedimentation and tectonics in North-West Santander. In: Milá, M.D., Rosell, J. (Eds.), 6th European Regional Meeting, Excursion Guidebook. Institut d'Estudis Ilerdencs, Lleida, p. 371-392. DOI: ora.ox.ac.uk/objects/uuid%3A1d1f8c32-9fd3-44a5-ba6a-d963fa9868c0
- Hoefs, J., 2015. *Stable Isotope Geochemistry*. Springer Science & Business Media, Switzerland, 389 p. ISBN: 978-3-540-70708-0
- Holligan, P.M., Viollier, M., Harbour, D.S., Camus, P., Champagne-Philippe, M., 1983. Satellite and ship studies of coccolithophore production along a continental shelf edge. *Nature*, 304, 339-342. DOI: 10.1038/304339a0
- Hönisch, B., Ridgwell, A., Schmidt, D.N., Thomas, E., Gibbs, S.J., Sluijs, A., Zeebe, R., Kump, L., Martindale, R.C., Greene, S.E., Kiessling, W., Ries, J., Zachos, J.C., Royer, D.L., Barker, S., Marchitto Jr., T.M., Moyer, R., Pelejero, C., Ziveri, P., Foster, G.L., Williams, B., 2012. The geological record of ocean acidification. *Science*, 335, 1058-1063. DOI: 10.1126/science.1208277

- Honjo, S., Okada, H., 1974. Community structure of coccolithophores in the photic layer of the mid-Pacific. *Micropaleontology*, 20 (2), 209-230.
- Honjo, S., 1975. Dissolution of suspended coccoliths in the deep-sea water column and sedimentation of coccolith ooze. In: Sliter, W.B., Bé, A.W.H., Berger, W.H. (Eds.), *Dissolution of Deep-Sea Carbonates, Foraminiferal Research, Special Publications*, 13, Cushman Found, 115-128.
- Honjo, S., 1976. Coccoliths: production, transportation, and sedimentation. *Marine Micropaleontology*, 1, 65-79. DOI: 10.1016/0377-8398(76)90005-0
- Honjo, S., 1977. Biogeography and provincialism of living coccolithophorids. In: Ramsey, A.T.S. (Ed.), *Oceanic Micropalaeontology*, Academic Press, London, 951-972.
- Honjo, S., Roman, M.R., 1978. Marine copepod fecal pellets: production, preservation and sedimentation. *Journal of Marine Research*, 36, 45-57.
- Honjo, S., Manganini, S.J., Cole, J.J., 1982. Sedimentation of biogenic matter in the deep ocean. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 29, 609-625. DOI: 10.1016/0198-0149(82)90079-6
- Hopkins, J., Henson, S.A., Painter, S.C., Tyrrell, T., Poulton, A.J., 2015. Phenological characteristics of global coccolithophore blooms. *Global Biogeochemical Cycles*, 29, 239-253. DOI: 10.1002/2014GB004919
- House, M.R., Gale, A.S., 1995. *Orbital Forcing Timescales and Cyclostratigraphy*. The Geological Society, London, 210 p. ISBN: 1-897799-23-3
- Hovan, S.A., Rea, D.K., 1992. Paleocene/Eocene boundary changes in atmospheric and oceanic circulation: A Southern Hemisphere record. *Geology*, 20 (1), 15-18. DOI: 10.1130/0091-7613(1992)020<0015:PEBCIA>2.3.CO;2
- Huber, M., Brinkhuis, H., Stickley, C.E., Döös, K., Sluijs, A., Warnaar, J., Schellenberg, S.A., Willims, G.L., 2004. Eocene circulation of the Southern Ocean: Was Antarctica kept warm by subtropical waters? *Paleoceanography*, 19, PA4026. DOI: 10.1029/2004PA001014
- Huber, M., Caballero, R., 2011. The early Eocene equable climate problem revisited. *Climate of the Past*, 7, 603-633. DOI: 10.5194/cp-7-603-
- Hulbert, E.M., 1963. The diversity of phytoplanktonic populations in oceanic, coastal, and estuarine regions. *Journal of Marine Research*, 2, 81-93.
- Hulbert, E.M., 1967. A note on regional differences in phytoplankton during a crossing of the southern North Atlantic Ocean in January, 1967. *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts*, 14, 685-690. DOI: 10.1016/S0011-7471(67)80006-8

- Hüneke, H., Henrich, R., 2011. Pelagic sedimentation in modern and ancient oceans. In: Hüneke, H., Mulder, T. (Eds.), *Seep-Sea Sediments*. Elsevier, Amsterdam, p. 215-352. DOI: 10.1016/B978-0-444-53000-4.00004-4
- Iglesias-Rodriguez, M.D., Halloran, P.R., Rickaby, R.E.M., Hall, I.R., Colmenero-Hidalgo, E., Gittins, J.R., Green, D.R.H., Tyrrell, T., Gibbs, S.J., Von Dassow, P., Rehm, E., Armbrust, E.V., Boessenkool, K.P., 2008. Phytoplankton calcification in a high-CO₂ world. *Science*, 320, 336-340. DOI: 10.1126/science.1154122
- Intxauspe-Zubiaurre, B., Payros, A., Flores, J.A., Apellaniz, E., 2017a. Changes to sea-surface characteristics during the middle Eocene (47.4 Ma) C21r-H6 event: evidence from calcareous nannofossil assemblages of the Gorrondatxe section (western Pyrenees). *Newsletters on Stratigraphy*, 50 (3), 245-267. DOI: 10.1127/nos/2017/0305
- Intxauspe-Zubiaurre, B., Flores, J.A., Payros, A., 2017b. Variations to calcareous nannofossil CaCO₃ content during the middle Eocene C21r-H6 hyperthermal event (~47.4 Ma) in the Gorrondatxe section (Bay of Biscay, western Pyrenees). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 487, 296-306. DOI: 10.1016/j.palaeo.2017.09.015
- Intxauspe-Zubiaurre B., Flores, J.A., Payros A., Dinarès-Turell, J., Martínez-Braceras, N., 2018a. Variability in the calcareous nannofossil assemblages in the Barinatxe section (Bay of Biscay, western Pyrenees) during an early Eocene climatic perturbation (~54.2 ma). In: Amayuelas, E., Bilbao-Lasa, P., Bonilla, O., del Val, M., Errandonea-Martin, J., Garate-Olave, I., García-Sagastibelza, A., Intxauspe-Zubiaurre, B., Martinez-Braceras, N., Perales-Gogenola, L., Ponsoda-Carreres, M., Portillo, H., Serrano, H., Silva-Casal, R., Suárez-Bilbao, A., Suarez-Hernando, O. (Eds.), *Life finds a way*, Gasteiz, p. 21-24. URL: https://ejip2018.webnode.es/_files/200000206-1a7f71b7c4/LIBRO_ABSTRACTS_COMPLETO.compressed.pdf
- Intxauspe-Zubiaurre, B., Martínez-Braceras, N., Payros, A., Ortiz, S., Dinarès-Turell, J., Flores, J.A., 2018b. The last Eocene hyperthermal (Chron C19r event, ~41.5 Ma): Chronological and paleoenvironmental insights from a continental margin (Cape Oyambre, N Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 505, 198-216. DOI: 10.1016/j.palaeo.2018.05.044
- Isenberg, H.D., Lavine, L.S., Moss, M.L., Kupferstein, D., Lear, P.E., 1963. Calcification in a marine coccolithophorid. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 109, 49-64. DOI: 10.1111/j.1749-6632.1963.tb13461.x
- Ivany, L.C., Lohmann, K.C., Hasiuk, F., 2008. Eocene climate record of a high southern latitude continental shelf: Seymour Island, Antarctica. *Geological Society of America Bulletin*, 120, 659-678. DOI: 10.1130/B26269.1

- Jammes, S., Manatschal, G., Lavier, L., Masini, E., 2009. Tectonosedimentary evolution related to extreme crustal thinning ahead of a propagating ocean: example of the western Pyrenees. *Tectonics* 28, TC4012. DOI: 10.1029/2008TC002406
- Janofske, D., 1996. Ultrastructure types in Recent 'calcspheres'. *Bulletin de l'Institut Océanographique de Monaco*, 14(4), 295-427.
- Jansen, H., Zeebe, R.E., Wolf-Gladrow, D.A., 2002. Modeling the dissolution of settling CaCO₃ in the ocean. *Global Biogeochemical Cycles*, 16 (2), 11-1-11-16. DOI: 10.1029/2000GB001279
- Janssen, A.W., Sessa, J.A., Thomas, E., 2016. Pteropoda (Mollusca, Gastropoda, Thecosomata) from the Paleocene-Eocene Thermal Maximum (United States Atlantic Coastal Plain). *Palaeontologia Electronica* 19.3.47A, 1-26. URL: <http://palaeo-electronica.org/content/2016/1662-pteropoda-from-the-usa-petm>
- Jennions, S.M., Thomas, E., Schmidt, D.N., Lunt, D., Ridgwell, A., 2015. Changes in benthic ecosystems and ocean circulation in the Southeast Atlantic across Eocene Thermal Maximum 2. *Paleoceanography*, 30, 1059-1077. DOI: 10.1002/2015PA002821
- Jiang, M.M., 1997. Middle Eocene through basal Miocene sequence bio-stratigraphy of the western Gulf Coast region. *Marine and Petroleum Geology*, 14 (718), 855-866. PII: SO264-6172(97)00049-4
- Jiang, S., Wise, S.W.Jr, 2006. Surface water chemistry and fertility variations in the tropical Atlantic across the Paleocene/Eocene thermal maximum as evidenced by calcareous nannoplankton from ODP Leg 207, Hole 1259B. *Revue Micropaléontologie*, 49, 227-244. DOI: 10.1016/j.revmic.2006.10.002
- Jiang, S., Wise, S.W.Jr, 2009. Distinguishing the influence of diagenesis on the paleoecological reconstruction of nannoplankton across the Paleocene/Eocene Thermal Maximum: An example from the Kerguelen Plateau, southern Indian Ocean. *Marine Micropaleontology*, 72, 49-59. DOI: 10.1016/j.marmicro.2009.03.003
- Jimenez-Berrocoso, A., Elorza, J., MacLeod, K.G., 2013. Proximate environmental forcing in fine-scale geochemical records of calcareous couplets (Upper Cretaceous and Palaeocene of the Basque-Cantabrian Basin, eastern North Atlantic). *Sedimentary Geology*, 284, 76-90. DOI: 10.1016/j.sedgeo.2012.11.007
- Johannes, R.E., Satomi, M., 1966. Composition and nutritive value of fecal pellets of a marine crustacean. *Limnology and Oceanography*, 11, 191-197. DOI: 10.4319/lo.1966.11.2.0191

