
APLICACIÓN DE FORAMINÍFEROS BENTÓNICOS EN ESTUDIOS PALEOECOLÓGICOS Y AMBIENTALES

GABRIELA J. ARREGUÍN-RODRÍGUEZ

RESUMEN

Los foraminíferos bentónicos se encuentran principalmente en medios marinos y son sensibles a cambios en el ambiente; por ello, son herramientas útiles para el monitoreo ambiental. Además, dado que presentan un amplio registro fósil, permiten inferir características paleoecológicas e identificar perturbaciones climáticas. En el presente documento se abordan los foraminíferos

bentónicos, haciendo énfasis en su ecología y su uso como indicadores de paleoprofundidad, paleoproductividad, oxigenación, corrosividad, corrientes y contaminación. El uso de este tipo de indicadores permite conocer la respuesta de los ecosistemas oceánicos a perturbaciones en el pasado, lo que puede ayudar a entender los efectos de la variabilidad climática actual y futura.

Introducción

Los foraminíferos son organismos protistas caracterizados por presentar una red de extensiones protoplasmáticas llamadas pseudópodos que contienen numerosos gránulos (Gooday, 2003), conocidos como pseudópodos granoreticulados (Goldstein, 1999). Estos organismos han sido distinguidos típicamente por la presencia de conchas mineralizadas alrededor de su célula (Boersma, 1998). De hecho, el término “foraminífero” hace referencia al “foramen” o “foramina” en plural; es decir, las aperturas internas presentes en las conchas con múltiples cámaras (Saraswati, 2021). Sin embargo, Gooday (1986) y Pawlowski *et al.* (1999) demostraron que hay una gran diversidad de foraminíferos desnudos (sin concha), por lo que estos organismos no deben ser definidos como protistas con concha (*e.g.*, Sabatini *et al.*, 2002, 2013).

A pesar de su abundancia y diversidad, los foraminíferos sin concha no se preservan en el registro fósil. En cambio, los foraminíferos con concha mineralizada están ampliamente representados en el registro fósil (Gaucher y Sprechmann, 1999; Armstrong y Brasier, 2005). Por ello, las características de sus conchas, tales como su forma, composición y estructura, han sido comúnmente usadas como base para distinguir especies y grupos taxonómicos (*e.g.*, Loeblich y Tappan, 1988). Por ejemplo, con base en la composición de sus conchas, los foraminíferos pueden clasificarse como calcáreos o aglutinados. Los organismos con concha calcárea son aquellos que secretan el material calcáreo para construir su concha, mientras que los aglutinados secretan un compuesto orgánico o mineral para cementar las partículas exógenas que toman del medio que los rodea para construir su concha (Boersma, 1998; Armstrong y Brasier, 2005). Hay algunos foraminíferos que combinan ambos procesos; es decir,

aglutinan partículas de calcita microgranular con cemento calcáreo (Boersma, 1998). Es preciso señalar que algunos estudios han resaltado la necesidad de incorporar datos moleculares para lograr una clasificación sistemática de los foraminíferos más adecuada (Pawlowski, 2000; Pawlowski *et al.*, 2013).

Los foraminíferos pueden ser planctónicos o bentónicos. Los primeros hacen referencia a aquellos organismos que se encuentran flotando en la columna de agua; mientras que los bentónicos viven asociados a los fondos. En la actualidad, la gran mayoría de los foraminíferos son bentónicos (se estima que puede haber entre 3200 y 4200 especies actuales; Murray, 2007), siendo que sólo existen entre 40 y 100 especies de foraminíferos planctónicos (Armstrong y Brasier, 2005; Saraswati y Srinivasan, 2016). Además, los foraminíferos bentónicos presentan un registro fósil mucho más antiguo. Los primeros registros de foraminíferos inician en el Cámbrico, y

PALABRAS CLAVE / Foraminíferos Bentónicos / Perturbaciones Ambientales / Proxies / Reconstrucciones Paleoecológicas /

Recibido: 24/01/2024 Modificado: 10/04/2024. Aceptado 12/04/2024.

Gabriela J. Arreguín-Rodríguez Doctora en Geología, Universidad de Zaragoza, España. Profesora-Investigadora, Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California (UABC), Ensenada, México. Dirección: UABC, Carretera Transpeninsular Tijuana-26, Ensenada 3917, Fraccionamiento Playitas, 22860, Ensenada, B.C., México. e-mail: arreguing@uabc.edu.mx.

corresponden a organismos bentónicos (Gaucher y Sprechmann, 1999); mientras que el registro de los planctónicos inicia a partir del Jurásico (200-145 Ma aproximadamente; Armstrong y Brasier, 2005).

Foraminíferos Bentónicos: Hábitat y Ecología

Los foraminíferos bentónicos son organismos principalmente marinos, pero también se encuentran en ambientes de agua salobre y/o dulce, aunque con una menor diversidad de especies (Murray, 2006). Además, cubren un amplio rango de profundidad, desde neríticos hasta zonas abisales (Van Morkhoven *et al.*, 1986), y con base en su posición de vida se dividen en infaunales y epifaunales. Los epifaunales son aquellos que viven sobre el sedimento; mientras que los infaunales viven enterrados generalmente entre los primeros 10 cm de sedimento, pudiendo distinguir entre infaunales someros, intermedios o profundos (*e.g.*, Corliss, 1985; Jorissen *et al.*, 2007). A su vez, entre los foraminíferos epifaunales existen organismos sésiles, semisésiles o móviles (Murray, 2006).

