



Experimentos de disolución de CaCO₃ en foraminíferos bentónicos aglutinados del Paleoceno-Eoceno en Zumaya (Cuenca Vasco-Cantábrica, España)

CaCO₃ dissolution experiments in Paleocene-Eocene agglutinated benthic foraminifera from Zumaya (Basque-Cantabrig Basin, Spain)

G.J. Arreguín-Rodríguez¹, L. Alegret^{1,2}

¹ Ciencias de la Tierra, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, Calle Pedro Cerbuna 12 50009 Zaragoza (Spain).
Email: gjarreguin@gmail.com

² Instituto Universitario de Ciencias Ambientales de Aragón, IUCA, Universidad de Zaragoza, Calle Pedro Cerbuna 12 50009 Zaragoza (Spain).

RESUMEN

Durante el evento de calentamiento global conocido como Máximo Térmico del Paleoceno-Eoceno (PETM por sus siglas en inglés; hace ~55.8 Ma) tuvo lugar la mayor extinción de foraminíferos bentónicos de medios profundos de todo el Cenozoico. Mucho se ha especulado sobre las causas de dicha extinción, que incluyen cambios en la productividad y/o en la oxigenación de las aguas, cambios metabólicos y en la composición del aporte alimenticio al fondo marino, o la acidificación de los océanos relacionada con el aporte masivo de isótopos de carbono ligero al sistema océano-atmósfera, entre otros.

En el presente estudio se analiza el potencial de la acidificación como agente desencadenante de las extinciones. En el corte de Zumaya (Cuenca Vasco-Cantábrica), el Eoceno inicial está marcado por un intervalo de 4 m con muy bajo contenido en CaCO₃. Con el fin de analizar si la disolución del carbonato tuvo una incidencia directa sobre las extinciones del PETM, se han realizado experimentos de disolución en diversas especies de foraminíferos bentónicos aglutinados procedentes de Zumaya. En general, las especies aglutinadas que no desaparecen en el intervalo de máxima disolución en Zumaya son aquellas que fueron poco o nada afectadas por los experimentos de disolución, pues no presentan partículas y/o cemento calcáreo. No obstante, algunas especies que se extinguieron y/o desaparecieron localmente durante el Eoceno inicial, como *Dorothia cylindracea*, *Spiroplectammina spectabilis* y *Haplophragmoides* cf. *walteri*, resultaron ser resistentes a la disolución. Estos resultados sugieren que, además de la acidificación, debieron darse otros factores que contribuyeron a la desestabilización de las asociaciones de foraminíferos bentónicos.

Palabras clave: extinción; foraminíferos bentónicos; Paleoceno-Eoceno; calentamiento; acidificación.

ABSTRACT

The largest extinction of deep-sea benthic foraminifera in the Cenozoic occurred during the Paleocene-Eocene Thermal Maximum event (PETM, ~55.8 Ma). Much has been speculated about the causes of such extinction, and proposed mechanisms include changes in productivity and/or oxygenation of bottom waters, metabolic changes and in the composition of the food supply to the seafloor, or the ocean acidification related to the massive input of isotopically light carbon into the ocean-atmosphere system, among others.

Recibido el 29 de abril de 2014 / Aceptado el 29 de septiembre de 2014 / Publicado online el 2 marzo de 2015

Citation / Cómo citar este artículo: G.J. Arreguín-Rodríguez & L. Alegret (2015). Experimentos de disolución de CaCO₃ en foraminíferos bentónicos aglutinados del Paleoceno-Eoceno. Estudios Geológicos 71(1): e023. <http://dx.doi.org/10.3989/egeol.41758.330>.

Copyright: © 2015 CSIC. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution-Non Commercial (by-nc) Spain 3.0 License.

Here we analyse ocean acidification as a potential triggering mechanism of the extinctions. The early Eocene at the Zumaya section (Basque-Cantabrian Basin) is marked by a 4 m-thick interval with a very low CaCO₃ content. In order to analyse whether CaCO₃ dissolution had a direct effect on the extinctions across the PETM, we carried out dissolution experiments on various species of agglutinated benthic foraminifera from Zumaya. In general, agglutinated species that do not disappear in the interval of most intense dissolution at Zumaya were not -or only slightly- affected by our dissolution experiments, since they do not have calcareous particles or cement. However, some species that went extinct or locally disappeared during the early Eocene, such as *Dorothyia cylindracea*, *Spiroplectammina spectabilis* and *Haplophragmoides* cf. *walteri*, are resistant to dissolution. These results suggest that, in addition to ocean acidification, other factors must have contributed to the destabilization of benthic foraminiferal assemblages.

Keywords: benthic foraminiferal extinction; Paleocene-Eocene; warming; ocean acidification.

Introducción

Durante el tránsito Paleoceno-Eoceno (hace ~55.8 millones de años; Charles *et al.*, 2011) se registra un evento de intenso calentamiento global en el que la temperatura aumentó entre 5–9 °C en la superficie y 4–5 °C en los fondos oceánicos (Zachos *et al.*, 2003; Thomas, 2007) en menos de diez mil años (Röhl *et al.*, 2000). Este evento se conoce como el Máximo Térmico del Paleoceno-Eoceno (PETM, por sus siglas en inglés), y se caracterizó por una excursión negativa de los isótopos de carbono de 2.5–6‰ en registros marinos y terrestres (Kennett & Stott, 1991; Koch *et al.*, 1992; Zachos *et al.*, 2001; Bowen *et al.*, 2006). Coincide además con la somerización del nivel de compensación de calcita (CCD) y de la lisoclina, que causaron a su vez la acidificación de los océanos y la disolución del CaCO₃ en extensas áreas oceánicas (Zachos *et al.*, 2005).

El PETM tuvo importantes consecuencias bióticas tanto en ambientes marinos como terrestres, incluyendo la rápida evolución y migraciones del nanoplancton calcáreo (Bralower, 2002; Stoll, 2005; Agnini *et al.*, 2007) y de foraminíferos planctónicos (Kelly *et al.*, 1998), la proliferación global de dinoflagelados del género *Apectodinium* (Crouch *et al.*, 2001), la diversificación de macroforaminíferos bentónicos de medios someros (Orue-Etxebarria *et al.*, 2001; Pujalte *et al.*, 2003), la migración de plantas terrestres (Wing *et al.*, 2005) y la radiación de mamíferos (Koch *et al.*, 1992). Además, se registra la mayor extinción de foraminíferos bentónicos de medios profundos de todo el Cenozoico, en la que el 35–50% de las especies desaparecieron (Tjalsma & Lohman, 1983; Thomas, 2007; Alegret *et al.*, 2009a). Muchas han sido las causas propuestas para explicar dicha extinción, incluyendo la baja oxigenación de las aguas del fondo, el incremento en la

corrosividad de las aguas al carbonato cálcico, cambios en la productividad, aumento de temperatura o una combinación de estos factores (Thomas, 2007). No obstante, considerando que el evento de extinción fue global y que el hábitat de los foraminíferos bentónicos es el mayor del planeta (los fondos oceánicos), la causa o causas de la extinción debieron ser globales, mientras que los cambios en oxigenación, productividad y corrosividad de las aguas se registran en amplias áreas paleogeográficas, pero no globalmente. A pesar de la existencia de áreas en las que el contenido en carbonato no disminuyó significativamente durante el PETM (Takeda & Kaiho, 2007), o donde incluso aumentó la acumulación de carbonato (Gibbs *et al.*, 2006; John *et al.*, 2008), recientemente se ha propuesto que la acidificación oceánica pudo ser la causa más importante de las extinciones (Thomas, 2012), argumentando que las especies extintas poseían caparazones calcíticos, o aglutinados con cemento calcáreo. Según esta autora, las extinciones afectaron principalmente a especies que presentaban un modo de vida epifaunal, mientras que las especies calcíticas infaunales sufrieron menos estrés porque la disolución del carbonato del sedimento incrementó la saturación de calcita en el agua intersticial. Estos argumentos sugieren que la acidificación oceánica representó un problema para el crecimiento de las conchas de algunos foraminíferos bentónicos (en vida), causando así su extinción.

Por otro lado, la identificación de extinciones en regiones donde el contenido en carbonato no disminuyó significativamente (Takeda & Kaiho, 2007) o incluso aumentó durante el PETM (Gibbs *et al.*, 2006; John *et al.*, 2008) fue uno de los factores que llevaron a Alegret *et al.* (2010) a sugerir que la acidificación oceánica no fue la única causa de las extinciones. Esta observación nos ha llevado también a descartar, en el presente artículo, los

procesos tafonómicos (acidificación intensa durante la etapa bioestratinómica o durante la fosildiagénesis temprana) para explicar la presencia o ausencia de foraminíferos susceptibles a la disolución en los niveles del PETM. Aunque los resultados de la disolución tafonómica fueran los mismos a nivel global (dado que las extinciones son globales), esta opción no explicaría las extinciones en aquellas localidades donde el contenido en carbonato no disminuyó drásticamente.

