



UNIVERSIDAD PERUANA
CAYETANO HEREDIA

“CARACTERIZACIÓN DE LA
COMUNIDAD DE FORAMINÍFEROS
PLANCTÓNICOS Y SU ASOCIACIÓN A
MASAS DE AGUA EN EL NORTE DEL
MAR PERUANO”

TESIS PARA OPTAR EL GRADO DE
MAESTRA EN CIENCIAS DEL MAR

LUCIA ELIZABETH MALDONADO
CRUZADO

LIMA - PERÚ

2021

ASESOR DE TESIS

Dr. Jorge Aquiles Cardich Salazar

JURADO DE TESIS

PRESIDENTE

DR. DIMITRI ALEXEY GUTIERREZ AGUILAR

VOCAL

DRA. DIANA OCHOA LOZANO

SECRETARIO

DR. FRANCO RENATO SALVATTECI MERINO

AGRADECIMIENTOS

Al proyecto CONCYTEC-MAGNET “Clima, paleoambientes y biodiversidad en sistemas marinos y acuáticos continentales” (007-2017-FONDECYT) que me dio la oportunidad de estudiar la maestría de Ciencias del Mar y realizar esta investigación.

A la Universidad Peruana Cayetano Heredia y a los profesores de la maestría por los nuevos conocimientos que me servirán para seguir creciendo como profesional.

A Jorge, mi asesor, por ser un constante soporte durante este viaje. Gracias por siempre estar conmigo, ser paciente e introducirme al mundo de los forams. Eres y serás un ejemplo a seguir, pero sobretodo mi mentor y amigo.

Al laboratorio de bentos marino de IMARPE, a Dennis Romero, Luis Quipuzcoa, Robert Marquina. Sin ustedes esta tesis no hubiera podido realizarse, gracias por la infinita paciencia y los conocimientos compartidos.

A mis amigos y amigas de la maestría, gracias por las risas eternas, la compañía y el apoyo constante. La maestría termina, pero la amistad permanece.

A mis padres por siempre creer en lo que hago y querer ayudarme en todo lo humanamente posible. Ustedes son mi principal motivación, espero pronto vean los frutos de mi esfuerzo y se sientan orgullosos. Los quiero mucho.

TABLA DE CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN	1
2. PLANTEAMIENTO DE LA INVESTIGACIÓN	4
2.1. Antecedentes	4
2.2. Marco teórico	6
2.2.1. Foraminíferos planctónicos.....	6
a) Aspectos generales	6
b) Taxonomía y clasificación	7
c) Ciclo de vida y formación de la testa de calcita	9
d) Alimentación y simbiosis	13
e) Distribución y ecología	16
i. Provincias biogeográficas.....	17
ii. Distribución vertical	19
f) Cambios estacionales en las comunidades de FP.....	20
g) Foraminíferos planctónicos como indicadores ambientales.....	23
2.2.2. Oceanografía del mar peruano (área de estudio).....	25
a) Sistema de corrientes de Humboldt.....	25
b) Masas de agua superficiales	26
c) ZMO (Zona de Mínima Oxígeno).....	29
d) Surgencia.....	32
e) Temperatura y salinidad.....	33
f) Variabilidad ENOS	35
2.3. Planteamiento del problema.....	38
2.4. Justificación del estudio	41
2.5. Hipótesis.....	43
2.6. Objetivos	43
2.6.1. Objetivo General.....	43
2.6.2. Objetivos Específicos.....	44
3. METODOLOGÍA	44
3.1. Área de estudio.....	44
3.2. Operacionalización de variables.....	47
3.3. Muestreo.....	47

3.3.1.	Variables oceanográficas	48
3.3.2.	Colecta de muestras de plancton.....	49
3.4.	Procesamiento de muestras en laboratorio	51
3.5.	Selección de fracción adulta (>100 µm).....	52
3.6.	Datos y análisis	53
3.6.1.	Indicadores de diversidad.....	53
3.6.2.	Determinación de densidades y Profundidad Promedio del Hábitat <i>Average Living Depth (ALD)</i>	53
3.6.3.	Peso basado en tamaño / <i>Measurement Based Weight (MBW)</i>	54
3.7.	Análisis Estadísticos.....	56
4.	RESULTADOS.....	58
4.1.	Perfil Oceanográfico: Paita	59
4.1.1.	Temperatura	59
4.1.2.	Salinidad	61
4.1.1.	Oxígeno disuelto	62
4.1.2.	Clorofila-a	63
4.2.	Perfil oceanográfico – Chicama	64
4.2.1.	Temperatura	64
4.2.2.	Salinidad	65
4.2.2.	Oxígeno disuelto	66
4.2.3.	Clorofila-a	67
4.3.	Definición y distribución de masas de agua.....	68
4.4.	Foraminíferos Planctónicos.....	71
4.4.1.	Descripción de principales especies encontradas.....	71
4.4.2.	Estructura comunitaria	78
a)	Densidad total de la comunidad	78
b)	Número de especies (Riqueza de especies).....	79
c)	Análisis de rarefacción	82
4.4.3.	Estructura comunitaria en la malla de 100 µm.....	83
a)	Índices de diversidad.....	83
b)	Porcentaje de especies por estación.....	84
4.4.4.	Distribución vertical de especies en la columna de agua.....	88
4.4.5.	Profundidad promedio del hábitat - <i>ALD (Average Living Depth)</i>	92
4.4.6.	Distribución vertical y perfiles oceanográficos.....	95

4.4.7.	Masas de agua y especies de FP.....	104
4.4.8.	Peso basado en medida - MBW (<i>Measurement Based Weight</i>).....	106
4.5.	Resultados estadísticos.....	111
4.5.1.	Análisis <i>Cluster</i>	111
4.5.2.	Correlaciones no paramétricas	112
4.5.3.	Análisis de Correspondencia Canónica.....	114
5.	DISCUSIÓN	116
5.1.	Dinámica oceanográfica en el norte peruano y diferencias entre localidades.....	116
5.2.	Ecología y distribución de la comunidad de foraminíferos planctónicos en el norte del Perú	122
5.2.1.	Comparación de las mallas de 63µm y 100µm con implicancias metodológicas	123
5.2.2.	Asociaciones de especies presentes en el norte del mar peruano.....	129
5.2.3.	Distribución espacio temporal de la comunidad de foraminíferos planctónicos y su asociación a la dinámica oceanográfica	139
5.3.	MBW de las dos especies dominantes como indicador independiente de la dinámica oceanográfica	155
5.4.	Implicancias paleoceanográficas.....	162
6.	CONCLUSIONES	165
7.	RECOMENDACIONES	167
8.	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	168
	ANEXOS	

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Descripción de las estructuras más resaltantes y terminología de especies espinosas y no espinosas (a) <i>Globigerinella calida</i> , vista ventral, (b) <i>Globorotalia menardii</i> , vista dorsal. Fotografías realizadas con estereomicroscopio NIKON SMZ25.	9
Figura 2. Representación esquemática de las posibles interacciones en la asociación fotosimbiótica foraminífero-microalga (Holobionte). Las flechas sólidas representan el flujo de nutrientes orgánicos, las flechas segmentadas representan el flujo de nutrientes inorgánicos disueltos. (Adaptado de Takagi <i>et al.</i> , 2017).	15
Figura 3. Localización de las principales provincias biogeográficas de los FP (Modificado de Bé <i>et al.</i> , 1977), se denota la similitud con el patrón de temperatura media anual (mapa pequeño). Las barras indican la cantidad de especies registradas en el Atlántico sur en proporción al total de 39 especies. (Adaptado de Boltovskoy, 2014).....	18
Figura 4. Desplazamiento estacional de las masas de agua presentes frente al litoral a diferentes profundidades (www.imarpe.gob.pe)	39
Figura 5. Movimiento de masas de agua superficiales durante eventos fríos La Niña y cálidos El Niño en la oscilación ENOS. (IMARPE, 2010)	40
Figura 6. Izq. Mapa que indica los 5 puntos fijos del monitoreo de estaciones costeras durante los cruceros PpR, (IMARPE) resaltando las localidades trabajadas. Der. Localización de transectas de Paita (arriba) y Chicama (abajo) estaciones trabajadas resaltadas en círculos.....	46
Figura 7. Izq: Mapa con las estaciones trabajadas por transecto. Der: Muestreo vertical por intervalos según la estación y la distancia a la costa, las flechas rojas indican la amplitud de cada intervalo.....	50
Figura 8. Proceso de selección de individuos. Comenzando con la observación de la muestra desde la placa Bogorov y posterior separación del zooplancton (<i>picking</i>).....	52
Figura 9. Modelo de muestreo que fracciona columna de agua en intervalos A, B y C. ALD (Average Living Depth) calculado como el punto medio de las profundidades de muestreo (DA, DB y DC) ponderado por la concentración de abundancia a estas profundidades (CA, CB y CC), y dispersión vertical (VD), calculada como la distancia media de la población del ALD (Modificado de: Rebotim <i>et al.</i> , 2017).	54
Figura 10. Diagrama Hovmöller de las anomalías en Temperatura Superficial del Mar para la estación 2 a lo largo de las localidades del litoral peruano muestreadas por IMARPE. Fuente: www.imarpe.gob.pe	58
Figura 11. Diagrama Hovmöller de la Temperatura Superficial del Mar para la estación 2 a lo largo de las localidades del litoral peruano muestreadas por IMARPE. Fuente: www.imarpe.gob.pe	59
Figura 12. Temperatura superficial a los 10 metros y de fondo a los 150 metros (gráfico superior) y profundidad de la termoclina (gráfico inferior) a lo largo del periodo de muestreo para las 3 estaciones en la localidad de Paita.	60
Figura 13. Oxígeno disuelto superficial a los 10 metros y de fondo a los 150 metros (gráfico superior) y profundidad de la iso-oxígena de 1 ml/L (gráfico inferior) a lo largo del periodo de muestreo para las 3 estaciones en Paita.....	62

Figura 14. Niveles acumulativos de clorofila-a a lo largo de la columna de agua muestreada (primeros 150 metros) a lo largo del periodo de muestreo para las 3 estaciones de Paita.	64
Figura 15. Temperatura superficial a los 10 metros y de fondo a los 150 metros (gráfico superior) y profundidad de la termoclina (gráfico inferior) a lo largo del periodo de muestreo para las 3 estaciones en la localidad de Chicama.	65
Figura 16. Oxígeno disuelto superficial a los 10 metros y de fondo a los 150 metros (gráfico superior) y profundidad de la termoclina (gráfico inferior) a lo largo del periodo de muestreo para las 3 estaciones en la localidad de Chicama. ...	67
Figura 17. Niveles acumulativos de clorofila-a a lo largo de la columna de agua muestreada (primeros 150 metros) a lo largo del periodo de muestreo para las 3 estaciones en Chicama.	68
Figura 18. Corte transversal donde se observan las principales masas de agua para las transectas de ambas localidades y sus respectivos gráficos ts (AES = Aguas Ecuatoriales superficiales, acf = Aguas Costeras Frías, AESS= Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales, ASS = Aguas Subtropicales Superficiales). Las 3 estaciones son resaltadas con líneas rojas.	70
Figura 19. Gráfico de barras que indica las densidades absolutas para cada estación durante todo el periodo muestreado. Se juntaron los cuatro estratos de profundidad.	78
Figura 20. Gráfico de barras para el total de especies registradas por estación para ambas redes utilizadas y en ambas localidades muestreadas.	81
Figura 21. Gráfico de barras de riqueza de especies emparejado con 3 índices de diversidad para ambas localidades solo en la red de 100 µm.	83
Figura 22. Porcentaje de cada especie durante el periodo de muestreo para las 3 estaciones en Paita (malla 100 µm).	86
Figura 23. Porcentaje de cada especie durante el periodo de muestreo para las 3 estaciones en Chicama (malla 100 µm)	87
Figura 24. Logaritmo de la densidad de especies según el intervalo de profundidad y estación para la localidad de Paita.	90
Figura 25. Logaritmo de la densidad de especies según el intervalo de profundidad y estación para la localidad de Chicama.	91
Figura 26. Conjunto de datos de ALD de las especies con mayores abundancias para ambas localidades.	93
Figura 27. Relación entre ALD y Dispersión vertical (VD) del hábitat de las 16 especies más abundantes analizadas en este estudio. Los símbolos muestran valores medios, las barras indican intervalos de confianza del 95%.	94
Figura 28. Logaritmo de la densidad de especies por intervalo de profundidad para <i>G. bulloides</i> y <i>N. dutertrei</i> y perfiles de temperatura (azul), clorofila-a (verde) y oxígeno disuelto (rosado) correspondientes en la localidad de Paita. Los valores de ALD y VD son graficados en rojo (juveniles) y negro (adultos)...	97
Figura 29. Logaritmo de la densidad de especies por intervalo de profundidad para <i>G. falconensis</i> y <i>N. pachyderma</i> y perfiles de temperatura (azul), clorofila-a (verde) y oxígeno disuelto (rosado) correspondientes en la localidad de Paita. Los valores de ALD y VD son graficados en rojo (juveniles) y negro (adultos).	98
Figura 30. Logaritmo de la densidad de especies por intervalo de profundidad para <i>G. siphonifera</i> y perfiles de temperatura (azul), clorofila-a (verde) y oxígeno	

	disuelto (rosado) correspondientes en la localidad de Paita. Los valores de ALD y VD son graficados en rojo (juveniles) y negro (adultos).	99
Figura 31.	Logaritmo de la densidad de especies por intervalo de profundidad para <i>G. bulloides</i> y <i>N. dutertrei</i> y perfiles de temperatura (azul), clorofila-a (verde) y oxígeno disuelto (rosado) correspondientes en la localidad de Chicama. Los valores de ALD y VD son graficados en rojo (juveniles) y negro (adultos). 102	
Figura 32.	Logaritmo de la densidad de especies por intervalo de profundidad para <i>G. falconensis</i> y perfiles de temperatura (azul), clorofila-a (verde) y oxígeno disuelto (rosado) correspondientes en la localidad de Chicama. Los valores de ALD y VD son graficados en rojo (juveniles) y negro (adultos).	103
Figura 33.	Diagrama ts de todas las observaciones en la localidad de Paita y registro de las especies de FP más representativas para la zona.	106
Figura 34.	Diagrama ts de todas las observaciones en la localidad de Chicama y registro de las especies de FP más representativas para la zona.	107
Figura 35.	Variación del MBW en μg (del área) según los 4 índices propuestos a lo largo del periodo de muestreo para las especies <i>Globigerina bulloides</i> (A, B) y <i>Neogloboquadrina dutertrei</i> (C, D) en localidades ambas localidades. Los valores de OD son presentados en el eje derecho.	110
Figura 36.	Análisis de cluster realizado con los datos de las 18 especies más frecuentes en ambas localidades.	111
Figura 37.	Análisis de Correspondencia Canónica (CCA). Diagrama de los ejes CCA1 y CCA2 basados en los % de abundancia de las especies más importantes de FP en ambas localidades (Paita y Chicama). Las variables ambientales se muestran como vectores.	115
Figura 38.	Modelo propuesto para escenario en condiciones normales en la localidad de Paita.	154
Figura 39.	Modelo propuesto para condiciones cálidas en la localidad de Paita.	155

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Parámetros de temperatura (°C) y salinidad (S) para cada una de las masas de agua presentes en el área de estudio. (Morón <i>et al.</i> , 2011; Grados <i>et al.</i> , 2018)..	28
Tabla 2. Variables utilizadas en el estudio con sus respectivas unidades independientes y dependientes.....	47
Tabla 3. Línea de tiempo de los muestreos realizados para ambas localidades.....	47
Tabla 4. Modelo de muestreo vertical donde se indican las coordenadas de las estaciones trabajadas, profundidad máxima, intervalos de muestreo y tipo de crucero.	50
Tabla 5. Lista de presencia/ ausencia de especies registrada para el muestreo de ambas redes (100 µm y 63 µm) en las dos localidades.....	80
Tabla 6. Tabla de cálculos de MBW en µg (según área de la testa) para <i>G. bulloides</i> (izq) y <i>N. dutertrei</i> (der). CONDICIÓN ENOS: 1: pre EN, 2: inicio de EN, 3: final EN, 4: post EN.....	109
Tabla 7. Correlaciones Spearman entre los parámetros ambientales y especies de FP para ambas localidades en conjunto. Se resaltaron las correlaciones estadísticamente significativas en negrita ($\rho < 0.05$).....	113
Tabla 8. Presupuesto preliminar.....	