- Jolley, D.W., Widdowson, M., 2005. Did Paleogene North Atlantic rift-related eruptions drive early Eocene climate cooling? *Lithos*, 79 (3-4), 355-366. DOI: 10.1016/j.lithos.2004.09.007
- Jorissen, F.J., Fontanier, C., Thomas, E., 2007. Paleoceanographical proxies based on deep-sea benthic foraminiferal assemblage characteristics. In: Hillaire-Marcel, C., De Vernal, A. (Eds.), *Proxies in Late Cenozoic Paleoceanography*. Elsevier, Amsterdam, pp. 277–340.
- Kahn, A., Aubry, M.P., 2004. Provincialism associated with the Paleocene/Eocene thermal maximum: temporal constraint. *Marine Micropaleontology*, 52, 117-132. DOI: 10.1016/j.marmicro.2004.04.003
- Kamptner, E., 1954. Untersuchungen über den Feinbau der Coccolithen. *Arch Protistenk*, 100, 1-90.
- Katz, M. E., Pak, D. K., Dickens, G. R., Miller, K. G., 1999. The source and fate of massive carbon input during the latest Paleocene thermal maximum. *Science*, 286, 1531-1533. DOI: 10.1126/science.286.5444.1531
- Keeling, C.D., Whorf, T.P., 2004. Atmospheric carbon dioxide record from Mauna Loa, in *Oak Ridge Laboratory Trends: a Compendium of Data on Global Change*. Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, U.S.A. Department of Energy, Oak Ridge, Tennessee, U.S.A. DOI: 10.3334/CDIAC/atg.035
- Kelly, D. C., Zachos, J.C., Bralower, T.J., Schellenberg, S.A., 2005. Enhanced terrestrial weathering/runoff and surface ocean carbonate production during the recovery stages of the Paleocene-Eocene thermal maximum. *Paleoceanography*, 20, PA4023. DOI: 10.1029/2005PA001163
- Kelly, D. C., Nielsen, T. M. J., McCarren, H. K., Zachos, J. C., Röhl, U., 2010. Spatiotemporal patterns of carbonate sedimentation in the South Atlantic: Implications for carbon cycling during the Paleocene-Eocene thermal maximum. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 293, 30-40. DOI: 10.1016/j.palaeo.2010.04.027
- Kelly, D.C., Nielsen, T.M.J., Schellenberg, S.A., 2012. Carbonate saturation dynamics during the Paleocene-Eocene thermal maximum: bathyal constraints from ODP Sites 689 and 690 in the Weddell Sea (South Atlantic). *Marine Geology*, 103-106, 75-86. DOI: 10.1016/j.margeo.2012.02.003.
- Kennett, J.P., 1982. *Marine Geology*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, 813 p. DOI: 10.1029/EO063i040p00801-05
- Kennett, J.P., Stott, L.D., 1990. Proteus and proto-oceanus: Ancestral paleogene oceans as revealed from antarctic stable isotopic results; ODP Leg 113. In: Barker, P. F.,

- Kennett, J. P., et al (Eds.), Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results, Vol. 113. College Station, TX (Ocean Drilling Program), 865-880.
- Kennett, J.P., Stott, L.D., 1991. Abrupt deep-sea warming, paleoceanographic changes and benthic extinctions. *Nature*, 353, 225-229. DOI: 10.1038/353225a0
- Khalil, H., Al Sawy, S., 2014. Integrated biostratigraphy, stage boundaries and Paleoclimatology of the Upper Cretaceous–Lower Eocene successions in Kharga and Dakhala Oases, Western Desert, Egypt. *Journal of African Earth Sciences*, 96, 220-242. DOI: 10.1016/j.jafrearsci.2014.04.010
- Khozyem, H., Adatte, T., Spangenberg, J.E., Keller, G., Tantawy, A.A., Ulianov, A., 2015. New geochemical constraints on the Paleocene–Eocene thermal maximum: Dababiya GSSP. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 429, 117-135. DOI: 10.1016/j.palaeo.2015.04.003
- Kilham, P., Kilham, S.S., 1980. The evolutionary ecology of phytoplankton. In: Morris, I. (Ed.), *The Physiological Ecology of Phytoplankton*, University California Press, Berkeley, 571-597.
- Kilham, P., Hecky, R.E., 1988. Comparative ecology of marine and freshwater phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 33, 776-795. DOI: 10.4319/lo.1988.33.4part2.0776
- King, C., Iakovleva, A.I., Steurbaut, E., Heilmann-Clausen, C., Ward, D.J., 2013. The Aktulagay section, west Kazakhstan: a key site for northern mid-latitude Early Eocene stratigraphy. *Stratigraphy*, 10, 171-209.
- Kirtland Turner, S., Sexton, P.F., Charles, C.D., Norris, R.D., 2014. Persistence of carbon release events through the peak of early Eocene global warmth. *Nature Geoscience*, 7, 748-751. DOI: 10.1038/ngeo2240
- Klaas, C., Archer, D.E., 2002. Association of sinking organic matter with various types of mineral ballast in the deep sea: Implications for the rain ratio. *Global Biogeochemical Cycles*, 16 (4), 63-1-63-14. DOI: 10.1029/2001GB001765
- Klitgord, K. D., Schouten, H., 1986. Plate kinematics of the Central Atlantic. In: Vogt, P.R., Tucholke, B.E. (Eds.), *The Geology of North America*. Geological Society of America, 351-377.
- Knauer, G.A., Martin, J.H., Karl, D.M., 1984. The flux of particulate organic matter out of the euphotic zone. Workshop on the Global Ocean Flux Study, National Academy of Science, Woods Hole, Massachusetts, 136-150.
- Knipper, A., Ricou, L.E., Dercourt, J., 1986. Ophiolites as indicators of the geodynamic evolution of the Tethyan ocean. *Tectonophysics*, 123, 213-240. DOI: 10.1016/0040-1951(86)90198-8

- Koch, P.L., Clyde, W.C., Hepple, R.P., Fogel, M.L., Wing, S.L., Zachos, J.C., 2003. Carbon and oxygen isotope records from Paleosols spanning the Paleocene-Eocene boundary, Bighorn Basin, Wyoming. In: Wing, S.L., Gingerich, P.D., Schmitz, B., Thomas, E. (Eds.), Special Paper - Geological Society of America. 369, 49-64.
- Koutsoukos, E.A.M., Leary, P.N., Hart, M.B., 1990. Latest Cenomanian—earliest Turonian low-oxygen tolerant benthonic foraminifera: a case-study from the Sergipe basin (N.E. Brazil) and the western Anglo-Paris basin (southern England). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 77, 2, 145-177. DOI: 10.1016/0031-0182(90)90130-Y
- Krishnan, S., Pagani, M., Huber, M., Sluijs, A., 2014. High latitude hydrological changes during the Eocene Thermal Maximum 2. *Earth and Planetary Science Letters* 404, 167-177. DOI: 10.1016/j.epsl.2014.07.029
- Kroopnick, P., 1980. The distribution of ^{13}C in the Atlantic Ocean. *Earth and Planetary Science Letters*, 49, 469-484. DOI: 10.1016/0012-821X(80)90088-6
- Kroopnick, P.M., 1985. The distribution of ^{13}C of ΣCO_2 in the world oceans, *Deep-Sea Research*, 32 (1), 57-84. DOI: 10.1016/0198-0149(85)90017-2
- Kruit, C., Brouwer, J., Ealey, P., 1972. A Deep-water Sand Fan in the Eocene Bay of Biscay. *Nature Physical Science*, 240, 59-61. DOI: 10.1038/physci240059a0
- Krumhardt, K.M., Lovenduski, N.S., Iglesias-Rodriguez, M.D., Kleypas, J.A., 2017. Coccolithophore growth and calcification in a changing ocean. *Progress in Oceanography*, 159, 276-295. DOI: 10.1016/j.pocean.2017.10.007
- Kump, L.R., Arthur, M.A., 1999. Interpreting carbon-isotope excursions: Carbonates and organic matter. *Chemical Geology*, 161, 181-198. DOI: 10.1016/S0009-2541(99)00086-8
- Kump, L.R., Bralower, T.J., Ridgwell, A., 2009. Ocean acidification in deep time. *Oceanography*, 20 (22), 94-107. DOI: 10.5670/oceanog.2009.100
- Kurtz, A., Kump, L.R., Arthur, M.A., Zachos, J.C., Paytan, A., 2003. Early Cenozoic decoupling of the global carbon and sulfur cycles. *Paleoceanography*, 18, 1090. DOI: 10.1029/2003PA000908
- Langer, G., Geisen, M., Baumann, K.H., Klas, J., Riebesell, U., Thoms, S., Young, J.R., 2006. Species-specific responses of calcifying algae to changing seawater carbonate chemistry. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 7, 1227-1238. DOI: 10.1029/2005GC001227
- Langer, G., Oetjen, K., Brenneis, T., 2013. On culture artefacts in coccolith morphology. *Helgoland Marine Research*, 67 (2), 359-369. DOI: 10.1007/s10152-012-0328-x

- Laskar, J., Robutel, P., Joutel, F., Gastineau, M., Correia, A.C.M., Levrard, B., 2004. A long-term numerical solution for the insolation quantities of the Earth. *A&A*, 428 (1), 261-285. DOI: 10.1051/0004-6361:20041335
- Laskar, J., Fienga, A., Gastineau, M., Manche, H., 2011. La2010: a new orbital solution for the long-term motion of the Earth. *A&A*, 532, A89. DOI: 10.1051/0004-6361/201116836
- Laurentano, V., Hilgen, F.J., Zachos, J.C., Lourens, L.J., 2016. Astronomically tuned age model for the early Eocene carbon isotope events: A new high-resolution $\delta^{13}\text{C}$ benthic record of ODP Site 1263 between ~ 49 and ~ 54 Ma. *Newsletter on Stratigraphy*, 49/2, 383-400. DOI: 10.1127/nos/2016/0077
- Leadbeater, B.S.C., 1971. Observations by means of cine photography on the behavior of the haptonema in plankton flagellates of the class Haptophyceae. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 51 (1), 207-217. DOI: 10.1017/S0025315400006561
- Legge, H., L., Mutterlose, J., Arz, H.W., Pätzold, J., 2008. Nannoplankton successions in the northern Red Sea during the last glaciation (60 to 14.5 ka BP): Reactions to climate change. *Earth and Planetary Science Letters*, 270, 3(4), 271-279. DOI: 10.1016/j.epsl.2008.03.030
- Lei, Y., Jiang, S., Wise, S.W.Jr., Cui, Y., Wang, Y., 2016. Contrasting response of the calcareous nannoplankton communities after the Eocene hyperthermal events in the tropical Atlantic Ocean. *Marine Micropaleontology*, 129, 24-31. DOI: 10.1016/j.marmicro.2016.11.001
- Lemmermann, E., 1908. Flagellatae, Chlorophyceae, Cocco-sphaerales und Silicoflagellatae. In: Brandt, K., Apstein, C. (Eds.), *Nordisches Plankton*, Lipsius & Tischer, Kiel and Leipzig, 1-40.
- Leon-Rodríguez, L., Dickens, G.R., 2010. Constraints on ocean acidification associated with rapid and massive carbon injections: the early Paleogene record at Ocean Drilling Program Site 1215, Equatorial Pacific Ocean. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 298, 409-420. DOI: 10.1016/j.palaeo.2010.10.029
- Lévy, A., 1996. Reconstruction of Tethyan Salinity Through the Extrapolation of Present-Day Physicochemical Data. In: Nairn, A.E.M., Ricou, L.E., Vrielynck, B., Dercourt, J. (Eds.), *The ocean basins and margins, Volume 8, The Tethys Ocean*, Springer Science + Business Media, New York, 417-460. DOI: 10.1007/978-1-4899-1558-0
- Lipps, J.H., 1969. *Triquetrorhabdulus* and similar calcareous nannoplankton. *Journal of Paleontology*, 43, 1029-1032. DOI: 10.2307/1302567