Gooday (2003) sugiere que existen diversos factores ambientales (bióticos y abióticos) que controlan la estructura y características de las asociaciones de foraminíferos bentónicos; es decir, que influyen en la diversidad y abundancia de las especies. Algunos de los factores que tienen un efecto directo en los foraminíferos bentónicos son la disponibilidad de alimento (flujo de materia orgánica), oxígeno, saturación de carbonato, tipo de sedimento (granulometría), corrientes del fondo e interacciones bióticas; mientras que entre los factores indirectos se encuentran la productividad primaria, profundidad del agua, circulación termohalina y la topografía del fondo (*e.g.*, Schönfeld, 1997, 2002; Van der Zwaan *et al.*, 1999; Gooday, 2003; Murray, 2006). Dada la interacción que puede ocurrir entre los factores antes mencionados, es complicado diferenciar los efectos de cada uno de ellos de manera individual. No obstante, Jorissen *et al.* (1995) señalan que los parámetros más importantes que controlan las asociaciones de foraminíferos bentónicos en la actualidad son la disponibilidad de materia orgánica y la concentración de oxígeno, al menos en medios profundos. Por un lado, el flujo de materia orgánica proporciona el alimento a los ecosistemas bentónicos; mientras que la remineralización de dicha materia orgánica consume oxígeno, alterando su concentración en las aguas de fondo y agua intersticial (Jorissen *et al.*, 1995). A partir de este

planteamiento, dichos autores propusieron el llamado modelo TROX, que correlaciona ambos parámetros (materia orgánica y oxígeno) con distintos microhábitats de foraminíferos bentónicos. Este modelo sugiere que, bajo condiciones oligotróficas el microhábitat está limitado por la cantidad de partículas de materia orgánica en el sedimento; mientras que en condiciones eutróficas el oxígeno es el factor crítico, ya que la degradación de la materia orgánica consumirá el oxígeno (Jorissen *et al.*, 1995).

Cabe destacar que, con relación a la materia orgánica, no solamente la cantidad es importante para determinar la diversidad y abundancia de especies de foraminíferos bentónicos, sino también la calidad y la estabilidad de los flujos (Smart *et al.*, 1994; Gooday y Rathburn, 1999; Fontanier *et al.*, 2002, 2005). Por ejemplo, algunas especies tienen preferencia por un tipo de alimento, sobre todo cuando no son omnívoras (*e.g.*, Murray, 2006). Otras son taxones oportunistas que reaccionan ante pulsos intermitentes de materia orgánica, acelerando su crecimiento y/o tasas de reproducción (Smart *et al.*, 1994; Gooday y Rathburn, 1999). Otras especies tienen ventaja sobre otras dependiendo de la calidad del alimento; es decir, si es materia orgánica lábil o refractaria (Caralp, 1989; Gooday, 2003; Fontanier *et al.*, 2005).

Proxies Basados en Foraminíferos Bentónicos

Los foraminíferos bentónicos son considerados el mejor grupo de la meiofauna para reconstruir condiciones ambientales antiguas (Murray, 2000) dado que: 1) permiten determinar paleobatimetrías y diversos parámetros fisicoquímicos; 2) tienen una gran abundancia, ya que representan más del 50% de la biomasa bentónica (Snider *et al.*, 1984; Gooday *et al.*, 1992); 3) presentan una amplia distribución geográfica; y 4) se preservan fácilmente en el registro fósil. Además, Cannariato *et al.* (1999) señalan que los foraminíferos bentónicos de aguas profundas son particularmente sensibles a oscilaciones climáticas rápidas.

Existen diversos proxies (o indicadores) basados en las características faunísticas de las asociaciones o comunidades de foraminíferos bentónicos que permiten realizar reconstrucciones del pasado e identificar perturbaciones ambientales (Gooday, 2003). Es decir, dichos proxies consideran la presencia y abundancia de determinadas especies, así como la diversidad y/o la morfología de las conchas (Gooday, 2003; Jorissen *et al.*, 2007).

Si bien resulta complicado desarrollar indicadores cuantitativos, dada la complejidad de la biología de los foraminíferos bentónicos (Murray, 2006) y las diferencias entre las faunas recientes y fósiles causadas por procesos tafonómicos (Van der Zwaan *et al.*, 1999), existen proxies cualitativos que correlacionan parámetros ambientales y características faunísticas (Gooday, 2003; Jorissen *et al.*, 2007). Este tipo de indicadores son ampliamente utilizados en la actualidad para inferir cambios en el pasado y contribuir al conocimiento de la evolución climática y de los ecosistemas oceánicos (*e.g.*, Alegret *et al.*, 2021); lo cual resulta indispensable, por ejemplo, para entender los efectos a futuro de las emisiones antropogénicas que inducen al calentamiento global y perturban los ecosistemas (Tierney *et al.*, 2020). De acuerdo con su aplicación, los distintos tipos de proxies basados en las características de las asociaciones se pueden agrupar como indicadores de: paleoprofundidad, paleoproduktividad, oxigenación, corrosividad, corrientes y contaminación.

Paleoprofundidad

Los foraminíferos bentónicos son el principal grupo de microfósiles empleado para la reconstrucción de la estructura de los fondos oceánicos; es decir, para determinar paleoprofundidades (Murray, 2006). Además, Leckie y Olson (2003) señalan que estos organismos son sensibles a cambios en el nivel del mar debido a la complejidad de las variables biológicas, químicas y físicas que moldean su hábitat o nicho ecológico y, por ende, pueden considerarse *proxies* de dichos cambios.