LISTA DE ACRÓNIMOS

FP: Foraminíferos Planctónicos

ENOS: El Niño Oscilación Sur

ASS: Aguas Subtropicales Superficiales

AES: Aguas Ecuatoriales Superficiales

AESS: Aguas Ecuatoriales Sub Superficiales

acf: Aguas Costeras Frías

ZCIT: Zona de Convergencia Inter Tropical

ZMO: Zona de Mínima de Oxígeno

ALD: *Average Living Depth* (Profundidad promedio del hábitat)

SNW: *Size Normalized Weight* (Peso basado en talla)

MBW: *Measurement Based Weight* (Peso basado en medida)

RESUMEN

Los foraminíferos planctónicos (FP) son organismos unicelulares altamente sensibles a la variabilidad ambiental y son utilizados como (paleo)indicadores de variación de temperatura, productividad primaria, masas de agua, entre otros. Sin embargo, la ecología de las especies presentes en el mar peruano y la región del Pacífico SE es poco conocida en particular en relación a El Niño Oscilación del Sur (ENOS), la principal fuente de variabilidad oceanográfica en la zona. Estudios previos en el área se han basado en muestreos de material sedimentado, pero no desde la evaluación directa de la comunidad en la columna de agua. Esta tesis representa la primera evaluación ecológica de FP vivos en Perú a partir de su estructura comunitaria y aspectos morfométricos mediante la cual se buscó determinar especies indicadoras de masas de agua en el norte del mar peruano.

El muestreo fue bimestral en Paita (5°S) y Chicama (7°S) durante 14 meses e incluyó el evento El Niño 2019 clasificado como débil. Se recopilaron parámetros comunitarios de FP por estratos de profundidad y se registró la temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y clorofila-a a lo largo de los primeros 150 m de la columna de agua. Se registró un total de 22 especies, siendo las más representativas *Neogloboquadrina dutertrei*, *Globigerina bulloides* y *Neogloboquadrina pachyderma*. Tanto la densidad de individuos como la riqueza de especies se incrementó en Paita durante los meses de El Niño (febrero y abril 2019). La Zona de Mínima de Oxígeno fue más intensa y somera en Chicama y limitó la distribución de algunas especies en esta localidad. Las especies superficiales como *G. bulloides* y *O. universa* se relacionaron con las Aguas Ecuatoriales Superficiales mientras que *N. pachyderma* y *G. theyeri* demostraron asociación con las Aguas

Ecuatoriales Subsuperficiales. *G. bulloides* exhibió un incremento en la masa de las testas durante este evento cálido asociado a El Niño 2019. Las asociaciones de especies en la capa superficial nos ayudarían a interpretar el registro fósil. Se propone continuar con el estudio de la comunidad de FP para lograr robustecer la base de datos y por lo tanto optimizar dichas interpretaciones.

Palabras clave: Foraminíferos planctónicos, masas de agua, variabilidad, ENOS

ABSTRACT

Planktonic foraminifera (PF) are unicellular organisms highly sensitive to environmental variability, they are used as (paleo)indicators of temperature variation, primary productivity, water masses, among others. However, the ecology of species present in the Peruvian sea and the SE Pacific region is poorly understood, particularly in relation to the El Niño Southern Oscillation (ENSO), the main source of oceanographic variability in the area. Previous studies were based only on sediment samples, but not on a direct analysis of the community in the water column. This thesis represents the first ecological approach on living PF in Peru based on their community structure and morphometric aspects with the aim to determine water masses indicator species in the northern Peruvian sea.

The frequency of sampling was bimonthly in Paita (5°S) and Chicama (7°S) for 14 months that included the mild El Niño 2019 event. Community parameters of PF were collected and the temperature, salinity, dissolved oxygen and chlorophyll-a were recorded along the first 150 meters of the water column. A total of 22 species were registered, the most representative being *Neogloboquadrina dutertrei*, *Globigerina bulloides* and *Neogloboquadrina pachyderma*. Both density and richness of species increased in Paita during the months of El Niño (February and April 2019). The Oxygen Minimum Zone was more intense and shallow in Chicama, that limited the distribution of some species in this locality. Superficial species such as *G. bulloides* and *O. universa* were linked to Equatorial Surface Waters, while *N. pachyderma* and *G. theyeri* demonstrated an association with Equatorial Subsurface Waters. *G. bulloides* showed an increase in the mass of tests

during the El Niño event. The species associations in the superficial layer would help us to interpret the PF fossil record, we suggest to continue with the study of these communities in order to strengthen the database and therefore optimize these interpretations.

Keywords: Planktonic foraminifera, water masses, variability, ENSO

1. INTRODUCCIÓN

Los foraminíferos planctónicos (FP) son un grupo de protistas unicelulares exclusivamente marinos cuya principal característica es la formación de la concha o testa de calcita o carbonato de calcio (CaCO_3) la cual envuelve y protege la célula; esta puede estar conformada por múltiples cámaras y poseer ornamentaciones propias de cada especie lo que nos permite su identificación (Hemleben *et al.*, 1989; Schiebel, 2002). Según el estudio del registro geológico la aparición de los FP ocurrió alrededor del Triásico tardío y el Jurásico temprano (Boudagher-Fadel, 2012). Actualmente este grupo abarca entre 48-50 especies (número que varía según la perspectiva taxonómica) (Boltovskoy, 2014). Los análisis filogenéticos moleculares realizados en las dos últimas décadas han revelado que la clasificación morfológica de los FP resultaría ser una subestimación de su biodiversidad real (Darling *et al.*, 1996; 2008; Morard *et al.*, 2009; Aurhas *et al.*, 2011).

La biología, diversidad y química de la testa de estos organismos es sensible a los cambios del ambiente marino y por ello son utilizados como indicadores paleoceanográficos de la temperatura, masas de agua de superficie y profundidad e indicadores del cambio climático a lo largo del tiempo basándose en análisis biogeoquímicos o asociaciones de especies (Boltovskoy, 1965; Ottens y Nederbragt, 1992). Asimismo, la acumulación de las testas en el fondo marino equivale a un flujo de 0.36 – 0.88 Gt/año, lo cual corresponde al 32% a 80% del total de carbonato biogénico producido en el océano a nivel mundial representando un componente importante en el ciclo global del carbono (Schiebel, 2002).

Al ser cosmopolitas, los FP han sido encontrados en la gran mayoría de ecosistemas marinos, abarcando desde latitudes polares hasta ecuatoriales y habitando aguas superficiales y subsuperficiales. Por lo general se encuentran en mayores números por encima de los 100 metros y dentro de la zona fótica, sin embargo, existen especies que habitan profundidades de hasta 1000 metros e incluso han sido registrados a profundidades extremas de 4000 metros (Berger, 1971; Schiebel y Hemleben, 2017).

La distribución biogeográfica de los FP abarca cinco “provincias” latitudinales: tropical, subtropical, temperada, subpolar y polar. La diversidad de especies suele disminuir desde las zonas tropicales y subtropicales hacia los polos (Bradshaw, 1959; Bé, 1959, 1977; Hemleben *et al.*, 1989; Brayard, 2005; Kucera, 2007). Se pueden definir provincias adicionales generadas por condiciones ecológicas específicas como la mezcla de cuerpos de agua o el afloramiento de aguas profundas (Schiebel y Hemleben., 2017; Beaugrand *et al.*, 2012). La temperatura y salinidad no son los únicos factores determinantes sobre la distribución de los FP: el oxígeno disuelto, la disponibilidad de alimento, el nivel de eutrofización, la penetración de luz en la columna de agua y la interrelación entre estos y otros factores influyen en su distribución, abundancia, tasa de crecimiento, etc (Boltovskoy, 2014; Kimoto, 2015). Por ejemplo, especies como *Globigerinoides ruber* y *Orbulina universa* pueden realizar simbiosis con microalgas lo que limitaría su distribución vertical a la zona fótica/superficial debido a la necesidad de realizar fotosíntesis (Schiebel y Hemleben., 2017; Hallock, 1999).

En la actualidad la gran mayoría de estudios realizados con FP son enfocados en el registro fósil o en muestras de sedimento más reciente. Sin embargo, es importante

resaltar que para una correcta interpretación del registro bioestratigráfico es necesario el estudio de la dinámica poblacional y ecología de los individuos vivos y cómo esta es afectada por la variabilidad ambiental en el océano actual (Boltovskoy, 2014).

El mar peruano está sometido a una gran variabilidad, gracias a la Oscilación del sur El Niño (ENOS). Durante la fase cálida del ENOS las Aguas Subtropicales Superficiales (ASS) se desplazan hacia la costa debido al debilitamiento de los vientos alisios (Strub *et al.*, 1998; Grados *et al.*, 2018). Asimismo, ocurre un desplazamiento pronunciado hacia el sur de las Aguas Ecuatoriales Superficiales (AES) y Aguas Tropicales Superficiales (ATS) las cuales se caracterizan por un bajo contenido de nutrientes y altas temperaturas (Graco *et al.*, 2007). Los desplazamientos de cuerpos de agua durante eventos cálidos y fríos ocasionan cambios en las comunidades pelágicas donde se incluye a los FP.

Las observaciones de la distribución horizontal y vertical de los FP vivos facilita la formación de inferencias ecológicas derivadas del estudio de testas en sedimento al aportar a la reconstrucción de condiciones oceanográficas pasadas basadas en indicadores geoquímicos y asociaciones de especies (Iwasaki *et al.*, 2017). Frente a las costas de Perú los estudios sobre la ecología de FP generalmente se han limitado a estimaciones a través de muestras en sedimento. Por ello, el presente estudio significa el inicio de la investigación ecológica de estos organismos, caracterizando la distribución espacial y la riqueza de especies en el norte del mar peruano, así como su variación a lo largo de un periodo de tiempo determinado.

2. PLANTEAMIENTO DE LA INVESTIGACIÓN

2.1. Antecedentes

La investigación de la ecología de FP se inició con los registros geológicos antes que a través del estudio de su biología. Estos se remontan al año 1950 con las investigaciones de Epstein *et al.* (1951) y Emiliani (1954). Asimismo, la clasificación latitudinal por provincias fue determinada gracias a muestras de sedimento (Schiebel y Hemleben, 2017). Los estudios en la ecología de FP vivos en el Pacífico tropical sudeste son escasos y en Perú casi nulos. En los inicios el conocimiento ecológico de los FP fue inferido en base a los registros de testas vacías en muestras o testigos de sedimento. Los estudios pioneros de la biología y ecología de FP se llevaron a cabo principalmente en el océano Atlántico por Bé *et al.* (1977), Hemleben y Splinder (1983) para luego alcanzar el océano Pacífico (Schiebel y Hemleben, 2017).

En el Perú, estas se iniciaron gracias al programa “*Ocean Drilling Program*” donde se colectaron tanto foraminíferos bentónicos como planctónicos pertenecientes a testigos de sedimento del margen continental, aunque el registro obtenido de FP no fue continuo y no se ha logrado definir una zonación bioestratigráfica adecuada (Ibaraki, 1990). Thiede (1983) por su parte realizó un muestreo superficial del plancton calcificante en dos ecosistemas de surgencia (Perú-Chile y África), registrando en el litoral peruano especies como *G. bulloides*, *N. dutertrei*, *G. ruber* y *G. menardii* incluso en zonas de surgencia (15°S). Por otro lado, en estudios más recientes, Feldberg y Mix (2003) analizaron testigos de sedimento con el objetivo estudiar los cambios en las comunidades de FP en relación a las variaciones de

temperatura superficial en los último 15000 años. Se registraron especies como *G. ruber*, *G. sacculifer* y *G. glutinata* asociadas a la región subtropical mientras que especies como *G. bulloides*, *N. pachyderma* y *G. inflata* fueron asociadas al factor subpolar.

Entre los estudios más recientes se encuentra el realizado por Rincón-Martínez *et al.* (2011), en donde se analizó la proporción de algunas especies de FP en sedimentos asociándola a la composición isotópica calculada con datos de temperatura modernos con el objetivo de rastrear el frente ecuatorial en el pasado. Recientemente un estudio realizado por Metcalfe *et al.* (2020) evaluó la capacidad de generar un indicador mediante el modelo FAME (*Foraminifera as Modelled Entities*), con el objetivo de lograr reconstruir la dinámica del ENOS utilizando especies como *G. ruber*, *G. sacculifer* y *N. dutertrei* como herramientas para la conformación de proxies paleoceanográficos. Los trabajos pioneros más cercanos al área de estudio se realizaron con trampas de sedimento y por estratos de profundidad en la región ecuatorial por Luzuriaga de Cruz, (2014), que estudió la comunidad de FP vivos en el mar ecuatoriano y registró su variación ante eventos cálidos anómalos (ENOS). A partir de los 30°S en Chile Marchant *et al.* (1998; 1995) analizaron la variabilidad de flujo de testas en el sistema de Humboldt y registraron especies afines con nuestros hallazgos. Teniendo en cuenta lo mencionado se hace énfasis en la existencia de un vacío latitudinal de estudios ecológicos en FP para la costa peruana. Es por ello que se busca marcar un precedente en la ecología de FP del mar peruano con la presente investigación. Los hallazgos deberían representar una mezcla o transición entre la fauna y asociaciones encontradas entre la zona ecuatorial y Chile.

2.2. Marco teórico

2.2.1. Foraminíferos planctónicos

a) Aspectos generales

La característica más resaltante de los foraminíferos planctónicos es el desarrollo de la testa calcárea conformada por cámaras, estas presentan distintos tipos de ornamentaciones (Figura 1): entre espinas, poros, presencia o ausencia de quilla, aperturas de distintos tamaños y orientaciones, “pústulas” o pequeñas formaciones cónicas, entre otras (Hemleben *et al.*, 1989; Schiebel y Hemleben., 2017). Los cambios en las distintas formas de las testas a lo largo del tiempo permitieron descubrir el record fósil de especies extintas (Calonge *et al.*, 2001). La primera aparición en el registro estratigráfico se remonta hace aproximadamente 170 millones de años con la especie *Globuligerina oxfordiana* (Loeblich y Tappan, 1988).

Se cree que su rápido desarrollo a partir del Cretáceo temprano (hace 118 millones de años) fue provocado por el efecto invernadero que propició altas temperaturas y benefició tanto la evolución como su capacidad de adaptación a distintas latitudes, así como también a mayores profundidades (Boersma *et al.*, 1978). Su valor científico y económico se basa en el gran potencial de preservación de las testas que proporciona información del clima y ambiente en el pasado. Ya sea mediante presencia o ausencia de algunas especies o a través de un análisis de la geoquímica y evaluación de algunos isótopos presentes en la calcita (Spero y Lea, 1996; Spero y Williams 1989).

A lo largo de la historia del estudio de los FP vivos se han utilizado distintos métodos para obtener mayor información sobre la distribución, ecología y

comportamiento de las distintas especies vigentes. Según Kuroyanagi y Kawahata (2004) los métodos de muestreo y estudio de FP más utilizados en la actualidad son cuatro: estudios de cultivo en medios controlados, uso de trampas de sedimento, colecta por redes de plancton y experimentos de bombeo de plancton. De esta manera obtenemos la siguiente información: las trampas de sedimento documentan la variabilidad estacional del flujo de testas, los estudios de bombeo de agua y estudios de laboratorio en condiciones controladas permiten el análisis minucioso de su biología y las redes de plancton son útiles para investigar la distribución espacial y la relación de los FP con las variables oceanográficas (Schiebel y Hemleben, 2017).

b) Taxonomía y clasificación

La clasificación de los FP tanto vigentes como extintos se basa en su morfología simple (morfotipos) debido a que, a pesar de que su tamaño es reducido (varía entre 0.3 mm y 1.5 mm aproximadamente) sus testas están compuestas por cámaras calcáreas hemisféricas llenas de detalles fácilmente observables al estereoscopio (Boltovskoy y Wright, 1976). La clasificación por morfotipos está basada enteramente en especímenes adultos (Kucera, 2007). En la actualidad existen entre 40 a 50 especies vigentes dentro de las cuales se distinguen 250 genotipos mediante métodos moleculares más complejos (de Vargas *et al.*, 1999).