- Littler, K., Röhl, U., Westerhold, T., Zachos, J. C., 2014. A high resolution benthic stable-isotope record for the South Atlantic: Implications for orbital-scale changes in Late Paleocene-Early Eocene climate and carbon cycling, *Earth and Planetary Science Letters*, 401, 18-30.
- Lourens, J.L., Sluijs, A., Kroon, D., Zachos, J.C., Thomas, E., Röhl, U., Bowles, J., Raffi, I., 2005. Astronomical pacing of late Paleocene to early Eocene global warming events. *Nature*, 435, 1083-1087. DOI: 10.1038/nature03814
- Lowenstein, T. K., Demicco, R. V., 2006. Elevated Eocene atmospheric CO₂ and its subsequent decline. *Science*, 313, 1928. DOI: 10.1126/science.1129555
- Lunt, D.J., Valdes, P.J., Jones, T.D., Ridgwell, A., Haywood, A., Schmidt, D.N., Marsh, R., Maslin, M., 2010. CO₂-driven ocean circulation changes as an amplifier of Paleocene-Eocene thermal maximum hydrate destabilization, *Geology*, 38 (10), 875-878. DOI: 10.1130/G31184.1
- Lunt, D. J., Ridgwell, A., Sluijs, A., Zachos, J., Hunter, S., Haywood, A., 2011. A model for orbital pacing of methane hydrate destabilization during the Palaeogene. *Nature Geoscience*, 4, 775-778. DOI: 10.1038/Ngeo1266
- Lunt, D.J., Dunkley Jones, T., Heinemann, M., Huber, M., Le Grande, A., Winguth, A., Lopston, C., Marotzke, J., Roberts, C.D., Tindall, J., Valdes, P., Winguth, C., 2012. A model-data comparison for a multi-model ensemble of early Eocene atmosphere-ocean simulations: EoMIP, *Climate of the Past*, 8 (5), 1717-1736. DOI: 10.5194/cp-8-1717-2012
- Lupi, C., Wise, S.W.Jr, 2006. Calcareous nannofossil biostratigraphic framework for middle Eocene sediments from ODP Hole 1260A, Demerara Rise. *Cadre biostratigraphique des nannofossiles calcaires des sediments de l'Éocène moyen sur le site ODP 1260A, plateau de Demerara. Revue de micropaléontologie*, 49, 245-253. DOI: 10.1016/j.revmic.2006.10.001
- Mackensen, A., Ehrmann, W.U., 1992. Middle Eocene through early Oligocene climate history and paleoceanography in the Southern Ocean: Stable oxygen and carbon isotopes from ODP sites on Maud Rise and Kerguelen Plateau. *Marine Geology*, 108, 1-27. DOI: 10.1016/0025-3227(92)90210-9
- Maravelis, A., Zililidis, A., 2012. Paleoclimatology and Paleoecology across the Eocene/Oligocene boundary, Thrace Basin, Northeast Aegean Sea, Greece. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 365–366, 81-98. DOI: 10.1016/j.palaeo.2012.09.015
- Marcé, R., Obrador, B., Morguá, J.A., Riera, J.L., López, P., Armengol, J., 2015. Carbonate weathering as a driver of CO₂ supersaturation in lakes. *Nature Geoscience*, 8, 107-111. DOI: 10.1038/NGEO2341

- Margalef, R., 1978. Life forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica Acta*, 1, 493-509.
- Margulis, L., Corlis, J.O., Melkonian, M., Chapman, D.J., 1990. *Handbook of Protoctista: The structure, cultivation, habitats and life histories of eukaryotic microorganisms and descendants exclusive of animals, plant and fungi*. Jones & Bartlett, Woods Hole, Boston. ISBN: 978-0-867-20052-2
- Marlowe, I., Green, J.C., Neal, A., Brassell, S., Eglinton, G., Course, P.A., 1984. Long-chain (n-C₃₇-C₃₉) alkenones in the Prymnesiophyceae. Distribution of alkenones and other lipids and their taxonomic significance. *British Phycological Journal*, 19, 203-216. DOI: 10.1080/00071618400650221
- Marshall, H.G., 1976. Phytoplankton distribution along the eastern coast of the USA. I. Phytoplankton composition. *Marine Biology*, 38, 81-89. DOI: 10.1007/BF00390602
- Marshall, J. D., 1992. Climatic and oceanographic isotopic signals from the carbonate rock record and their preservation. *Geological Magazine*, 129, 143-160. DOI: 10.1017/S0016756800008244
- Martínez-Braceras, N., Payros, A., Miniati, F., Arostegi, J., Franceschetti, G., 2017. Contrasting environmental effects of astronomically driven climate change on three Eocene hemipelagic successions from the Basque–Cantabrian Basin. *Sedimentology*, 64, (4), 960-986. DOI: 10.1111/sed.12334
- Martínez-Braceras, N., 2018. Registry and impact of Eocene climatic events in the North Iberian paleomargin. Tesis doctoral. Euskal Herriko Unibertsitatea (UPV/EHU), en preparación.
- Martini, E., 1971. Standard Tertiary and Quaternary calcareous nannoplankton zonation. In: Farinacci, A. (Ed.), *Proceedings II Planktonic Conference*, Roma, 1970, 2, 739-785.
- Marzouk, A.M., El Shishtawy, A.M., Kasem, A.M., 2014. Calcareous nannofossil and planktonic foraminifera biostratigraphy through the Middle to Late Eocene transition of Fayum area, Western Desert, Egypt. *Journal of African Earth Sciences*, 100, 303-323. DOI: 10.1016/j.jafrearsci.2014.07.003
- Maslin, M.A., Swann, G.E., 2006. Isotopes in marine sediments. In: Leng M.J. (Ed.), *Isotopes in Palaeoenvironmental Research. Developments in Paleoenvironmental Research*, 10, Springer, Dordrecht, Netherlands, 227-290. DOI: 10.1007/1-4020-2504-1_06
- Masse, J.P., Philip, J., Camoin, G., 1996. The Cretaceous Tethys. In: Nairn, A.E.M., Ricou, L.E., Vrielynck, B., Dercourt, J. (Eds.), *The ocean basins and margins*,

Volume 8, The Tethys Ocean, Springer Science + Business Media, New York, 215-236. DOI: 10.1007/978-1-4899-1558-0

- McGonigal, K.L., Wise, S.W. Jr., 2001. Eocene calcareous nannofossil biostratigraphy and sediment accumulation of turbidite sequences on the Iberia Abyssal Plain, ODP Sites 1067–1069. In: Beslier, M.O., Whitmarsh, R.B., Wallace, P.J., Girardeau, J. (Eds.), Proceedings ODP, Scientific Results 173, 1-35.
- McIntyre, A., 1967. Coccoliths as paleoclimatic indicators of Pleistocene glaciations. *Science*, 158, 1314-1317. DOI: 10.1126/science.158.3806.1314
- McIntyre, A., Bé, A.W.H., 1967. Modern Coccolithophoridae of the Atlantic Ocean. I. Placoliths and cyrtoliths. *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts*, 14, 561-597. DOI: 10.1016/0011-7471(67)90065-4
- McIntyre, A., Bé, A.W.H., Roche, M.B., 1970. Modern Pacific Coccolithophorida: a paleontological thermometer. *Transactions of the New York Academy of Sciences*, II, 32, 720-731. DOI: 10.1111/j.2164-0947.1970.tb02746.x
- McIntyre, A., McIntyre, R., 1971. Coccolith concentrations and differential solution in oceanic sediments. In: Funnell, B.M., Riedel, W.R., (Eds.), *The Micropalaeontology of Oceans*, Cambridge University Press, London, 253-261.
- Milankovitch, M., 1930. *Mathematische Klimalehre und Astronomische Theorie der Klimaschwankungen*. Handbuch der Klimatologie, Band I, Teil A. Verlag von Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Miller, K.G., Janecek, T., Katz, M., Keil, D., 1987. Abyssal circulation and benthic foraminiferal changes near the Paleocene/Eocene boundary. *Paleoceanography*, 2 (6), 741-761. DOI: 10.1029/PA002i006p00741
- Miller, C.B., 2004. *Biological Oceanography*. Oxford, Blackwell Publishing Ltd. ISBN: 978-0-632-05536-4.
- Milliman, J. D., 1993. Production and accumulation of calcium carbonate in the ocean: budget of a nonsteady state. *Global Biogeochemical Cycles*, 7, 927-957. DOI: 10.1029/93GB02524
- Milliman, J.D., Droxler, A.W., 1996. Neritic and pelagic carbonate sedimentation in the marine environment: Ignorance is not bliss. *Geologische Rundschau*, 85, 496-504. DOI: 10.1007/BF02369004
- Milliman, J. D., 1999. Production and accumulation of calcium carbonate in the ocean: budget of a nonsteady state. *Global Biogeochemistry Cycles*, 7, 927-957. DOI: 10.1029/93GB02524

- Mitchell-Innes, B.A., Winter, A., 1987. Coccolithophores: a major phytoplankton component in mature upwelled waters off the Cape Peninsula, South Africa in March, 1983. *Marine Biology*, 95, 25-30.
- Mjaaland, G., 1956. Some laboratory experiments on the coccolithophorid *Coccolithus huxleyi*. *Oikos*, 7, 251-255. DOI: 10.2307/3564925
- Molina, E., Alegret, L., Apellaniz, E., Bernaola, G., Caballero, F., Dinarès-Turell, Hardenbol, J., Heilmann-Clausen, C., Larrasoaña, J.C., Luterbacher, H., Monechi, S., Ortiz, S., Orue-Etxebarria, X., Payros, A., Pujalte, V., Rodríguez-Tovar, F.J., Toris, F., Tosquella, J. y Uchman, A., 2011. The Global Stratotype Section and Point (GSSP) for the base of the Lutetian Stage at the Gorrondatxe section, Spain. *Episodes* 34 (2), 86-108.
- Monechi, S., Angori, E., Von Salis, K., 2000. Calcareous nannofossil turnover around the Paleocene/Eocene transition at Alamedilla (southern Spain). *Bulletin de la Société Géologique de France* 171 (4), 477-489. DOI: 10.2113/171.4.477
- Montadert, L., Roberts, D.G., 1979. Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, 48, Government Printing Office, Washington. DOI: 10.2973/dsdp.proc.48.1979
- Monteiro, F.M., Bach, L.T., Brownlee, C., Bown, P., Rickaby, R.E.M., Pulton, A.J., Tyrrell, T., Beaufort, L., Dutkiewicz, S., Gibbs, S., Gutowska, M.A., Lee, R., Riebesell, U., Young, J., Ridgwell, A., 2016. Why marine phytoplankton calcify. *Science Advances*, 2 (7). DOI: 10.1126/sciadv.1501822
- Moore, D., Reynolds, R., 1997. X-Ray-Diffraction and the Identification and Analysis of Clay Minerals. Oxford University Press, New York, 378 p.
- Mountain, G.S., Miller, K.G., 1992. Seismic and geologic evidence for Early Paleogene deepwater circulation in the western North Atlantic. *Paleoceanography*, 7 (4), 423-439. DOI: 10.1029/92PA01268
- Mutterlose, J., Linnert, C., Norris, R., 2007. Calcareous nannofossils from the Paleocene-Eocene Thermal Maximum of the equatorial Atlantic (ODP Site 1260B): Evidence for tropical warming. *Marine Micropaleontology*, 65, 13-31. DOI: 10.1016/j.marmicro.2007.05.004
- Nicolo, M.J., Dickens, G.R., Hollis, C.J., Zachos, J.C., 2007. Multiple early Eocene hyperthermals: their sedimentary expression on the New Zealand continental margin and in the deep sea. *Geology*, 35 (8), 699-702. DOI: 10.1130/G23648A.1
- Norris, R.D., Rohl, U., 1999. Carbon cycling and chronology of climate warming during the Palaeocene/Eocene transition. *Nature*, 401, 775-778. DOI: 10.1038/44545
- Nunes, F., Norris, R.D., 2006. Abrupt reversal in ocean overturning during the Palaeocene/Eocene warm period. *Nature*, 439, 60-63. DOI: 10.1038/nature04386