Diversos autores han vinculado la presencia de determinados taxones con ciertos rangos de profundidad por debajo del nivel del mar, lo que ha generado que se definan zonas de profundidad basadas en la biofacies. Culver (1988) señala las ventajas de emplear el género (y no la especie) como nivel taxonómico para la definición de dichas zonas: 1) permite una clasificación más rápida de los organismos, 2) se pueden utilizar ejemplares con preservación pobre que no se pueden identificar a nivel especie, y 3) admite que las zonas sean aplicables a todo el Cenozoico (hasta 66 Ma; Cohen *et al.*, 2013), mientras que las zonas identificadas con niveles taxonómicos más bajos (especies) se restringen a épocas recientes (Neógeno, hasta 23 Ma; Cohen *et al.*, 2013). Un ejemplo de este tipo de *proxy* para determinar paleoprofundidad es la zonación basada en biofacies para la región del Golfo de México (Poag, 1981; Culver,

1988; Leckie y Olson, 2003). De acuerdo con esta zonación, los géneros *Miliammina*, *Trochammina*, *Ammotium*, *Ammoscalaria* y *Palmerinella* son característicos de medios marino-marginales; *Ammobaculites* de ambientes neríticos internos; *Ammonia*, *Elphidium*, *Bifarina*, *Bigenerina* y *Nonionella* de zonas nerítico-medias; *Cancris* y *Reussella* de regiones neríticas externas; y *Marginulina*, *Lenticulina*, *Sigmoilina*, *Bulimina*, *Cassidulina*, *Siphonina*, *Uvigerina*, *Pseudouvigerina*, *Pullenia*, *Chilostomella*, *Hoeglundina*, *Valvulinera*, *Gyroidinoides* y *Epistominella* son típicos de medios batiales.

De forma paralela a las biofacies antes mencionadas, la diversidad de taxones aglutinados también se considera uno de los mejores *proxies* para determinar ambientes marino-marginales (Leckie y Olson, 2003). La transición de ambientes salobres (marino-marginales) hacia condiciones neríticas está marcada típicamente por un incremento en la abundancia y diversidad de taxones calcáreos (Sen Gupta, 1999).

Otras maneras de aproximarse a estimar la paleoprofundidad son la abundancia, diversidad y homogeneidad de las asociaciones de foraminíferos bentónicos (Leckie y Olson, 2003). Tanto la abundancia (el número de foraminíferos por gramo de sedimento) como la diversidad muestran una tendencia a incrementar con el aumento de profundidad, alcanzando su máximo típicamente en el límite entre las aguas neríticas exteriores y batiales superiores (Gibson y Buzas, 1973; Leckie y Olson, 2003).

Paleoproductividad

Existen diversos *proxies* para estimar ya sea la cantidad, calidad o estacionalidad de la materia orgánica que llega al fondo oceánico (Gooday, 2003). Uno de ellos considera la presencia de determinadas especies con ciertos niveles de materia orgánica (e.g., Altenbach *et al.*, 1999; Fontanier *et al.*, 2002). Tal es el caso de las llamadas “asociaciones de alta productividad”; es decir, especies que se presentan en áreas con un aporte fuerte y continuo de materia orgánica, generalmente derivado de una intensa productividad primaria generada por surgencias o descargas de ríos (Gooday, 2003). Los géneros *Bulimina* y/o *Globobulimina*, y especies como *Uvigerina peregrina*, *Melonis barleeianum* y *Chilostomella oolina* son ejemplos de taxones modernos asociados con áreas de alta productividad (Loubere, 1991, 1996; Fontanier *et al.*, 2002). Otras especies como *Cibicidoides wuellerstorfi*, *Hoeglundina elegans* y *Nuttallides umbonifera* son típicas de condiciones de baja

productividad (e.g., Altenbach *et al.*, 1999; Thomas *et al.*, 2000; Morigi *et al.*, 2001). Además, la abundancia de especies oportunistas relacionadas con pulsos de fitodetritus también se considera un indicador de paleoproductividad, específicamente de productividad superficial esporádica (Gooday, 2003). Entre dichas especies se encuentran, por ejemplo, *Epistominella exigua*, *Alabaminella weddellensis*, *Eponides pusillus*, *Nonionella iridea*, *Bolivina pacifica*, *Stainforthia apertura* y *Textularia kattedgatensis* (Gooday, 1993; Gooday y Lamshead, 1989; Kitazato *et al.*, 2000; Gooday y Hughes, 2002), y al ser oportunistas pueden presentar un rápido aumento poblacional con la presencia de dichos pulsos de alimento (Gooday y Rathburn, 1999).

Otro indicador de flujos de materia orgánica está relacionado con la proporción entre organismos infaunales y epifaunales (Gooday, 2003). Corliss y Chen (1988) documentaron la relación entre el cambio en la morfología de las conchas y los niveles de flujos orgánicos. De modo que una gran abundancia de taxones infaunales puede indicar altos niveles de materia orgánica y viceversa; o bien, estar en función de los niveles de oxígeno (Jorissen *et al.*, 1995, 2007). De acuerdo con Corliss y sus colaboradores, el microhábitat de los foraminíferos bentónicos depende de la morfología de sus conchas; es decir, formas caracterizadas por enrollamiento miliolido, trocospiralado plano y biconvexo, planispiralado biconvexo, conchas redondeadas y planas, tubulares y con forma de hoja son asociadas a microhábitats epifaunales, mientras que los taxones infaunales presentan conchas cilíndricas, esféricas, ovoidales, uniloculares globosas, planispiraladas redondeadas, estreptoespiraladas y formas con cuello (Corliss, 1985, 1991; Corliss y Chen, 1988). Sin embargo, existen excepciones, y solamente un 75% de las veces se cumple la asignación del microhábitat en base a la morfología de las conchas (Buzas *et al.*, 1993). Si bien este proxy no es del todo preciso, es la base para evaluar las relaciones entre los foraminíferos bentónicos y las condiciones ambientales de los fondos oceánicos (Gooday, 2003).

