

RECONSTRUCCION DE LAS PRESIONES PARCIALES DE CO₂ Y NITRATO EN EL PACIFICO ORIENTAL PARA LOS ULTIMOS 150.000 AÑOS

JOSE IGNACIO MARTINEZ

Departamento de Geología, Universidad EAFIT, Medellín.

Recibido para revisar 31 Octubre de 2000; aceptado 6 Abril de 2001; versión final recibida 14 Agosto 2001

RESUMEN. Se presentan las paleo-diferencias de presión parcial de CO₂ entre el océano y la atmósfera (ΔpCO_2) y niveles de nitrato [NO₃] para el Océano Pacífico Oriental durante los últimos 150.000 años. Las reconstrucciones están basadas en las relaciones actuales de ΔpCO_2 y [NO₃] con la temperatura superficial del océano (SST) y su aplicación a las paleotemperaturas (SSTs) de Pisias y Mix (1997) basadas en el conteo estadístico de radiolarios. Los resultados son congruentes con reconstrucciones empíricas de ΔpCO_2 y [NO₃] y apoyan: (1) que el incremento de ΔpCO_2 y [NO₃] para la región al sur del Frente Ecuatorial durante el último periodo glacial, i.e. $\Delta pCO_2 > 120 \mu atm$ y [NO₃] $> 15 \mu M$, y que el océano se ha portado como una fuente continua de CO₂ a la atmósfera y, (2) que la utilización biológica de nutrientes ha sido incompleta, en contra de una mayor productividad primaria y surgencia más fuerte durante el último periodo glacial.

PALABRAS CLAVES. Paleocceanografía, Paleoclimatología, Cambio climático global, Pacífico Oriental, CO₂, Nitrato [NO₃]

ABSTRACT. Reconstructions of the differences in CO₂ partial pressure between the ocean and the atmosphere (ΔpCO_2) and nitrate levels [NO₃] are attempted for the Eastern Pacific Ocean for the last 150.000 years. The reconstructions are based on the application of the present-day relationships of ΔpCO_2 and [NO₃] with sea-surface temperature (SST) on published reconstructions of SST based on radiolarians (siliceous planktonic microfossils; Pisias and Mix, (1997). Results are in agreement with empirical reconstructions of ΔpCO_2 and [NO₃], thus supporting the view of: (1) increased values of ΔpCO_2 and [NO₃] for the region south of the Equatorial Front during the last glacial period, i.e. $> 120 \mu atm$ of ΔpCO_2 and $> 15 \mu M$ of [NO₃], indicating that the ocean has been a major source of CO₂ to the atmosphere, and (2) biological utilization of nutrients has been incomplete despite a higher primary productivity and stronger upwelling during the last glacial period.

KEY WORDS. Paleocceanography, Paleoclimatology, Global Change, Eastern Pacific, CO₂, Nitrate [NO₃].

1 INTRODUCCIÓN

El CO₂ es considerado como uno de los principales gases de invernadero por su capacidad de absorción de la radiación solar en las emisiones de onda larga de 13 a 17 μm (Bryant, 1997), por lo tanto, se considera al CO₂ como el modulador del clima de la Tierra a la escala de los miles de años. La relación entre el CO₂ y los ciclos glaciales e interglaciales ha sido demostrada mediante la extracción de burbujas de gas atrapadas en núcleos de hielo en los casquetes polares. En ellos se midió un contenido de CO₂ de ~280 ppm durante los periodos interglaciales y de ~200 ppm durante los glaciales (Barnola et al., 1987; Petit et al., 1999). Debido a que el océano profundo contiene 60 veces más CO₂ que la atmósfera, el sistema CO₂ - CO₃²⁻ - HCO₃⁻ oceánico y su interacción con los reservorios de la biosfera y la atmósfera es responsable en gran medida de las varia-

ciones seculares del carbono en la Tierra (Sigman and Boyle, 2000). Aunque el clima está modulado por los ciclos astronómicos de la Tierra y el sol (ciclos de Milakovitch) en las frecuencias de los 100.000, 41.000 y 23.000 años (Imbrie et al., 1992), la respuesta del CO₂, y el clima, no es lineal. Es por esto por lo que los periodos glaciales terminan abruptamente mientras que los interglaciales lo hacen progresivamente, i.e. los ciclos climáticos exhiben un patrón de "serrucho".