La morfología de la testa y la estructura de su superficie se diversifica dentro de los linajes taxonómicos y es utilizada en la clasificación de especies. Características como testa espinosa/no espinosa y el tipo de perforación normal/microperforado

son claves para la identificación (e.g. Figura 1). Todos los FP modernos pertenecen al suborden Globigerinina dentro del cual se encuentran las 3 superfamilias vigentes (Kucera, 2007): Heterohelicoidea, Globorotaloidea y Globigerinoidea. Vinculando las superfamilias con los caracteres morfológicos propios se cataloga a los FP de la siguiente manera:

- Espinosos con enrollamiento trocoespiral: *Globigerinoidea*
- No espinosos con perforación normal o macroperforados, enrollamiento trocoespiral y estreptoestpiral: *Globorotaloidea*
- No espinosos microperforados conformación biserial o triserial: *Heterohelicoidea*

La clasificación a nivel de especies está basada en los detalles específicos de la testa. La morfología exterior de la testa, la superficie, la estructura interna, la disposición de las cámaras, la dirección de enrollamiento, la localización de la apertura son factores claves para la identificación de cada especie. Sin embargo, existen conflictos a un nivel de clasificación superior (Kucera, 2007; Schiebel y Hemleben, 2005).

La taxonomía a nivel de familia se encuentra bajo constante discusión, algunas familias están clasificadas en diferentes categorías taxonómicas basándose solo en caracteres morfológicos. El establecimiento de la sistemática de FP requiere de coordinación bilateral entre taxonomía morfológica y filogenia molecular (Schiebel y Hemleben, 2005)

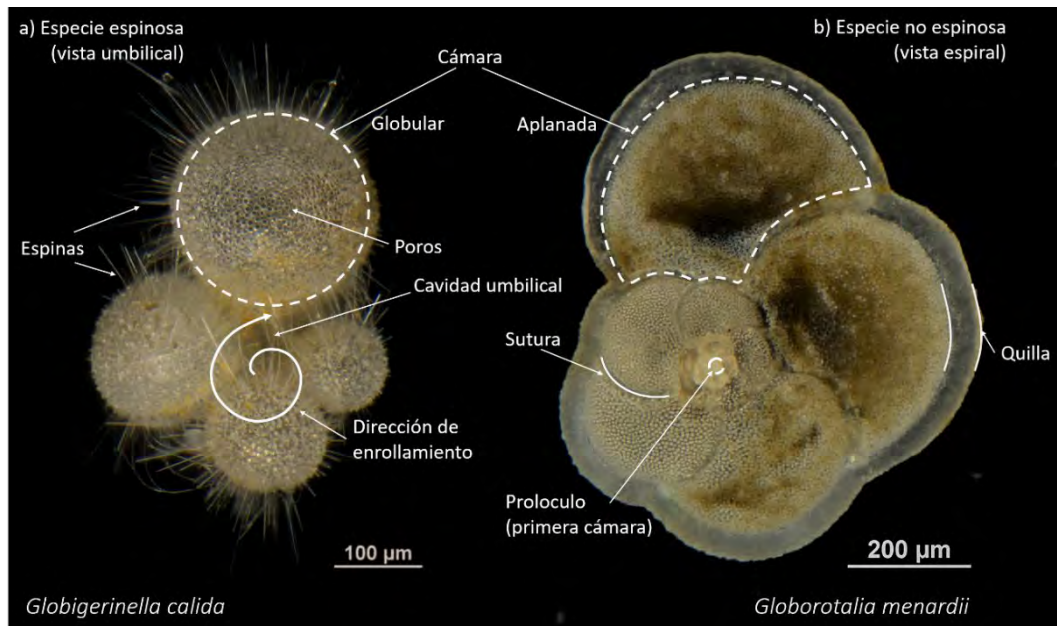


Figura 1. Descripción de las estructuras más resaltantes y terminología de especies espinosas y no espinosas (a) *Globigerinella calida*, vista ventral, (b) *Globorotalia menardii*, vista dorsal. Fotografías realizadas con estereomicroscopio NIKON SMZ25.

Los estudios taxonómicos indican que algunas especies de FP se diversifican rápidamente y que la clasificación taxonomía de algunos géneros debería ser revisada (Weiner *et al.*, 2015). El reciente descubrimiento de especies crípticas entre los especímenes modernos desafía la importancia ecológica de las morfoespecies ampliamente definidas. Estudios moleculares muestran que algunas morfoespecies analizadas están compuestas por un complejo de hasta más de tres genotipos distintos (Kucera y Darling, 2002; Morard *et al.*, 2009).

c) Ciclo de vida y formación de la testa de calcita

Los FP desarrollan sus testas modificando su área superficial, volumen, porosidad y ornamentaciones con cada cámara agregada (Hemleben *et al.*, 1989; Bé, 1968). En la etapa juvenil muchas especies son bastante similares entre sí y a lo largo de

su ontogenia adoptan características propias. Este proceso genera una gran variedad de morfologías en la etapa adulta conservando las cámaras de la etapa inicial dentro de su estructura, por ello se dice que esta es una línea de tiempo palpable de la vida del organismo (Schiebel y Hemleben, 2017).

De manera general se reconocen 3 etapas de desarrollo ontogénico: juvenil, neánica y adulta. Schiebel y Hemleben (2017) basándose en el modelo de Brummer *et al.*, (1987) reconocieron 5 etapas de desarrollo: prolocular, juvenil, neánica, adulta y terminal. Los FP juveniles muestran una diversidad limitada de patrones de enrollamiento en sus testas, lo que indica un alto grado de similitud en la ontogenia temprana. En todas las especies de FP, la transición de la etapa juvenil a la etapa neánica ocurre predominantemente alrededor de 100 μm independientemente del número de cámaras.

Es en la etapa neánica cuando se identifican especies gracias a las características morfológicas como por ejemplo la textura de la concha y la presencia o ausencia de espinas. De igual manera, el número de cámaras por giro disminuye pasando, en algunas especies como *Globigerinoides ruber*, de 5 a 3.5 cámaras siendo estas últimas de mayor tamaño y adaptando la morfología característica de su especie (Hemleben *et al.*, 1989).

Una vez alcanzada la edad reproductiva los foraminíferos expulsan sus gametos y la testa de algunas especies comienza una etapa final de calcificación. Estudios han demostrado que este endurecimiento final de la testa ayuda a la preservación de la misma en el sedimento (Burke y Hull, 2017), algunas testas pueden hasta duplicar su peso (Lohmann, 1995). Es importante tener en cuenta la calcificación secundaria

para evitar resultados inexactos al momento de la calibración de indicadores paleoceanográficos (de Villiers, 2003).

Estudios previos aseguran que el ciclo de vida de los FP tiene como duración promedio un mes (Kawahata *et al.*, 2002), sin embargo, esto depende tanto de la especie como de la disponibilidad de alimento y de las condiciones generales del medio. Experimentos controlados reportaron que *Neogloboquadrina pachyderma* puede alcanzar los 200 días de vida a temperaturas de 4°C (Spindler, 1996). A diferencia de los foraminíferos bentónicos, se creía que los FP se reproducían solo sexualmente, sin embargo, debido a evidencia arrojada por estudios realizados en medios controlados, nuevos estudios demuestran que especies como *N. pachyderma* podrían reproducirse también asexualmente y alternar entre fase sexual y asexual, como lo hacen los bentónicos, según las condiciones favorables o no favorables (Davis *et al.*, 2020).

La traslación de las cámaras sobre eje principal es otro factor de importancia en la ontogenia de la testa de los FP. En las etapas tempranas del desarrollo las cámaras suelen formarse de manera compacta y dentro del mismo plano lo que requiere menor esfuerzo para la célula cuyo principal objetivo es protegerse. Una vez pasada la etapa neánica las diferentes formas tridimensionales comienzan a aparecer (Caromel *et al.*, 2017). Sin embargo, existen excepciones, especies como *Globorotalia menardii* y otras del mismo género no realizan traslación de sus cámaras y se desarrollan dentro de un mismo plano (Hemleben *et al.*, 1989).

Tanto en especies espinosas como no espinosas la calcificación ocurre como resultado de la deposición de capas de calcita acoplada con materia orgánica

(Anderson y Faber, 1984). En algunas especies como *Hastigerina pelagica* el porcentaje de materia orgánica contenido en la testa de calcita es mayor que en otros FP (Hemleben *et al.*, 1979). Factor que puede resultar adverso ya que, al presentar una mayor cantidad de materia orgánica la testa es menos compacta y más susceptible a disolución o a romperse (Schiebel y Hemleben, 2017). Tanto los procesos de disolución como de crecimiento desmedido de los organismos kummerformes (indicadores de estrés ambiental) influyen directamente la velocidad de sedimentación de los FP (Berger, 1969).

El volumen de la testa de los FP se ve afectado por la temperatura, el pH, la disponibilidad de iones carbonato y calcio, la alcalinidad, la disponibilidad de oxígeno disuelto y la interacción con simbioses (Kuroyanagi *et al.*, 2013; Spero *et al.*, 2015). Aunque la asociación con simbioses y distintos procesos metabólicos están involucrados en la regulación del pH durante el proceso de calcificación, la concentración de CO₂ del agua de mar también afectaría negativamente las tasas de calcificación de los FP. El incremento de la presión parcial del CO₂ [PCO_2] en el agua de mar impacta a los organismos marinos ya sea mediante la disminución de la saturación del carbonato de calcio (CaCO₃) o mediante la alteración fisiológica ácido-base resultando en cambios en la biodiversidad, interacciones tróficas y otros procesos ecosistémicos (Fabry *et al.*, 2008; Kleypas *et al.*, 2006; Beer *et al.*, 2010).

Ha sido demostrado por los estudios de Schmidt *et al.* (2006) y Hecht *et al.* (1976) que las condiciones óptimas de desarrollo para los FP desencadenan un mayor crecimiento en las testas alcanzando sus máximas tallas en dichas condiciones (hipótesis del tamaño óptimo). Sin embargo, esto puede ser muy variable ya que al tratarse de un espacio tridimensional puede ocurrir en diferentes profundidades

según la latitud. Como, por ejemplo, las especies más pequeñas tienden a ser relacionadas a temperaturas cálidas y por ende ambientes más superficiales (Metcalf *et al.*, 2015).

d) Alimentación y simbiosis

Los FP son clasificados como parte del zooplancton marino heterotrófico, son principalmente omnívoros, presentan gran variedad de presas que abarcan desde metazoos de gran tamaño como copépodos, pterópodos, ostrácodos hasta diatomeas, dinoflagelados y materia orgánica en suspensión (Hemleben *et al.*, 1989; Spindler *et al.*, 1984). Se sabe que las especies espinosas prefieren una dieta carnívora mientras que las especies no espinosas son generalmente herbívoras, pero pueden aceptar presas animales si están disponibles (Anderson y Bé, 1976; Hemleben *et al.*, 1989). Especies que se registran en la capa subsuperficial de la columna de agua como *Globorotalia*, *scitula* pueden alimentarse de materia orgánica que llega desde la capa superficial (Itou *et al.*, 2001). Se han reportado incluso casos de canibalismo de especies no espinosas como *G. hirsuta*, *G. inflata* y *G. truncatulinoides* en estudios controlados de laboratorio (Hemleben *et al.*, 1989). Es gracias a los constantes estudios enfocados en la ecología que se puede reconocer la variedad de estrategias alimenticias que evidencian los FP.

Por otro lado, la disponibilidad de alimento influye sobre la distribución regional y el tamaño de sus poblaciones al promover el crecimiento y reproducción (Schiebel y Hemleben, 2017). Sin embargo, en ambientes donde hay poca disponibilidad de alimento o ambientes completamente oligotróficos, los FP se adaptan mediante la

asociación con microalgas simbiotes (dinoflagelados y crisófitas) e incluso cianobacterias (Bird *et al.*, 2017). Las relaciones de simbiosis han sido catalogadas como obligatorias y facultativas (Hemleben *et al.*, 1989), cuando el organismo puede prescindir de los simbiotes estos son digeridos como última fuente de energía generalmente antes de la expulsión de gametos (Schiebel y Hemleben, 2017).

El efecto de la acidificación y la disminución del pH en la producción de calcita de los FP y entre especies que presentan simbiosis con dinoflagelados aún no se conoce con exactitud. Estudios plantean que la producción de calcita podría ser influenciada la presencia de simbiotes capaces de compensar el aumento de CO₂ en ambientes tropicales con irradiancia constante, como se demostró en algunos experimentos con *Orbulina universa* (Köhler-Rink y Kühl, 2005).

Entre las ~50 especies de FP, 12 han sido reportadas de realizar fotosimbiosis con algas eucariotas: *Orbulina universa*, *Globigerinoides sacculifer*, *Globigerinoides conglobatus*, *Globigerinoides ruber*, *Globigerinella siphonifera*, *Turborotalita humilis*, *Neogloboquadrina dutertrei*, *Pulleniatina obliquiloculata*, *Globorotalia inflata*, *Globorotalia menardii*, *Candeina nitida* y *Globigerinita glutinata* (Hemleben *et al.*, 1989; Takagi *et al.*, 2017).

Existen aún algunos problemas en la determinación de existencia como tal de la relación de simbiosis o si solo se trata de una presa capturada dentro de la célula. Incluso existen registros de algunos dinoflagelados que pueden parasitar al individuo. Gran parte del conocimiento adquirido ocurre en condiciones

controladas de laboratorio y este no refleja completamente la realidad del medio marino por lo que son necesarios más estudios en este (Takagi *et al.*, 2019).

Se cree que la relación entre el FP y el simbiote sucede mediante el intercambio de sustancias útiles para ambas partes. El FP realiza la extracción de alimento del medio y obtiene nutrientes inorgánicos disueltos a través de sus simbioses los cuales absorben las sustancias residuales de la alimentación del organismo (Takagi *et al.*, 2017, Figura 2). En un estudio reciente realizado por Takagi *et al.* (2019) se planteó evaluar la fotosimbiosis de los FP mediante la medición de la fluorescencia activa de la clorofila, método que provee la evidencia de la capacidad fotosintética en un solo individuo. Los resultados indicaron que de 30 especies 19 presentaron actividad fotosintética funcional, estos organismos pertenecieron a todas las familias de FP excepto Hastigerinidae. Dentro de las especies con actividad fotosintética se determinó una correlación positiva entre la cantidad de clorofila-a y el tamaño de las testas. También se reportaron dos con relaciones simbióticas que no habían sido registradas en el pasado, estas fueron *G. calida* y *G. uvula*. Estudios para la mejor comprensión de la relación FP y simbiote siguen siendo necesarios.

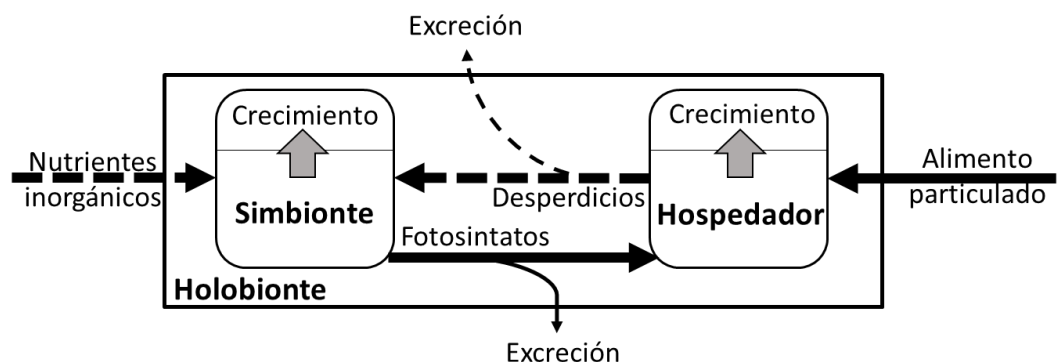


Figura 2. Representación esquemática de las posibles interacciones en la asociación fotosimbiótica foraminífero-microalga (Holobionte). Las flechas sólidas representan el flujo de nutrientes orgánicos, las flechas segmentadas representan el flujo de nutrientes inorgánicos disueltos. (Adaptado de Takagi *et al.*, 2017).

e) Distribución y ecología

Murray (1897) fue pionero en describir la distribución latitudinal de las especies más abundantes de FP empleando muestras de redes de plancton, así como muestras de sedimento superficial. Las asociaciones de especies fueron útiles para evaluar la edad de los sedimentos. Asimismo, la industria petrolera, a inicios del siglo veinte, utilizó a los FP como herramienta indicadora para hallazgos de nuevos puntos de extracción (Phleger, 1954).