Diversos autores han señalado que la densidad poblacional y la biomasa de los diferentes componentes de la fauna bentónica de aguas profundas está relacionada con la disponibilidad de alimento (e.g., Van der Zwaan *et al.*, 1999; Fontanier *et al.*, 2002). Con base en ello, Herguera y Berger (1991) propusieron una ecuación para correlacionar la tasa de acumulación de foraminíferos bentónicos (*Benthic Foraminiferal Accumulation Rate*, BFAR por sus siglas

en inglés) con el flujo total de materia orgánica que llega al fondo oceánico. Estos autores sugieren que la BFAR corresponde al número de conchas de foraminíferos bentónicos mayores a 150 μm que se acumulan por cm^2 por 1000 años. No obstante, para que la relación entre el flujo de materia orgánica y la concentración de foraminíferos bentónicos sea válida, se deben tener tasas de sedimentación constantes durante el intervalo de tiempo estudiado (Herguera y Berger, 1991). Además, se debe considerar que, bajo algunos escenarios, los valores de BFAR podrían no ser precisos; por ejemplo, en ambientes con una baja oxigenación, cuando los procesos tafonómicos han causado la disolución de conchas calcáreas, si se emplea una fracción menor a 150 μm , o bien, por la calidad de la materia orgánica (Naidu y Malmgren, 1995; Loubere y Fariduddin, 1999; Gooday, 2003; Jorissen *et al.*, 2007).

Oxigenación

Para estimar la cantidad de oxígeno disponible en las aguas de fondo, se han propuesto indicadores tanto cualitativos como cuantitativos. En el primer caso, se sugiere que la presencia de algunos taxones infaunales de pared delgada (e.g., *Bolivina*, *Bulimina*, *Fursenkoina*, *Stainforthia*, *Uvigerina*, *Globobulimina*, *Cassidulina*, *Chilostomella*, *Epistominella*, *Lenticulina*, *Nonion* y *Nonionella*) pueden correlacionarse con ambientes disóxicos (Kaiho, 1994; Gooday, 2003); sin embargo, estos taxones también pueden presentarse en medios relativamente bien oxigenados. Esta variación en los ambientes puede estar en función de la disponibilidad de alimento (Rathburn y Corliss, 1994; Fontanier *et al.*, 2002); por ello, cuando se interpretan las condiciones paleoambientales a partir de asociaciones fósiles, se debe considerar que la oxigenación no es independiente de la materia orgánica (Gooday, 2003; Jorissen *et al.*, 1995, 2007).

Por otra parte, Kaiho (1991, 1994) reconoció especies indicadoras de tres categorías distintas basadas en los niveles de oxígeno (disóxicas -especies infaunales con pared delgada, subóxicas, y óxicas -especies epifaunales con pared gruesa-), y con ello definió el índice de oxígeno disuelto basado en foraminíferos bentónicos (BFOI por sus siglas en inglés). El BFOI hace referencia al número de ejemplares óxicos como una proporción del total de ejemplares óxicos y disóxicos, excluyendo los subóxicos (Kaiho, 1991, 1994). Gooday (2003) señala que la estimación del BFOI puede ser problemática dado que: 1) no hay

suficiente evidencia que respalde la sensibilidad de los foraminíferos bentónicos a cambios en la oxigenación en niveles por arriba de 1ml.l⁻¹, 2) la concentración de oxígeno en el agua intersticial (en donde se encuentran los organismos infaunales) puede ser totalmente diferente a los valores de oxigenación en las aguas de fondo, y 3) la proporción de infaunales depende principalmente de la cantidad de alimento, no del oxígeno (Jorissen *et al.*, 2007). Posteriormente otros autores (Jannink *et al.*, 2001) propusieron métodos alternativos para estimar la concentración de oxígeno, basados en la abundancia de especies oxifílicas (especies calcáreas epifaunales). No obstante, la problemática de estos métodos también radica en determinar que especies son oxifílicas (Jorissen *et al.*, 2007).

Corrosividad

La corrosividad de las aguas de fondo puede ser inferida a partir de la concentración de especies indicadoras, como es el caso de *Nuttallides umbonifera* (Gooday, 2003). Esta especie ha sido identificada a nivel global en sedimentos localizados entre la lisoclina de carbonato y el nivel de compensación de carbonato, *i.e.*, ambientes corrosivos (Bremer y Lohmann, 1982; Mackensen *et al.*, 1990); pero otros autores también la han asociado con condiciones altamente oligotróficas (Altenbach *et al.*, 1999). Por lo tanto, la abundancia de *N. umbonifera* no debe de ser tomada como un indicador exclusivo de corrosividad, sino considerarla como una especie oligotrófica tolerante a aguas corrosivas (*e.g.*, Alegret *et al.*, 2021).

La proporción entre taxones calcáreos y aglutinados es otra medida cualitativa que puede reflejar la saturación de carbonato en el piso oceánico, considerando que las especies aglutinadas son resistentes a la disolución de CaCO₃. Por ende, un incremento en la abundancia de taxones aglutinados puede sugerir un aumento en la corrosividad de las aguas. No obstante, otros factores como el aporte de sedimentos terrígenos pueden estar asociados a altos porcentajes de organismos aglutinados (Kaminski *et al.*, 1988; Alegret *et al.*, 2001; Arreguín-Rodríguez *et al.*, 2013; 2014).