El contenido de CO₂ en el océano depende de la presión parcial del CO₂ en la atmósfera (pCO_2) regulado por la Ley de Henry y del balance del sistema CO₂ - CO₃²⁻ - HCO₃⁻ que depende de mecanismos biológicos y oceanográficos (Millero and Sohn, 1991). Regionalmente, por lo tanto, se presentan en el océano variaciones importantes (resumideros y fuentes de

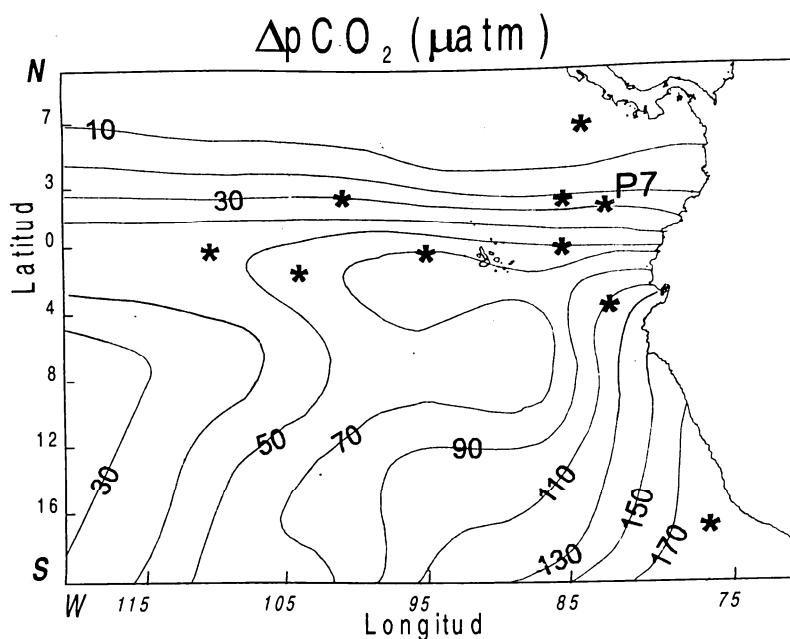


Figura 1. Diferencia de presiones parciales entre el océano y la atmósfera (ΔpCO_2 , en μatm) para el Océano Pacífico Oriental. Curvas obtenidas mediante la aplicación de la ecuación de Chavez et al. (1999) a los valores de temperatura superficial promedio anual (Levitus et al., 1994). El Frente Ecuatorial se localiza a lo largo de la línea ecuatorial. Note la mayor emisión de CO_2 a lo largo de la Corriente del Perú y la lengua ecuatorial.

Las estrellas indican la localización de los pozos de Pisas y Mix (1997) estudiados para radiolarios.

de CO_2) cuya reconstrucción en el pasado es clave para el entendimiento del comportamiento del ciclo del carbono a escalas seculares.

El Pacífico Oriental se caracteriza por ser una de las zonas del mundo con más alta productividad biológica que constituye del 25 al 50% del total global (Barber and Chavez, 1991; Fiedler et al., 1991). En esta región el descenso en la columna de agua de la materia orgánica, -la llamada "bomba biológica"- presumiblemente sería causante de la presencia de una zona de resumidero de CO_2 (Broecker, 1982; Berger y Vincent, 1986). Sin embargo, este proceso es superado por la liberación a la atmósfera de grandes cantidades de CO_2 derivados del calentamiento de aguas frías, sub-superficiales y ricas en CO_2 en las zonas de surgencia del Perú y de la divergencia ecuatorial (Feely et al., 1987; Figura 1). En general en la región ecuatorial los océanos están supersaturados en CO_2 , mientras que las regiones polares están subsaturadas (Bacastow, 1996). Con la intensificación de los vientos y de las corrientes marinas durante los periodos glaciales sería de esperarse que la productividad se incrementara y que la bomba biológica fuera más intensa convirtiendo así al Pacífico Oriental en una zona de resumidero y explicando, tal vez, la reducción del contenido de CO_2 atmosférico a escala global

(Boyle, 1988). No obstante lo anterior, evidencias biogeoquímicas sugieren lo contrario (Pedersen et al., 1991).

Intentos para reconstruir niveles de CO_2 en el océano en el pasado incluyen diferencias isotópicas de carbono-13 ($\delta^{13}C$) entre foraminíferos planctónicos y bentónicos (Protistas calcáreos) (Shackleton and Pisas, 1985) y $\delta^{13}C$ en la materia orgánica y en foraminíferos planctónicos (Pedersen et al., 1991); mientras que intentos para reconstruir diferencias de presiones parciales entre el océano y la atmósfera (ΔpCO_2) se restringen a modelos complejos basados en medidas de $\delta^{13}C$ de alkenones producidos por Cocolitoforidos (algas calcáreas planctónicas) y foraminíferos planctónicos (Jasper et al., 1994). En este artículo se intenta un enfoque diferente mediante la realización de experimentos de sensibilidad aplicando la relación de la temperatura superficial del océano con ΔpCO_2 , para la reconstrucción de las ΔpCO_2 pasadas (Chavez et al., 1999), y la relación de la temperatura superficial con el $[NO_3]$ para el Océano Pacífico Oriental (Fiedler et al., 1991) con el fin de inferir la evolución de los nutrientes para los últimos 150.000 años. Se discuten las nuevas reconstrucciones paleoceanográficas a la luz de resultados biogeoquímicos observacionales.