En el presente estudio se analiza el potencial de la acidificación oceánica (descenso del pH y de la concentración de iones carbonato en los océanos) como agente causante de la extinción de foraminíferos bentónicos, partiendo del supuesto de que la disolución afectó a los foraminíferos en vida y no que dicha disolución haya ocurrido tras el enterramiento de los mismos. Con el fin de corroborar si los restos fósiles de las especies que desaparecieron durante el PETM son susceptibles a la disolución o no, se han llevado a cabo experimentos de disolución en diversas especies de foraminíferos bentónicos aglutinados. Los experimentos se han realizado a nivel de especie y no de género o superior porque existen evidencias de que la acidificación oceánica provoca respuestas concretas a nivel de especie (Ries *et al.*, 2009).

Materiales y métodos

Para llevar a cabo los experimentos de disolución en especies aglutinadas, se utilizó material empleado por Alegret *et al.* (2009a) en su estudio sobre foraminíferos bentónicos del PETM de la sección de Zumaya (Cuenca Vasco-Cantábrica). Para la situación geográfica y geológica de Zumaya, nos referimos a dicho artículo. Los sedimentos del Paleoceno superior consisten en una alternancia de margas y calizas margosas con intercalaciones de turbiditas. Los 80 cm superiores corresponden a una unidad de calizas hemipelágicas verdosas (debido a la presencia de glauconita), y sobre el límite Paleoceno/Eoceno se reconoce una unidad de margas y arcillas rojas pobres en carbonato, sobre la que se sitúa una alternancia de calizas y margas (Alegret *et al.*, 2009a). Partiendo de la distribución de las especies de foraminíferos bentónicos y del patrón de extinción mostrados en Alegret *et al.* (2009a), se seleccionaron

81 ejemplares de foraminíferos aglutinados, incluyendo especies que se extinguieron durante el PETM como *Arenobulimina truncata* (Reuss) 1845, *Clavulinoides amorphia* (Cushman) 1926, *Dorothia crassa* (Marsson) 1878, *Dorothia cylindracea* Bermúdez 1963, *Dorothia pupa* (Reuss) 1860, *Gaudryina pyramidata* Cushman 1926, y *Remesella varians* (Glaessner) 1937, especies que desaparecieron localmente como *Clavulinoides globulifera* (Ten Dam & Sigal) 1950, *Clavulinoides* sp., *Clavulinoides* sp. juvenil, *Gaudryina* sp., *Haplophragmoides* cf. *H. walteri* (Grzybowski) 1898, *Marssonella trochoides* (Marsson) 1878, *Marssonella floridana* Applin & Jordan 1945, y *Spiroplectammina spectabilis* (Grzybowski) 1898, y especies que sobrevivieron o que incluso proliferaron durante el Eoceno inicial, como *Ammodiscus* sp., *Bathysiphon* sp., *Glomospirella* sp., *Haplophragmoides* sp., *Hyperammina* sp., *Karrerulina conversa* (Grzybowski) 1901, *Karrerulina horrida* (Mjatliuk) 1970, *Paratrochamminoides proteus* (Karrer) 1866, *Paratrochamminoides* sp., *Recurvoides* sp., *Repmanina charoides* (Jones & Parker) 1860, *Saccammina placenta* (Grzybowski) 1898 y especies del grupo de los trochamínidos (Tabla 1, Fig. 1). En el caso de *H. cf. walteri*, se revisaron los ejemplares identificados por Alegret *et al.* (2009a) como *H. walteri* y se observó que los ejemplares de Zumaya poseen de 4 a 5 cámaras en vez de 8 a 9 cámaras (Kaminski & Gradstein, 2005). Por este motivo, se considera que tanto los ejemplares identificados en el artículo de Alegret *et al.* (2009a) como los empleados en el presente estudio corresponden a *H. cf. walteri*.

Para la disolución de los ejemplares se utilizó ácido acético (CH₃COOH) de pH 3.5. Se ha estimado que el pH de las aguas oceánicas superficiales alcanzó valores de 7.85 durante el PETM (Hönish *et al.*, 2012), sin embargo, dado que las condiciones ambientales (ej., presión de CO₂ atmosférico) del Paleoceno-Eoceno fueron diferentes a las actuales, se desconoce la equivalencia de dicho pH en condiciones actuales. Por esta razón, y dado que en el presente estudio únicamente se pretende averiguar si determinadas especies fueron sensibles a la acidificación o no, los experimentos se han realizado con una solución muy ácida que permite reconocer fácilmente aquellos ejemplares afectados por la disolución del carbonato. Los experimentos que analizan

Tabla 1.—Índice de Conservación Absoluta (APS) de especies de foraminíferos bentónicos aglutinados tras la primera serie de experimentos de disolución con ácido acético

			Tiempo de exposición al ácido (horas)								
			Etapa 0		Etapa 1				Etapa 2	Etapa 3	Etapa 4
			0	0.30	2.30	24	75	150	225	375	5376
Especies			APS	APS	APS	APS	APS	APS	APS	APS	APS
		Muestra									
Especies extintas*	<i>Arenobulimina truncata</i> 1	Zu-200	8	8	7	5	5	5			
	<i>Arenobulimina truncata</i> 2	Zu-200	8	8	7	7	7-6				
	<i>Arenobulimina truncata</i> 3	Zu10-17	8	8	7	6	6-5				
	<i>Clavulinoides amorphia</i> 1	Zu10-17	8	8	8	8	8	8	8	6	
	<i>Dorothyia crassa</i> 1	Zu0-6	8	8	8	7-6	7-6	7-6	7-6	7-6	
	<i>Dorothyia cylindracea</i> 1	Zu0-6	8	8	8	8	8	8	7	7	
	<i>Dorothyia pupa</i> 1	Zu0-6	8	5	2	2-1	2-1	1			
	<i>Gaudryina pyramidata</i> 1	Zu-200	8	7	6	6-5	6-5	6-5			
	<i>Gaudryina pyramidata</i> 2	Zu-280	8	7	6	6-5	5-4				
	<i>Remesella varians</i> 1	Zu-200	8	8	8	8	8	8	7-6	6-5	4-3
	<i>Remesella varians</i> 2	Zu-280	8	8	7	6	5	5	5		
Desaparición local*	<i>Clavulinoides globulifera</i>	Zu10-17	8	4-3	1						
	<i>Clavulinoides</i> sp. 1	Zu30-40	8	8	8	8	8	8	6		
	<i>Clavulinoides</i> sp. juvenil	Zu10-17	8	2	1	1	1	1			
	<i>Gaudryina</i> sp. 1	Zu-200	8	4	2	1	1	1			
	<i>Haplophragmoides</i> cf. <i>walteri</i> 1	Zu0-6	8	8	8	8	8	8	8	8	8
	<i>Marssonella trochoides</i> 1	Zu10-17	8	7	6	6	6	6	6-5		
	<i>Marssonella floridana</i>	Zu0-6	8	8	8	7-6	7-6	7-6	7-6	7-6	
	<i>Spiroplectammina spectabilis</i> 1	Zu0-6	8	8	8	8-7	8-7	8-7	8-7		
Especies supervivientes*	<i>Ammodiscus</i> sp.	Zu0-6	8	8	8	8	8	8	8	8	8
	<i>Bathysiphon</i> sp.	Zu-200	8	8	8	8	8	8	8	8	8
	<i>Glomospirella</i> sp.	Zu-200	8	8	8	8	8	8	8	8	8
	<i>Haplophragmoides</i> sp.	Zu-200	8	8	8	8	8	8	8	8	8
	<i>Hyperammina</i> sp.	Zu-200	8	8	8	8	8	8	8	8	8
	<i>Karrerulina conversa</i>	Zu-200	8	8	7	7	7	7	7	7	
	<i>Karrerulina horrida</i>	Zu-200	8	8	8	8	8	8	8	8	
	<i>Paratrochamminoides proteus</i> 1	Zu0-6	8	8	8	8	8	8	8	8-7	
	<i>Paratrochamminoides</i> sp.	Zu-200	8	8	8	8	8	8	8	8	8
	<i>Recurvoides</i> sp.	Zu-200	8	8	8	8	8	8	8		
	<i>Repmanina charoides</i>	Zu-200	8	8	8	8	8	8	8		
	<i>Saccammina placenta</i> 1	Zu-200	8	8	8	8	8	8	7-6	7-6	
	Trochamínidos	Zu-200	8	8	8	8	8	8	8	8	8

*Basado en el estudio de Alegret *et al.*, 2009a.

el comportamiento de los foraminíferos bentónicos actuales en distintos escenarios de acidificación oceánica en condiciones controladas de laboratorio (ej., Fujita *et al.*, 2011; Reymond *et al.*, 2013), persiguen mantener el pH estable a lo largo de todo el experimento (Hintz *et al.*, 2004; McIntyre-Wressing *et al.*, 2013). Sin embargo, en el presente estudio

únicamente se pretende identificar si determinadas especies son afectadas o no por la acidificación, por lo que no ha sido necesario mantener el pH constante a lo largo del tiempo.