- O'Connell, S., Chandler, M.A., Ruedy, R., 1996. Implications for the creation of warm saline deep water: Late Paleocene reconstructions and global climate model simulations. *Geological Society of America Bulletin*, 108, 270-284. DOI: 10.1130/0016-7606(1996)108<0270:IFTCOW>2.3.CO;2
- O'Dea, S.A., Gibbs, S.J., Bown, P.R., Young, J.R., Poulton, A.J., Newsam, C., Wilson, P.A., 2014. Coccolithophore calcification response to past ocean acidification and climate change. *Nature Communications*, 5, 5363. DOI: 10.1038/ncomms6363
- Okada, H., Honjo, S., 1973. The distribution of oceanic coccolithophorids in the Pacific. *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts*, 20, 355-374. DOI: 10.1016/0011-7471(73)90059-4
- Okada, H., Honjo, S., 1975. Distribution of coccolithophorids in marginal seas along the western Pacific Ocean and in the Red Sea. *Marine Biology*, 31, 271-285.
- Okada, H., Bukry, D., 1980. Supplementary modification and introduction of code numbers to the low-latitude coccolith biostratigraphic zonation (Bukry, 1973; 1975). *Marine Micropaleontology*, 5 (3), 321-325. DOI: 10.1007/BF00387154
- Okada, H., 1984. Modern nannofossil assemblages in sediments of coastal and marginal seas along the Western Pacific Ocean. *Utrecht Micropaleontological Bulletins*, 30, 171-187.
- Ortiz, S., Alegret, L., Payros, A., Orue-Etxebarria, X., Apellaniz, E., Molina, E., 2011. Distribution patterns of benthic foraminifera across the Ypresian-Lutetian Gorrondatxe section, northern Spain: Response to sedimentary disturbance. *Marine Micropaleontology* 78, 1–13. DOI: 10.1016/j.marmicro.2010.09.004
- Orue-Etxebarria, B., Bernaola, G., Baceta, J.I., Angori, E., Caballero, F., Monechi, S., Pujalte, V., Dinarès-Turell, J., Apellaniz, E., Payros, A., 2004. New constraints on the evolution of planktic foraminifers and calcareous nannofossils across the Paleocene-Eocene boundary interval: the Zumaia section revisited. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 234 (1-3), 223-259.
- Orr, J.C., Fabry, V.J., Aumont, O., Bopp, L., Doney, S.C., Feely, R.A., Gnanadesikan, A., Gruber, N., Ishida, A., Joos, F., et al., 2005. Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature*, 437, 681-686. DOI: 10.1038/nature04095
- Pagani, M., Pedentchouk, N., Huber, M., Sluijs, A., Schouten, S., Brinkhuis, H., Sinnghe-Damste, J., Dickens, G. R., 2006. Arctic hydrology during global warming at the Palaeocene/Eocene thermal maximum. *Nature*, 442, 671-675. DOI: 10.1038/nature05043
- Paasche, E., 1962. Coccolith formation. *Nature*, 193, 1094-1095. DOI: 10.1038/1931094b0

- Paasche, E., 1968. Biology and physiology of coccolithophorids. *Annual Review of Microbiology*, 22, 71-86. DOI: 10.1146/annurev.mi.22.100168.000443
- Pak, D.K., Miller, K.G., 1992. Paleocene to Eocene benthic foraminiferal isotopes and assemblages: Implications for deepwater circulation. *Paleoceanography*, 7 (4), 405-422. DOI: 10.1029/92PA01234
- Pälike, H., Nishi, H., Lyle, M., Raffi, I., Gamage, K., Klaus, A., and the Expedition 320/321 Scientists, 2010. Expedition 320/321 summary. In: Pälike, H., Lyle, M., Nishi, H., Raffi, I., Gamage, K., Klaus, A., the Expedition 320/321 Scientists (Eds.), *Proceedings of the Integrated Ocean Drilling Program, 320/321*, Tokyo (Integrated Ocean Drilling Program Management International, Inc.), 2021-2101. DOI: 10.2204/iodp.proc.320321.101.2010
- Pälike, H., Lyle, M.W., Nishi, H., Raffi, I., Ridgwell, A., Gamage, K., Klaus, A., Acton, G.D., Anderson, L., Backman, J., Baldauf, J.G., Beltran, C., Bohaty, S.M., Bown, P.R., Busch, W.H., Channell, J.E.T., Chun, C.O.J., Delaney, M.L., Dewang, P., Dunkley Jones, T., Edgar, K.M., Evans, H.F., Fitch, P., Foster, G.L., Gussone, N., Hasegawa, H., Hathorne, E.C., Hayashi, H., Herrle, J.O., Holbourn, A., Hovan, S.A., Hyeong, K., Iijima, K., Ito, T., Kamikuri, S.I., Kimoto, K., Kuroda, J., Leon-Rodriguez, L., Malinverno, A., Moore, T.C., Murphy, B., Murphy, D.P., Nakamura, H., Ogane, K., Ohneiser, C., Richter, C., Robinson, R.S., Rohling, E.J., Romero, O.E., Sawada, K., Scher, H.D., Schneider, L., Sluijs, A., Takata, H., Tian, J., Tsujimoto, A., Wade, B.S., Westerhold, T., Wilkens, R.H., Williams, T., Wilson, P.A., Yamamoto, Y., Yamamoto, S., Yamazaki, T., Zeebe, R.E, 2012. A Cenozoic record of the equatorial Pacific carbonate compensation depth. *Nature*, 488, 609-614. DOI: 10.1038/nature11360
- Panchuk, K., Ridgwell, A., Kump, L. R., 2008. Sedimentary response to Paleocene-Eocene Thermal Maximum carbon release: A model-data comparison. *Geology*, 36, 315-318. DOI: 10.1130/G24474A.1
- Parke, M., Adams, I., 1960. The motile (*Crystallolithus hyalinus* Gaardner and Markali) and non-motile phases in the life history of *Coccolithus pelagicus* (Wallich) Schuller. *Journal of Marine Biological Association of the U.K.*, 39, 263-274. DOI: 10.1017/S002531540001331X
- Payros, A., Pujalte, V., Baceta, J.I., Orue-Etxebarria, X., Serra-Kiel, J., Trave, A., 1996. Las calizas eocenas del oeste de Navarra: revisión, redefinición y nueva interpretación de sus unidades estratigráficas. *Príncipe de Viana, suplemento de ciencias*, 14-15, 137-153.
- Payros, A., 1997. El Eoceno de la Cuenca de Pamplona: estratigrafía, facies y evolución paleogeográfica. PhD thesis, Universidad del País Vasco, Bilbao, Basque Country, 403 p.

- Payros, A., Pujalte, V., Orue-Etxebarria, X., 1999. The South Pyrenean Eocene carbonate megabreccias revisited: new interpretation based on evidence from the Pamplona basin. *Sedimentary Geology*, 125, 165-194.
- Payros, A., Pujalte, V., Orue-Etxebarria, X., 2003. The calciclastic members of the Eocene Anotz Formation (Navarre, W Pyrenees): example of resedimentation processes in carbonate ramp slopes. *Geogaceta*, 34, 151-154.
- Payros, A., Orue-Etxebarria, X., Pujalte, V., 2006. Covarying sedimentary and biotic fluctuations in Lower-Middle Eocene Pyrenean deep-sea deposits: Palaeoenvironmental implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 234, 258-276.
- Payros, A., Pujalte, V., Orue-Etxebarria, X., 2007. A point-sourced calciclastic submarine fan complex (Eocene Anotz Formation, Western Pyrenees): facies architecture, evolution and controlling factors. *Sedimentology*, 54, 137-168. DOI: 10.1111/j.1365-3091.2006.00823.x
- Payros, A., Tosquella, J., Bernaola, G., Dinarès-Turell, J., Orue-Etxebarria, X., Pujalte, V., 2009a. Filling the North European Early/Middle Eocene (Ypresian/Lutetian) boundary gap: Insights from the Pyrenean continental to deep-marine record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 280, 313-332.
- Payros, A., Orue-Etxebarria, X., Bernaola, G., Apellaniz, E., Dinarès-Turell, J., Tosquella, J., Caballero, F., 2009b. Characterization and astronomically calibrated age of the first occurrence of *Turborotalia frontosa* in the Gorrondatxe section, a prospective Lutetian GSSP: implications for the Eocene time scale. *Lethaia*, 42 (3), 255-264. DOI: 10.1111/j.1502-3931.2008.00142.x
- Payros, A., Pujalte, V., Tosquella, J., Orue-Etxebarria, X., 2010. The Eocene storm-dominated foralgal ramp of the western Pyrenees (Urbasa-Andia Formation): An analogue of future shallow-marine carbonate systems? *Sedimentary Geology*, 228, 184-204. DOI: 10.1016/j.sedgeo.2010.04.010
- Payros, A., Dinarès-Turell, J., Bernaola, G., Orue-Etxebarria, X., Apellaniz, E., Tosquella, J., 2011. On the age of the Early/Middle Eocene boundary and other related events: Cyclostratigraphic refinements from the Pyrenean Otsakar section and the Lutetian GSSP. *Geological Magazine*, 148, 442-460. DOI: 10.1017/S0016756810000890.
- Payros, A., Ortiz, S., Alegret, L., Orue-Etxebarria, X., Apellaniz, E., Molina, E., 2012. An early Lutetian carbon-cycle perturbation: Insights from the Gorrondatxe section (western Pyrenees, Bay of Biscay). *Paleoceanography* 27, 2213-2226. DOI: 10.1029/2012PA002300