1.1 Métodos

Chavez et al. (1999) demostraron la relación de la temperatura superficial del océano con los niveles de ΔpCO_2 para el Océano Pacífico Oriental, i.e. $\Delta pCO_2 = -14.727SST + 429.81$; $R^2 = 0.9107$, donde ΔpCO_2 es la diferencia entre la presión parcial de CO_2 entre el océano y la atmósfera y SST es la temperatura superficial del océano (Figura 2). La ecuación es aplicada aquí a las paleotemperaturas superficiales, reconstruidas en base al contenido porcentual de radiolarios (Protistas planctónicos silíceos), para la región comprendida entre los $16^\circ S$ a $10^\circ N$ y $78^\circ W$ a $86^\circ W$ (Pisias y Mix, 1997). Igualmente se aplica la relación de la temperatura superficial del océano con los niveles de $[NO_3]$ para el Océano Pacífico Oriental, i.e. $[NO_3] = -2.040SST + 55.78$; $r^2 = 0.95$ (Fiedler et al., 1991).

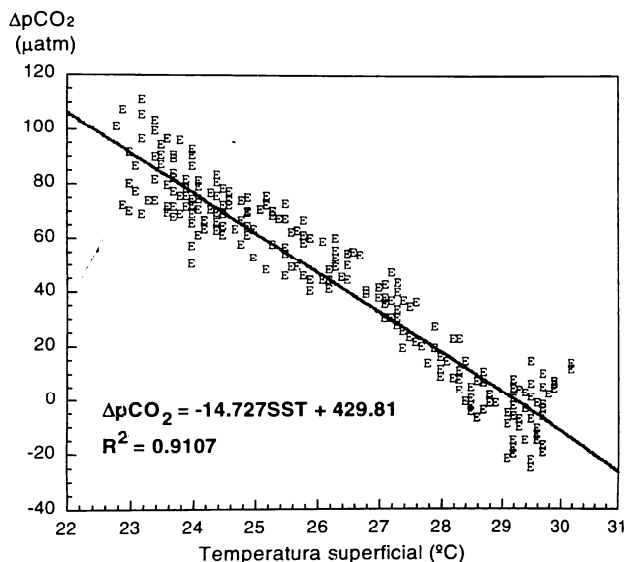


Figura 2. . Comparación entre la temperatura superficial del océano (en $^{\circ}C$) y ΔpCO_2 (en μatm) para la región entre 155 y $170^{\circ}W$ (modificado de Chavez et al., 1999).

Se comparan los resultados con: (1) la reconstrucción de ΔpCO_2 para el núcleo W8402A - 14GC ubicado en el Pacífico Central ($0^{\circ}57.2'N$; $138^{\circ}57.3'W$) (Jasper et al., 1994), (2) la reconstrucción del pCO_2 del agua superficial para el pozo P7 ubicado en la Cuenca de Panamá ($2.6^{\circ}N$; $84.0^{\circ}W$) (Pedersen et al., 1991), y (3) la reconstrucción de $\delta^{15}N$ y contenido de carbono orgánico para el núcleo P7 ubicado en la Cuenca de Panamá (Farrell et al., 1995; Pedersen et al., 1991).

2 PALEOTEMPERATURAS SUPERFICIALES DEL PACÍFICO ORIENTAL

Imbrie y Kipp (1971) propusieron el método de funciones de transferencia para inferir paleo-temperaturas superficiales del océano. El método se basa en: (1) la relación lineal entre los foraminíferos planctónicos con la temperatura superficial del océano, (2) el contenido porcentual de foraminíferos planctónicos recuperados de sedimentos de los fondos marinos y, (3) la aplicación de una ecuación de transferencia relacionando temperaturas superficiales y contenido micropaleontológico.