Experimentos similares han tratado de comprobar la susceptibilidad a la disolución de foraminíferos planctónicos (Nguyen *et al.*, 2011) y de foraminíferos

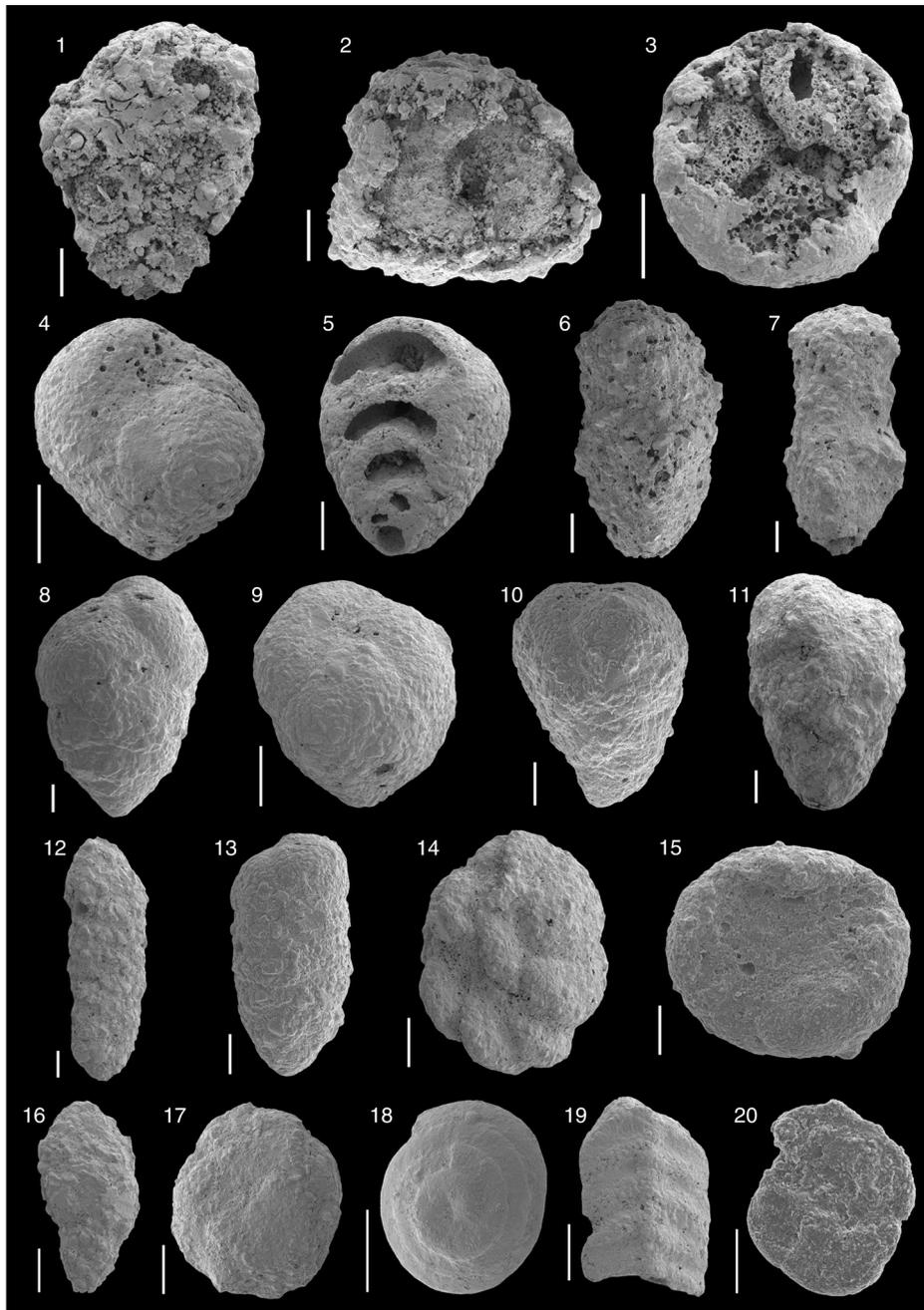


Fig. 1.—Imágenes SEM de algunos ejemplares de foraminíferos bentónicos de Zumaya e índice APS alcanzado tras los experimentos de disolución. Escala = 100 μ m. 1) *Gaudryina pyramidata* 2, vista frontal, muestra Zu -280, APS 4. 2) *G. pyramidata* 1, vista apertural, muestra Zu -200, APS 4. 3) *Marssonella trochoides* 1, vista apertural, muestra Zu 10-17, APS 5. 4) *Arenobulimina truncata* 3, vista frontal, muestra Zu 10-17, APS 6-5. 5) *A. truncata* 1, vista frontal, muestra Zu -200, APS 5. 6) *Clavulinoides amorpha* 1, vista frontal, muestra Zu 10-17, APS 6. 7) *Clavulinoides* sp. 1, vista frontal, muestra Zu 30-40, APS 6. 8) *Remesella varians* 2, vista frontal, muestra Zu -280, APS 6. 9) *A. truncata* 2, vista frontal, muestra Zu -200, APS 7-6. 10) *Dorothia crassa* 1, vista frontal, muestra Zu 0-6, APS 7-6. 11) *M. floridana*, vista frontal, muestra Zu 0-6, APS 7-6. 12) *Karrerulina conversa*, vista frontal, muestra Zu -200, APS 7. 13) *D. cylindracea* 1, vista frontal, muestra Zu 0-6, APS 7. 14) *Paratrochamminoides proteus* 1, vista frontal, muestra Zu 0-6, APS 7. 15) *Saccammina placenta* 1, vista frontal, muestra Zu -200, APS 7. 16) *K. horrida*, vista frontal, muestra Zu -200, APS 8. 17) *Recurvoides* sp., vista frontal, muestra Zu -200, APS 8. 18) *Repmanina charoides*, vista en sección, muestra Zu -200, APS 8. 19) *Spiroplectamina spectabilis* 1, vista frontal, muestra Zu 0-6, APS 8-7, el ejemplar se rompió durante la manipulación y no a causa de la disolución. 20) *Haplophragmoides* cf. *walteri*, vista frontal, muestra Zu -50, APS 8.

bentónicos (Nguyen *et al.*, 2009) en su mayoría calcínicos y de algunos aglutinados. Nguyen *et al.* (2009) señalan que la disolución puede estar condicionada por diferencias en el tamaño de la fracción estudiada, así como por la estructura y grosor de la pared. Con el fin de evitar en la medida de lo posible estas incertidumbres, hemos basado nuestro estudio en especies de foraminíferos bentónicos aglutinados adultos de la fracción >100 μm , con una única excepción en la que se empleó un ejemplar juvenil para constatar su comportamiento ante la disolución. Para la primera serie de experimentos se seleccionaron 32 ejemplares y se diferenciaron cuatro etapas (Tabla 1), partiendo de una etapa o fase inicial 0 en la que todos los ejemplares están intactos y bien conservados. En la primera etapa, los ejemplares fueron expuestos a 2 ml de ácido acético durante 150 horas. Su estado de conservación fue corroborado a las 0.5, 2.5, 24 y a las 150 horas usando un microscopio binocular y asignando un valor numérico basado en la escala de conservación propuesta por Nguyen *et al.* (2009). Dicha escala consiste en 8 niveles según su índice de conservación absoluta (*Absolute Preservation Score*, APS), el cual varía de 8 (conchas intactas) a 1 (conchas completamente disueltas). En la segunda fase, los ejemplares que no fueron completamente disueltos fueron nuevamente sometidos a exposición en 2 ml de ácido durante 75 horas más (sumando un total de 225 horas), asignando un valor APS al final de la etapa. Posteriormente, los ejemplares que aún no presentaban signos claros de ser afectados por la disolución fueron expuestos a 10 ml de ácido durante otras 150 horas (sumando un total de 375 horas) y, de igual manera, en la cuarta etapa los ejemplares que no habían presentado susceptibilidad a la disolución fueron sumergidos en 10 ml de ácido hasta completar 5376 horas desde el inicio del experimento.

Finalmente, para comprobar la validez y representatividad de los datos obtenidos en las disoluciones realizadas previamente, se llevó a cabo una segunda serie de experimentos en la que se evaluó nuevamente la susceptibilidad de las especies que mostraron alguna reacción al ácido (Fig. 2, Tabla 1). Para ello, se disolvieron otros 49 ejemplares, hasta completar un total de 5 ejemplares por cada especie (Fig. 3, Tabla 2), considerando los ejemplares disueltos previamente. En las especies *D. cylindracea*, *D. pupa* y *C. amorpha* no se completó el total de 5 ejemplares

por falta de disponibilidad de los mismos, razón por la cual tampoco fue posible disolver más ejemplares de *M. floridana* y *C. globulifera*. La disolución, en esta segunda serie de experimentos, se llevó a cabo con 2 ml de ácido acético por cada intervalo, y el estado de conservación de las conchas se corroboró a las 12, 36, 60, 165, 180, 250 y 357 horas (Tabla 2).

Resultados

En la primera etapa de disolución, algunas especies reaccionaron casi inmediatamente al contacto con el ácido (Fig. 2), produciendo y liberando burbujas de dióxido de carbono gaseoso a diferentes velocidades (rápida-media: *Clavulinoides* sp. juvenil, *C. globulifera*, *C. amorpha* 1, *M. trochoides* 1, *Gaudryina* sp. 1, *G. pyramidata* 1 y 2; lenta: *R. varians* 1, *D. crassa* 1, *Clavulinoides* sp. 1) o bien, produciendo burbujas de gas que no fueron liberadas hacia la superficie (*D. pupa* 1, *K. conversa*, *S. placenta* 1, *A. truncata* 1, 2 y 3, *S. spectabilis* 1, *M. floridana*, *Recurvoides* sp., trochamínidos). Pasados 30 minutos desde el inicio del experimento, el grado de conservación de las conchas disminuyó en especies como *G. pyramidata* 1 y 2, *M. trochoides* 1, *D. pupa* 1, *Gaudryina* sp. 1, *C. globulifera* y *Clavulinoides* sp. juvenil, mientras que otras especies permanecieron intactas. Pequeños fragmentos de la concha se desprendieron en *G. pyramidata* 1 y *M. trochoides* 1. También se observó la pérdida de la última cámara de *D. pupa* 1, y apareció un gran agujero en la parte inicial de la concha. Aproximadamente la mitad de la concha de *Gaudryina* sp. 1 desapareció, al igual que en *C. globulifera*, en la que incluso parte del relleno se disgregó. *Clavulinoides* sp. juvenil mostró una alta susceptibilidad a la disolución, ya que sólo algunas partes de la concha permanecieron intactas, y la concha se desintegraba fácilmente.