Según la recopilación de registros de FP a lo largo del tiempo, es en las zonas tropicales, subtropicales y templadas en donde se encuentra la mayor riqueza de especies (Bé *et al.*, 1977). Esta información se obtuvo gracias a la recopilación de los hallazgos obtenidos mediante 3 principales métodos de muestreo: muestras de plancton, muestras de trampas de sedimento y muestras de sedimento superficial. A pesar de que la información proveniente de las muestras de sedimento se encuentra supeditada a variables como la disolución, la advección por corrientes profundas, la integración del sedimento por especies bentónicas, por nombrar solo algunas, fue el método de muestreo utilizado para nombrar las principales provincias biogeográficas, modelo mundialmente conocido propuesto por Bé *et al.* en 1977 (Figura 3).

A menor escala, la distribución en parches o agregaciones es habitualmente ocasionada por fenómenos oceanográficos como los *eddies* o remolinos, así como también la disponibilidad de nutrientes y producción primaria influyen directamente sobre la densidad de individuos por metro cúbico (en promedio varía

entre 10 a 100 ind/m³) (Boltovskoy, 1973; Beckmann *et al.* 1987; Siccha *et al.* 2012). En casos en donde se supera el promedio de individuos se encuentran por lo general especies oportunistas como *Globigerina bulloides*, *Neogloboquadrina dutertrei* y *Neogloboquadrina pachyderma*.

Lograr recopilar información sobre la ecología y distribución de las especies y organismos de talla reducida resulta complejo al ser más susceptibles a la disolución y verse afectadas por el sesgo del submuestreo que por lo general solo considera fracciones superiores a las 100 µm. La distribución espacial, vertical y estacional de los FP depende de factores como productividad, predación y simbiosis, así como de factores químicos y físicos dentro de la columna de agua (densidad, temperatura, salinidad, nutrientes, corrientes oceánicas), todos son de importancia para localizar la correcta distribución de las comunidades, el porcentaje de importancia de cada uno de estos factores es materia de constante discusión (Hemleben *et al.*, 1989).

i. Provincias biogeográficas

Los FP se han adaptado a la mayor parte de ambientes oceánicos desde polares a tropicales, su distribución horizontal está regulada principalmente por los distintos rangos de temperatura y la productividad superficial. Generalmente son más abundantes en aguas oceánicas y presentan menor número de individuos en zonas costeras con excepción de las especies “adaptadas” a la surgencia de aguas profundas o *upwelling* (Thunell y Sautter, 1992). En el año 1977 Bé *et al.* clasificaron la distribución horizontal de los FP en 5 provincias biogeográficas que

son: tropical, subtropical, transicional, subpolar y polar. Provincias adicionales están definidas por condiciones ecológicas más específicas, como zonas anóxicas o bajas en oxígeno, o mezcla entre diferentes cuerpos de agua (Schiebel y Hemleben, 2017). Se propone la existencia de una provincia adicional que agrupe los ambientes de surgencia de aguas profundas caracterizados por condiciones eutróficas, abundancia de presas y turbidez; la dominancia de la especie oportunista *G. bulloides* es característica de estos ecosistemas (Thiede, 1975; Hemleben *et al.*, 1989).

Según Bé *et al.*, de las 37 especies que estudiaron en 1977, 30 fueron encontradas en las regiones subtropicales. Si bien la mayoría de especies son cosmopolitas 3 especies modernas son consideradas endémicas para el océano Pacífico e Índico: *Globiferinella adamsi*, *Globoquadrina conglomerata* y *Globorotalodites hexagonus* (Schiebel y Hemleben, 2017).

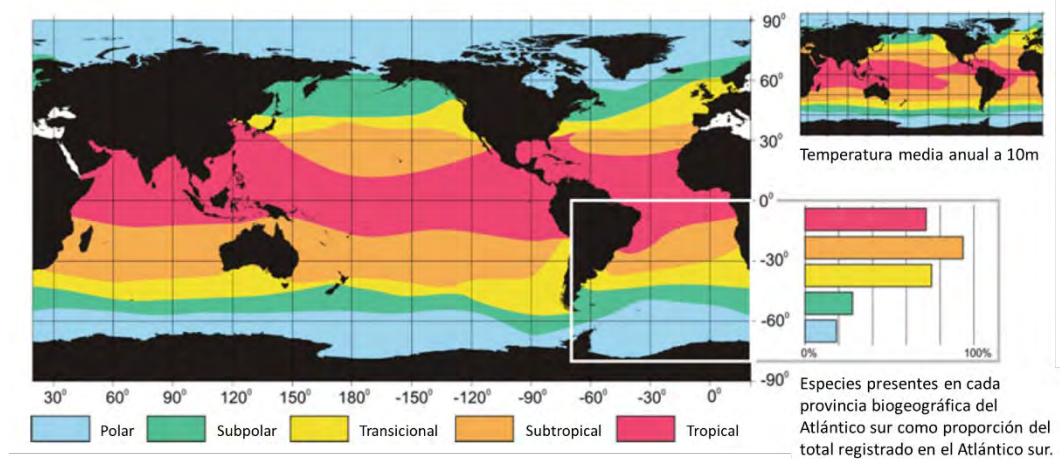


Figura 3. Localización de las principales provincias biogeográficas de los FP (Modificado de Bé *et al.*, 1977), se denota la similitud con el patrón de temperatura media anual (mapa pequeño). Las barras indican la cantidad de especies registradas en el Atlántico sur en proporción al total de 39 especies. (Adaptado de Boltovskoy, 2014).

ii. Distribución vertical

Si bien la columna de agua es un ambiente relativamente homogéneo, presenta barreras físicas otorgadas por la variación de temperatura, salinidad, densidad y turbidez. Otros factores químicos de importancia son la disponibilidad de oxígeno disuelto, carbonatos, pH y factores ecológicos como la disponibilidad de alimento y nutrientes. Todas estas variables cambian con la profundidad llegando a limitar el hábitat de las especies (Petro *et al.*, 2018). Los FP se distribuyen verticalmente en la columna de agua y han llegado a colonizar profundidades de miles de metros (Schiebel y Hemleben, 2005). Bé *et al.* (1977) clasificaron 3 rangos de profundidad de acuerdo a su preferencia: superficiales (dentro de los primeros 50 metros), intermedios (desde los 50 a 100 metros) y profundos (por debajo de los 100 metros).

Generalmente las abundancias de FP decrecen de manera considerable por debajo de la termoclina, punto a partir del cual el flujo de testas vacías comienza a incrementar hasta alcanzar el fondo marino (Fallet *et al.*, 2010). Las mayores densidades de zooplancton y fitoplancton se relacionan con la profundidad de los máximos niveles de clorofila o *Deep Chlorophyll Maximum* (DCM) que a su vez depende de la estacionalidad de la picnoclina. Muchos autores concuerdan con que las abundancias máximas de FP siguen la tendencia de los máximos valores de clorofila (Schiebel *et al.*, 2001).

La mayor estratificación de la columna de agua en los trópicos hace que ocurra el seccionamiento vertical de las especies de FP. La variación hidrográfica desde la superficie al fondo marino genera comunidades únicas a distintas profundidades a

comparación de las regiones polares que son más homogéneas (Weiner *et al.*, 2012). La ontogenia del individuo también define la profundidad del hábitat, por ejemplo, la especie *Globorotalia truncatulinoides* pasa la mayor parte de su ciclo de vida en aguas profundas (>300 m) y asciende para liberar sus gametos en la superficie que luego irán profundizándose al alcanzar la edad adulta (Hemleben *et al.*, 1989). *G. bulloides* y *N. incompta*, según algunos registros, también presentan migración vertical durante su ontogenia en el Pacífico subártico, se profundizan a medida que incrementan su tamaño (Iwasaki *et al.*, 2017).

Conocer la profundidad del hábitat (y la profundidad de calcificación) de una especie sería suficiente para interpretar correctamente la data paleoceanográfica. Dicha afirmación se asumiría cierta si el ALD (Profundidad Promedio del Hábitat - *Average Living Depth*) fuera una constante, sin embargo, dicha profundidad puede variar en el tiempo y también a escala regional independientemente de la ontogenia (Rebotim *et al.*, 2017). Es necesario el estudio de la variabilidad ambiental en conjunto con la distribución vertical de cada especie en un contexto regional para lograr una mayor precisión en las calibraciones con indicadores paleoceanográficos (Rebotim *et al.*, 2017; Iwasaki *et al.*, 2017)

f) Cambios estacionales en las comunidades de FP

La variabilidad interanual de las asociaciones de FP parece estar relacionada directamente con las interacciones tróficas de la capa eufótica superficial (Schiebel *et al.*, 2001). Los patrones de distribución temporal de los FP se encuentran más

pronunciados en latitudes medias y altas, donde se encuentran fácilmente relaciones tróficas y sucesión de fitoplancton (Schiebel y Hemleben, 2017).

Los cambios estacionales se evidencian en la co-ocurrencia de especies, esto significa la existencia de distintas zonas de distribución y condiciones hidrográficas. Estas pueden variar, por ejemplo, desde ambientes con surgencia de aguas profundas y mucha mezcla superficial a ambientes con gran estratificación; toda esta información también se ve reflejada en los records sedimentarios (Feldmeijer, 2015).

La reproducción sincronizada es común en muchos organismos marinos como los arrecifes de coral y algunos crustáceos. Esta puede ser considerada una adaptación adquirida para incrementar la probabilidad de la unión de gametos (Splinder *et al.*, 1979). Especies como *Hastigerina pelagica*, *Trilobatus sacculifer*, *Globigerinoides ruber* y *Globigerinella siphonifera* han sido reportadas asociadas a las fases del ciclo lunar demostrando una sincronización reproductiva. Sin embargo, aún no es claro el porqué no todas las especies son afectadas por el ciclo lunar de la misma manera. Algunas otras especies incrementan su flujo de testas vacías hacia el fondo marino antes o después de luna nueva (Bijma *et al.*, 1990).

Se asume que las especies que se mantienen en la superficie de la columna de agua poseen un ciclo reproductivo que se relaciona con el ciclo lunar mientras que las especies de profundidad tienen un ciclo anual o semi anual (Hemleben *et al.*, 1989). Especies superficiales como *G. ruber* incluso se reproducen incluso en medio ciclo lunar, es decir dos semanas. Todo esto nos indica la variedad de estrategias reproductivas que presentan los FP (Schiebel y Hemleben, 2017).

Spindler *et al.* (1979) documentaron por primera vez los primeros indicios de la influencia del ciclo lunar sobre la estrategia reproductiva de la especie *Hastigerina pelagica* en cultivos artificiales. Se comprobó que la luna juega un papel importante en el comportamiento reproductivo de esta especie ya que el pico de gametogénesis pareció encontrarse en sincronía con el ciclo lunar sinódico de 29 días, este ocurrió luego de 5 (+/- 2) días después de la luna llena en 85.4% de los cultivos. Venancio *et al.* (2016) demostraron la influencia del ciclo lunar en las especies *Trilobatus sacculifer*, *Neogloboquadrina dutertrei* y *Orbulina universa* cuyos flujos de testas vacías incrementaron hasta casi el doble después de un episodio de luna llena. Cabe resaltar que dicha sincronización no se registró todos los meses por lo que se piensa que, si bien el ciclo lunar es influyente sobre la reproducción, y por ende sobre el flujo de testas, no es estrictamente determinante.

Aún no existe evidencia concreta de la sincronización lunar en un medio controlado en otras especies. Probablemente sea debido a que existen sesgos con respecto a la proporción de la población muestreada y a la gran dispersión de los FP en el medio natural. Existen ambigüedades con respecto a las migraciones verticales a lo largo de la ontogenia de algunas especies. Se continúan realizando estudios con trampas de sedimentos con el objetivo de observar el flujo de testas, la distribución de especies, tamaños y características reproductivas en los FP para establecer si la relación entre el ciclo lunar y los flujos de carbono es determinante.

La presión trófica y la disponibilidad de alimento son factores importantes que influyen sobre la estacionalidad de algunas especies y la renovación de sus poblaciones (Boltovskoy *et al.*, 2000). Las reacciones de los individuos a los cambios en las condiciones ecológicas causan sucesión de especies (Schiebel *et al.*,

2001). Ante un evento de eutrofización en superficie las primeras especies en proliferar son las oportunistas o indicadoras de condiciones "tróficas" como por ejemplo *Globigerina bulloides* (Thiede, 1975). Luego aparecen las especies que prefieren depredar sobre presas "frescas" como las diatomeas que prosperaron durante el pico de productividad. Finalmente, luego de que el alimento es consumido por las especies oportunistas estas declinan en número y pueden dar paso a las especies que no dependen de la gran disponibilidad de alimento o que, al asociarse con simbiosis, pueden colonizar ambientes más oligotróficos (Schiebel y Hemleben, 2017).

g) Foraminíferos planctónicos como indicadores ambientales

Las testas de los FP son consideradas herramientas para la reconstrucción de la química del océano superficial, subsuperficial y de los ciclos biogeoquímicos del pasado (Katz *et al.*, 2010). Las variaciones de los elementos químicos (Mg, Ca, Na, Sr, etc) y de la composición isotópica de su testa de calcita ($\delta^{18}\text{O}$, $\delta^{13}\text{C}$) que se preserva en sedimento, se utilizan para estimar la temperatura y salinidad, seguir el recorrido de diferentes masas de agua y su productividad, para establecer sus modalidades de circulación y para investigar el proceso de mezcla entre los niveles superficiales y más profundos del océano. El estudio de la circulación oceánica actual es esencial para comprender los efectos del océano en el clima y en la meteorología (Rozanski y Gonfiantini, 1990). Los estudios de calibración continúan y se encuentran en constante mejoramiento (Delaney *et al.*, 1985; Deuser, 1987; Elderfield y Ganssen, 2000; Barker, 2002; Eggins *et al.*, 2003; Anand *et al.*, 2003).

Otro método para obtener información paleoceanográfica es el estudio de las asociaciones de especies de FP. Investigaciones realizadas (Van Sebillé *et al.*, 2015; Telford *et al.*, 2013) han evaluado la precisión de estos indicadores demostrando que pueden tener rangos de error y no siempre representar la temperatura superficial sino también la subsuperficial en donde algunas especies de FP son más abundantes. Asimismo, el mar es un ambiente dinámico y las corrientes pueden arrastrar las testas de los FP y hacer que estas se depositen a distancia de donde se generaron originalmente, esto puede traer un error de 1.5° a 3°C en las estimaciones de SST (Berger, 1971).

El conocimiento sobre la reproducción de las especies de FP es un factor importante para la interpretación de paleo indicadores basados en testas calcáreas y para un mejor entendimiento del rol de estos organismos en el flujo de carbono del océano. La mayoría de especies mueren y depositan sus testas en el fondo una vez terminada la expulsión de gametos, asimismo algunas especies realizan una segunda calcificación (Schiebel y Hemleben, 2017). La relación entre la composición isotópica de la testa y la química de los carbonatos se puede ver afectada por efectos secundarios como la respiración y su asociación a simbioses que podrían modificar localmente el sistema de carbonatos (Bijma *et al.*, 1999). La comprensión sobre la ecología de los FP vivos es trascendental para una mejor interpretación de los registros paleoceanográficos. La abundancia, distribución y composición de especies de las comunidades son herramientas útiles para la reconstrucción de la hidrografía de aguas superficiales en el pasado. Se espera que el estudio detallado de los cambios en la fauna de FP ayude a entender la historia paleoambiental del mar peruano, así como precisar las calibraciones de los distintos indicadores.