Corrientes

Existen corrientes de fondo que pueden llegar a modificar la estructura de las comunidades bentónicas cuando el flujo es capaz de erosionar y transportar sedimento (Levin *et al.*, 1994, 2001; Heinz *et al.*, 2004), especialmente

en regiones con topografías inclinadas como el talud continental o los montes submarinos (*e.g.*, Howe *et al.*, 2006; Stow y Smillie, 2020; Rodrigues *et al.*, 2022). En el caso de los foraminíferos bentónicos, se han identificado ciertas especies que son capaces de tolerar e incluso se benefician de estas corrientes de fondo, puesto que son organismos epifaunales sésiles que se alimentan de partículas en suspensión (Gooday, 2003). Schönfeld (1997, 2002) documentó que las especies *Cibicides lobatulus*, *Cibicides refulgens*, *Discanomalina coronata*, *Discanomalina semipunctata*, *Epistominella exigua*, *Hanzawaia concentrica*, *Planulina ariminensis*, *Vulvulina pennatula*, y *Deuterammia ochracea* son indicadoras de corrientes de fondo. De manera similar, el dominio de taxones infaunales cilíndricos (*e.g.*, *Chrysalogonium*, *Glandulonodosaria*, *Strictocostella*, *Siphonodosaria*) bajo condiciones altamente oligotróficas es indicativo de un sistema de corrientes intenso (Arreguín-Rodríguez *et al.*, 2016).

Contaminación

Las regiones marino-marginales y/o de plataforma interna son los ambientes más afectados por la contaminación dada la cercanía a la fuente de origen de contaminantes, tales como aguas residuales, hidrocarburos, contaminantes orgánicos persistentes o metales pesados (Murray, 2006). Dado que los foraminíferos bentónicos son organismos muy pequeños, abundantes, con ciclos reproductivos cortos, tasas de crecimiento rápidas, y sensibles a los cambios ambientales, son buenas herramientas para el monitoreo de las condiciones marinas (Yanko *et al.*, 1999). Estos autores señalan que la respuesta de estos organismos ante perturbaciones por contaminantes incluye cambios en su diversidad, abundancia y estructura de las asociaciones, así como también cambios en la morfología, estructura y química de sus conchas.

La deformidad de las conchas de los foraminíferos bentónicos puede ser resultado de estrés ambiental natural, asociado por ejemplo a variaciones en el rango de salinidad, acidificación, o una baja oxigenación; o bien, deberse a contaminantes de distintos tipos, como metales pesados, químicos, aguas residuales o hidrocarburos (Geslin *et al.*, 2000). Dada la complejidad de los sistemas naturales, y de la diversidad de contaminantes potenciales, Geslin *et al.* (2002) señala que la abundancia de conchas deformadas puede ser un indicador de estrés ambiental, más no es suficiente para determinar la causa de dicho estrés (natural vs. antropogénico).

Conclusiones

Diversos estudios han demostrado la aplicación de los foraminíferos bentónicos tanto para la reconstrucción de condiciones antiguas como para la evaluación de condiciones recientes (monitoreo ambiental). El valor de estos organismos como indicadores radica en su abundancia, siendo la biota más común en los fondos oceánicos, así como en su distribución ubicua y fácil preservación en el registro fósil. A partir de la relación entre el ambiente y las características faunísticas, tales como la abundancia de ciertas especies, la diversidad o la morfología de las conchas, se han propuesto diversos *proxies* cualitativos que permiten inferir condiciones de productividad, oxigenación, corrosividad, intensidad de corrientes o contaminación, y estimar la paleoprofundidad. Los estudios paleoecológicos basados en las características de las asociaciones de foraminíferos bentónicos permiten conocer la respuesta de dichos organismos ante distintos escenarios y/o condiciones ambientales; y con ello contribuir al conocimiento de la evolución de los ecosistemas oceánicos. Es indispensable entender la respuesta de los ecosistemas a perturbaciones en el pasado para atender los efectos de la variabilidad climática presente y futura.

REFERENCIAS

- Alegret L, Molina E, Thomas E (2001) Benthic foraminifera at the Cretaceous/Tertiary boundary around the Gulf of Mexico. *Geology* 29: 891–894.
- Alegret L, Arreguín-Rodríguez GJ, Trasviña-Moreno CA, Thomas E (2021) Turnover and stability in the deep sea: Benthic foraminifera as tracers of Paleogene global change. *Global and Planetary Change* 196: 103372.
- Altenbach AV, Pflaumann U, Schiebel R, Thies A, Timm S, Trauth M (1999) Scaling percentages and distributional patterns of benthic foraminifera with flux rates of organic carbon. *Journal of Foraminiferal Research* 29: 173–185.
- Armstrong HA, Brasier MD (2005) *Microfossils*. 2nd ed, Blackwell Publishing. RU. 296 pp.
- Arreguín-Rodríguez GJ, Alegret L, Ortiz S (2013) *Glomospira* acme during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum: response to CaCO₃ dissolution or to ecological forces? *Journal of Foraminiferal Research* 43: 40–54.
- Arreguín-Rodríguez GJ, Alegret L, Sepúlveda J, Newman S, Summons RE (2014) Enhanced terrestrial input supporting the *Glomospira* acme across the Paleocene-Eocene boundary in Southern Spain. *Micropaleontology* 60: 43–51.
- Arreguín-Rodríguez GJ, Alegret L, Thomas E (2016) Late Paleocene-middle Eocene benthic foraminifera on a Pacific Seamount (Allison Guyot, ODP Site 865): Greenhouse Climate