Después de 2.5 horas de experimento, *A. truncata* 1 y 3, y *K. conversa* mostraron evidencias de disolución, puesto que algunos fragmentos comenzaron a desprenderse de sus conchas. Aparecieron agujeros grandes en la última cámara y en la cara apertural de *G. pyramidata* 1 y *M. trochoides* 1, respectivamente. *D. pupa* 1 y *Gaudryina* sp. 1 también presentaron agujeros grandes, y además el grosor de sus conchas disminuyó, desintegrándose fácilmente. *C. globulifera* se disolvió por completo tras 2.5 horas, al igual

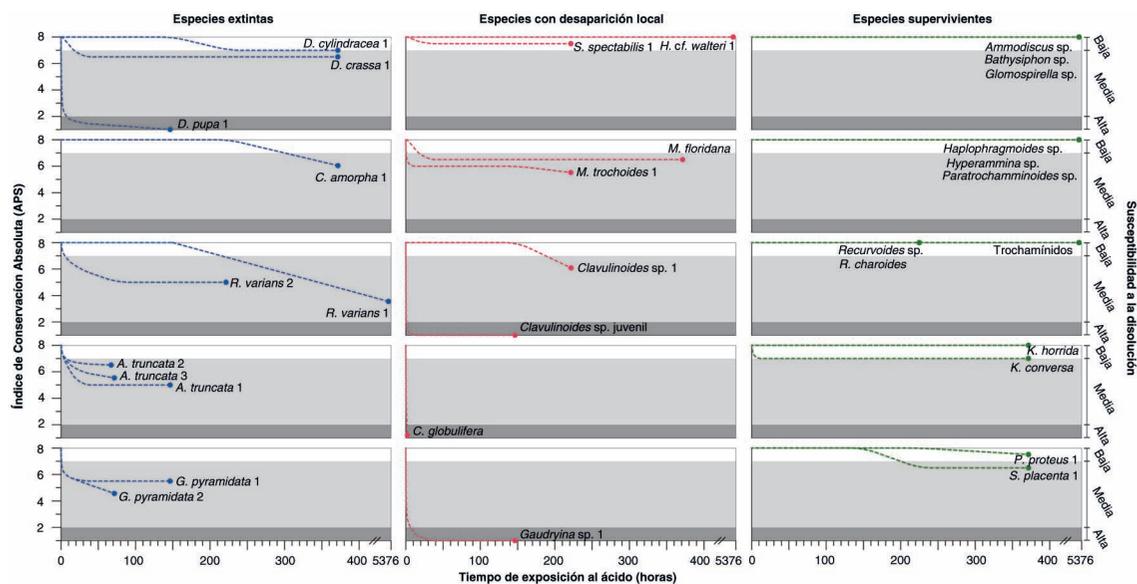


Fig. 2.—Índice de Conservación Absoluta (APS) con respecto al tiempo de exposición al ácido acético en la primera serie de experimentos. En el eje Y a la derecha se marca el grado de susceptibilidad a la disolución según los valores APS (susceptibilidad alta = APS 1-2, media = APS 2-7 y baja = APS 7-8).

que *Clavulinoides* sp. juvenil, de la cual únicamente quedó el relleno.

Pasadas 24 horas de exposición al ácido, las señales de disolución se hicieron más evidentes en algunas especies, y comenzaron a aparecer en otras. La concha de *S. spectabilis* 1 parecía intacta, pero una pequeña fracción del borde lateral de la concha se rompió. *D. crassa* 1 y *M. floridana* también parecían intactas, pero se observaron algunos agujeros y se desprendieron pequeños fragmentos de sus conchas, al igual que se observó en *K. conversa*. En *M. trochoides* 1 y *G. pyramidata* 1 se formaron varios agujeros, y en *G. pyramidata* 2 se observó el adelgazamiento de la concha. En *A. truncata* 1 se desarrollaron grandes agujeros en una de las paredes laterales. La concha de *D. pupa* 1 aumentó su fragilidad y comenzó a desintegrarse, y la concha de *Gaudryina* sp. 1 se disolvió totalmente quedando únicamente su relleno, mientras que el relleno de *Clavulinoides* sp. juvenil empezó a disgregarse.

Tras 75 horas de experimento la disolución fue más efectiva en *R. varians* 2 que en *R. varians* 1, porque en el primer caso la ornamentación ya no estaba tan marcada como al inicio y en *R. varians* 1 la concha permanecía intacta. Asimismo, *A. truncata* 2 únicamente presentó un aumento en la depresión de sus suturas, mientras que *A. truncata* 3 mostró

agujeros en la cara apertural y su pared se adelgazó ligeramente. *G. pyramidata* 2 presentó adelgazamiento de su pared y varios agujeros dispersos.

Al final de la primera etapa (después de 150 horas) la concha de *D. pupa* 1 se deterioró aún más y el relleno de *Gaudryina* sp. 1 y *Clavulinoides* sp. juvenil se disgregó por completo. Las especies que previamente habían reaccionado a la disolución no mostraron nuevas variaciones en el estado de conservación de sus conchas (*S. spectabilis* 1, *K. conversa*, *M. floridana*, *D. crassa* 1, *M. trochoides* 1, *G. pyramidata* 1 y *A. truncata* 1) y otras no fueron afectadas por la disolución (*C. amorpha* 1, *D. cylindracea* 1, *R. varians* 1, *Clavulinoides* sp. 1, *H. cf. walteri* 1, *Ammodiscus* sp., *Bathysiphon* sp., *Glomospirella* sp., *Haplophragmoides* sp., *Hyperammina* sp., *K. horrida*, *P. proteus* 1, *Paratrochamminoides* sp., *Recurvoides* sp., *R. charoides*, *S. placenta* 1 y trochamínidos).

En la segunda etapa del experimento (tras 225 horas de disolución) algunas especies permanecieron intactas como *C. amorpha* 1, *H. cf. walteri* 1, *Ammodiscus* sp., *Bathysiphon* sp., *Glomospirella* sp., *Haplophragmoides* sp., *Hyperammina* sp., *K. horrida*, *P. proteus* 1, *Paratrochamminoides* sp., *Recurvoides* sp., *R. charoides* y trochamínidos. Otras como *D. crassa* 1, *M. floridana*, *K. conversa* y