2.2.2. Oceanografía del mar peruano (área de estudio)

a) Sistema de corrientes de Humboldt

El sistema de la Corriente de Humboldt domina las costas peruanas y chilenas extendiéndose desde 40°S a 4°S en sentido sur a norte y en ocasiones se extiende hasta la zona ecuatorial. En sentido este a oeste alcanza su mayor extensión en la costa del Callao hasta los 87°W. El sistema del Norte de la Corriente de Humboldt (NHCS: 70-90°W; 0-20°S) se encuentra localizado principalmente frente a las costas de Perú y comprende la parte norte del sistema de surgencias peruano-chileno. En el NHCS, se lleva a cabo el intercambio de agua entre el Pacífico sur ecuatorial y subtropical (Strub *et al.*, 1998; Kessler, 2006; Grados *et al.*, 2018). Este sistema posee una circulación compleja y transporta masas de agua de distintos orígenes mediante la interacción de corrientes tanto superficiales y subsuperficiales (Silva *et al.*, 2009). El Anticiclón del Pacífico Sur es uno de los principales factores que influyen en el sentido y la fuerza de las corrientes que pasan por nuestro litoral ya que moviliza la capa superficial del mar específicamente en su sección oriental, contribuyendo a la formación de la Corriente Oceánica Peruana también conocida como la Corriente de Humboldt (Zuta *et al.*, 1978; Grados *et al.*, 2018).

Entre las corrientes superficiales con sentido hacia el Ecuador se encuentra la Corriente Costera Peruana (CCP) que presenta velocidades de 4-15 cm/s y se sitúa entre los 78°W y la costa. Su mayor intensidad es alcanzada entre los meses de abril y septiembre con el incremento de los vientos alisios del sudeste. La Corriente Oceánica Peruana (COP) o de Humboldt, que transporta aguas frías de origen subantártico ($T < 13^{\circ}\text{C}$, $S < 24.3$), se moviliza a velocidades ligeramente mayores

que la CCP y se sitúa al oeste de los 82°W; se dirige hacia el norte hasta los 10°S en donde vira hacia el oeste (Chaigneau *et al.*, 2013; Penven *et al.*, 2005). Ambas corrientes se unen formando una sola durante los meses de julio y octubre (Domínguez *et al.*, 2011).

En la capa subsuperficial fluye la Corriente Submarina Perú-Chile (CSPCh), también llamada Contracorriente Peruana Subsuperficial; presenta velocidades levemente superiores a 20 cm/s debilitándose en su trayecto hacia el sur (Domínguez *et al.*, 2011). Es la corriente subsuperficial más importante que transita el litoral peruano debido a su relación directa con la surgencia de aguas profundas ricas en nutrientes pertenecientes a las Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales. Está asimismo fuertemente influenciada por la variabilidad ecuatorial, ya que tres corrientes del sistema de Corrientes Ecuatoriales interactúan directamente con ella: La corriente Ecuatorial subsuperficial (EUC), la Contracorriente subsuperficial sur primaria y secundaria (pSSCC y sSSCC) (Montes, 2014; Chaigneau *et al.*, 2013).

b) Masas de agua superficiales

En muchos casos resulta complejo identificar ciertas masas de agua debido a la falta de consenso entre los autores para determinar los rangos que caracterizan a cada una de estas (Strub *et al.*, 1998; Silva *et al.*, 2009; Grados *et al.*, 2018). Las características particulares y complejas del litoral peruano han desencadenado constantes estudios multidisciplinarios a través de programas cooperativos nacionales e internacionales con el objetivo de brindar información útil para la

explotación de recursos naturales (cruceos de investigación). Estos comenzaron en la década de 1960 con el inicio del programa de monitoreo oceanográfico a largo plazo llevado a cabo por el IMARPE a partir del cual se obtuvo información sobre las masas de agua pesentes (Grados, *et al.*, 2018). El litoral peruano alberga masas de agua provenientes de cuatro regiones del Pacífico: la región ecuatorial desde el norte con temperaturas más elevadas, la región subtropical desde el suroeste, la región subantártica y la región antártica desde el polo sur. Las interacciones de las corrientes con dichos cuerpos de agua las orientan en sentido al ecuador y a los polos ocasionando una mezcla horizontal a gran escala (Grados *et al.*, 2018).

Gran parte de la costa peruana recibe influencia directa de las aguas saladas subtropicales, mientras tanto en el norte son las aguas ecuatoriales de altas temperaturas y más bajas salinidades las que predominan. La surgencia de aguas profundas, frías y altamente productivas hace que se genere una mezcla de dos cuerpos de agua cerca a la costa y con características diferentes al resto de masas de agua superficiales: las aguas costeras frías (acf). Según la literatura las acf no son consideradas una masa de agua propiamente dicha, sino una mezcla de las Aguas Ecuatoriales Sub Superficiales (AESS) y las Aguas Sub Tropicales Superficiales (ASS) o las Aguas Ecuatoriales Superficiales (AES) en el norte del mar peruano (Grados *et al.*, 2018). Sin embargo, para los objetivos de este estudio, se le considerará como una masa de agua superficial originada a partir de la mezcla de una masa de agua superficial y otra subsuperficial.

Los cinco cuerpos de agua superficiales (<1000 m) relevantes para el entendimiento de esta investigación son los descritos a continuación:

Tabla 1. Parámetros de temperatura (°C) y salinidad (S) para cada una de las masas de agua presentes en el área de estudio. (Morón *et al.*, 2011; Grados *et al.*, 2018).

Masa de agua	Salinidad (psu)	Temperatura (C°)	Características
Aguas Tropicales Superficiales (ATS)	33.5 – 34.4	23.5 – 24.5	Se sitúan normalmente al norte de los 4°S y migran hasta los 8°S durante El Niño. Las bajas salinidades son ocasionadas por el exceso de precipitaciones. Su extensión vertical es hasta los 20 metros aproximadamente
Aguas Ecuatoriales Superficiales (AES)	34.6 – 35.0	20 - 24	Localizadas normalmente al norte de los 6°S. Su desplazamiento está relacionado con el movimiento del frente ecuatorial. En otoño e invierno es desplazada hacia el norte debido a la corriente de Humboldt
Aguas Subtropicales Superficiales (ASS)	>35.4	19 – 23.5	Altas salinidades debido a grandes tasas de radiación y evaporación.
Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales (AESS)	34.6 – 35.0	8 -14	Transportada hacia el polo sur a lo largo de la plataforma continental por la corriente subsuperficial Perú-Chile. Principal fuente de aguas de surgencia.
aguas costeras frías (acf)	34.8 - 35.1	<19	Mezcla entre ASS y AESS. Contienen gran cantidad de nutrientes lo que genera la gran productividad del litoral peruano.

Tanto las características como el desplazamiento o patrones de circulación de estos cuerpos de agua dependen tanto de la variabilidad estacional (específicamente con las variaciones del flujo de calor atmosférico y la fuerza de los vientos asociados con la posición y la intensidad del anticiclón) (Strub *et al.*, 1998; Takahashi, 2005), como también de los eventos ENOS durante los cuales las fluctuaciones ecuatoriales en el nivel del mar y las corrientes descienden hasta la costa central peruana transportando condiciones cálidas hasta el litoral peruano generalmente frío (Takahashi *et al.*, 2014). Es la fluctuación natural más fuerte que ocurre en periodos interanuales y por ende la de mayor importancia para el sistema de corrientes y la disposición de masas de agua. En un evento el Niño de intensidad

alta como el ocurrido en los años 1997-98 se ven afectadas la circulación y distribución de las masas de agua causando la profundización de la ZMO, ocasionando grandes eventos de oxigenación en la columna de agua. (Morales *et al.*, 1999; Gutiérrez *et al.*, 2008).

Durante los eventos cálidos las Aguas Subtropicales Superficiales (ASS) se desplazan hacia la costa debido a que los vientos alisios, y por tanto la surgencia, pierden intensidad. Asimismo, se da un desplazamiento hacia el sur de las Aguas Ecuatoriales Superficiales y las Aguas Tropicales Superficiales, ambas caracterizadas por sus condiciones oligotróficas (Graco *et al.*, 2007). El NHCS se ve afectado por el ENOS durante eventos tanto fríos como cálidos. Los impactos de dicho fenómeno pueden generar cambios a nivel físico y biogeoquímico, así como afectar la circulación a gran escala y los ecosistemas (Montes *et al.*, 2011; Takahashi *et al.*, 2011; Barber y Chavez, 1983).

c) ZMO (Zona de Mínima Oxígeno)

Se define a la Zona de Mínima de Oxígeno (ZMO) como un gran cuerpo de aguas subsuperficiales (~50-900m) con bajas concentraciones de oxígeno disuelto y que se encuentra, generalmente, en océano abierto. Su grosor puede alcanzar los 500 metros de extensión (Morales *et al.*, 1999). Se caracteriza además por bajos niveles de pH y temperatura, además de alta salinidad y altos niveles de nitratos. Se originan, usualmente, gracias a una combinación entre una débil ventilación oceánica y una alta respiración o consumo de oxígeno disuelto (Karstensen *et al.*,

2008). La ZMO es una consecuencia de fenómenos tanto físicos como biogeoquímicos. Los cambios en la densidad ocasionados por la estratificación en la columna de agua inhiben la mezcla vertical lo que aísla la capa superior a la termoclina de la capa de mezcla (Karstensen *et al.*, 2008). En consecuencia, las zonas de mayor oxigenación en la superficie ocasionadas por la fotosíntesis quedan fuera del alcance de las especies que habitan ambientes de mayor profundidad (Stramma *et al.*, 2010). Otro factor favorecedor para la aparición de la ZMO es el transporte vertical de la materia orgánica particulada. Esta se descompone a medida que se profundiza y queda estancada al encontrarse con la barrera física generada por la pycnoclina. La descomposición de materia orgánica requiere de oxígeno disponible en el agua de mar y por ende este disminuye en el medio (Libes, 1992).

La ZMO frente a Perú se caracteriza por tener una variabilidad interanual en su distribución vertical. Esto se acentúa durante eventos cálidos de El Niño en donde puede ocurrir una profundización de su límite superior de hasta 100 metros, mientras que durante eventos fríos llega a alcanzar los 50 metros (Gutiérrez *et al.*, 2008; Espinoza *et al.*, 2018). Asimismo, esta variabilidad también se ve influenciada por la presencia de remolinos de mesoescala que suelen oxigenar los bordes de la ZMO (Bettencourt *et al.*, 2015). La localización de la oxiclina que separa las aguas superficiales mezcladas y oxigenadas con las aguas subsuperficiales poco oxigenadas, también impacta la vida marina al limitar el hábitat de varias especies en la columna de agua (Bertrand *et al.*, 2011). La ZMO es reconocida como una fuente de CO₂ a la atmósfera debido a su asociación con altos niveles de carbono inorgánico disuelto (DIC) como resultado de bajos niveles

de ventilación y surgencia de aguas profundas poco oxigenadas (Paulmier y Ruiz-Pino, 2009; Hernandez-Ayon *et al.*, 2019).

Cuando el océano absorbe más CO₂ el incremento de los valores de la pCO₂ (>1000 µatm) ocasionan la disminución del pH, incrementando su acidez. Los estudios de modelos de acidificación oceánica basados en la absorción de CO₂ antropogénico indican que es probable que las aguas de la capa superficial de la Corriente de Humboldt se vuelvan más corrosivas con respecto al carbonato de calcio CaCO₃ (Franco *et al.*, 2018). Los niveles de saturación de aragonita y calcita responden directamente a cambios en la disponibilidad del ión carbonato CO₂⁻³, si el océano absorbe mayor cantidad de CO₂, el pH disminuye y con este también la saturación de la calcita y aragonita. Esto significa posibles condiciones adversas para los organismos calcificantes (Fabry *et al.*, 2008). En muestras de sedimento provenientes del Atlántico Norte, Barker y Elderfield (2002) indicaron disminución en la calcificación de algunas especies de FP durante el último periodo de deglaciación lo que demostraría una correlación negativa con el incremento del CO₂ atmosférico.

En Perú los niveles superficiales de oxígeno disuelto disminuyen durante los meses de verano y otoño. Estos pueden llegar a alcanzar concentraciones máximas de 7 ml/L en aguas frías de altas latitudes y valores mínimos de 5 ml/L en regiones cálidas cercanas al ecuador (Zuta y Guillén, 1970; Vergara *et al.*, 2016). Conforme se incrementa la profundidad estos valores pueden llegar hasta los 0 mL/L, es decir, condiciones de total anoxia. Los eventos de mezcla estacional pueden ocasionar que los pobres niveles de oxígeno lleguen a la capa fótica haciendo que el límite superior

ronde entre los 25 a 50 metros de profundidad (Morales *et al.*, 1999; Graco *et al.*, 2017).

d) Surgencia

La interacción de los factores atmosféricos (entre los que podemos mencionar al Anticiclón del Pacífico Sur, la Zona de Convergencia Intertropical, la circulación de la Celda de Walker, la inversión térmica y la dirección de los vientos alisios) con el mar frío generan condiciones específicas que movilizan las aguas superficiales mar adentro. El transporte integrado (Ekman) perpendicular a la costa genera el ascenso de aguas subsuperficiales de profundidades mayores a los 100 metros (Bakun *et al.*, 1998; Chavez y Messié, 2009; Gutiérrez *et al.*, 2011). La riqueza biológica del mar peruano es producto de la surgencia de aguas ricas en macronutrientes (nitrato, fosfato y ácido salicílico), estos son aprovechados por el fitoplancton generando *blooms* (dominados en su mayoría por diatomeas de gran tamaño) que logran extenderse por cientos de kilómetros (Bruland *et al.*, 2005; Echevin *et al.*, 2008). Esta alta productividad (que también depende de la profundidad de la termoclina) a su vez promueve la pesca de especies como la anchoveta que se ve particularmente beneficiada por estas condiciones y representa la pesquería más importante de nuestro litoral (Pennington *et al.*, 2006; Chavez *et al.*, 2008).

Si bien el transporte a la superficie de aguas profundas (*upwelling*) sucede a lo largo de todo el año este alcanza niveles máximos durante los meses de junio hasta noviembre debido a la intensificación de los vientos alisios del sudeste que generan

mayor mezcla o movimiento del cuerpo de agua. Es la CSPCh la que nutre el ecosistema de surgencias peruano, ya que transporta a las aguas subóxicas, pero ricas en nutrientes (Tarazona y Amtz, 2001).

En el norte del Perú las condiciones atmosféricas se ven principalmente influenciada por el movimiento de la Zona de Convergencia Intertropical que ocasiona precipitaciones en verano alterando la salinidad del mar. Específicamente en la localidad de Paita el afloramiento presenta una mayor estacionalidad, al ser considerablemente más débil en primavera/verano y más intenso durante los meses de mayo y setiembre (Zuta *et al.* 1978). Chicama, por otro lado, al encontrarse a los 7.82°S se ve más influenciada por la inversión térmica que crea esa cobertura nubosa característica que abarca gran parte de nuestro litoral. Las escasas precipitaciones en la zona sur del mar peruano son causa de la mayor estabilidad térmica ocasionada por el cúmulo de nubes y la influencia del Anticiclón del Pacífico Sur que a su vez rige sobre los vientos que impulsan el afloramiento (Dewitte *et al.*, 2011).

e) Temperatura y salinidad

La temperatura y la variabilidad en nuestro litoral se ve influenciada por el frente generado entre las aguas de surgencia y las aguas oceánicas. Dicho frente se intensifica en verano debido a que las aguas cálidas y con mayor salinidad ejercen mayor presión sobre la costa. Las temperaturas fuera de la plataforma durante el verano pueden alcanzar una variación de hasta 4°C entre los 100 a 200 kilómetros fuera de la costa alcanzando temperaturas mayores a 21°C y manteniéndose las

temperaturas de entre 19° y 18° en los puntos permanentes de surgencia como Pisco (14°S) y San Juan (16°S). La variación estacional de la temperatura también influye sobre la disponibilidad de recursos marinos. El calentamiento predomina de octubre a febrero (primavera-verano) y el enfriamiento de abril a agosto (otoño-invierno). (Morón y Tenorio, 2011). Durante un invierno normal la isoterma de 20° se aleja varios kilómetros de la costa y esta llega a alcanzar temperaturas de hasta 16°C o menores (Grados *et al.*, 2018). En el norte, la temperatura del agua de afloramiento de Paita varía entre 16 y 22 °C durante el año, con la máxima en febrero - marzo y la mínima en agosto y octubre (Calienes, 2014).