Para el océano global, la diferencia entre la temperatura superficial medida y la derivada por las ecuaciones de transferencia resultó $< 1^{\circ}C$, lo que motivó el entusiasmo en el método y la reconstrucción de $SSTs$ para el último glacial máximo hace ~ 18.000 años (CLIMAP, 1976). El proyecto CLIMAP mostró, entre otras cosas, que la temperatura de las regiones tropicales no descendió por debajo de los $2^{\circ}C$, incluyendo el Pacífico Oriental. Desarrollos posteriores han mostrado que tal reconstrucción es imprecisa para el Pacífico Oriental y que en efecto la temperatura superficial descendió $> 3^{\circ}C$ al sur del Frente Ecuatorial (Pisias and Mix, 1997; Hostetler and Mix, 1999). El estudio de Pisias y Mix (1997) está basado en el contenido porcentual de radiolarios recuperados en 9 localidades de aguas profundas (Figura 1) y en la aplicación de una función de transferencia. La Figura 3a integra los resultados de Pisias y Mix (1997) para los últimos 150.000 años. Se destacan en esta Figura: (1) la existencia de aguas frías ($< 18^{\circ}C$) para las latitudes $16^{\circ}S$ y $3^{\circ}S$ para buena parte de los últimos 150.000 años, excepto durante el último interglacial (~ 125.000 años A.P.) y el Holoceno (< 10.000 años), (2) la existencia de aguas cálidas ($> 24^{\circ}C$) para las latitudes entre los 3 a $7^{\circ}N$, y (3) la presencia de una zona temperada (22 a $24^{\circ}C$) entre las latitudes 0 y $3^{\circ}N$, excepto durante el último interglacial (~ 125.000 años A. P.), el Holoceno (< 10.000 años), y ~ 80.000 años A. P. El anterior patrón refleja la dinámica de la Corriente del Perú (la lengua fría del Pacífico Oriental) y las fluctuaciones del Frente Ecuatorial localizado a lo largo del ecuador.

3 ΔpCO_2 EN EL PACÍFICO ORIENTAL

La aplicación de la relación de Chavez et al. (1999) para el Pacífico Oriental (Figura 3b) evidencia un patrón similar al de las temperaturas superficiales de la Figura 3a. Los valores de ΔpCO_2 reconstruidos varían entre $> 250 \mu atm$ en el sur a $< 100 \mu atm$ en el norte;

los valores mínimos están concentrados en el último interglacial y el Holoceno.

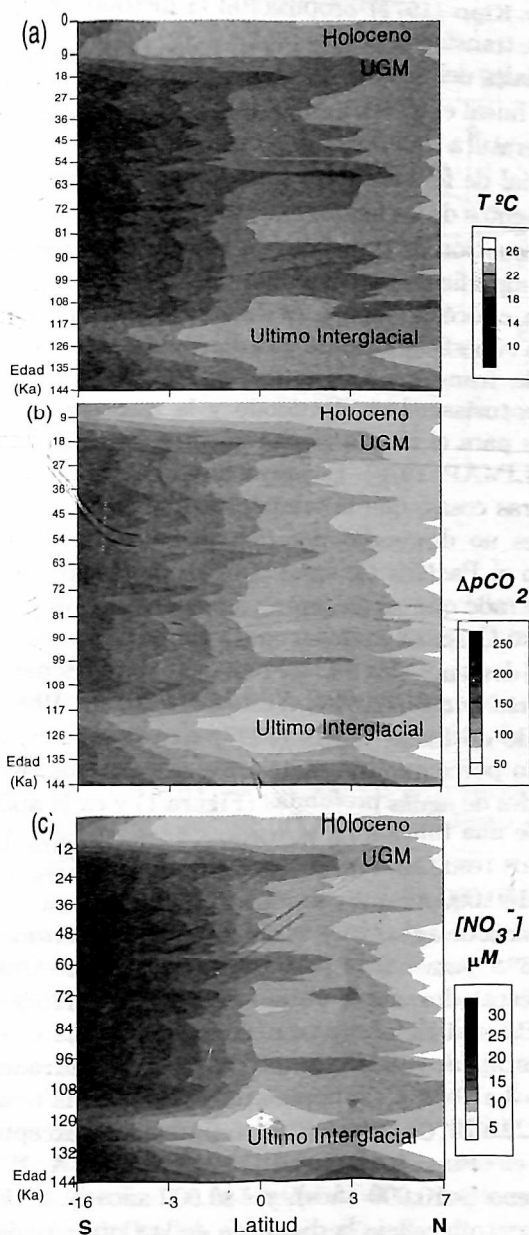


Figura 3. Reconstrucciones para el Pacífico Oriental entre 16°S y 7°N para los últimos 150.000 años de: (a) la temperatura superficial del océano integrando los resultados de Pisias y Mix (1997), (b) ΔpCO_2 , aplicando la ecuación de Chavez et al., (1999), y (c) $[NO_3]$ aplicando la ecuación de Fiedler et al. (1991). Note las variaciones de las curvas en sentido norte-sur y durante el último interglacial (~125.000 años) y el Holoceno (<10.000 años). UGM = último glacial máximo.