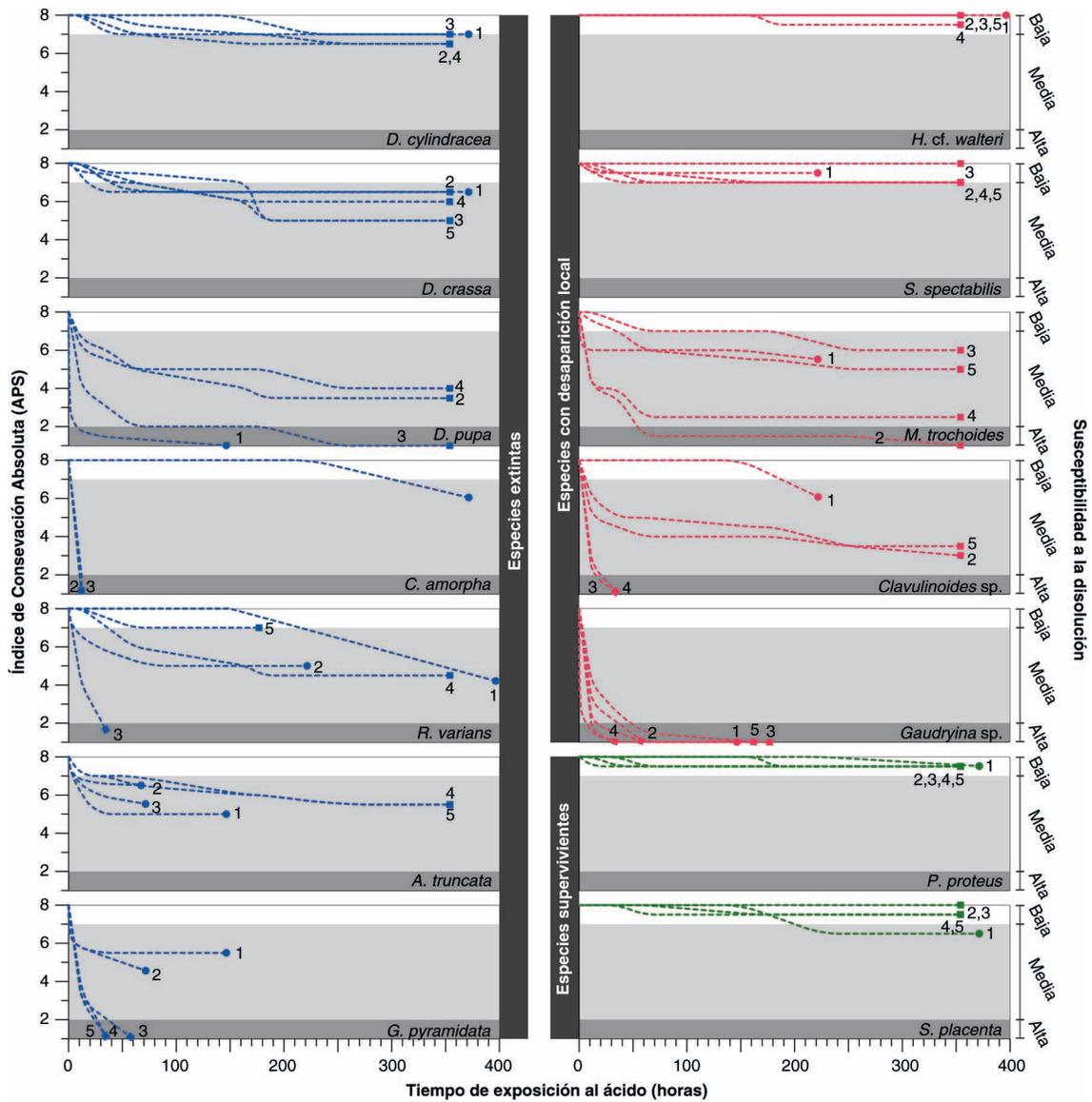


Fig. 3.—Índice de Conservación Absoluta (APS) con respecto al tiempo de exposición al ácido acético en la segunda serie de experimentos. En el eje Y a la derecha se marca el grado de susceptibilidad a la disolución según los valores APS (susceptibilidad alta = APS 1-2, media = APS 2-7 y baja = APS 7-8). En cada especie, los ejemplares marcados con círculos corresponden a los ejemplares que fueron disueltos inicialmente mostrados en la Fig. 2, y los que están señalados con cuadrados indican a los ejemplares disueltos durante la segunda serie de experimentos.

Tabla 2.—Índice de Conservación Absoluta (APS) de especies de foraminíferos bentónicos aglutinados tras la segunda serie de experimentos de disolución con ácido acético

Especies	Muestra	Tiempo de exposición al ácido (horas)								
		0	12	36	60	165	180	250	357	
		APS	APS	APS	APS	APS	APS	APS	APS	
Especies extintas*	<i>Arenobulimina truncata</i> 4	Zu +30+35	8	7	7	7	6	6	6-5	6-5
	<i>Arenobulimina truncata</i> 5	Zu -0-1	8	7	7	7-6	6	6	6-5	6-5
	<i>Clavulinoides amorpha</i> 2	Zu -47-48	8	1						
	<i>Clavulinoides amorpha</i> 3	Zu -7-13	8	2	1					

Tabla 2.—(continued)

	Especies	Muestra	Tiempo de exposición al ácido (horas)							
			0 APS	12 APS	36 APS	60 APS	165 APS	180 APS	250 APS	357 APS
	<i>Dorothia crassa</i> 2	Zu +0+5	8	8	7	7-6	7-6	7-6	7-6	7-6
	<i>Dorothia crassa</i> 3	Zu +15+20	8	8	8-7	8-7	7	5	5	5
	<i>Dorothia crassa</i> 4	Zu -155-160	8	8-7	8-7	7	6	6	6	6
	<i>Dorothia crassa</i> 5	Zu -90-95	8	8	7	7	6	5	5	5
	<i>Dorothia cylindracea</i> 2	Zu +0+5	8	8	8	8-7	7	7	7-6	7-6
	<i>Dorothia cylindracea</i> 3	Zu +15+20	8	8	7	7	7	7	7	7
	<i>Dorothia cylindracea</i> 4	Zu +0+5	8	8	8-7	7	7-6	7-6	7-6	7-6
	<i>Dorothia pupa</i> 2	Zu -155-160	8	7-6	6	5	4	4-3	4-3	4-3
	<i>Dorothia pupa</i> 3	Zu -47-48	8	4	3	2	2	2	1	1
	<i>Dorothia pupa</i> 4	Zu -155-160	8	6	6-5	5	5	5	4	4
	<i>Gaudryina pyramidata</i> 3	Zu +15+20	8	3	2	1				
	<i>Gaudryina pyramidata</i> 4	Zu -155-160	8	4-3	1					
	<i>Gaudryina pyramidata</i> 5	Zu -7-13	8	3	1					
	<i>Remesella varians</i> 3	Zu -155-160	8	4	2-1					
	<i>Remesella varians</i> 4	Zu -90-95	8	8	7	6	5	5-4	5-4	5-4
	<i>Remesella varians</i> 5	Zu -13-19	8	8	8-7	7	7	7		
Desaparición local*	<i>Clavulinoides</i> sp. 2	Zu +30+35	8	6	5	5	5-4	5-4	4-3	3
	<i>Clavulinoides</i> sp. 3	Zu -7-13	8	2	1					
	<i>Clavulinoides</i> sp. 4	Zu -0-1	8	3-2	1					
	<i>Clavulinoides</i> sp. 5	Zu +0+5	8	5	5-4	4	4	4	4-3	4-3
	<i>Gaudryina</i> sp. 2	Zu +0+5	8	2	2-1	1				
	<i>Gaudryina</i> sp. 3	Zu -155-160	8	3	2	1	1	1		
	<i>Gaudryina</i> sp. 4	Zu -47-48	8	2-1	1					
	<i>Gaudryina</i> sp. 5	Zu +0+5	8	4	3-2	2-1	1			
	<i>Haplophragmoides</i> cf. <i>walteri</i> 2	Zu +100+105	8	8	8	8	8	8	8	8
	<i>Haplophragmoides</i> cf. <i>walteri</i> 3	Zu +100+105	8	8	8	8	8	8	8	8
	<i>Haplophragmoides</i> cf. <i>walteri</i> 4	Zu +100+105	8	8	8	8	8	8-7	8-7	8-7
	<i>Haplophragmoides</i> cf. <i>walteri</i> 5	Zu +50+57	8	8	8	8	8	8	8	8
	<i>Marssonella trochoides</i> 2	Zu -47-48	8	4	4-3	2-1	2-1	2-1	2-1	1
	<i>Marssonella trochoides</i> 3	Zu -47-48	8	8	8-7	7	7	7	6	6
	<i>Marssonella trochoides</i> 4	Zu -47-48	8	4	4	3-2	3-2	3-2	3-2	3-2
	<i>Marssonella trochoides</i> 5	Zu -13-19	8	8-7	7	6	6-5	6-5	5	5
	<i>Spiroplectammina spectabilis</i> 2	Zu +0+5	8	8-7	8-7	8-7	7	7	7	7
	<i>Spiroplectammina spectabilis</i> 3	Zu -155-160	8	8	8	8	8	8	8	8
	<i>Spiroplectammina spectabilis</i> 4	Zu -90-95	8	8	8-7	7	7	7	7	7
	<i>Spiroplectammina spectabilis</i> 5	Zu -0-1	8	8-7	7	7	7	7	7	7
Especies supervivientes*	<i>Paratrochamminoides proteus</i> 2	Zu +0+5	8	8	8	8	8	8-7	8-7	8-7
	<i>Paratrochamminoides proteus</i> 3	Zu +15+20	8	8	8-7	8-7	8-7	8-7	8-7	8-7
	<i>Paratrochamminoides proteus</i> 4	Zu -90-95	8	8	8	8-7	8-7	8-7	8-7	8-7
	<i>Paratrochamminoides proteus</i> 5	Zu -7-13	8	8-7	8-7	8-7	8-7	8-7	8-7	8-7
	<i>Saccammina placenta</i> 2	Zu +15+20	8	8	8	8	8	8	8	8
	<i>Saccammina placenta</i> 3	Zu -155-160	8	8	8	8	8	8	8	8
	<i>Saccammina placenta</i> 4	Zu -90-95	8	8	8	8	8-7	8-7	8-7	8-7
	<i>Saccammina placenta</i> 5	Zu +50+57	8	8	8	8-7	8-7	8-7	8-7	8-7

*Basado en el estudio de Alegret et al., 2009a.

S. spectabilis 1 no presentaron cambios en la conservación de sus conchas con respecto a la etapa anterior. Las suturas en la concha de *D. cylindracea* 1 se marcaron más y la concha de *S. placenta* 1 comenzó a perder el brillo de su concha y presentó unos agujeros muy pequeños. El grosor de las conchas de *M. trochoides* 1 y *Clavulinoides* sp. 1 disminuyó.

Al final de la tercera etapa de disolución (375 horas de exposición al ácido) muchas especies conservaron el mismo grado de conservación que en la etapa anterior (*D. crassa* 1, *D. cylindracea* 1, *M. floridana*, *K. conversa* y *S. placenta* 1); únicamente *C. amorphia* 1 y *P. proteus* 1 presentaron escasos agujeros, y las suturas más marcadas en el último ejemplar. La especie *K. horrida* no mostró evidencias claras de ser afectada por la disolución.