- Payros, A., Martínez-Braceras, N., 2014. Orbital forcing in turbidite accumulation during the Eocene greenhouse interval. *Sedimentology*, 61, 1411-1432. DOI: 10.1111/sed.12113
- Payros, A., Ortiz, S., Millán, I., Arostegi, J., Orue-Etxebarria, X., Apellaniz, E., 2015a. The Early Eocene Climatic Optimum: environmental impact on the North Iberian continental margin. *GSA Bulletin*, 127 (11-12), 1632-1644. DOI: 10.1130/B31278.1
- Payros, A., Dinarès-Turell, J., Monechi, S., Orue-Etxebarria, X., Ortiz, S., Apellaniz, E., Martínez-Braceras, N., 2015b. The Lutetian/Bartonian transition (middle Eocene) at the Oyambre section (northern Spain): Implications for standard chronostratigraphy. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 440, 234-248. DOI: 10.1016/j.palaeo.2015.09.015
- Payros, A., Pujalte, V., Orue-Etxebarria, X., Apellaniz, E., Bernaola, G., Baceta, J.I., Caballero, F., Dinarès-Turell, J., Monechi, S., Ortiz, S., Schmitz, B., Tosquella, J., 2016. The Relevance of Iberian Sedimentary Successions for Paleogene Stratigraphy and Timescales. In: Montenari, M. (Ed.), *Stratigraphy & Timescales*. Elsevier, pp. 393-489. DOI: 10.1016/bs.sats.2016.08.001
- Pearson, P.N., Palmer, M.R., 2000. Atmospheric carbon dioxide concentrations over the past 60 million years. *Nature*, 406, 695-699. DOI: 10.1038/35021000
- Penman, D.E., 2016: Silicate weathering and North Atlantic silica burial during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. *Geology* Vol. 44 (9), 731-734.
- Penman, D.E., Kirtland-Turner, S., Sexton, P.F. et al, 2016: An abyssal carbonate compensation depth overshoot in the aftermath of the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. *Nature Geoscience* Vol. 9 (8), p. 575.
- Perch-Nielsen, K., 1971. Durchsicht Tertiärer Coccolithen. *Proceedings II Planktonic Conference, Roma, 1970*, 2, 939-980.
- Perch-Nielsen, K., 1985a. Mesozoic calcareous nannofossils. In: Bolli, H.M., Saunders, J.B., Perch-Nielsen, K. (Eds.), 1985. *Plankton stratigraphy*. Cambridge University Press, UK, 329-426. ISBN: 978-0-521-36719-6
- Perch-Nielsen, K., 1985b. Cenozoic calcareous nannofossils. In: Bolli, H.M., Saunders, J.B., Perch-Nielsen, K. (Eds.), 1985. *Plankton stratigraphy*. Cambridge University Press, UK, 427-554. ISBN: 978-0-521-36719-6
- Persico, D., Fioroni, C., Villa, G., 2012. A refined calcareous nannofossil biostratigraphy for the middle Eocene–early Oligocene Southern Ocean ODP sites. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 335-336, 12-23. DOI: 10.1016/j.palaeo.2011.05.017

- Philip, J., Masse, J.P., Camoin, G., 1996. Tethyan carbonate platforms. In: Nairn, A.E.M., Ricou, L.E., Vrielynck, B., Dercourt, J. (Eds.), *The ocean basins and margins, Volume 8, The Tethys Ocean*, Springer Science + Business Media, New York, 239-265. DOI: 10.1007/978-1-4899-1558-0
- Pienaar, R.N., 1994. Ultrastructure and calcification of coccolithophores. In: Winter, A., Siesser, W.G. (Eds.), 1994. *Coccolithophores*. Cambridge University Press, UK, 13-38. ISBN: 0-521-38050-2
- Pinet, B., Montadert, L., ECORS Scientific Party, 1987. Deep seismic reflection and refraction profiling along the Aquitaine shelf (Bay of Biscay). *Geophysical Journal of the Royal Astronomical Society*, 89, 305-312.
- Plant, J.A., Whittaker, A., Demetriades, A., Devivo, B., Lexa, J., 2003. The geological and tectonic framework of Europe. A contribution to IUGS/IAGC Global Geochemical Baselines, *Geochemical Atlas of Europe, Part 1*.
- Plaziat, J.C., 1975. L'Ilerdien à l'intérieur du paléogène languedocien; ses relations avec le Sparnacien, l'Ilerdien sud-pyrénéen, l'Yprésien et le Paléocène. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 17 (2), 168-182.
- Plaziat, J.C., 1981. Late Cretaceous to late Eocene paleogeography evolution of southwest Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 36, 263-320.
- Poppe, L.J., Paskevich, V.F., Hathaway, J.C., Blackwood, D.S., 2001. A laboratory manual for X-ray powder diffraction. US Geological Survey, Open-File Report, 1041, 1-88. URL: <http://pubs.er.usgs.gov/publication/ofr0141>
- Preiss-Daimler, I., Baumann, K.H., Henrich, R., 2012. Carbonate budget mass estimates for Neogene discoasters from the Equatorial Atlantic (Ceara Rise: ODP Site 927). *Journal of Micropalaeontology*, 31, 169-178. DOI: 10.1144/0262-821X11-014
- Pujalte, V., Robles, S., Zapata, M., Orue-Etxebarria, X., García-Portero, J., 1989. Sistemas sedimentarios, secuencias deposicionales y fenómenos tectonoestratigráficos del Maastrichtiense superior-Eoceno inferior de la Cuenca Vasca (Guipúzcoa y Vizcaya). XII Congreso Español de Sedimentología, Bilbao, Volumen de Abstracts, 47-88.
- Pujalte, V., Robles, S., Robador, A., Baceta, J.I., Orue-Etxebarria, 1993. Shelf-to-basin Palaeocene palaeogeography and depositional sequences, western Pyrenees, north Spain. In: Posamentier, H.W., Summerhayes, C.P., Haq, B.U., Allen, G.P. (Eds.), *Sequence Stratigraphy and Facies Associations*, IAS Special Publications, 18, Blackwell, UK, 369-395.
- Pujalte, V., Baceta, J.I., Payros, A., Orue-Etxebarria, X., Serra Kiel, J., 1994. Late Cretaceous-Middle Eocene Sequence Stratigraphy and biostratigraphy of the SW

and W Pyrenees (Pamplona and Basque Basins, Spain). Seminario de campo para el Grupo de Estudio del Paleogeno (GEP), Universidad del País Vasco, Basque Country, 118 p.

- Pujalte, V., Robles, S., Orue-Etxebarria, X., Baceta, J.I., Payros, A., Larruzea, I.F., 2000. Uppermost Cretaceous-Middle Eocene strata of the Basque-Cantabrian región and Western Pyrenees: a sequence stratigraphic perspective. *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 13, 191-211.
- Pujalte, B., Baceta, J.I., Payros, A., 2002. Tertiary Chapter: Western Pyrenees and Basque Cantabrian Region. In: Gibbons, W., Moreno, T. (Eds.), *The Geology of Spain*. Special Publications of the Geological Society of London, UK, p. 293-301.
- Pujalte, V., Schmitz, B., Baceta, J.I., 2014. Sea-level changes across the Paleocene–Eocene interval in the Spanish Pyrenees, and their possible relationship with North Atlantic magmatism. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 393, 45-60. DOI: 10.1016/j.palaeo.2013.10.016
- Pujalte, V., Robador, A., Payros, A., Samsó, J.M., 2016. A siliciclastic braid delta within a lower Paleogene carbonate platform (Ordesa-Monte Perdido National Park, southern Pyrenees, Spain): Record of the Paleocene–Eocene Thermal Maximum perturbation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 459, 453-470. DOI: 10.1016/j.palaeo.2016.07.029
- Quillévéré, F., Norris, R.D., Kroon, D., Wilson, P.A., 2008. Stable isotope composition of early Danian sediments from the Atlantic Ocean. *Pangaea*. DOI: 10.1594/PANGAEA.707191
- Raffi, I., De Bernardi, B., 2008. Response of calcareous nannofossils to the Paleocene–Eocene Thermal Maximum: observations on composition, preservation and calcification in sediments from ODP Site 1263 (Walvis Ridge – SW Atlantic). *Marine Micropaleontology*, 69, 119-138. DOI: 10.1016/j.marmicro.2008.07.002
- Raffi, I., Backman, J., Zachos, J.C., Sluijs, A., 2009. The response of calcareous nannofossil assemblages to the Paleocene Eocene Thermal Maximum at the Walvis Ridge in the South Atlantic. *Marine Micropaleontology*, 70, 201-212. DOI: 10.1016/j.marmicro.2008.12.005
- Rahmstorf, S., 2006. Thermohaline Ocean Circulation. In: Elias, S.A. (Ed.), *Encyclopedia of Quaternary Sciences*. Elsevier, Amsterdam.
- Raven, J., Caldeira, K., Elderfield, H., Hoegh-Guldberg, O., Liss, P.S., Riebesell, U., Sheperd, J., Turley, C., Watson, A., 2005. *Ocean Acidification due to Increasing Atmospheric Carbon Dioxide*. Royal Society Policy Document, London, UK, 233 p.

- Raven, J.A., Crawford, K., 2012: Environmental controls on coccolithophore calcification. *Marine Ecology Progress Series*, 470, 137-166. DOI: 10.3354/meps09993
- Ravizza, G., Norris, R.N., Blusztajn, J., Aubry, M.P., 2001. An osmium isotope excursion associated with the late Paleocene thermal maximum: Evidence of intensified chemical weathering. *Paleoceanography*, 16, 155-163. DOI: 10.1029/2000PA000541
- Rea, D.K., Lyle, M.W., 2005. Paleogene calcite compensation depth in the eastern subtropical Pacific: Answers and questions. *Paleoceanography*, 20, PA1012. DOI: 10.1029/2004PA001064.
- Rea, D.K., Zachos, J.C., Owen, R.M., Gingerich, P.D., 1990. Global change at the Paleocene-Eocene boundary: climatic and evolutionary consequences of tectonic events. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 79 (1-2), 117-128. DOI: 10.1016/0031-0182(90)90108-J
- Ricou, L.E., 1987. The Tethyan oceanic gates. A tectonic approach to major sedimentary changes within Tethys. *Geodinamica Acta*, 1, 225-232. DOI: 10.1080/09853111.1987.11105141
- Ricou, L.E., 1996. The plate tectonic history of the past Tethys Ocean. In: Nairn, A.E.M., Ricou, L.E., Vrielynck, B., Dercourt, J. (Eds.), *The ocean basins and margins, Volume 8, The Tethys Ocean*, Springer Science + Business Media, New York, 3-70. DOI: 10.1007/978-1-4899-1558-0
- Ricou, L.E., Mercier de l'Épinay, B., Marcoux, J., 1986. Evolution of the Tethyan seaways and implications for the oceanic circulation around the Eocene-Oligocene boundary. In: Pomerol, C., Premoli-Silva, I. (Eds.), *Terminal Eocene Events*, Elsevier, Amsterdam, 387-394. DOI: 10.1016/S0920-5446(08)70142-0
- Ridgwell, A., Zeebe, R.E., 2005. The role of the global carbonate cycle in the regulation and evolution of the Earth system. *Earth and Planetary Science Letters*, 234, 299-315. DOI: 10.1016/j.epsl.2005.03.006
- Ridgwell, A., 2007. Interpreting transient carbonate compensation depth changes by marine sediment core modeling. *Paleoceanography*, 22, PA4102. DOI: 10.1029/2006PA001372
- Ridgwell, A., Schmidt, D.N., 2010. Past constraints on the vulnerability of marine calcifiers to massive carbon dioxide release. *Nature Geoscience*, 3, 196-200. DOI: 10.1038/ngeo755
- Riebesell, U., Zondervan, I., Rost, B., Tortell, P.D., Zeebe, R.E., Morel, F.M.M., 2000. Reduced calcification of marine plankton in response to increased atmospheric CO₂. *Nature*, 407, 364-367.