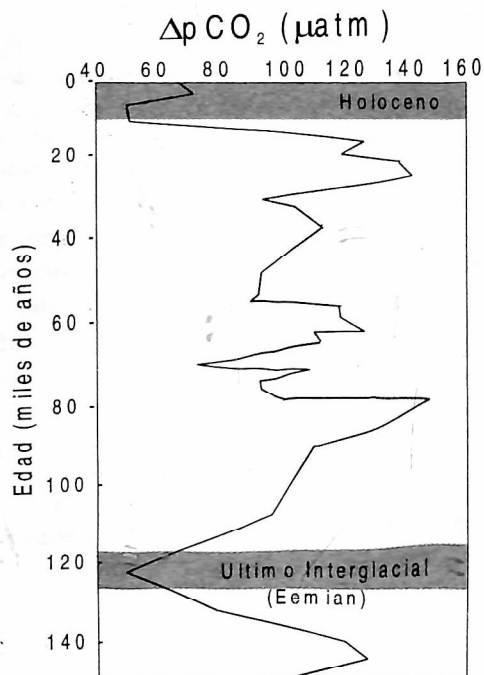


Figura 4. Reconstrucción de ΔpCO_2 para el núcleo W8402A-14GC, Pacífico Central (0°57.2'N; 138°57.3'W; Jasper et al., 1994). Compare con la Figura 3b para los 0° de latitud.

La región con máxima emisión de CO_2 a la atmósfera estaría ubicada al sur del Frente Ecuatorial, mientras que la región con mínima emisión de CO_2 a la atmósfera estaría ubicada al sur del Frente Ecuatorial, mientras que la región con mínima emisión estaría a 7°N. Los valores reconstruidos para las latitudes 0° a 3°N son análogos a la curva de ΔpCO_2 para el núcleo W8402A-14GC (Figura 4; Jasper et al., 1994) y presumiblemente similares para el núcleo P7 cuya reconstrucción de pCO_2 para el océano muestra valores de ~350 ppm para los últimos 50.000 años (Pedersen et al., 1991). En otras palabras, si sustraemos la curva de CO_2 atmosférico (Barnola et al., 1987) de la curva de CO_2 oceánico del pozo P7 (Pedersen et al., 1991) obtenemos valores similares a los ilustrados en la Figura 4 para los 3°N. Esta magnífica correspondencia entre dos métodos de reconstrucción sugiere que mediante la ecuación de Chavez et al. (1999) es posible reconstruir valores de ΔpCO_2 para el Pleistoceno tardío por lo menos. De igual forma se sugiere que el efecto de la productividad (o la bomba biológica) sería mínimo en comparación con el efecto de la temperatura sobre el intercambio de CO_2 entre el océano y la atmósfera y que el Pacífico Oriental al sur del Frente Ecuatorial habría actuado como una fuente intensificada de CO_2 durante el periodo glacial. Los efectos de la productividad son explorados más adelante medi-

ante la reconstrucción de los niveles de $[NO_3]$ oceánicos.

4 $[NO_3]$ EN EL PACÍFICO ORIENTAL

De la relación lineal de la temperatura superficial del océano con los contenidos de $[NO_3]$ (Fiedler et al., 1991) predeciblemente se obtienen valores máximos (entre 15 y 35 μM) para el sur del Frente Ecuatorial y valores mínimos (5 a < 15 μM) al norte del Frente Ecuatorial, excepto para el último interglacial y el Holoceno (Figura 3c). Los valores altos de $[NO_3]$ durante el periodo glacial sugieren que la surgencia oceánica habría sido más intensa en el Pacífico Oriental. Este resultado está de acuerdo con estimativos de Farrell et al. (1995) quienes sugieren, con base en el decrecimiento del contenido de $\delta^{15}N$ en tres pozos ubicados a $\sim 2.6^\circ N$ y $3.1^\circ S$, que la utilización de $[NO_3]$ habría disminuido en un 10 al 30% y que su concentración habría aumentado en un 25 a un 60% durante el último glacial máximo (hace 18.000 años; Figura 5). La magnitud del cambio latitudinal de $\delta^{15}N$, por lo tanto, es comparable al cambio latitudinal de $[NO_3]$ presentado en la Figura 3c.