Finalmente, pasadas 5376 horas de exposición al ácido, todas las especies que no habían mostrado susceptibilidad a la disolución en las etapas pasadas permanecieron igual (*Ammodiscus* sp., *Bathysiphon* sp., *Glomospirella* sp., *Haplophragmoides* sp., *Hyperammina* sp., *Paratrochamminoides* sp. y trochamínidos). Únicamente *R. varians* 1, después de haber permanecido intacta las primeras 150 horas, llegó a presentar agujeros dispersos en su concha y ésta, a su vez, se observó ligeramente descascarillada.

Los resultados obtenidos en la segunda serie de experimentos de disolución mostraron una respuesta similar a los experimentos de la primera serie en la mayoría de las especies (Fig. 3), aunque algunas mostraron una mayor variabilidad en su grado de susceptibilidad a la disolución. Al final de los experimentos, las especies *D. pupa* y *R. varians* alcanzaron índices APS relativamente similares a los de la primera serie de experimentos aunque a diferentes velocidades. La respuesta del ejemplar número 3 de *R. varians* es la única que se diferencia marcadamente del resto del grupo; mientras que la reacción a la disolución varía en mayor medida entre los ejemplares de *C. amorphia*, *G. pyramidata*, *M. trochoides* y *Clavulinoides* sp., lo cual se discute en el siguiente apartado.

Discusión

En el presente estudio se evalúa la respuesta de conchas fósiles de foraminíferos bentónicos aglutinados ante condiciones de acidez extrema. En la Fig. 2 se observa que la mayoría de las especies que

resultaron ser poco o nada susceptibles a la disolución son aquellas que sobrevivieron al evento de extinción del Paleoceno-Eoceno, pues no presentan partículas ni cemento calcáreo (Tabla 3); mientras que los taxones que se extinguieron o que desaparecieron localmente en Zumaya presentaron una susceptibilidad media a alta. Sin embargo, algunas especies que se extinguieron (*D. cylindracea*) o que desaparecieron localmente en Zumaya (ej. *S. spectabilis*, *H. cf. walteri*) muestran poca o ninguna susceptibilidad a la disolución. Si bien la pared de la mayoría de las especies aglutinadas que se extinguieron o desaparecieron localmente estaba compuesta por cemento calcáreo y/o partículas calcáreas (Tabla 3), la disolución como única causa de las extinciones no explica la desaparición de especies con índices APS altos (con poca susceptibilidad a la disolución). Además, la ausencia de material calcáreo en las conchas de especies que desaparecieron localmente como *H. cf. walteri* y *S. spectabilis*, sugiere que la desestabilización de las asociaciones bentónicas no se debió únicamente a la disolución. Si bien es cierto que se desconoce la composición de la concha de muchas especies de foraminíferos aglutinados fósiles, y que dicha composición ha podido variar durante los procesos de fosilización (ver ejemplo en este apartado), los experimentos de disolución realizados sugieren que los géneros *Haplophragmoides* y *Ammodiscus* no presentan partículas o cemento calcáreo, mientras que los géneros *Gaudryina* y *Saccammina* sí pueden presentar material calcáreo en su concha.

Por otro lado, entre los taxones afectados por la disolución hubo una diferencia notable en los tiempos de reacción. Algunas especies como *C. globulifera*, *Clavulinoides* sp. juvenil, *Gaudryina* sp. (ejemplares 1–5) y *D. pupa* (ejemplar 1) alcanzaron índices de conservación absoluta muy bajos dentro de las primeras 2.5 horas de exposición al ácido, mientras que el resto de los ejemplares muestran un desgaste más progresivo. Esto puede deberse al tamaño de la concha, al grosor de la pared y/o a la cantidad de cemento de la concha. Según Nguyen *et al.* (2011), las especies más resistentes a la disolución son taxones grandes y de pared gruesa, lo que explicaría el hecho de que ejemplares juveniles como *Clavulinoides* sp. juvenil reaccionaran rápidamente a la disolución (Fig. 2). Asimismo, la variabilidad en el grado de susceptibilidad a la disolución

Tabla 3.—Características de la pared y posición de vida de las especies de foraminíferos bentónicos aglutinados utilizados en este estudio

Especies	Características de la Pared				
	Pared	Cemento	Partículas	Recubrimiento	Posición de vida
<i>Especies extintas*</i>					
<i>Arenobulimina truncata</i>	Arenosa fina, acabado liso	Calcáreo fino (1)			Infaunal
<i>Clavulinoides amorpha</i>	Aglutinada, arenosa fina a gruesa	Calcáreo, cantidad variable (1)			Infaunal
<i>Dorothia crassa</i>	Aglutinada		Calcáreas (1)	Proteinico (2)	Infaunal
<i>Dorothia cylindracea</i>	Aglutinada		Calcáreas (1)	Proteinico (2)	Infaunal
<i>Dorothia pupa</i>	Aglutinada		Calcáreas (1)	Proteinico (2)	Infaunal
<i>Gaudryina pyramidata</i>	Arenosa	Mucho cemento (1)	Finas (1)		Infaunal
<i>Remesella varians</i>	Aglutinada fina a media, generalmente lisa, imperforada	Mucho cemento, calcáreo, frecuentemente silicificado diagenéticamente (1,2,3)	Material silíceo (1)		Infaunal
<i>Desaparición local*</i>					
<i>Clavulinoides globulifera</i>	Aglutinada, arenosa fina a gruesa	Calcáreo, cantidad variable (1)			Infaunal
<i>Clavulinoides</i> sp.	Aglutinada, arenosa fina a gruesa	Calcáreo, cantidad variable (1)			Infaunal
<i>Gaudryina</i> sp.	Arenosa	Mucho cemento (1)	Finas (1)		Infaunal
<i>Haplophragmoides walferi</i>	Aglutinada fina, de acabado fino				Epifaunal superficial y/o infaunal somero (3,4)
<i>Marssonella trochoides</i>	Aglutinada, arenosa		Calcáreas (1,2)	Orgánico (2)	Infaunal
<i>Marssonella floridana</i>	Aglutinada, arenosa		Calcáreas (1,2)	Orgánico (2)	Infaunal
<i>Spiroplectamina spectabilis</i>	No calcárea, imperforada, aglutinada fina con superficie lisa		Silíceas (1)		Epifaunal superficial (3,4) y/o infaunal
<i>Especies supervivientes*</i>					
<i>Ammodiscus</i> sp.	Aglutinada				Epifaunal superficial (3,4)
<i>Bathysiphon</i> sp.	Aglutinada, gruesa				Epifaunal erecto (3)
<i>Glomospirella</i> sp.	Aglutinada muy fina, acabado liso	Mucho cemento (1)			Epifaunal superficial
<i>Haplophragmoides</i> sp.	Delgada, aglutinada fina a gruesa, acabado exterior liso				Epifaunal superficial y/o infaunal somero (3,4)
<i>Hyperammina</i> sp.	Arenosa		Cuarzo (2)		Epifaunal erecto (3)
<i>Karrerulina conversa</i>	Aglutinada fina a media	Mucho cemento (3)	Cuarzo (3)		Infaunal profundo (3)
<i>Karrerulina horrida</i>	Aglutinada fina a media	Mucho cemento (3)	Cuarzo (3)		Infaunal profundo (3)
<i>Paratrochamminoides proteus</i>	Aglutinada, una sola capa	Silíceo (1)	Cuarzo (1,2)		Epifaunal superficial (4)
<i>Paratrochamminoides</i> sp.	Aglutinada, una sola capa	Silíceo (1)	Cuarzo (1,2)		Epifaunal superficial (4)
<i>Recurvoides</i> sp.	Arenosa	Ferruginoso (1)	Arena (1)		Epifaunal superficial (3,4)
<i>Repmantina charoides</i>	Aglutinada fina	Orgánico (3)		Orgánico (3)	Epifaunal superficial (4)
<i>Saccamina placenta</i>	Aglutinada	Orgánico (2)	Cuarzo (2)		Infaunal somero (3,4)
<i>Trochamminoides</i>	Aglutinada	Cemento café amarillento (1,2)	Arena cuarcítica (1,2)		Epifaunal superficial (3,4)

*Basado en el estudio de Alegret et al., 2009a. 1) Ellis & Messina, 2006; 2) Loeblich & Tappan, 1988; 3) Kaminski & Gradstein, 2005; 4) Setoyama et al., 2013.

que muestran los ejemplares de *G. pyramidata*, *M. trochoides* y *Clavulinoides* sp. y *C. amorpha* disueltos en la segunda serie de experimentos (Fig. 3) demuestran que aquellos que son más afectados por la disolución (APS más bajos) son los que poseen los granos de su pared más finos en comparación con el resto de los ejemplares de su misma especie, por lo que son más susceptibles a la disolución. Ahora bien, en el caso de diferencias en la susceptibilidad a la disolución en ejemplares adultos de una misma especie, debe tenerse en cuenta también el hecho de que el material de la concha puede haber sido reemplazado. Por ejemplo, el cemento de *R. varians* es calcáreo, pero con frecuencia es silicificado durante la diagénesis (Loeblich & Tappan, 1988; Kaminski & Gradstein, 2005; Ellis & Messina, 2006), razón por la cual probablemente los ejemplares analizados de *R. varians* mostraron una respuesta diferente a la disolución. La concha de *R. varians* 3 reaccionó muy rápidamente tras 12 horas de experimento, alcanzando APS muy bajos, mientras que la de *R. varians* 2 fue considerablemente afectada por el ácido pasadas 24 horas, las de *R. varians* 4 y 5 mostraron una respuesta más gradual tras 36 horas de experimento, y por último, la concha de *R. varians* 1 empezó a reaccionar lentamente después de las primeras 150 horas de disolución.