El frente Ecuatorial se define como el encuentro de las Aguas Tropicales Superficiales (ATS) y las transportadas por la corriente de Humboldt (Wyrтки, 1965). Al encontrarse dos cuerpos de agua con condiciones distintas crean un gradiente temperatura y salinidad. El gradiente horizontal térmico puede variar entre los 22°-24°C en verano (marzo) a 17°-23° en invierno/otoño (setiembre) con el incremento del afloramiento de aguas frías. Este frente también se desplaza estacionalmente hacia el sur en los meses de verano y hacia el norte durante los meses fríos y sufre un desplazamiento extraño hasta los 6°S durante eventos El Niño (Zuta y Guillén, 1970). La tridimensionalidad del medio otorga no solo variabilidad horizontal en los gradientes de temperatura del mar sino también una variabilidad vertical conforme incrementa la temperatura y la profundidad. Se reconocen fácilmente dos secciones en la columna de agua: la capa superficial o de mezcla y la capa subsuperficial, estas se encuentran separadas por la termoclina que concentra la mayor variación de temperaturas. El movimiento de la termoclina es estacional y también se ve afectado por las anomalías que ocurren durante el ENOS.

La cantidad total de sales disueltas en el mar se define como salinidad, el valor promedio del agua de mar es de 35 ups. Este puede disminuir con el incremento de precipitaciones o entrada de ríos e incrementar con la evaporación. En nuestro litoral los cambios en los valores de salinidad se rigen por factores como: la circulación superficial que mezcla cuerpos de agua con distintas salinidades, procesos de mezcla vertical, turbulencia y convección (Calienes, 2014). En la mayor parte del litoral (300 km fuera de la costa) la salinidad también se homogeniza teniendo valores de 35.1-35.2 durante el invierno mientras que en verano presenta un gradiente más marcado variando entre 34.9 en la costa a 35.2 saliendo 100-200 km de la costa. Las aguas de afloramiento tienen generalmente salinidades menores a 35 ups y temperatura menores a 19°C. La razón por la cual el gradiente de salinidades y temperaturas es menor en invierno es por la mayor mezcla horizontal y vertical que homogeniza las condiciones del agua debido a los fuertes vientos. Los cambios estacionales más marcados se presentan en el norte de nuestro litoral y en la capa superficial de los primeros 50 m (Zuta y Guillén, 1970; Grados *et al.*, 2018).

f) Variabilidad ENOS

El Niño Oscilación del Sur (ENOS), o ENSO por sus siglas en inglés, se define como la variabilidad generada por los cambios en la circulación atmosférica localizada en el Pacífico Ecuatorial Tropical. Se caracteriza principalmente por anomalías en la temperatura del mar y llega a desencadenar cambios en el clima a escala global. Su temporalidad es usualmente interanual, con algunas excepciones

(2 a 7 años), y la intensidad de cada "pulso" ya sea cálido (Niño) o frío (Niña) también puede variar abarcando desde Niños "intensos" como el ocurrido en 1997-98 hasta moderados o leves (Wang *et al.*, 2016) como el ocurrido en el presente estudio entre los años 2018-2019.

A gran escala se caracteriza por:

- Un calentamiento anormal en la temperatura del mar que usualmente comienza desde los 180°W y abre su paso hasta las costas de América del Sur
- Cambios en la distribución de las lluvias tropicales desde el Océano Índico oriental hasta el Atlántico tropical
- Cambios en la presión del nivel del mar en los trópicos globales (fase de índice bajo de la Oscilación del Sur)
- Cambios en la circulación atmosférica a gran escala en las zonas tropicales de ambos hemisferios

Gracias a proyectos de monitoreo a gran escala como el TOGA (*Tropical Ocean-Global Atmosphere*) se ha podido obtener mucha más información sobre la variabilidad ENOS. Como objetivos se plantearon el estudio de los diferentes tipos de eventos ENOS, la variabilidad ocasionada a pequeña escala y a gran escala como posible escenario ante el calentamiento global. Asimismo, recientes investigaciones permitieron clasificar los eventos El Niño de acuerdo con la distribución espacial de las anomalías (Takahashi *et al.*, 2011, 2014; ENFEN, 2012). Es así que se determinó un patrón de anomalías de la TSM localizadas en el Pacífico ecuatorial central, mientras que en los eventos tradicionales o canónicos estas anomalías

alcanzan su punto máximo en el Pacífico ecuatorial oriental (Ashok, *et al.*, 2007; Amaya y Foltz, 2014). Al primer tipo se le denominó como Niño Modoki, también llamado Pseudo-El Niño, El Niño Central y El Niño “*Warm Pool*” (Ashok y Yamagata, 2009)

Con toda la información disponible gracias a años de estudio la oscilación ENOS sigue siendo materia constante de investigación debido a la variedad de impactos que desencadena. Desde pérdidas económicas por inundaciones hasta efectos perjudiciales sobre las comunidades marinas como la migración, reducción del ecosistema e inclusive la mortalidad de algunas especies que no pueden escapar dichas condiciones. El estudio de eventos ENOS del pasado y de las fluctuaciones asociadas a estos es de suma importancia para la predicción de escenarios futuros, utilizando modelos climáticos. Los FP, al formar parte de las comunidades marinas a nivel cosmopolita, han demostrado una respuesta a nivel comunitario, lo que ha sido observado en muestras de sedimento (Metcalf *et al.*, 2019).

En la costa peruana ocurren anomalías tanto de temperatura (+- 3-4°C) como de salinidad (+-0.1-0.2), estas tienen un impacto sobre la columna de agua hasta los 100-200 metros de profundidad aproximadamente. A 100 km de la costa se observa una profundización de la termoclina hasta los 60 m y en periodos fríos la somerización de esta en unos 25 m (Grados *et al.*, 2018). Además, los vientos que favorecen la surgencia de aguas profundas incrementan su intensidad durante los eventos cálidos de El Niño como se ha registrado desde los años 60 (Bakun *et al.*, 2010). Todas estas condiciones particulares crean un ambiente específico que puede verse reflejado en las comunidades de FP, así como también en la geoquímica de sus testas.

2.3. Planteamiento del problema

La intrusión estacional de aguas cálidas en el norte del Perú (Aguas Ecuatoriales Superficiales y Aguas Tropicales Superficiales, Fig.1) influye directamente sobre las comunidades marinas que se encuentran en constante renovación (Ji *et al.*, 2010), compuestas principalmente por el fitoplancton y zooplancton, base de la mayoría de redes tróficas (Bakun, 1996, 1998; Bakun y Weeks, 2008). Las anomalías en la temperatura y salinidad del mar, causadas por eventos como El Niño y La Niña, tienen una influencia directa sobre los ecosistemas marinos ocasionando cambios en la composición y distribución de las especies (Gajardo *et al.*, 2013).

Al igual que con otros grupos del plancton (e.g. diatomeas; Smayda y Trainer, 2010, Romero y Armand, 2014, Doering *et al.*, 2016) los cambios en las comunidades de FP en el norte del Perú estarían asociados al movimiento de las masas de agua, así como a la alternancia de periodos de mezcla o afloramiento y mayor estratificación (Gajardo *et al.*, 2013, Fig. 2; Mann y Lazier, 2015). Las comunidades de FP responden fielmente a los cambios oceanográficos en una escala temporal estacional/interanual (Thunell y Honjo, 1987).

La ZMO limita la distribución vertical de las comunidades marinas y, de igual manera, tiene un impacto directo en los procesos biogeoquímicos en especial sobre el ciclo del carbono y nitrógeno (Friederich *et al.*, 2008). En el mar peruano la ZMO es intensa (0.01 mL/L de oxígeno disuelto en su núcleo), de distribución somera y altamente variable (Stramma *et al.*, 2010; Bettencourt *et al.*, 2015).

Asimismo, el sistema de afloramiento otorga un pH relativamente bajo (~8.1) a las aguas superficiales debido al transporte de aguas profundas ricas en nutrientes y escasas en oxígeno disuelto a la superficie (Waldbusser y Salisbury 2014; Graco *et al.*, 2017). Estas condiciones podrían representar un factor en contra para el desarrollo de las testas de los FP siendo la principal consecuencia la disolución del carbonato de calcio (Kuroyanagi *et al.*, 2013).

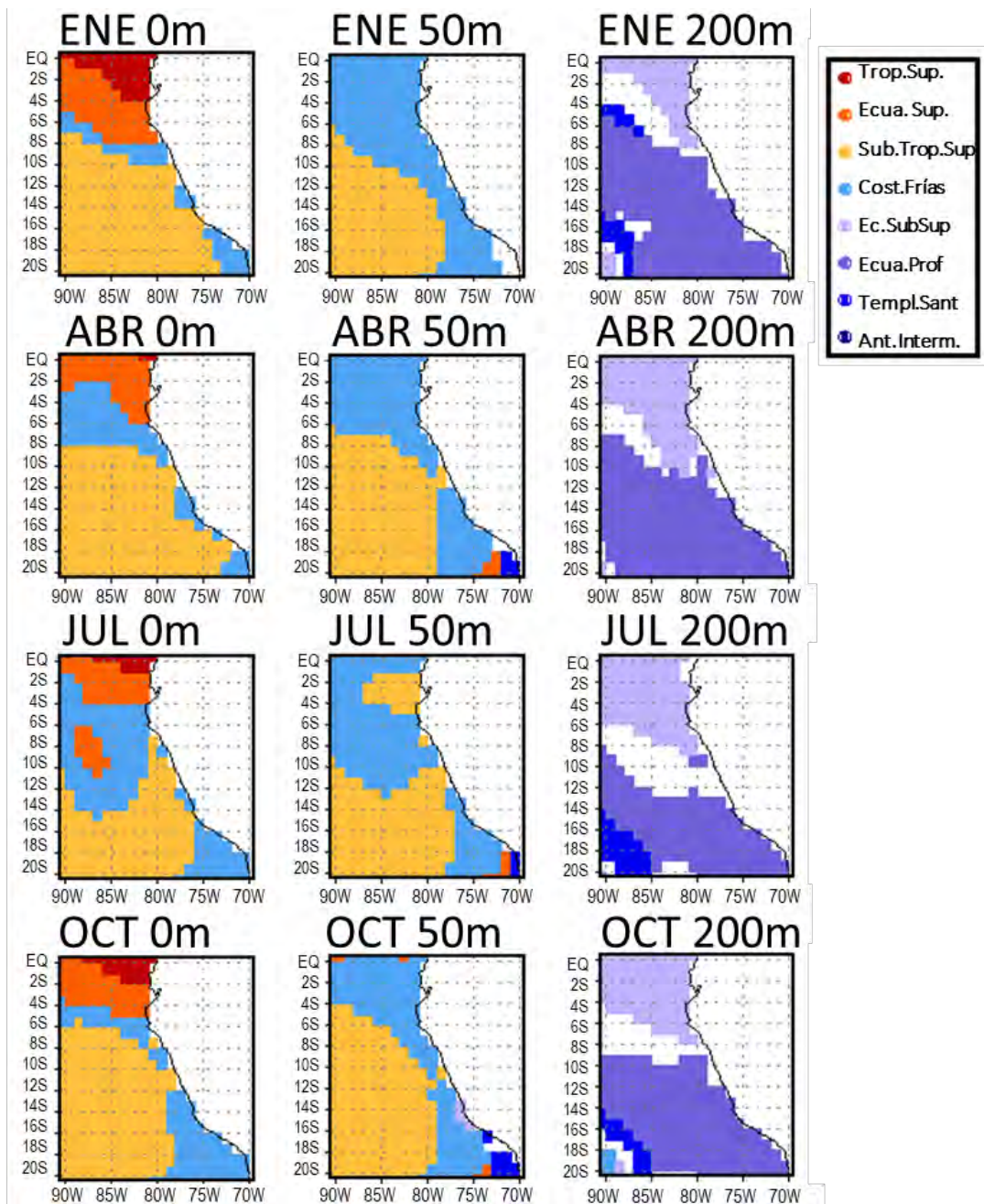


Figura 4. Desplazamiento estacional de las masas de agua presentes frente al litoral a diferentes profundidades (www.imarpe.gob.pe)

Como se ha descrito anteriormente, la investigación previa de FP en Perú es limitada, se restringe al análisis de testas en muestras o testigos de sedimento (e.g. Ibaraki, 1990) o muestreos exploratorios de toda la comunidad planctónica (e.g. Thiede, 1983). No existen muestreos que asocien las variables oceanográficas con la composición, distribución o características de calcificación de la biota de FP en esta región. Los trabajos cercanos a la zona se sitúan en Ecuador (Luzuriaga, 2014) y Chile (Coloma *et al.*, 2005; Gajardo *et al.*, 2012, 2013). IMARPE realiza muestreos de zooplancton vivo en aguas superficiales donde se registran FP, sin embargo, la identificación de especies no es llevada a cabo.

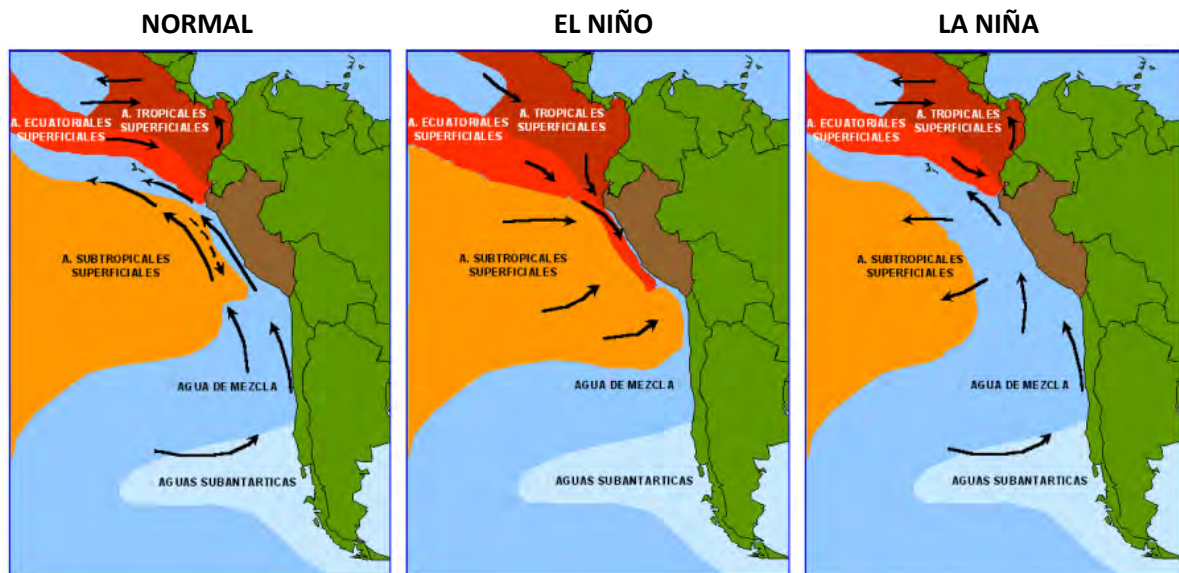


Figura 5. Movimiento de masas de agua superficiales durante eventos fríos La Niña y cálidos El Niño en la oscilación ENOS. (IMARPE, 2010)

En consecuencia, la pregunta central de esta investigación es la siguiente:

¿De qué manera las variaciones en los parámetros oceanográficos de las distintas masas de agua frente al norte del Perú generan alteraciones en la estructura comunitaria (diversidad, abundancia y distribución) y en la calcificación de los foraminíferos planctónicos?