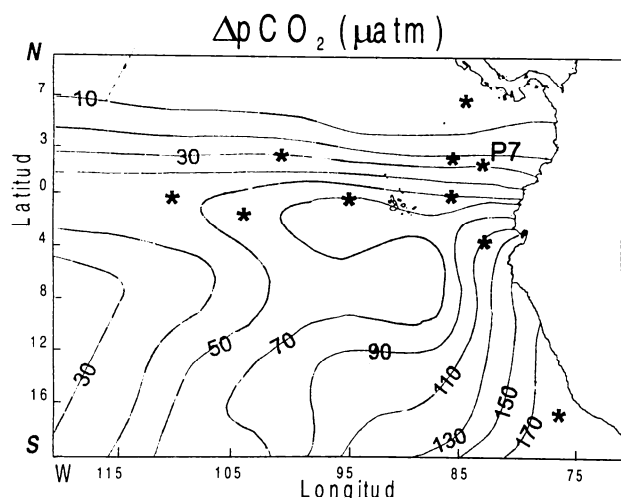


Figura 5. Contenido de carbono orgánico (a), e isótopos de nitrógeno ($\delta^{15}N$; b) en el Océano Pacífico Oriental. Note el aumento de carbono orgánico para el último glacial máximo (UGM), y la variación latitudinal del $\delta^{15}N$ (adaptado de Farrell et al., 1995).

5 DISCUSION Y CONCLUSIONES

La similitud entre las reconstrucciones de ΔpCO_2 y $[NO_3]$ para el Pacífico Oriental para los últimos 150.000 años presentadas aquí con las obtenidas por otros métodos sugieren que los efectos de la bomba

biológica ejercerían un efecto subordinado en la regulación de las presiones del CO_2 . Los procesos físicos de surgencia y calentamiento de las aguas aparentemente liberarían más CO_2 . Sin embargo, las reconstrucciones de ΔpCO_2 y $[NO_3]$ por métodos alternos a los presentados aquí, son aún incipientes para afirmar que las relaciones de ΔpCO_2 y $[NO_3]$ con la temperatura superficial son aplicables a toda la región para los últimos 150.000 años. La constancia de esta relación en el pasado implicaría que: (1) la dinámica oceánica habría sido más intensa durante los periodos glaciales que para los interglaciales, (2) que las aguas sub-superficiales tenían un contenido similar de CO_2 y $[NO_3]$, (3) que la utilización biológica del $[NO_3]$ habría sido incompleta, o (4) que habría existido alguna combinación de las anteriores. Para el primer caso, se ha estimado que durante el último glacial los vientos habrían sido más intensos en un 20 al 50% (Crowley y North, 1991) y con esto la surgencia oceánica habría sido mucho más dinámica. Para el segundo caso, el contenido de CO_2 y $[NO_3]$ en las aguas subsuperficiales que alimentan la surgencia oceánica en la región ecuatorial y que tienen su origen en el suroeste del Pacífico (Toggweiler et al., 1991) habrían sido similares al presente. Para el tercer caso, se ha sugerido que en efecto la utilización biológica de los nutrientes habría sido incompleta, y menor que para el presente a pesar de que la productividad biológica haya sido mayor (Farrell et al., 1995; Ganeshram et al., 2000).

La explicación al descenso del contenido de CO_2 en la atmósfera ha sido buscado tanto en las regiones ecuatoriales como en las regiones polares y su mecanismo asumido habría sido el de una bomba biológica mucho más intensa. En la región ecuatorial las evidencias sugieren que el océano ha sido una fuente constante de CO_2 (Pedersen et al., 1991); mientras en las regiones polares las evidencias son contradictorias (Toggweiler y Sarmiento, 1985; Francois et al., 1997).

Se ha sugerido que la respuesta tal vez se encuentre en los subtropicos, ya que es allí donde el nitrógeno (N_2) atmosférico es convertido en $[NO_3]$ por acción de la cianobacteria *Trichodesmium* (Carpenter and Romans, 1991). El $[NO_3]$ es utilizado por el fitoplancton, fundamentalmente, en las zonas de surgencia oceánica donde otros nutrientes biolimitantes son abundantes (fosfato y silicato). La asimilación de estos elementos por parte del fitoplancton se da en la relación 106C:16N:1P (Redfield et al., 1963) enlazando así los ciclos del nitrógeno y el carbono (Jahnke, 1990). Debido a que la relación de C:N en el océano es de $\sim 4:1$, el nitrato es consumido primero limitando así la productividad biológica. En el Océano Pacífico Oriental

el nitrato ocurre en exceso y sin embargo la productividad es menor a la esperada. A esta región se hace referencia como una zona de "alto nitrato - baja clorofila" (HNCL) (Barber and Chavez, 1991; Fiedler et al., 1991); sin embargo, debido a que las diatomeas (Protistas planctónicos silíceos) son las responsables de la asimilación de buena parte de los nutrientes aportados en la zona de surgencia, se considera entonces que la sílice también limita la productividad primaria y por lo tanto se hace referencia a esta como a una zona de "bajo silicato - HNCL" (Dudgale and Wilkerson, 1998).