La especie extinta *D. cylindracea* y las especies *S. spectabilis* y *H. cf. walteri*, que desaparecieron localmente en Zumaya, pertenecen al grupo de taxones que presentaron una susceptibilidad muy baja a la disolución. *D. cylindracea* posee partículas calcáreas en su concha (Loeblich & Tappan, 1988), pero presenta un índice APS elevado. Se sugiere que un reemplazamiento del carbonato en la concha, o que la protección de la misma por un recubrimiento proteínico que presenta esta especie (Loeblich & Tappan, 1988), evitaron que los ejemplares empleados en nuestros experimentos reaccionaran a la disolución, ya que dicho recubrimiento puede ser silicificado (M. Kaminski, comunicación personal).

La reciente propuesta de que la acidificación oceánica pudo ser la principal causa de la extinción de los foraminíferos bentónicos durante el PETM se apoya en el hecho de que los ostrácodos, aunque sí fueron afectados, no se extinguieron en este periodo a pesar de compartir el hábitat con los foraminíferos bentónicos, probablemente debido a una mayor

resistencia a la disolución (Steineck & Thomas, 1986; Thomas, 2012). Sin embargo, los resultados del presente estudio muestran que algunas especies de foraminíferos bentónicos que presentan elevada resistencia a la disolución, también se extinguieron (ej., *D. cylindracea*). Además, dicha propuesta sugiere que la saturación de calcita en el agua intersticial debió incrementar en contraste con el agua de fondo, como resultado de la disolución del CaCO_3 del sedimento, de modo que los taxones infaunales debieron estar bajo condiciones de menor estrés y por esa razón incrementó su abundancia relativa en muchos lugares durante el PETM. Una situación análoga se encuentra en la actualidad en la Cuenca Wagner (norte del Golfo de California, México), donde se ha registrado un descenso en el pH de las aguas, y se ha encontrado que las asociaciones bentónicas están dominadas por grupos infaunales calcáreos (bulimínidos y nonionélidos), sin evidencias de ser afectados por disolución (Hart *et al.*, 2012). No obstante, los resultados del presente estudio, así como los patrones de extinción observados no sólo en Zumaya (Alegret *et al.*, 2009a) sino también en otras secciones españolas como Alamedilla (Alegret *et al.*, 2009b), neozelandesas como Waipawa y Tawanui (Kaiho *et al.*, 1993), y en sondeos del Atlántico Sur (Boltovskoy & Boltovskoy, 1989) o del Océano Índico (Vincent *et al.*, 1974) reflejan que las especies extintas, y la mayoría de las especies que muestran desapariciones locales, presentan un modo de vida infaunal. Lo anterior refleja que la acidificación oceánica, y más concretamente las diferencias en saturación de calcita en la interfase agua-sedimento, no debieron ser la causa única de la extinción de los foraminíferos bentónicos durante el PETM, sino que otros factores debieron contribuir a la inestabilidad de dichas asociaciones. Dichos factores incluyen cambios en la oxigenación y en la productividad (ver referencias en Thomas, 1998; 2007), que si bien no fueron globales, debieron influir localmente en la extinción y desaparición de los foraminíferos bentónicos. El calentamiento de carácter global que caracteriza al PETM pudo ser otro factor clave en la perturbación de los medios oceánicos, puesto que podría afectar el ciclo de energía dentro de los ecosistemas, afectando a la productividad de nanoplancton calcáreo y la tasa de los

procesos evolutivos, además de incrementar las tasas metabólicas, o bien modificando la composición y/o cantidad de materia orgánica lábil disponible para la alimentación de organismos como los foraminíferos bentónicos (Thomas, 2007). En Zumaya, la suma de los procesos derivados del aumento de temperatura debió suponer un factor relevante en la extinción de los foraminíferos bentónicos durante el PETM, puesto que el inicio de las extinciones graduales (previo al evento principal de extinción de foraminíferos bentónicos) ocurrió bajo condiciones óxicas y sin evidencias de disolución (Alegret *et al.*, 2009a).

Conclusiones

Las especies supervivientes al evento de extinción de foraminíferos bentónicos del Eoceno inicial en el corte de Zumaya son, en su mayoría, las que presentaron poca o nula susceptibilidad a la disolución en los experimentos realizados, y además son las que no presentan ni cemento ni partículas de naturaleza calcárea en su concha. Sin embargo, la extinción y/o la desaparición local de especies resistentes a la disolución, sugiere que debió haber otros factores que desestabilizaron el medio bentónico, como cambios en la productividad y/o en la oxigenación de las aguas, un aumento en las tasas metabólicas y cambios en la composición y cantidad del aporte alimenticio relacionados con altas temperaturas.

Por otro lado, aunque se desconoce la naturaleza del material que conforma las conchas de algunas especies de foraminíferos bentónicos aglutinados fósiles, su respuesta a los experimentos de disolución realizados sugiere que los géneros *Gaudryina* y *Saccammina* pueden presentar partículas y/o cemento calcáreo; mientras que los géneros *Haplophragmoides* y *Ammodiscus* no tienen material calcáreo en su concha.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Matías Reolid y a un revisor anónimo por sus comentarios que ayudaron a mejorar significativamente este trabajo. Esta investigación fue financiada por el proyecto CGL2011-23077 del Ministerio de Ciencia e Innovación de España-FEDER. Arreguín-Rodríguez agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México (CONACyT) por su beca de doctorado.

Referencias

- Agnini, C.; Fornaciari, E.; Rio, D.; Tateo, F.; Backman, J. & Giusberti, L. (2007). Responses of calcareous nanofossil assemblages, mineralogy and geochemistry to the environmental perturbations across the Paleocene/Eocene boundary in the Venetian pre-Alps. *Marine Micropaleontology*, 63: 19–38. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marmicro.2006.10.002>.
- Alegret, L.; Ortiz, S.; Orue-Etxebarria, X.; Bernaola, G.; Baceta, J.I.; Monechi, S.; Apellaniz, E. & Pujalte, V. (2009a). The Paleocene-Eocene Thermal Maximum: New data on microfossil turnover at Zumaia section, Spain. *Palaios*, 24: 318–328. <http://dx.doi.org/10.2110/palo.2008.p08-057r>.
- Alegret, L.; Ortiz, S. & Molina, E. (2009b). Extinction and recovery of benthic foraminifera across the Paleocene-Eocene Thermal Maximum at the Alamedilla section (Southern Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 279: 186–200. <http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2009.05.009>.
- 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 Alamedilla section (Spain). *Geological Society of America Bulletin*, 122: 1616–1624. <http://dx.doi.org/10.1130/B30055.1>.
- Boltovskoy, E. & Boltovskoy, D. (1989). Paleocene-Pleistocene benthic foraminiferal evidence of major paleoceanographic events in the eastern South Atlantic (DSDP Site 525, Walvis Ridge). *Marine Micropaleontology*, 14: 283–316. [http://dx.doi.org/10.1016/0377-8398\(89\)90015-7](http://dx.doi.org/10.1016/0377-8398(89)90015-7).
- Bowen, G.J.; Bralower, T.J.; Delaney, M.L.; Dickens, G.R.; Kelly, D.C.; Koch, P.L.; Kump, L.R.; Meng, J.; Sloan, L.C.; Thomas, E.; Wing, S.L. & Zachos, J.C. (2006). The Paleocene-Eocene Thermal Maximum gives insight into greenhouse gas-induced environmental and biotic change. *Eos*, 87: 165–169. <http://dx.doi.org/10.1029/2006EO170002>.
- Bralower, T.J. (2002). Evidence of surface water oligotrophy during the Paleocene-Eocene thermal maximum: Nanofossil assemblage data from Ocean Drilling Program Site 690, Maud Rise, Weddell Sea. *Paleoceanography*, 17: X1-9. <http://dx.doi.org/10.1029/2001PA000662>.
- Charles, A.J.; Condon, D.J.; Harding, I.C.; Pälike, H.; Marshall, J.E.A.; Cui, Y.; Kump, L. & Croudace, I.W. (2011). Constraints on the numerical age of the Paleocene-Eocene boundary. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 12: Q0AA17. <http://dx.doi.org/10.1029/2010GC003426>.
- Crouch, E.M.; Heilmann-Clausen, H.; Brinkhuis, H.E.G.; Morgans, K.M.; Rogers, H.; Egger, B. & Schmitz, B. (2001). Global dinoflagellate event associated with the Paleocene thermal maximum. *Geology*, 29: 315–318. [http://dx.doi.org/10.1130/0091-7613\(2001\)029<0315:GDEAWT>2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1130/0091-7613(2001)029<0315:GDEAWT>2.0.CO;2).