- and superimposed hyperthermal events. *Paleoceanography* 31: 346–364.
- Boersma A (1998) Foraminifera. En: Haq BU, Boersma A, (Eds). *Introduction to Marine Micropaleontology*. Elsevier. Países Bajos. pp. 19–77.
- Bremer ML, Lohmann GP (1982) Evidence for primary control of the distribution of certain Atlantic Ocean benthic foraminifera by degree of carbonate saturation. *Deep-Sea Research* 29: 987–998.
- Buzas MA, Culver SJ, Jorissen FJ (1993) A statistical evaluation of the microhabitats of living (stained) infaunal benthic foraminifera. *Marine Micropaleontology* 20: 311–320.
- Cannariato KG, Kennett JP, Behl RJ (1999) Biotic response to late Quaternary rapid climate switches in Santa Barbara Basin: ecological and evolutionary implications. *Geology* 27: 63–66.
- Caralp MH (1989) Abundance of *Bulimina exilis* and *Melonis barleeanum*: relationship to the quality of marine organic matter. *Geo-Marine Letters* 9: 37–43.
- Cohen KM, Finney SC, Gibbard PL, Fan J-X (2013) The ICS chronostratigraphic chart. *Episodes* 36: 199–204.
- Corliss BH (1985) Microhabitats of benthic foraminifera within deep-sea sediments. *Nature* 314: 435–438.
- Corliss BH (1991) Morphology and microhabitat preferences of benthic foraminifera from the northwest Atlantic Ocean. *Marine Micropaleontology* 17: 195–236.
- Corliss BH, Chen C (1988) Morphotype patterns of Norwegian Sea deep-sea benthic foraminifera and ecological implications. *Geology* 16: 716–719.
- Culver SJ (1988) New foraminiferal depth zonation of the northwestern Gulf of Mexico. *Palaios* 3: 69–85.
- Fontanier C, Jorissen FJ, Licari L, Alexandre A, Anschutz P, Carbonel P (2002) Live benthic foraminiferal faunas from the Bay of Biscay: faunal density, composition, and microhabitats. *Deep Sea Research I* 49: 751–785.
- Fontanier C, Jorissen FJ, Chaillou G, Anschutz P, Grémare A, Griveaud C (2005) Live foraminiferal faunas from a 2800 m deep lower canyon station from the Bay of Biscay: faunal response to focusing of refractory organic matter. *Deep Sea Research Part I* 52: 1189–1227.
- Gaucher C, Sprechmann P (1999) Upper Vendian skeletal faunas of the Arroyo del Soldado Group, Uruguay. *Beringeria* 23: 55–921.
- Geslin E, Stoff V, Debenay JP, Lesourd M (2000) Environmental variation and foraminiferal test abnormalities. En: Martin RE (Ed.), *Environmental Micropaleontology. The Application of Microfossils to Environmental Geology*. Kluwer. Nueva York, EE. UU. pp. 191–215.
- Geslin E, Debenay JP, Duleba W, Bonetti C (2002) Morphological abnormalities of foraminiferal tests in Brazilian environments: comparison between polluted and non-polluted areas. *Marine Micropaleontology* 45: 151–68.
- Gibson TG, Buzas MA (1973) Species diversity: Patterns in modern and Miocene foraminifera of the eastern margin of North America. *GSA Bulletin* 84: 217–238.
- Goldstein ST (1999) Foraminifera: A biological overview. En: Sen Gupta BK (Ed.), *Modern Foraminifera*, Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Países Bajos. pp. 37–55.
- Goody AJ (1986) Soft-shelled foraminifera in meiofaunal samples from the bathyal north-east Atlantic. *Sarsia* 71: 275–287.
- Goody AJ (1993) Deep-sea benthic foraminiferal species which exploit phytodetritus: characteristic features and controls on distribution. *Marine Micropaleontology* 22: 187–205.
- Goody AJ (2003) Benthic foraminifera (Protista) as tools in deep-water paleoceanography: Environmental influences on faunal characteristics. En: Southward AJ, Tyler PA, Young CM, Fuiman LA (Eds), *Advances in Marine Biology* 46, Academic Press. RU. pp. 3–90.
- Goody AJ, Lamshead PJD (1989) Influence of seasonally deposited phytodetritus on benthic foraminiferal populations in the bathyal northeast Atlantic: the species response. *Marine Ecology Progress Series* 58: 53–67.
- Goody AJ, Rathburn AE (1999) Temporal variability in living deep-sea foraminifera: a review. *Earth Sciences Reviews* 46: 187–212.
- Goody AJ, Hughes JA (2002) Foraminifera associated with phytodetritus deposits at a bathyal site in the northern Rockall Trough (NE Atlantic): seasonal contrasts and a comparison of stained and dead assemblages. *Marine Micropaleontology* 46: 83–110.
- Goody AJ, Levin LA, Linke P, Heeger T (1992) The role of benthic foraminifera in deep-sea food webs and carbon cycling. En: Rowe GT, Pariente V (Eds.), *Deep-sea food chains and the global carbon cycle*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Países Bajos. pp. 63–91.
- Heinz P, Ruepp D, Hemleben C (2004) Benthic foraminifera assemblages at Great Meteor Seamount. *Marine Biology* 144: 985–998.
- Herguera JC, Berger W (1991) Paleoproductivity from benthic foraminifera abundance: Glacial to postglacial change in the west-equatorial Pacific. *Geology* 19: 1173–1176.
- Howe JA, Stoker MS, Masson DG, Pudsey CJ, Morris P, Larter RD, Bulat J (2006) Seabed morphology and the bottom-current pathways around Rosemary Bank seamount, northern Rockall Trough, North Atlantic. *Marine and Petroleum Geology* 23: 165–181.
- Jannink NT, Van der Zwaan GJ, Almogi-Labin A, Duijnste I, Jorissen FJ (2001) A transfer function for the quantitative reconstruction of oxygen contents in marine paleo- environments. *Geologica Ultraeactina* 203: 161–169.
- Jorissen FJ, De Stigter HC, Widmark JGV (1995) A conceptual model explaining benthic foraminiferal microhabitats. *Marine Micropaleontology* 22: 3–15.
- Jorissen FJ, Fontanier C, Thomas E (2007) Paleoceanographical proxies based on deep-sea benthic foraminiferal assemblages characteristics. En: Hillaire-Marcel C, Vernal A (Eds.), *Proxies in Late Cenozoic Paleoclimatology*. Elsevier. Países Bajos. pp. 263–326.
- Kaiho K (1991) Global changes of Paleogene aerobic/anaerobic benthic foraminifera and deep-sea circulation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 83: 65–85.
- Kaiho K (1994) Benthic foraminiferal dissolved-oxygen index and dissolved-oxygen levels in the modern ocean. *Geology* 22: 719–722.
- Kaminski MA, Gradstein FM, Berggren WA, Geroch S, Beckmann JP (1988) Flysch-type agglutinated foraminiferal assemblages from Trinidad: taxonomy, stratigraphy and paleobathymetry. *Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt* 41: 155–227.
- Kitazato H, Shirayama Y, Nakatsuka T, Fujiwara S, Shimanaga M, Kato Y, Okada Y, Kanda J, Yamaoka A, Masuzawa T, Suzuki K (2000) Seasonal phytodetritus deposition and responses of bathyal benthic foraminiferal populations in Sagami Bay, Japan: preliminary results from “Project Sagami 1996-1999”. *Marine Micropaleontology* 40: 135–149.
- Leckie RM, Olson HC (2003) Foraminifera as proxies for sea-level change on siliciclastic margins. En: Olson HC, Leckie RM (Eds.), *Micropaleontologic proxies for sea-level change and stratigraphic discontinuities. SEPM Special Publication* 75: 5–19.
- Levin LA, Leithold EL, Gross TF, Huggett CL, DiBacco C (1994) Contrasting effects of substrate mobility on infaunal assemblages inhabiting two high-energy settings on Fieberling Guyot. *Journal of Marine Research* 52: 489–522.
- Levin LA, Etter RJ, Rex MA, Goody AJ, Smith CR, Pineda J, Stuart CT, Hessler RR, Pawson D (2001) Environmental influences on regional deep-sea species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 51–93.
- Loeblich Jr. AR, Tappan H (1988) *Foraminifera Genera and Their Classification*. Van Nostrand Reinhold Company Inc. Nueva York, EE. UU. 970 pp.
- Loubere P (1991) Deep-sea benthic foraminiferal assemblage response to a surface ocean productivity gradient: a test. *Paleoceanography* 6: 193–204.
- Loubere P (1996) The surface ocean productivity and bottom water oxygen signals in deep water benthic foraminiferal assemblages. *Marine Micropaleontology* 28: 247–261.
- Loubere P, Fariduddin M (1999) Benthic Foraminifera and the flux of organic carbon to the seabed. En: Sen Gupta BK (Ed.), *Modern Foraminifera*, Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Países Bajos. pp. 181–199.
- Mackensen A, Grobe H, Kuhn G, Fütterer DK (1990) Benthic foraminiferal assemblages from the eastern Weddell Sea between 68 and 73°S: distribution, ecology and fossilization potential. *Marine Micropaleontology* 16: 241–283.
- Morigi C, Jorissen FJ, Gervais A, Guichard S, Borsetti AM (2001) Benthic foraminiferal faunas in surface sediments off NW Africa: relationship with organic flux to the ocean floor. *Journal of Foraminiferal Research* 31: 350–368.
- Murray JW (2000) When does environmental variability become environmental change? The proxy record of benthic foraminifera. En: Martin RE (Ed.), *Environmental micropaleontology, Topics in Geobiology*. Kluwer Academic/Plenum Publishers. Nueva York, EE.UU. pp. 7–37.
- Murray JW (2006) *Ecology and applications of benthic foraminifera*. Cambridge University Press. RU. 426 pp.
- Murray JW (2007) Biodiversity of living benthic foraminifera: how many species are there? *Marine Micropaleontology* 64: 163–176.