- Riebesell, U., 2004. Effects of CO₂ enrichment on marine phytoplankton. *Journal of Oceanography*, 60, 719-729. DOI: 10.1007/s10872-004-5764-z
- Rivero-Calle, S., Gnanadesikan, A., del Castillo, C.E., Balch, W.M., Guikema, S.D., 2015. Multidecadal increase in North Atlantic coccolithophores and the potential role of rising CO₂. *Science*, 350, 1533-1537. DOI: 10.1126/science.aaa8026
- Roberts, C.D., Le Grande, A.N., Tripathi, A.K., 2009. Climate sensitivity to arctic seaway restriction during the Early Paleogene. *Earth and Planetary Science Letters*, 286, 576-585. DOI: 10.1016/j.epsl.2009.07.026
- Röhl, U., Bralower, T.J., Norris, R.D., Wefer, G., 2000. New chronology for the late Paleocene thermal maximum and its environmental implications. *Geology*, 28, 927-930. DOI: 10.1130/0091-7613(2000)28<927:NCFTLP>2.0.CO;2
- Röhl, U., Westerhold, T., Monechi, S., Thomas, E., Zachos, J.C., Donner, B., 2005. The Third and Final Early Eocene Thermal Maximum: Characteristics, Timing and Mechanisms of the 'X' Event, GSA Annual Meeting 37. Geological Society of America, Salt Lake City. SRef-ID: 1607-7962/gra/EGU06-A-04560
- Romein, A.J.T., 1982. The Cretaceous/Tertiary boundary: an astronomic or a sedimentary problem? IAS 3rd European Meeting, Copenhagen, 123-127.
- Rost, B., Riebesell, U., Burkhardt, S., Sultemeyer, D., 2003. Carbon acquisition of bloomforming marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 48, 55-67. DOI: 10.4319/lo.2003.48.1.0055
- Rost, B., Riebesell, U., 2004. Coccolithophores and the biological pump: responses to environmental changes. In: Thierstein, H.R., Young, J.R. (Eds.), *Coccolithophores – From Molecular Processes to Global Impact*. Springer, Berlin, 99-125. DOI: 10013/epic.21851.d001
- Roth, P.H., Thierstein, H.R., 1972. Calcareous nannoplankton: Leg 14 of the Deep Sea Drilling Project. *Initial Reports of the Deep Sea drilling Project*, 14, 421-485.
- Roth, P.H., 1974. Calcareous Nannoplankton from the Northwestern Indian Ocean, Leg 24, Deep Sea Drilling Project. *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project*, 24, U.S. Government Printing Office, Washington, 969-994.
- Roth, P.H., Mullin, M.M., Berger, W.H., 1975. Coccolith sedimentation by fecal pellets: laboratory experiments and field observations. *Geological Society of America Bulletin*, 86, 1079-1084. DOI: 10.1130/0016-7606(1975)86<1079:CSBFPL>2.0.CO;2
- Roth, P.H., Coulborne, W.T., 1982. Floral and solution patterns of coccoliths in surface sediments of the North Pacific. *Marine Micropaleontology*, 7, 1-52. DOI: 10.1016/0377-8398(82)90014-7

- Roth, P.H., 1986. Mesozoic paleoceanography of the North Atlantic and Tethys Oceans. In: Summerhayes, C.P., Shackleton, N.J. (Eds.), *North Atlantic Palaeoceanography*, Geological Society, Special Publications, 21, Blackwell Scientific Publications, London, 299-320. DOI: 10.1144/GSL.SP.1986.021.01.22
- Roth, P.H., 1994. Distribution of coccoliths in oceanic sediments. In: Winter, A., Siesser, W.G. (Eds.), *Coccolithophores*. Cambridge University Press, UK, 199-218. ISBN: 0-521-38050-2.
- Round, F.E., Crawford, R.M., Mann, D.G., 1990. *The Diatoms: Biology & Morphology of the Genera*. Cambridge University Press. ISBN 978-0-521-36318-1
- Rousseaux, C.S., Gregg, W.W., 2014. Interannual Variation in Phytoplankton Primary Production at A Global Scale. *Remote Sensing*, 6, 1-19. DOI: 10.3390/rs6010001
- Schaller, M.F., 2015. Paleoceanography: Corrosive circulation. *Nature Geoscience*, 8, 429-430. DOI: 10.1038/ngeo2446.
- Scheibner, C., Speijer, R.P., 2008. Late Paleocene-early Eocene Tethyan carbonate platform evolution - A response to long- and short-term paleoclimatic change. *Earth-Science Reviews*, 90, 71-102. DOI: 10.1016/j.earscirev.2008.07.002
- Schiller, J., 1930. Coccolithineae. In: Rabernhorst, L. (Ed.), *Dr. L. Rabenhorst's Kryptogamen – Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz*, 10 (2), Akademische Verlagsgesellschaft, 89-267. DOI: 10.5962/bhl.title.1356
- Schlanger, S.O., Douglas, R.G., 1974. Pelagic ooze-chalk-limestone transition and its implications for marine stratigraphy. In: Hsü, K.J., Jenkyns, H.C. (Eds.), *Pelagic Sediments on Land and under the Sea*, The International Association of Sedimentologists, Special Publications, 1, 117-148. DOI: 10.1002/9781444304855.ch6
- Schmitz, B., Asaro, F., Molina, E., Monechi, S., Von Salis, K., Speijer, R.P., 1997. High-resolution iridium, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$, foraminifera and nannofossil profiles across the latest Paleocene benthic extinction event at Zumaya, Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 133 (1-2), 49-68. DOI: 10.1016/S0031-0182(97)00024-2
- Schmitz, B., Pujalte, V., 2003. Sea-level, humidity, and land-erosion records across the initial Eocene thermal maximum from a continental-marine transect in northern Spain. *Geology*, 31 (8), 689-692. DOI: 10.1130/G19527.1
- Schneider, L.J., Bralower, T.J., Kump, L.R., 2011. Response of nannoplankton to early Eocene ocean de-stratification. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 310, 152-162. DOI: 10.1016/j.palaeo.2011.06.018
- Schoon, P.L., Heilmann-Clausen, C., Schultz, B.P., Sluijs, A., Sinninghe Damsté, J.P., Schouten, S., 2013. Recognition of Early Eocene global carbon isotope excursions

using lipids of marine Thaumarchaeota. *Earth and Planetary Science Letters*, 373, 160-168. DOI: 10.1016/j.epsl.2013.04.037

Schultz, L.G., 1964. Quantitative interpretation of mineralogical composition from X-ray and chemical data for the Pierre Shale. US Geological Survey Professional Paper, 391 (C), 31 p. URL: <http://pubs.er.usgs.gov/publication/pp391C>

Schwarzacher, W., 1993. *Cyclostratigraphy and the Milankovitch theory*. Elsevier, Amsterdam, 225 p. ISBN: 978044489623

Self-Trail, J. M., Powars, D. S., Watkins, D. K. Wandless, G. A., 2012. Calcareous nanofossil assemblage changes across the Paleocene-Eocene Thermal Maximum: Evidence from a shelf setting. *Marine Micropaleontology*, 92-93, 61-80. DOI: 10.1016/j.marmicro.2012.05.003

Serra-Kiel, J., Tosquella, J., Ferrandez, C., Gedik, N., 1998. In: Lamolda, M.A. (Ed.), *The Paleogene at La Acebosa section*. 24 Coloquio Europeo de Micropaleontología, Libro Guía, 41-45.

Sexton, P. F., Wilson, P. A., Pearson, P. N., 2006. Palaeoecology of late middle Eocene planktic foraminifera and evolutionary implications. *Marine Micropaleontology*, 60, 1-16. DOI: 10.1016/j.marmicro.2006.02.006.

Sexton, P. F., Norris, R.D., Wilson, P.A., Pälike, H., Westerhold, T., Röhl, U., Bolton, C.T., Gibbs, S.J., 2011. Eocene global warming events driven by ventilation of oceanic dissolved organic carbon. *Nature*, 471, 349-352. DOI: 10.1038/nature09826

Shackleton, N.J., 1986. Paleogene stable isotope events. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 57, 91-102. DOI: 10.1016/0031-0182(86)90008-8

Shanks, A.L., Trent, J.D., 1980. Marine snow: sinking rates and potential role in vertical flux. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 27 (2A), 137-143. DOI: 10.1016/0198-0149(80)90092-8

Shellito, C., Sloan, L.C., Huber, M., 2003. Climate model constraints on atmospheric CO₂ levels in the early-middle Palaeogene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 193, 113-123.

Sibuet, J.C., Srivastava, S.P., Spakman, W., 2004. Pyrenean orogeny and plate kinematics. *Journal of Geophysical Research*, 109, B08104. DOI: 10.1029/2003JB002514

Siesser, W.G., Winter, A., 1994. Composition and morphology of coccolithophore skeletons. In: Winter, A., Siesser, W.G. (Eds.), *Coccolithophores*. Cambridge University Press, UK, 51-62. ISBN: 0-521-38050-2.

- Sikes, C.S., Wilbur, K.M., 1982. Functions of coccolith formation. *Limnology and Oceanography*, 27, 18-26. DOI: 10.4319/lo.1982.27.1.0018
- Silver, M.W., Shanks, A.L., Trent, J.D., 1978. Marine snow: microplankton habitat and source of small-scale patchiness in pelagic populations. *Science*, 201 /4353), 371-373. DOI: 10.1126/science.201.4353.371
- Skeffington, S.W., Scheffel, A., 2018. Exploiting algal mineralization for nanotechnology: bringing coccoliths to the fore. *Current Opinion in Biotechnology*, 49, 57-63. DOI: 10.1016/j.copbio.2017.07.013
- Sloan, L.C., Huber, M., 2001. Eocene Oceanic Responses to Orbital Forcing on Precessional Time Scales. *Paleoceanography*, 16, 101-111. DOI: 10.1029/1999PA000491
- Sloan, L. C., Rea, D.K., 1996. Atmospheric carbon dioxide and early Eocene climate: A general circulation modeling sensitivity study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 119, 275-292. DOI: 10.1016/0031-0182(95)00012-7
- Sluijs, A., Schouten, S., Pagani, M., Woltering, M., Brinkhuis, H., Damsté, J.S.S., Dickens, J., Moran, K., 2006. Subtropical Arctic Ocean temperatures during the Palaeocene/Eocene thermal maximum. *Nature*, 441, 610-613. DOI: 10.1038/nature04668
- Sluijs, A., Bowen, G., Brinkhuis, H., Lourens, L., Thomas, E., 2007a. The Palaeocene-Eocene Thermal Maximum Super Greenhouse: Biotic and geochemical signatures. Age models and Mechanisms of Global Change. In: Williams, M., Haywood, A.M., Gregory, F.J., Schmidt, D.N. (Eds.), *Deep-Time Perspectives on Climate Change: Marrying the Signal from Computer Models and Biological Proxies*. The Micropaleontological Society Special Publications, 323-349.
- Sluijs, A., Brinkhuis, H., Schouten, S., Bohaty, S.M., John, C.M., Zachos, J.C., Reichart, G.J., Sinninghe Damsté, J.S., Crouch, E.M., Dickens, G.R., 2007b. Environmental precursors to rapid light carbon injection at the Palaeocene/Eocene boundary. *Nature*, 450, 1218-1221. DOI: 10.1038/nature06400
- Sluijs, A., Röhl, U., Schouten, S., Brumsack, H.J., Sangiorgi, F., Sinninghe Damsté, J.S., Brinkhuis, H., 2008a. Arctic Late Paleocene-Early Eocene paleoenvironments with special emphasis on the Paleocene-Eocene Thermal Maximum (Lomonosov Ridge, Integrated Ocean Drilling Program Expedition 302). *Paleoceanography*, 23, PA1S11. DOI: 10.1029/2007PA001495
- Sluijs, A., Brinkhuis, H., Crouch, E.M., John, C.M., Handley, L., Munsterman, D., Bohaty, S.M., Zachos, J.C., Reichart, G.J., Schouten, S., Pancost, R.D., Sinninghe Damsté, J.S., Welters, N.L.D., Lotter, A.F., Dickens, G.R., 2008b. Eustatic

variations during the Paleocene-Eocene greenhouse world. *Paleoceanography*, 23, PA4216. DOI: 10.1029/2008PA001615