- Ellis, B.F. & Messina, A.R. (2006). *Catalogue of Foraminifera*. Micropaleontology Press, New York. <http://www.micropress.org/em/>.
- Fujita, K.; Hikami, M.; Suzuki, A.; Kuroyanagi, A.; Sakai, K.; Kawahata, H. & Nojiri, Y. (2011). Effects of ocean acidification on calcification of symbiont-bearing reef foraminifera. *Biogeosciences*, 8: 2089–2098. <http://dx.doi.org/10.5194/bg-8-2089-2011>.
- 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: 233–236. <http://dx.doi.org/10.1130/G22381.1>.
- Hart, M.; Pettit, L.; Wall-Palmer, D.; Smart, C.; Hall-Spencer, J.; Medina-Sanchez, A.; Prol Ledesma, R.M.; Rodolfo-Metalpa, R. & Collins, P. (2012). Investigation of the calcification response of foraminifera and pteropods to high CO₂ environments in the Pleistocene, Paleogene and Cretaceous. *Geophysical Research Abstracts*, 14: EGU2012-9754.
- Hintz, C.J.; Chandler, G.T.; Bernhard, J.M.; McCorkle, D.C.; Havach, S.M.; Blanks, J.K. & Shaw T.J. (2004). A physicochemically constrained seawater culturing system for production of benthic foraminifera. *Limnology and Oceanography: Methods* 2: 160–170. <http://dx.doi.org/10.4319/lom.2004.2.160>.
- 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, T.M. Jr.; Moyer, R.; Pelejero, C.; Ziveri, P.; Foster, G.L. & Williams, B. (2012). The geological record of ocean acidification. *Science*, 335: 1058–1063. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1208277>.
- John, C.M.; Bohaty, S.M.; Zachos, J.C.; Sluijs, A.; Gibss, S.; Brinkhuis, H. & Bralower, T.J. (2008). North American continental margin records of the Paleocene-Eocene thermal maximum: Implications for global carbon and hydrological cycling. *Paleoceanography*, 23: PA2217. <http://dx.doi.org/10.1029/2007PA001465>.
- Kaiho, K.; Morgans, H.E.G. & Okada, H. (1993). Faunal turnover of intermediate-water benthic foraminifera during the Paleogene in New Zealand. *Marine Micropaleontology*, 23: 51–86. [http://dx.doi.org/10.1016/0377-8398\(93\)90053-Z](http://dx.doi.org/10.1016/0377-8398(93)90053-Z).
- Kaminski, M.A. & Gradstein, F.M. (2005). *Atlas of Paleogene cosmopolitan deep-water agglutinated foraminifera*. Grzybowski Foundation Special Publication 10, Cracovia, Polonia, 597 pp.
- Kelly, D.C.; Bralower, T.J. & Zachos, J.C. (1998). Evolutionary consequences of the latest Paleocene thermal maximum for tropical planktonic foraminifera. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 141: 139–161. [http://dx.doi.org/10.1016/S0031-0182\(98\)00017-0](http://dx.doi.org/10.1016/S0031-0182(98)00017-0).
- Kennett, J.P. & Stott, L.D. (1991). Abrupt deep-sea warming palaeoceanographic changes and benthic extinctions at the end of the Palaeocene. *Nature*, 353: 225–229. <http://dx.doi.org/10.1038/353225a0>.
- Koch, P.L.; Zachos, J.C. & Gingerich, P.D. (1992). Correlation between isotope records in marine and continental carbon reservoirs near the Paleocene/Eocene boundary. *Nature*, 358: 319–322. <http://dx.doi.org/10.1038/358319a0>.
- Loeblich, A.R. Jr. & Tappan, H. (1988). *Foraminifera genera and their classification*. Van Nostrand Reinhold Company Inc., New York, 970 pp.
- McIntyre-Wressnig, A.; Bernhard, J.M.; McCorkle, D.C. & Hallock, P. (2013). Non-lethal effects of ocean acidification on the symbiont-bearing benthic foraminifer *Amphistegina gibbosa*. *Marine Ecology Progress Series*, 472: 45–60. <http://dx.doi.org/10.3354/meps09918>.
- Nguyen, T.M.P.; Petrizzo, M.R. & Speijer, R.P. (2009). Experimental dissolution of a fossil foraminiferal assemblage (Paleocene-Eocene Thermal Maximum, Dababiya, Egypt): Implications for paleoenvironmental reconstructions. *Marine Micropaleontology*, 73: 241–258. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marmicro.2009.10.005>.
- Nguyen, T.M.P.; Petrizzo, M.R.; Stassen, P. & Speijer, R.P. (2011). Dissolution susceptibility of Paleocene-Eocene planktic foraminifera: Implications for palaeoceanographic reconstructions. *Marine Micropaleontology*, 81: 1–21. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marmicro.2011.07.001>.
- Orue-Etxebarria, X.; Pujalte, V.; Bernaola, G.; Apellaniz, E.; Baceta, J.I.; Payros, A.; Núñez-Betelu, K.; Serra-Kiel, J. & Tosquella, J. (2001). Did the Late Paleocene Thermal Maximum affect the evolution of larger foraminifera?: Evidences from calcareous plankton of the Campo section (Pyrenees, Spain). *Marine Micropaleontology*, 41: 45–71. [http://dx.doi.org/10.1016/S0377-8398\(00\)00052-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0377-8398(00)00052-9).
- Pujalte, V.; Orue-Etxebarria, X.; Schmitz, B.; Tosquella, J.; Baceta, J.I.; Payros, A.; Bernaola, G.; Caballero, F. & Apellaniz, E. (2003). Basal Ilerdian (earliest Eocene) turnover of larger foraminifera: age constraints based on calcareous plankton and $\delta^{13}\text{C}$ isotopic profiles from new southern Pyrenean sections (Spain). En: *Causes and consequences of Globally Warm Climates in the Early Paleogene* (Wing, S.L.; Gingerich, P.D.; Schmitz, B. & Thomas, E., Eds.), Geological Society of America Special Paper, 369: 205–221. <http://dx.doi.org/10.1130/0-8137-2369-8.205>.
- Reymond, C.E.; Lloyd, A.; Kline, D.I.; Dove, S.G. & Pandolfi, J.M. (2013). Decline in growth of foraminifer *Marginopora rossi* under eutrophication and ocean acidification scenarios. *Global Change Biology*, 19: 291–302. <http://dx.doi.org/10.1111/gcb.12035>.
- Ries, J.B.; Cohen, A.L. & McCorkle, D.C. (2009). Marine calcifiers exhibit mixed responses to CO₂-induced

- ocean acidification. *Geology*, 37: 1131–1134. <http://dx.doi.org/10.1130/G30210A.1>.
- 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. [http://dx.doi.org/10.1130/0091-7613\(2000\)28<927:NCFTL-P>2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1130/0091-7613(2000)28<927:NCFTL-P>2.0.CO;2).
- Setoyama, E.; Radmacher, W.; Kaminski, M.A. & Tyszka, J. (2013). Foraminiferal and palynological biostratigraphy and biofacies from a Santonian-Campanian submarine fan system in the Vøring Basin (offshore Norway). *Marine and Petroleum Geology*, 43: 396–408. <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpetgeo.2012.12.007>.
- Steineck, P.L. & Thomas, E. (1986). The latest Paleocene crisis in the deep sea: Ostracode succession at Maud Rise, Southern Ocean. *Geology*, 24: 583–586. [http://dx.doi.org/10.1130/0091-7613\(1986\)024<0583:TLPCIT>2.3.CO;2](http://dx.doi.org/10.1130/0091-7613(1986)024<0583:TLPCIT>2.3.CO;2).
- Stoll, H.M. (2005). Limited range of interspecific vital effects in coccolith stable isotopic records during the Paleocene-Eocene thermal maximum. *Paleoceanography*, 20: PA1007. <http://dx.doi.org/10.1029/2004PA001046>.
- Takeda, K. & Kaiho, K. (2007). Faunal turnovers in central Pacific benthic foraminifera during the Paleocene-Eocene thermal maximum. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 251: 175–197. <http://dx.doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.02.026>.
- Thomas, E. (1998). The biogeography of the late Paleocene benthic foraminiferal extinction. En: *Late Paleocene-early Eocene biotic and climatic events in the marine and terrestrial records* (Aubry, M.-P.; Lucas, S.G. & Berggren, W.A., Eds.), New York, Columbia University Press, 214–243.
- Thomas, E. (2007). Cenozoic mass extinctions in the deep sea: what disturbs the largest habitat on Earth?. En: *Large ecosystems perturbations: causes and consequences* (Monechi, S.; Coccioni, R. & Rampino, M., Eds.), Geological Society of America Special Paper, 424: 1–24. [http://dx.doi.org/10.1130/2007.2424\(01\)](http://dx.doi.org/10.1130/2007.2424(01)).
- Thomas, E. (2012). Agglutinated benthic foraminifera during ocean acidification: what holds them together? En: *Ninth International Workshop on Agglutinated Foraminifera* (Alegret, L.; Ortiz, S. & Kaminski, M.A., Eds.), Abstract volume, 95–97.
- Tjalsma, R.C. & Lohman, G.P. (1983). Paleocene-Eocene bathyal and abyssal benthic foraminifera from the Atlantic Ocean. *Micropaleontology Special Publication* 4, 89 pp.
- Vincent, E.; Gibson, J.M. & Brun, L. (1974). Paleocene and Early Eocene microfacies, benthonic foraminifera, and paleobathymetry of Deep Sea Drilling Project Sites 236 and 237, western Indian ocean. En: *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project* (Fisher, R.L.; Bunce, E.T.; et al., Eds.), Washington (U. S. Government Printing Office), 24: 859–885.
- 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. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1116913>.
- 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. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1059412>.
- Zachos, J.C.; Wara, M.W.; Bohaty, S.; Delaney, M.L.; 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. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1090110>.
- 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. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1109004>.