- Naidu PD, Malmgren BA (1995) Do benthic foraminifer records represent a productivity index in oxygen minimum zone areas? An evaluation from the Oman Margin, Arabian Sea. *Marine Micropaleontology* 26: 49–55.
- Pawlowski J (2000) Introduction to the molecular systematics of foraminifera. *Micropaleontology* 46 (Supplement no. 1): 1–12.
- Pawlowski J, Bolivar I, Fahrmi J, de Vargas C, Bowser SS (1999) Naked foraminiferans revealed. *Nature* 339: 27.
- Pawlowski J, Holzmann M, Tyszka J (2013) New supraordinal classification of Foraminifera: molecules meet morphology. *Marine Micropaleontology* 100: 1–10.
- Poag CW (1981) *Ecological atlas of benthic foraminifera of the Gulf of Mexico*. Marine Science International, Woods Hole, Massachusetts, EE. UU. 175 pp.
- Rathburn AE, Corliss BH (1994) The ecology of living (stained) deep-sea benthic foraminifera from the Sulu Sea. *Paleoceanography* 9: 87–150.
- Rodrigues S, Hernández-Molina FJ, Fonesu M, Miramontes E, Rebesco M, Campbell DC (2022) A new classification system for mixed (turbidite-contourite) depositional systems: examples, conceptual models and diagnostic criteria for modern and ancient records. *Earth-Science Reviews* 230: 104030.
- Sabatini A, Morigi C, Negri A, Gooday AJ (2002) Soft-shelled benthic foraminifera from a hadal site (7800 m water depth) in the Atacama Trench (SE Pacific): preliminary observations. *Journal of Micropaleontology* 21: 131–135.
- Sabatini A, Nardelli MP, Morigi C, Negri A (2013) Contribution of soft-shelled monothalamous taxa to foraminiferal assemblages in the Adriatic Sea. *Acta Protozoologica* 52: 181–192.
- Saraswati PK (2021) *Foraminiferal micropaleontology for understanding Earth's history*. Elsevier, Países Bajos. 329 pp.
- Saraswati PK, Srinivasan MS (2016) *Micropaleontology. Principles and applications*. Springer, Suíza. 224 pp.
- Schönfeld J (1997) The impact of the Mediterranean Outflow Water (MOW) on benthic foraminiferal assemblages and surface sediments at the southern Portuguese continental margin. *Marine Micropaleontology* 29: 211–236.
- Schönfeld J (2002) Recent benthic foraminiferal assemblages in deep high-energy environments from the Gulf of Cadiz (Spain). *Marine Micropaleontology* 44: 141–162.
- Sen Gupta BK (1999) Foraminifera in marginal marine environments. En: Sen Gupta BK (ed.), *Modern Foraminifera*, Kluwer Academic Publishers. Países Bajos. pp. 141–159.
- Smart CW, King SC, Gooday AJ, Murray JW, Thomas E (1994) A benthic foraminiferal proxy of pulsed organic matter paleofluxes. *Marine Micropaleontology* 23: 89–99.
- Snider LJ, Burnett BR, Hessler RR (1984) The composition and distribution of meiofauna and nanobiota in a central North Pacific deep-sea area. *Deep-Sea Research* 31: 1225–1249.
- Stow D, Smillie Z (2020) Distinguishing between deep-water sediment facies: turbidites, contourites and hemipelagites. *Geosciences* 10: 68.
- Thomas E, Zachos JC, Bralower TJ (2000) Deep-sea environments on a warm Earth: latest Paleocene–early Eocene. En: Huber BT, MacLeod KG, Wing SL (Eds.), *Warm climates in Earth history*. Cambridge University Press. RU. pp. 132–160.
- Tierney JE, Poulsen CJ, Montañez IP, Bhattacharya T, Feng R, Ford HL, Hönisch B, Inglis GN, Petersen SV, Sagoo N, Tabor CR, Thirumalai K, Zhu J, Burls NJ, Foster GL, Goddérís Y, Hubber BT, Ivany LC, Kirtland Turner S, Lunt DJ, McElwain JC, Mills BJW, Otto-Bliesner BL, Ridgwell A, Zhang YG (2020) Past climates inform our future. *Science* 370: eaay3701.
- Van der Zwaan GJ, Duijnste IAP, den Dulk M, Ernst SR, Jannink NT, Kouwenhoven TJ (1999) Benthic foraminifera: proxies or problems? A review of paleoecological concepts. *Earth-Science Reviews* 46: 213–236.
- Van Morkhoven FPCM, Berggren WA, Edwards AS (1986) *Cenozoic cosmopolitan deep-water benthic foraminifera*. Elf-Aquitaine. Pau, Francia. 421 pp.
- Yanko V, Arnold AJ, Parker WC (1999) Effects of marine pollution on benthic foraminifera. En: Sen Gupta BK (Ed.), *Modern Foraminifera*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Países Bajos. pp. 141–159.