- Sluijs, A., Schouten, S., Donders, T.H., Schoon, P.L., Röhl, U., Reichert, G.J., Sangiorgi, F., Kim, J.H., Sinninghe Damsté, J.S., Brinkhuis, H., 2009. Warm and wet conditions in the Arctic region during Eocene Thermal Maximum 2. *Nature Geoscience*, 2, 777-780. DOI: 10.1038/ngeo668
- Smayda, T.J., 1970. The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, 8, 353-414.
- Smith, A.G., 1996. Cenozoic latitudes, positions and topography of the Iberian Peninsula. In: Friend, P.F., Dabrio, C.J. (Eds.), *Tertiary basins of Spain: the stratigraphic record of crustal kinematics*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 6-8.
- Sournia, A., 1982. Form and function in marine phytoplankton. *Biological Reviews*, 57, 347-394. DOI: 10.1111/j.1469-185X.1982.tb00702.x
- Sprong, J., Youssef, M.A., Bornemann, A., Schulte, P., Steurbaut, E., Stassen, P., Kouwenhoven, T.J., Speijer, R.P. A multi-proxy record of the Latest Danian Event at Gebel Qreiya, Eastern Desert, Egypt. *Journal of Micropalaeontology*, 30, 167-182. DOI: 10.1144/0262-821X10-023
- Srivastava, S.P., Tapscott, C.R., 1986. Plate kinematics of the North Atlantic. In: Vogt, P.R., Tucholke, B.E. (Eds.), *The Geology of North America*, Geological Society of America, 385-404.
- Srivastava, S. P., Arthur, M. A. 1989. Tectonic evolution of the Labrador Sea and Baffin Bay: constraints imposed by regional geophysics and drilling results from Leg 105. In: Srivastava, S. P., Arthur, M. A., Clement, B., et al. (Eds.), *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results, Ocean Drilling Program, 105*. Texas A&M University, College Station, Texas, p. 989-1009. DOI: 10.2973/odp.proc.sr.105.163.1989
- Stap, L., Sluijs, A., Thomas, E., Lourens, L., 2009. Patterns and magnitude of deep sea carbonate dissolution during Eocene Thermal Maximum 2 and H2, Walvis Ridge, South-Eastern Atlantic Ocean. *Paleoceanography*, 24, 1211-1223. DOI: 10.1029/2008PA001655
- Stap, L., Lourens, L., Thomas, E., Sluijs, A., Bohaty, S., 2010. High-resolution deep-sea carbon and oxygen isotope records of Eocene Thermal Maximum 2 and H2. *Geology*, 38 (7), 607-610. DOI: 10.1130/G30777.1
- Steinmetz, J.C., 1991. Calcareous Nannoplankton Biocoenosis: Sediment Trap Studies in the Equatorial Atlantic, Central Pacific and Panama Basin. *Ocean Biocoenosis*

- Series, 1, Woods Hole Oceanographic Institution, Massachusetts, 85 p. DOI: 10.1575/1912/406
- Steinmetz, J.C., 1994a. Sedimentation of coccolithophores. In: Winter, A., Siesser, W.G. (Eds.), *Coccolithophores*. Cambridge University Press, UK, 179-198. ISBN: 0-521-38050-2.
- Steinmetz, J.C., 1994b. Stable isotopes in modern coccolithophores. In: Winter, A., Siesser, W.G. (Eds.), *Coccolithophores*. Cambridge University Press, UK, 219-230. ISBN: 0-521-38050-2.
- Stoll, H.M., Rosenthal, Y., Falkowski, P., 2001. Climate proxies from Sr/Ca of coccolith calcite: Calibrations from continuous culture of *Emiliania huxleyi*. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 66 (6), 927-936. DOI: 10.1016/S0016-7037(01)00836-5
- Stoll, H.M., Klaas, C.M., Probert, I., Encinar, J.R., García-Alonso, J.I., 2002. Calcification rate and temperature effects on Sr partitioning in coccoliths of multiple species of coccolithophorids in culture. *Global and Planetary Change*, 34, 153-171. DOI: 10.1016/S0921-8181(02)00112-1
- Stoll, H.M., Shimizu, N., Archer, D., Ziveri, P., 2007. Coccolithophore productivity response to greenhouse event of the Paleocene-Eocene Thermal Maximum, *Earth and Planetary Science Letters*, 258, 192-206. DOI: 10.1016/j.epsl.2007.03.037
- Storey, M., Duncan, R.A., Swisher, C.C., 2007. Paleocene–Eocene thermal maximum and the opening of the northeast Atlantic. *Science*, 316, 587-589. DOI: 10.1126/science.1135274
- Svensen, H., Planke, S., Malthe-Sørensen, A., Jamtveit, B., Myklebust, R., Eidem, T. R., Rey, S. S., 2004. Release of methane from a volcanic basin as a mechanism for initial Eocene global warming. *Nature*, 429, 542-545. DOI: 10.1038/Nature02566.
- Tan, S.H., 1927. Discoasteridae incertae sedis. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Section Science*, 30, 411-419.
- Tappan, H., 1980. *The Paleobiology of Plant Protists*. Freeman & Co., 1028 p. ISBN: 978-0-716-71109.4
- Taylor, K.G., Macquaker, J.H.S., 2011. Iron minerals in marine sediments record chemical environments. *Elements* 7, 113-118. DOI: 10.2113/gselements.7.2.113
- Teixell, A., 2000. Geotectónica de los Pirineos. *Investigación y Ciencia*, 288, 54-65.
- Thierstein, H.R., 1980. Selective dissolution of late cretaceous and earliest tertiary calcareous nannofossils: Experimental evidence. *Cretaceous Research*, 1 (2), 165-176. DOI: 10.1016/0195-6671(80)90023-3

- Thiry, M., 2000. Palaeoclimatic interpretation of clay minerals in marine deposits: an outlook from the continental origin. *Earth-Science Reviews*, 49, 201-221. DOI: 10.1016/S0012-8252(99)00054-9
- Thomas, D.J., Bralower, T.J., Zachos, J.C., 1999. New evidence for subtropical warming during the late Paleocene thermal maximum: stable isotopes from deep sea drilling project site 527, Walvis Ridge. *Paleoceanography*, 14, 561-570.
- Thomas, D. J., Zachos, J. C., Bralower, T. J., Thomas, E., Bohaty, S.M., 2002. Warming the fuel for the fire: Evidence for the thermal dissociation of methane hydrate during the Paleocene-Eocene thermal maximum. *Geology*, 30, 1067-1070. DOI: 10.1130/0091-7613(2002)030<1067:WTFFTF>2.0.CO;2
- Thomas, D.J., Bralower, T.J., Jones, C.E., 2003. Neodymium isotopic reconstruction of late Paleocene-early Eocene thermohaline circulation. *Earth and Planetary Science Letters*, 209 (3-4), 309-322. DOI: 10.1016/S0012-821X(03)00096-7
- Thomas, D.J., 2004. Evidence for deep-water production in the North Pacific Ocean during the early Cenozoic warm interval. *Nature*, 430, 65-68. DOI: 10.1038/nature02639.
- Thomas, D.J., Lyle, M., Moore, T.C., Rea, D.K., 2008. Paleogene deepwater mass composition of the tropical Pacific and implications for thermohaline circulation in a greenhouse world. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 9, Q02002. DOI: 10.1029/2007gc001748.
- Thomas, E., Shackleton, N.J., 1996. The Paleocene-Eocene benthic foraminiferal extinction and stable isotope anomalies. In: Knox, R.W.O'B., Corfield, R.M., Dunay, R.E (Eds.), *Correlation of the Early Paleogene in Northwest Europe*. Geological Society Special Publications, 101, 401-441. DOI: 10.1144/GSL.SP.1996.101.01.20
- Thomas, E., Zachos, J.C., 2000. Was the late Paleocene Thermal Maximum a unique event? *GFF*, 122 (1), 169-170. DOI: 10.1080/11035890001221169
- Thompson, E., Schmitz, E., 1997. Barium and the late Paleocene $\delta^{13}\text{C}$ maximum: Evidence of increased marine surface productivity. *Paleoceanography*, 12, 239-254. DOI: 10.1029/96PA0333
- Toffanin, F., Agnini, C., Fornaciari, E., Rio, D., Giusberti, L., Luciani, V., Spofforth, D. J. A., Pälike, H., 2011. Changes in calcareous nannofossil assemblages during the Middle Eocene Climatic Optimum: Clues from the central-western Tethys (Alano section, NE Italy). *Marine Micropaleontology*, 81, 22-31. DOI: 10.1016/j.marmicro.2011.07.002

- Toffanin, F., Agnini, C., Rio, D., Acton, G., Westerhold, T., 2013. Middle Eocene to early Oligocene calcareous nannofossil biostratigraphy at IODP Site U1333 (equatorial Pacific). *Micropaleontology*, 59 (1), 69-82.
- Toggweiler, J. R., Bjornsson, H., 2000. Drake Passage and paleoclimate, *Journal of Quaternary Science*, 15, 319-328. DOI: 10.1.1.394.9621
- Tremolada, F., Bralower, T.J., 2004. Nannofossil assemblage fluctuations during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum at Sites 213 (Indian Ocean) and 401 (North Atlantic Ocean): palaeoceanographic implications. *Marine Micropaleontology*, 52, 107-116. DOI: 10.1016/j.marmicro.2004.04.002
- Tripathi, A.K., Elderfield, H., 2005. Deep-sea temperature and circulation changes at the Paleocene-Eocene thermal maximum. *Science*, 308, 1894-1898. DOI: 10.1126/science.1109202
- Uchikawa, J., Zeebe, R.E., 2010. Examining possible effects of seawater pH decline on foraminiferal stable isotopes during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. *Paleoceanography*, 25, PA2216. DOI: 10.1029/2009PA001864.
- Van Vliet, A., 1978. Early Tertiary deep-water fans of Guipúzcoa, northern Spain. In: Stanley, D.J., Kelling, G. (Eds.), *Sedimentation in Submarine Canyons, Fans and Trenches*. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pennsylvania, USA, 190-209.
- Venrick, E.L., 1982. Phytoplankton in an oligotrophic ocean: Observations and questions. *Ecological Monographs*, 52, 129-154. DOI: 10.2307/1942608
- Vergés, J., Millán, H., Roca, E., Muñoz, J.A., Marzo, M., Cirés, J., Den Bezemer, T., Zoetemeijer, R., Cloetingh, S., 1995. Eastern Pyrenees and related foreland basins: pre-, syn- and post-collisional cristal-scale cross-sections. *Marine and Petroleum Geology*, 12, 893-915.
- Villa, G., Persico, D., 2006. Late Oligocene climatic changes: evidence from calcareous nannofossils at Kerguelen Plateau Site 748 (Southern Ocean). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 231, 110-119. DOI: 10.1016/j.palaeo.2005.07.028
- Villa, G., Fioroni, C., Pea, L., Bohaty, S., Persico, D., 2008. Middle Eocene–late Oligocene climate variability: Calcareous nannofossil response at Kerguelen Plateau, Site 748. *Marine Micropaleontology* 69, 173-192. DOI: 10.1016/j.marmicro.2008.07.006
- Vissers, R.L.M., Meijer, P.T., 2012. Mesozoic rotation of Iberia: subduction in the Pyrenees? *Earth Science Reviews* 110, 93-110. DOI: 10.1016/j.earscirev.2011.11.001