Las reconstrucciones de la paleoproduktividad en el Océano Pacífico Oriental para el último periodo glacial son contradictorias: altos contenidos de carbono orgánico y reconstrucciones de la estructura de la columna de agua, basadas en foraminíferos planctónicos, apoyan una mayor productividad primaria (Pedersen, 1983; Faul et al., 2000), mientras que la aplicación de funciones de transferencia en foraminíferos bentónicos sugieren lo contrario (Loubere, 2000). Para el primer caso se presume que contenidos mayores de hierro suministrado por aporte eólico habrían estimulado la asimilación del nitrato (Pedersen, 1983), mientras que para el segundo se sugiere que ocurrieron cambios químicos en la composición del agua y/o cambios ecológicos en la estructura trófica sin que la productividad se haya incrementado (Loubere, 2000). Las diferencias regionales marcadas derivadas en la reconstrucción de la paleoproduktividad cuestionan el aporte eólico del hierro como el único mecanismo capaz de fomentar un aumento en la productividad primaria (Faul et al., 2000). Es posible, entonces, que otros nutrientes biolimitantes como la sílice hayan jugado un papel importante. En cualquier caso, la explicación representa un problema complejo en el que intervienen múltiples factores (Broecker, 1995; Schlesinger, 1997; Sigman and Boyle, 2000; Pedersen and Bertrand, 2000) cuya solución se aparta del objetivo de este artículo. Finalmente se sugiere que los mecanismos físicos oceánicos habrían sido más importantes en la regulación de las ΔpCO_2 que la paleoproduktividad y que el contenido de $[NO_3]$ habría sido abundante en el Océano Pacífico Oriental durante los últimos 150.000 años.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue apoyada por el proyecto "Paleoceanografía Cuaternaria de la Cuenca de Panamá, Pacífico Colombiano: Implicaciones en el Cambio Climático Global" Universidad EAFIT - COLCIENCIAS. Agradezco en particular a Mitch Lyle por una primera revisión del artículo y por invitarme a participar en el crucero Nemo-3 el cual me

inspiró a pensar en las interacciones océano-atmósfera del CO_2 . Stephanie Kienast, Carlos Jaramillo, y dos revisores anónimos hicieron valiosos comentarios. Geovanny Bedoya apoyo administrativamente el proyecto.

REFERENCIAS

- Bacastow, R., 1996. *The effect of temperature change of the warm surface waters of the ocean on atmospheric CO_2* . Global Biogeochemical Cycles. 10:39-333.
- Barber, R., Chavez, F., 1991. *Regulation of primary productivity rate in the equatorial Pacific*. Limnology and Oceanography, 36(8):1803-1813.
- Barnola, J., Raynaud, D., Korotkevich, Y., Lorius, C., 1987. *Vostok ice core provides 160,000-year record of atmospheric CO_2* . Nature, 329:408-414.
- Berger, W., Vincent, E., 1986. *Deep-sea carbonates: reading the carbon-isotope signal*. Geologische Rundschau, 75:249-269.
- Boyle, E., 1988. *Vertical ocean nutrient chemical fractionation in controlling Late Quaternary atmospheric carbon dioxide*. J. Geophysical Research. 93:15701-15714.
- Broecker, W., 1982. *Ocean chemistry during glacial time*. Geochimica et Cosmochimica Acta, 46:1689-1706.
- Broecker, W., 1995. *The Glacial World according to Wally*. Eldigio Press, 318 pp.
- Bryant, E., 1997. *Climate Process and Change*. Cambridge University Press, 209 pp.
- Chavez, F., Strutton, P., Friederich, G., Feely, R., Feldman, G., Foley, D., McPhaden, M., 1999. *Biological and chemical response of the Equatorial Pacific Ocean to the 1997-98 El Niño*. Science, 286:2126-2131.
- CLIMAP Project Members, 1976. *The surface of the ice-age Earth*. Science, 191:1131-1137.
- Crowley, T. and North, G., 1991. *Paleoclimatology*. Oxford Monograph Series on Geology and Geophysics 18, Oxford University Press, 349 pp.
- Farrell, J., Pedersen, T., Calvert, S., Nielsen, B., 1995. *Nature*, 377:514-517.
- Faul, K., Ravelo, A., Delaney, M., 2000. *Reconstructions of upwelling, productivity, and photic zone depth in the eastern equatorial Pacific Ocean using planktonic foraminiferal stable isotopes and abundances*. J. Foraminiferal Research, 110-125.
- Feely, R., Gammon, R., Taft, B., Pullen, P., Waterman, L., Conway, T., Gendron, J., Wisegarver, D., 1987. *Distribution of chemical tracers in the eastern equatorial Pacific during and after the 1982-1983*