El estudio de la estacionalidad de las comunidades de FP vivos en distintos puntos de la costa peruana nos ayudará a descifrar la dinámica de sus poblaciones y si alguna especie o conjunto de especies pueden ser asociadas o no a una masa de agua en específico, a condiciones de afloramiento (bajo oxígeno y pH), condiciones frías o cálidas. Esto nos ayudará a comprender de mejor manera la variabilidad del mar peruano a través del tiempo, sirviendo también como una herramienta de calibración para indicadores paleoceanográficos. Lograremos comprender y explicar la discontinuidad de los registros bioestratigráficos e incluso tal vez la ausencia de FP en sedimento en algunas zonas de afloramiento como Pisco y Callao (Morales *et al.*, 2007).

2.4. Justificación del estudio

Los foraminíferos planctónicos tienen un gran historial como indicadores paleoceanográficos debido a su alta sensibilidad, distribución cosmopolita y record fósil extenso. La testa de calcita es una estructura con gran capacidad de almacenaje de información, como por ejemplo temperatura y salinidad del agua de mar, y a pesar de las condiciones adversas propias de los fondos marinos (alta disolución) logra conservarse a través de miles de años (Boltovskoy, 2014; Schiebel y Hemleben, 2017).

La relación de los FP con los cambios hidrográficos locales hace que sean utilizados para la reconstrucción de la distribución y movimiento de masas de agua a través del tiempo al ser registrados indirectamente en composiciones faunales, así como en la presencia/ausencia de taxones específicos. La variación del tamaño de la testa,

peso de la testa, tasa de acumulación de cada especie o conjunto de especies, dirección de enrollamiento, porosidad y señal de isótopos estables son tomados como indicadores de las distintas variables previamente mencionadas (Peeters *et al.*, 1999; Schiebel *et al.*, 2001).

El flujo de testas de la mayoría de especies está asociado a condiciones cálidas o frías como también picos de producción primaria (Schiebel y Hemleben, 2005). El estudio la estacionalidad y distribución de individuos en un área de afloramiento activo es clave para anticipar qué especies podrían ser o no vulnerables a futuros cambios en la intensidad del afloramiento y la acidificación de los océanos. Las especies que han sido asociadas a estas condiciones podrían presentar una mayor resistencia a una baja en el pH ocasionada por el incremento del CO₂ atmosférico. Registros de disminución en la calcificación de las testas de *G. ruber* en un 30% en el mar Arábico desde la época pre-industrial han sido reportados por de Moel *et al.* (2009).

El estudio y determinación de la variación estacional y distribución de las comunidades de FP podrá ser utilizado como herramienta de calibración para estudios paleoceanográficos en el fondo marino peruano y poder de esta manera responder por qué el registro de testas foraminíferos planctónicos sufre alteraciones o se encuentra ausente. Por otro lado, la información asociada a la intensidad y extensión de las zonas de afloramiento con bajos niveles de oxígeno disuelto y pH podrá ser estudiada a través de los FP que toleren estas condiciones, así como también el ingreso de cuerpos de agua cálidos en el norte. Se sabe que especies como *Globigerina bulloides* pueden ayudar a inferir la intensidad del afloramiento según su frecuencia de ocurrencia, así como también en su composición isotópica

(Divakar, 1990; Peeters *et al.*, 2002). Una interpretación más precisa y confiable de la información ecológica proporcionada por el registro fósil solo se logrará con el conocimiento detallado del comportamiento de las especies en la columna de agua y su relación con los factores ambientales.

Este estudio logró recopilar la mayor cantidad de información oceanográfica de la zona norte del mar peruano a lo largo de un periodo aproximado de un año para poder así realizar el análisis ecológico en relación a los taxones encontrados y su respuesta ante la entrada de aguas cálidas y a la presencia de la ZMO. El principal aporte del desarrollo de la ecología de las especies de FP en dichas condiciones permitirá comprender la variabilidad del mar peruano a una mayor escala posteriormente en la interpretación de muestras y testigos de sedimento haciendo uso de los FP como indicadores.

2.5. Hipótesis

La variabilidad temporal de las masas de agua del norte del mar peruano ocasiona cambios en la comunidad de foraminíferos planctónicos, en términos de estructura comunitaria (diversidad, abundancia, distribución) y aspectos morfométricos de las especies dominantes.

2.6. Objetivos

2.6.1. Objetivo General

Determinar especies de foraminíferos planctónicos como indicadoras de masas de agua evaluando la variabilidad temporal de la comunidad y aspectos morfométricos en respuesta a condiciones oceanográficas del mar superficial.

2.6.2. Objetivos Específicos

- Analizar la variación de parámetros oceanográficos en la columna de agua para caracterizar la variabilidad del hábitat de los FP.
- Caracterizar la distribución espacial y vertical de las principales especies de FP en el norte del mar peruano mediante muestreos de transectas perpendiculares a la costa y por estratos de profundidad.
- Determinar la variación temporal, a una escala bimestral, de la comunidad total y de las especies importantes de FP mediante muestreos durante un año para observar los cambios a escala intra-anual.
- Detectar la influencia de los parámetros oceanográficos sobre la calcificación de las testas mediante el cálculo de índices morfométricos a lo largo del periodo de muestreo en ambas localidades.

3. METODOLOGÍA

3.1. Área de estudio

El mar peruano se caracteriza por tres factores principales: la corriente de Humboldt de aguas frías proveniente del sur, el afloramiento de aguas de profundidad ricas en nutrientes en ciertas zonas de la costa (entre estas Callao, Pisco y Chimbote) y una

ZMO extensa y bastante somera desde los 6°S coincidiendo en las zonas de afloramiento. La interacción de dichos factores otorga al mar peruano temperaturas frías y una alta productividad lo que se evidencia en los grandes desembarques pesqueros (Zuta y Guillén, 1970; Tarazona y Arntz, 2001).

El área de estudio inicialmente comprendió tres localidades: Paita (LAT 5.07°S), Chicama (LAT 7.82°S) y Callao (LAT 12.038°S). Sin embargo, por motivos que se detallan en la sección de resultados, se decidió proceder con las dos estaciones más cercanas al Ecuador, es decir Paita y Chicama. La zona norte evidencia cambios drásticos en la distribución de las masas de agua, principalmente la intrusión de las Aguas Ecuatoriales Superficiales que se movilizan hacia el sur en verano (Figura 4). Se caracteriza por poseer un afloramiento moderado, una plataforma continental más extensa y una ZMO más profunda (en promedio a 100 m de profundidad). Asimismo, es la más afectada por la intrusión de masas de agua cálidas durante El Niño, como se observa en la Figura 5 con el desplazamiento de las Aguas Tropicales Superficiales, caracterizadas por su baja salinidad y alta temperatura, hasta los 8°S durante eventos extremos (Flores *et al.*, 2013). Ambas localidades muestreadas son monitoreadas desde el año 2014 por IMARPE (Instituto del Mar del Perú) a través de los cruceros PpR (Presupuesto por Resultados). Estrategia de gestión pública que tiene como objetivo la reducción de la vulnerabilidad y atención de emergencias, mediante estudios para la estimación de riesgo de desastres, generación de información y monitoreo del fenómeno El Niño. Dentro del marco de la Comisión Multisectorial encargada del Estudio Nacional del Fenómeno El Niño (ENFEN).

En el mapa de la Figura 6 se observan todos los puntos fijos en los que se realiza el monitoreo permanente y que permiten observar la variabilidad de las condiciones oceanográficas en la zona costera y en la columna de agua, así como su dinámica. Las muestras utilizadas en esta tesis fueron obtenidas gracias a la realización de secciones bio-oceanográficas mensuales hasta las 100 millas náuticas de la costa frente a Paita y Chicama. Dichas secciones perpendiculares a la línea de costa están compuestas por siete (07) estaciones a distancias entre 5 y 100 mn de la costa. Los muestreos consideran la obtención de registros continuos de temperatura, salinidad y oxígeno hasta los 500 m de profundidad con el equipo perfilador CTDO (Conductividad, Temperatura, Profundidad (*Depth*) y Oxígeno). Se seleccionaron las 3 estaciones presentadas en el mapa a continuación:

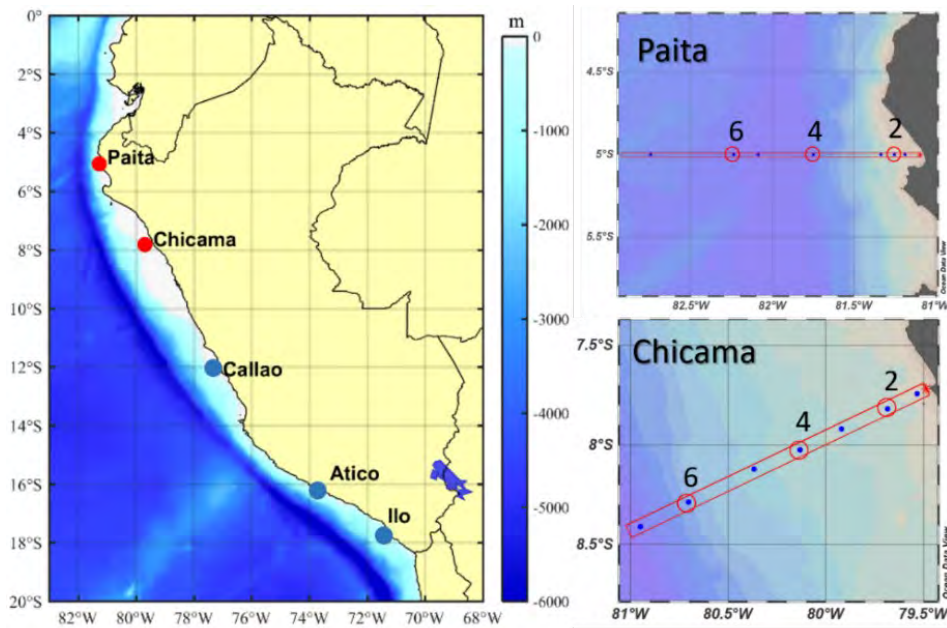


Figura 6. Izq. Mapa que indica los 5 puntos fijos del monitoreo de estaciones costeras durante los cruceros PpR, (IMARPE) resaltando las localidades trabajadas. Der. Localización de transectas de Paita (arriba) y Chicama (abajo) estaciones trabajadas resaltadas en círculos.

3.2. Operacionalización de variables

Tabla 2. Variables independientes y dependientes utilizadas en el estudio con sus respectivas unidades.

VARIABLES DEPENDIENTES	VARIABLES INDEPENDIENTES
Densidad por intervalo de muestreo (ind/m ³)	Temperatura del agua de mar (°C) a 10 y 150 m de profundidad
Densidad por estación (ind/m ²)	Salinidad (ups)
ALD – <i>Average Living Depth</i> (m)	Oxígeno Disuelto (mL/L)
Índice de Shannon-Wiener	Profundidad de la Termoclina (m)
Riqueza de especies	Oxígeno disuelto a 10 m y 150 m de profundidad
Diámetro máximo de la testa (µm)	
Área de la testa desde vista umbilical (µm)	
MBW – <i>Measurement Based Weight</i> (µg)	

3.3. Muestreo

Se recolectaron muestras durante el año 2018 a partir del mes de febrero en Chicama (muestreo piloto) y marzo en Paita. Se procuró realizar el muestreo cada dos meses, sin embargo, por cuestiones logísticas ocurrieron excepciones, el cronograma de muestreo que se mantuvo es el de la Tabla 3. Debido a El Niño del verano 2018-2019 se decidió continuar con el muestreo hasta el mes de junio del 2019 para lograr observar el efecto que este evento ocasionó en la comunidad de FP.

Tabla 3. Línea de tiempo de los muestreos realizados para ambas localidades.

	2018												2019					
Mes	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6	
Paita		x			x		x		x				x		x		x	
Chicama	x			x	x		x		x				x		x		x	

3.3.1. Variables oceanográficas

Se realizaron perfiles hidrográficos utilizando un CTDO en cada estación con el objetivo de coleccionar datos de temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, y fluorescencia mediante sensores de medición. El CTDO realiza lecturas por cada metro de profundidad hasta alcanzar el máximo posible dependiendo la profundidad de cada estación. Utilizando el software Ocean Data View versión 5.1.5. se procesaron los datos proporcionados por el CTDO y se obtuvo los perfiles completos de toda la línea fija en ambas localidades y para cada muestreo realizado. Con estos datos se llevaron a cabo los análisis correspondientes de la determinación de la termoclina en la profundidad donde se encontró la mayor variación de temperatura, lo mismo con la concentración de oxígeno disuelto. Todos los perfiles fueron de la mano con las muestras de plancton recolectadas de las cuales se extrajeron todas las especies identificables de FP. Con el objetivo de observar las variaciones entre la superficie y el fondo de la columna muestreada se tomaron como parámetros de superficie la temperatura, salinidad y oxígeno a los 10 metros de profundidad (T10, SAL10, OD10) y lo mismo para los 150 metros de profundidad (TLIM, SLIM, ODLIM). Para el parámetro de clorofila-a se tomó el conglomerado de datos de la columna, esto con el objetivo de relacionar las variables oceanográficas con el comportamiento de las especies registradas.

Adicionalmente se recopilaron los datos de anomalías en la temperatura superficial de las estaciones costeras fijas de IMARPE desde el año 2015 hasta el 2020 a lo largo del litoral peruano ($2^{\circ}\text{S} - 15^{\circ}\text{S}$) (www.imarpe.gob.pe). Con ellos se realizó un diagrama Hovmöller que denote los cambios de esta variable en una escala

temporal mucho más amplia. Esto nos permitió situar ambas localidades dentro de la línea del tiempo y poder comparar el periodo cálido El Niño 2018-2019 con otros de mayor intensidad ocurridos previamente.

3.3.2. Colecta de muestras de plancton

Se realizó el muestreo de la comunidad de foraminíferos planctónicos a través de una colecta general de plancton marino. Se llevaron a cabo a través de transectos perpendiculares a la costa localizados en el norte (Paita y Chicama) del litoral peruano (Tabla 4, Figura 6). En cada localidad se trabajó sólo con las estaciones 2, 4 y 6 que representaron: la zona costera (2), la transición entre la plataforma y mar abierto (4) y mar abierto (6). En cada punto de muestreo perteneciente a un transecto se trabajó con los primeros 150 metros de la columna de agua (excepto en la estación 2 que fue la menos profunda en ambas localidades y donde se llegó hasta los 50 metros en Paita y 75 metros en Chicama) dentro y fuera de la plataforma continental.

La columna de agua fue muestreada en 4 intervalos de profundidad mediante arrastre vertical de una red Baby Bongo acompañada con un mensajero que facilitaba el cierre de la red una vez completado el intervalo. Las dos mallas de la red baby bongo eran de distintas aperturas de 100 y 63 micrómetros. La recolección se realizaba desde el nivel más profundo al más superficial (Tabla 4 y Figura 7).

Tabla 4. Modelo de muestreo vertical donde se indican las coordenadas de las estaciones trabajadas, profundidad máxima, intervalos de muestreo y tipo de crucero.