THE USE OF BENTHIC FORAMINIFERA ON PALEOECOLOGICAL AND ENVIRONMENTAL STUDIES

Gabriela J. Arreguín-Rodríguez

SUMMARY

Benthic foraminifera primarily inhabit marine environments and are sensitive to changes in their environment; thus, they are valuable tools for environmental monitoring. Additionally, since these organisms are well preserved in the fossil record, they can be used to infer paleoecological characteristics and identify climatic perturbations. The use of benthic foraminifera,

along with their ecology, as proxies for paleodepth, paleoproductivity, oxygenation, corrosivity, currents, and contamination is presented here. These types of proxies are comprehend the impact of perturbations on marine ecosystems in the past, which is relevant for understanding the effects of current and future climate variability.

APLICAÇÃO DE FORAMINÍFEROS BENTÔNICOS EM ESTUDOS PALEOECOLÓGICOS E AMBIENTAIS

Gabriela J. Arreguín-Rodríguez

RESUMO

Os foraminíferos bentônicos são encontrados principalmente em ambientes marinhos e são sensíveis a mudanças no ambiente; por isso, são ferramentas úteis para o monitoramento ambiental. Além disso, como apresentam um amplo registro fóssil, permitem inferir características paleoecológicas e identificar perturbações climáticas. Neste documento, são abordados os fo-

raminíferos bentônicos, com ênfase em sua ecologia e seu uso como indicadores de paleoprofundidade, paleoproductividade, oxigenação, corrosividade, correntes e contaminação. O uso desse tipo de indicadores permite conhecer a resposta dos ecossistemas oceânicos a perturbações no passado, o que pode ajudar a entender os efeitos da variabilidade climática atual e futura.