- El Niño/Southern Oscillation event*. J. Geophysical Research, 92:6545-6558.
- Fiedler, P., Philbrick, V., Chavez, F., 1991. *Oceanic upwelling and productivity in the eastern tropical Pacific*. Limnology and Oceanography, 36(8):1834-1850.
- Francois, R., Altabet, M., Yu, E., Sigman, D., Bacon, M., Franki, M., Bohrman, G., Bareille, G., Labeyrie, L., 1997. *Contribution of Southern Ocean surface-water stratification to low atmospheric CO₂ concentrations during the last glacial period*. Nature, 389:929-935.
- Ganeshram, R., Pedersen, T., Calvert, S., McNeill, G., Fontugne, M., 2000. *Glacial-interglacial variability in denitrification in the world's oceans: Causes and consequences*. Paleoceanography, 15(4):361-376.
- Hostetler, S., Mix, A., 1999. *Reassessment of ice-age cooling of the tropical ocean and atmosphere*. Nature, 399:673-676.
- Imbrie, J., Kipp, N., 1971. *A new micropaleontological method for paleoclimatology: Applications to a Late Pleistocene Caribbean Core*. En: The Late Cenozoic Glacial Ages (K. K. Turekian, ed.), 71-181.
- Imbrie, J., Boyle, E. A., Clemens, S., Duffy, A., Howard, W., Kukla, G., Kutzbach, J., Martinson, D., McIntyre, A., Mix, A., Molino, B., Morley, J., Peterson, L., Pisias, N., Prell, W., Raymo, M., Shackleton, N., Toggweiler, J., 1992. *On the structure and origin of major glaciation cycles 1: Linear responses to Milankovitch forcing*. Paleoceanography, 7:701-738.
- Jahnke, R., 1990. *Ocean flux studies: A status report*. Review of Geophysics, 28:381-398.
- Jasper, J., Hayes, J., Mix, A., Prahl, F., 1994. *Photosynthetic fractionation of ¹³C and concentration of dissolved CO₂ in the central equatorial Pacific during the last 255,000 years*. Paleoceanography, 9:781-798.
- Levitus, S., Burgett, R., Boyer, P., 1994. *World Ocean Atlas*. NOAA Atlas, U. S. Dep. Commerce, Washington DC.
- Loubere, P., 2000. *Marine control of biological production in the eastern equatorial Pacific Ocean*. Nature, 406:497-500.
- Millero, F., Sohn, M., 1991. *Chemical Oceanography*, CRC Press, 531 pp.
- Pedersen, T., 1983. *Increased productivity in the eastern equatorial Pacific during the last glacial maximum (19,000 to 14,000 yr B.P.)*. Geology, 11:16-19.
- Pedersen, T., Bertrand, P., 2000. *Influences of oceanic rheostats and amplifiers on atmospheric CO₂ content during the Late Quaternary*. Quaternary Science Reviews, 19:273-283.
- Pedersen, T., Nielsen, B., Pickering, M., 1991. *Timing of Late Quaternary productivity pulses in the Panama Basin and implications for atmospheric CO₂*. Paleoceanography, 6:657-677.
- Petit et al., 1999. *Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice-core, Antarctica*. Nature 399:429-436.
- Pisias, N., Mix, A., 1997. *Spatial and temporal oceanographic variability of the eastern equatorial Pacific during the late Pleistocene: Evidence from radiolarian microfossils*. Paleoceanography, 12:381-393.
- Redfield, A., Ketchum, B., Richards, F., 1963. *The influence of organisms on the composition of seawater*. En: The Sea (M. N. Hill, ed.), Wiley, 2:26-77.
- Shackleton, N., Pisias, N., 1985. *Atmospheric carbon dioxide, orbital forcing and climate*. En: The carbon cycle and atmospheric CO₂: Natural variations Archean to Present (Sundquist, E. y Broecker, W., eds.), American Geophysical Union Monograph 32:412-417.
- Schlesinger, W., 1997. *Biogeochemistry, an Analysis of Global Change*. Academic Press, 588 pp.
- Toggweiler, J., Sarmiento, J., 1985. *Glacial to interglacial changes in atmospheric carbon dioxide: The critical role of ocean surface water in high latitudes*. En: The Carbon Cycle and Atmospheric CO₂: Natural Variations Achean to Present. Geophysical Monogr. Ser 32 (E. T. Sundquist, W. S. Broecker, eds.), American Geophysical Union, 163-184.
- Toggweiler, J., Dixon, K., Broecker, W., 1991. *The Peru upwelling and the ventilation of the South Pacific thermocline*. J. Geophysical Research, 96:20,467-20,497.