- Wade, B.S., Pearson, P.N., Berggren, W.A., Palike, H., 2011. Review and revision of Cenozoic tropical planktonic foraminiferal biostratigraphy and calibration to the geomagnetic polarity and astronomical time scale. *Earth-Science Reviews*, 104, 111-142. DOI: 10.1016/j.earscirev.2010.09.003
- Weedon, G.P., 2003. *Time-Series Analysis and Cyclostratigraphy: Examining Stratigraphic Records of Environmental Cycles*. Cambridge University Press, Cambridge, 274 p. ISBN: 9780521019835
- Wei, W., Wise, S.W., 1990. Biogeographic gradients of middle Eocene–Oligocene calcareous nannoplankton in the South Atlantic Ocean. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 79, 29–61. DOI: 10.1016/0031-0182(90)90104-F
- Weiss, R., 1974. Carbon dioxide in water and seawater. The solubility of a non-ideal gas. *Marine Chemistry*, 2, 203-215. DOI: 10.1016/0304-4203(74)90015-2
- Weissert, H., 1989. C-isotope stratigraphy, a monitor of paleoenvironmental change: a case study from the Early Cretaceous. *Surveys in Geophysics*, 10, 1-61. DOI: 10.1007/BF01901664
- Westbroek, P., Young, J.R., Linschooten, K., 1989. Coccolith production (Biom mineralization) in the marine alga *Emiliania huxleyi*. *Journal of Protozoology*, 34 (4), 348-373. DOI: 10.1111/j.1550-7408.1989.tb05528.x
- Westbroek, P., Byddemeier, B., Coleman, M., Dok, D.J., Fautin, D., Stal, L., 1994. Strategies for the study of climate forcing by calcification. In: Doumenge, F. (Ed.), *Past and Present Biom mineralization Processes. Considerations about the Carbonate Cycle*. *Bulletin de l'Institut océanographique, Monaco*, 13, 37-60.
- Westerhold, T., Röhl, U., Laskar, J., Raffi, I., Bowles, J., Lourens, L.J., Zachos, J.C., 2007. On the duration of magnetochrons C24r and C25n and the timing of early Eocene global warming events: Implications from the Ocean Drilling Program Leg 208 Walvis Ridge depth transect. *Paleoceanography*, 22, PA2201. DOI: 10.1029/2006PA001322
- Westerhold, T., Röhl, U., 2013. Orbital pacing of Eocene climate during the Middle Eocene Climate Optimum and the chron C19r event: Missing link found in the tropical western Atlantic. *Geochemistry, geophysics, geosystems*, 14 (11), 4811-4825. DOI: 10.1002/ggge.20293
- Westerhold, T., Röhl, U., Frederichs, T., Agnini, C., Raffi, I., Zachos, J.C., Wilkens, R.H., 2017. Astronomical Calibration of the Ypresian Time Scale: Implications for Seafloor Spreading Rates and the Chaotic Behaviour of the Solar System? *Climate of the Past Discussions*, 13, 1129-1152. DOI: 10.5194/cp-13-1129-2017

- Westerhold, T., Röhl, U., Donner, B., Frederichs, T., Kordesch, W.E.C., Bohaty, S.M., Hodell, D.A., Laskar, J., Zeebe, R.E., 2018. Late Lutetian Thermal Maximum – crossing a thermal threshold in Earth’s climate system? *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 19 (1), 73-82. DOI: 10.1002/2017GC007240
- Wilson, I.L., 1990. Basement structural controls on Mesozoic carbonate facies in northeastern Mexico-a review. *International Association of Sedimentologists Special Publications*, 9, 235-255. DOI: 10.1002/9781444303834.ch9
- Wing, S.L., Harrington, G.J., Smith, F.A., Bloch, J.I., Boyer, D.M., Freeman, K.H., 2005. Transient floral change and rapid global warming at the Paleocene-Eocene Boundary. *Science*, 310, 993-996. DOI: 10.1126/science.1116913
- Winguth, A.M.E., Shellito, C., Shields, C., Winguth, C., 2010. Climate Response at the Paleocene-Eocene Thermal Maximum to Greenhouse Gas Forcing - A Model Study with CCSM3. *International Journal of Climatology*, 23, 2562-2584. DOI: 10.1175/2009jcli3113.1
- Winguth, A.M.E., Thomas, E., Winguth, C., 2012. Global decline in ocean ventilation, oxygenation, and productivity during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum: Implications for the benthic extinction. *Geology*, 40 (3), 263-266. DOI: 10.1130/G32529.1
- 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., 1982. Paleoenvironmental interpretation of 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, 385-393. DOI: 10.1016/0377-8398(85)90007-6
- Winter, A., Briano, J., 1989. Coccolithophores and global CO₂. *INA Newsletter*, 11 (2), 109-110.
- Winter, A., Siesser, W.G., 1994. *Coccolithophores*. Cambridge University Press, UK, 242 p. ISBN: 0-521-38050-2.
- Young, J.R., 1989. Observations on heterococcolith rim structure and its relationship to developmental processes. In: Crux, J., Van Heck, S.E. (Eds.), *Nannofossils and Their biostratigraphic Applications*, British Micropaleontology Association, 1-20.
- Young, J.R., 1994. Functions of coccoliths. In: Winter, A., Siesser, W.G. (Eds.), *Coccolithophores*. Cambridge University Press, UK, 63-82. ISBN: 0-521-38050-2.

- Young, J.R., Ziveri, P., 2000. Calculation of coccolith volume and its use in calibration of carbonate flux estimates. *Deep-Sea Research II*, 47, 1679-1700. DOI: 10.1016/S0967-0645(00)00003-5
- Young, J.R., Geisen, M., Cros, L., Kleijne, A., Probert, I., Ostergaard, J.B., 2003. A guide to extant coccolithophore taxonomy. *Journal of Nannoplankton Research*, Special Issue, 1, 1-132.
- Young, J.R., Geisen, Y.M., Probert, I., 2005. A review of selected aspects of coccolithophore biology with for paleobiodiversity estimation implications. *Micropaleontology*, 51, 267-288. DOI: 10.1649/772
- Zachos, J.C., Lohmann, K.C., Walker, J.C., Wise, S.W., 1993. Abrupt climate change and transient climates during the Paleogene: a marine perspective. *The Journal of Geology*, 101 (2), 191-213.
- Zachos, J.C., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., Billups, K., 2001. Trends, Rhythms and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. *Science*, 292, 686-693. DOI: 10.1126/science.1059412
- Zachos, J.C., Wara, M.W., Bohaty, S., Delaney, M., Petrizzo, M.R., Brill, A., Bralower, T.J., Premoli-Silva, I., 2003. A transient rise in tropical sea surface temperature during the Paleocene-Eocene thermal maximum. *Science*, 302, 1551-1554. DOI: 10.1126/science.1090110
- Zachos, J.C., Kroon, D., Blum, P., Bowles, J., Gaillot, P., Hasegawa, T., Hathorne, E.C., Hodell, D.A., Kelly, D.C., Jung, J.H., Keller, S.M., Lee, Y.S., Leuschner, D.C., Liu, Z., Lohmann, K.C., Lourens, L.J., Monechi, S., Nicolo, M.J., Raffi, I., Riesselman, C., Röhl, U., Schellenberg, S.A., Schmidt, D.N., Sluijs, A., Thomas, D.J., Thomas, E., Vallius, H., 2004. Early cenozoic extreme climates: The Walvis Ridge transect. *Proceedings ODP Initial Reports*, 208. College Station, TX (Ocean Drilling Program). DOI: 10.2973/odp.proc.sr.208.2007
- Zachos, J.C., Röhl, U., Schellenberg, S.A., Sluijs, A., Hodell, D.A., Kelly, D.C., Thomas, E., Nicolo, M., Raffi, I., Lourens, L.J., McCarren, H., Kroon, D., 2005. Rapid acidification of the ocean during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. *Science*, 308, 1611-1615. DOI: 10.1126/science.1109004
- Zachos, J.C., Dickens, G.R., Zeebe, R.E., 2008. An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature*, 451, 279-293. DOI: 10.1038/nature06588
- Zachos, J.C., McCarren, H., Murphy, B., Röhl, U., Westerhold, T., 2010. Tempo and scale of late Paleocene and early Eocene carbon isotope cycles: Implications for the origin of hyperthermals. *Earth and Planetary Science Letters*, 299, 242-249. DOI: 10.1016/j.epsl.2010.09.004

- Zeebe, R.E., Zachos, J.C., 2007. Reversed deep-sea carbonate ion basin gradient during Paleocene-Eocene thermal maximum. *Paleoceanography*, 22. DOI: 10.1029/2006PA001395
- Zeebe, R.E., Zachos, J.C., Dickens, G.R., 2009. Carbon dioxide forcing alone insufficient to explain Palaeocene-Eocene Thermal Maximum warming. *Nature Geoscience*, 2, 576-580. DOI: 10.1038/ngeo578
- Zeebe, R.E., 2012. History of seawater carbonate chemistry, atmospheric CO₂, and ocean acidification, *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 40 (1), 141-165. DOI: 10.1146/annurev-earth-042711-105521
- Zeebe, R.E., 2013. What caused the long duration of the Paleocene-Eocene Thermal Maximum? *Paleoceanography*, 28, 440-452. DOI: 10.1002/palo.20039
- Zeebe R.E., Ridgwell, A., Zachos, J.C., 2016. Anthropogenic carbon release rate unprecedented during the past 66 million years. *Nature Geoscience*, 9, 325-329. DOI: 10.1038/ngeo2681
- Ziveri, P., Young, J.R., Van Hinte, J.E., 1999. Coccolithophore export production and accumulation rates. In: Bruns, P., Hass, H.C. (Eds.), *On Determination of Sediment Accumulation Rates*. GeoResearch Forum, Trans Tech Publications LTD, Switzerland, 5, 41-56.
- Ziveri, P., De Bernardi, B., Baumann, K.H., Stoll, H.M., 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, 659-675. DOI: 10.1016/j.dsr2.2007.01.006