ESTACIÓN	Paíta			Chicama		
	2	4	6	2	4	6
Latitud	5°0.012'	5°0.086'	4°59.936'	7°49.151'	8°1.65'	8°17.081'
Longitud	81°15.534'	81°44.71'	82°25.522'	79°41.491'	80°8.546'	80°41.393'
Profundidad (m)	100	200	>1000	100	200	>1000
Intervalos (m)	0-25	0-25	0-25	0-25	0-25	0-25
	25-50	25-50	25-50	25-50	25-50	25-50
		50-100	50-100	50-75	50-100	50-100
		100-150	100-150			100-150
Cruceros	PpR			PpR		

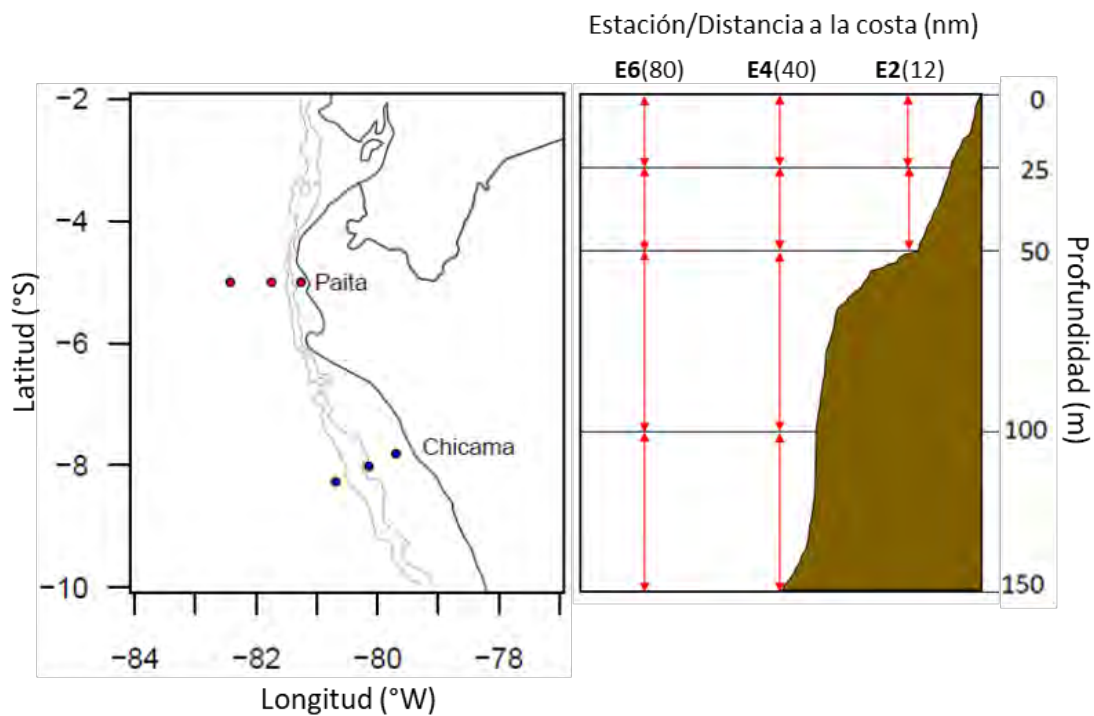


Figura 7. Izq: Mapa con las estaciones trabajadas por transecto. Der: Muestreo vertical por intervalos según la estación y la distancia a la costa, las flechas rojas indican la amplitud de cada intervalo.

El volumen de agua y velocidad de muestreo de la red fue calculado con un flujómetro adherido a la malla de 63 μm , debido a la mayor resistencia que esta malla ejerce al agua. Una vez recuperada la red, lo retenido en cada malla se

traspasó a frascos de plástico de 500 mL que se fijaron con formol al 4% súper saturado con Borato de Sodio - Bórax (sustancia amortiguadora para evitar la disolución del carbonato de calcio).

3.4. Procesamiento de muestras en laboratorio

Una vez en el laboratorio, se lavaron las muestras con agua removiendo todo el formol tamponado y se reemplazó con alcohol al 70% para conservar la muestra hasta que llegara el momento de análisis. El pH del alcohol es neutro y por ende menos corrosivo lo que ayuda a la preservación de las testas y a prevenir su disolución. Posteriormente se tamizó con mallas de apertura de 150 μm y 63 μm para separar los organismos de mayor tamaño. Se realizó este procedimiento con ambas muestras obtenidas por intervalo de la red baby bongo (100 μm y 63 μm).

Se llevó a cabo el *picking* o triaje de individuos con ayuda de pinceles finos Nro. 000, jeringas modificadas y pipetas pasteur bajo a un aumento de 4x en el estereoscopio Zeiss Stemi 508 (Figura 8). Finalmente se identificaron las especies encontradas con la ayuda de claves de identificación y asesoramiento de profesores, especialistas y colegas del laboratorio de Ciencias del Mar de la UPCH y del laboratorio de Bentos Marino en IMARPE. La identificación se realizó primero con los individuos de mayor tamaño (fracción >100 μm) al ser estos mucho más fáciles de identificar ya que al alcanzar la adultez adquieren una forma característica de la especie, lo cual no sucede con los juveniles que tomaron mayor tiempo de identificación.

Se hizo la distinción de individuos vivos mediante la observación del protoplasma y se descartaron las testas vacías ya que forman parte del flujo de testas hacia el fondo mas no de la comunidad viva de FP. Es por ello que no se realizó la tinción de los organismos con rosa de Bengala (característica para estudios de foraminíferos bentónicos) al no considerarse necesario. Posteriormente, se midieron y pesaron las testas de dos especies de FP (*Globigerina bulloides* y *Neogloboquadrina dutertrei*) para analizar la relación de estas características morfológicas con la variación de temperatura y otras variables oceanográficas que tendrían un efecto directo sobre la calcificación.

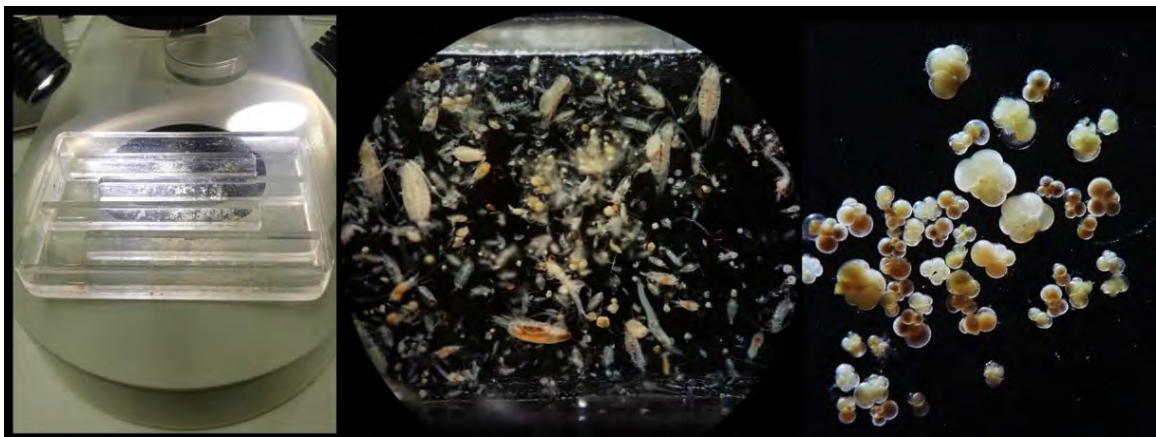


Figura 8. Proceso de selección de individuos. Comenzando con la observación de la muestra desde la placa Bogorov y posterior separación del zooplancton (*picking*).

3.5. Selección de fracción adulta (>100 μm)

El muestreo se realizó con ambas redes (100 μm y 63 μm) y ambas redes fueron trabajadas por igual al momento del procesamiento, *picking* de individuos y posterior identificación de especies en el laboratorio. Sin embargo, para los principales análisis y pruebas estadísticas solo se consideraron las densidades la red de mayor apertura de malla (100 μm). Se considera dicha fracción como individuos

adultos desarrollados, los cuales se pueden identificar correctamente. Esta decisión fue tomada siguiendo el ejemplo de la mayoría de literatura consultada y en base al análisis de rarefacción realizado (Figura 17).

3.6. Datos y análisis

3.6.1. Indicadores de diversidad

La biodiversidad específica fue evaluada mediante el índice de Shannon-Wiener (Shannon 1948; Shannon y Weaver, 1963). Asimismo, se evaluó la riqueza de especies mediante el índice de Simpson. La equitatividad (Índice de Pielou) se calculó también como parte del análisis estadístico comunitario.

3.6.2. Determinación de densidades y Profundidad Promedio del Hábitat *Average Living Depth* (ALD)

Se contabilizó la totalidad de individuos por muestra, registrándose las abundancias y densidades en términos de número de individuos por metro cúbico (ind/m^3). Se calculó la profundidad promedio del hábitat (ALD) y dispersión vertical (VD) para especies con al menos 10 individuos por muestra con el objetivo de analizar la distribución vertical. El ALD es calculado como el promedio de las profundidades de muestreo ponderadas por la concentración de abundancia a estas profundidades en individuos por metro cúbico (Figura 9). La dispersión vertical se calcula como la distancia media de la población respecto al ALD (Rebotim *et al.*, 2017).

La existencia de secciones en la profundidad del hábitat entre las diferentes especies de FP a lo largo de la columna de agua refleja una estructura vertical en el que se creía un ambiente pelágico “homogéneo”. Factores como la intensidad de luz, temperatura del mar, disponibilidad de oxígeno disuelto, concentración de alimento, nutrientes y depredación cambian a medida que incrementa la profundidad creando distintos nichos ecológicos (Rebotim y Hemleben, 2017).

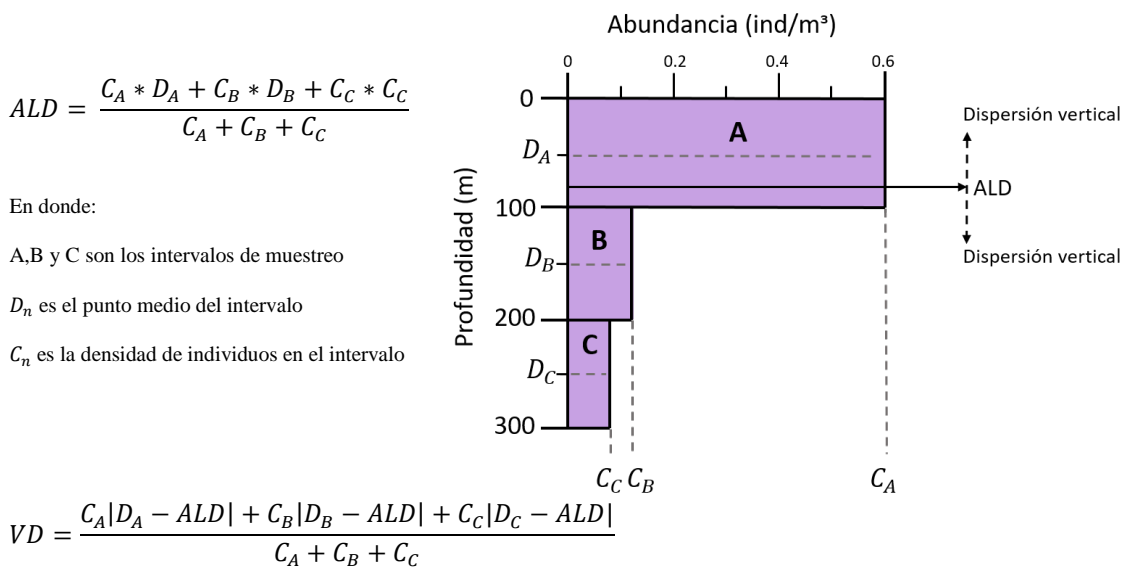


Figura 9. Modelo de muestreo que fracciona columna de agua en intervalos A, B y C. ALD (Average Living Depth) calculado como el punto medio de las profundidades de muestreo (D_A , D_B y D_C) ponderado por la concentración de abundancia a estas profundidades (C_A , C_B y C_C), y dispersión vertical (VD), calculada como la distancia media de la población del ALD (Modificado de: Rebotim et al., 2017).

3.6.3. Peso basado en tamaño /*Measurement Based Weight* (MBW)

El tamaño corporal es una característica central de cualquier organismo y está correlacionada con muchos rasgos fisiológicos, ecológicos y del ciclo de vida. El metabolismo, respiración, ingesta de alimento, relaciones con depredadores,

resistencia a periodos sin alimento y la ontogenia son algunos de los factores relevantes que pueden determinar el tamaño de un individuo (Peeters, 1999).

El Peso Normalizado por Tamaño o SNW (por sus siglas en inglés) de los FP es una aproximación del grosor de la testa y su densidad. Ha sido considerado un paleo-indicador para química del carbono del agua de mar (Lohmann, 1995; Broecker y Clark, 2001). Sin embargo, estudios como los realizados por Beer *et al.* (2010) nos indican que la presencia de carbonatos en el agua de mar no sería el único factor a considerar en el estudio del tamaño de las testas y por lo tanto el uso de estos indicadores debería ser reevaluado. El SNW se puede desarrollar con dos métodos. El SBW (*Sieve based weight*; Broecker y Clark, 2001) o peso basado en un rango de tamaño determinado, normalmente 50 micrómetros, aunque algunos estudios realizan el cálculo con rangos de hasta 100 a 150 μm . Se colecta entre 20 a 30 individuos por muestra y se realiza el pesaje en grupo de la fracción previamente determinada. El MBW (*Measurement based weight*; Barker y Elderfield, 2002) o peso basado en mediciones consiste en normalizar el SBW, o peso de la fracción seleccionada, con el promedio de las mediciones individuales del grupo de FP. La medida utilizada puede ser tanto el máximo diámetro o el área total de la vista umbilical.

El cálculo del Peso Normalizado por Tamaño se realizó para las especies: *G. bulloides* y *N. dutertrei* (especies que alcanzaron en cada muestra como mínimo 20 individuos por especie y con tamaños generalmente mayores a 100 μm , considerados individuos adultos). Se colocó a los foraminíferos en vista umbilical con la apertura hacia arriba y se tomó el máximo diámetro de la testa, así como el área de la misma. Los parámetros de medición fueron obtenidos mediante el uso

del software *Vision Assitant 2019*. Una vez obtenidas las mediciones, se pesó cada grupo de individuos en cápsulas de estaño hechas a mano (previamente pesadas) y se calculó el peso normalizado por área con la siguiente fórmula modificada de Beer *et al.*, (2010):

$$MBW = \text{peso}_m \times \text{parámetro}_m / \text{parámetro}_{mT}$$

Donde:

MBW: Peso/masa normalizada a la longitud máxima.

peso_m : peso promedio de la muestra

parámetro_m : longitud máxima/diámetro de Feret/área (promedio) de la muestra

parámetro_{mT} : longitud máxima/diámetro de Feret (promedio) de todas las muestras

3.7. Análisis Estadísticos

Todos los datos obtenidos fueron analizados con el objetivo de estudiar las relaciones entre los factores ecológicos y la fauna encontrada. Se realizaron análisis multivariados con las matrices de especies de FP y de datos ambientales de ambas localidades para visualizar conjuntos de datos grandes y complejos. En primer lugar, se utilizó un análisis de conglomerado (*cluster*) sobre la matriz de especies de FP más importantes (frecuencia >10% del total de la muestra) lo que produjo un dendograma con asociaciones de especies con mayor afinidad entre sí. Las diferencias/similaridades entre grupos fueron calculadas según el índice de disimilaridad de Bray-Curtis y expresadas como distancias. Estos procedimientos se realizaron utilizando el programa PRIMER 6. Se hicieron correlaciones no

paramétricas de Spearman con los datos de densidad (por especies) y las variables ambientales de profundidad y superficie (Temperatura, Salinidad, Oxígeno) y la sumatoria de la productividad en la columna de agua (Clorofila-a). Se calcularon también índices de diversidad (Pielou, Shanon-Wiener y Simpson) para evaluar a la comunidad de FP según la estación y mes de muestreo. Los análisis previos de procesamiento de bases de datos se realizaron con el programa PAST 3. Se complementó la matriz de correlación con un análisis de correspondencia canónica para evaluar la relación de las especies con los factores ambientales. A partir de un Análisis de Correspondencia Canónica (CCA por sus siglas en inglés) se buscó identificar relaciones entre los FP de mayor importancia y los factores ambientales de superficie y profundidad indicados como vectores cuya importancia se define por su longitud. Este análisis se realizó con el programa RStudio Version 1.1.453.

4. RESULTADOS

En el diagrama Hovmöller de la Figura 10 se graficaron las anomalías de la temperatura superficial a lo largo de gran parte del litoral peruano (3° - 15° S). Se resalta con recuadros la localización de ambas localidades incluidas en este estudio (Paita y Chicama) a lo largo del tiempo (febrero 2018 – junio 2019). El periodo de muestreo abarca un periodo frío y uno cálido que abarcó el evento El Niño 2019 que se consideró de intensidad baja a moderada (ENFEN, 2019a). Los meses de verano-otoño 2018 presentan anomalías negativas, siendo más pronunciada en Chicama alcanzando valores menores a -2°C . Las anomalías positivas o calentamientos fueron ligeramente menores en Paita contrario a lo esperado al encontrarse más cercana al Ecuador.

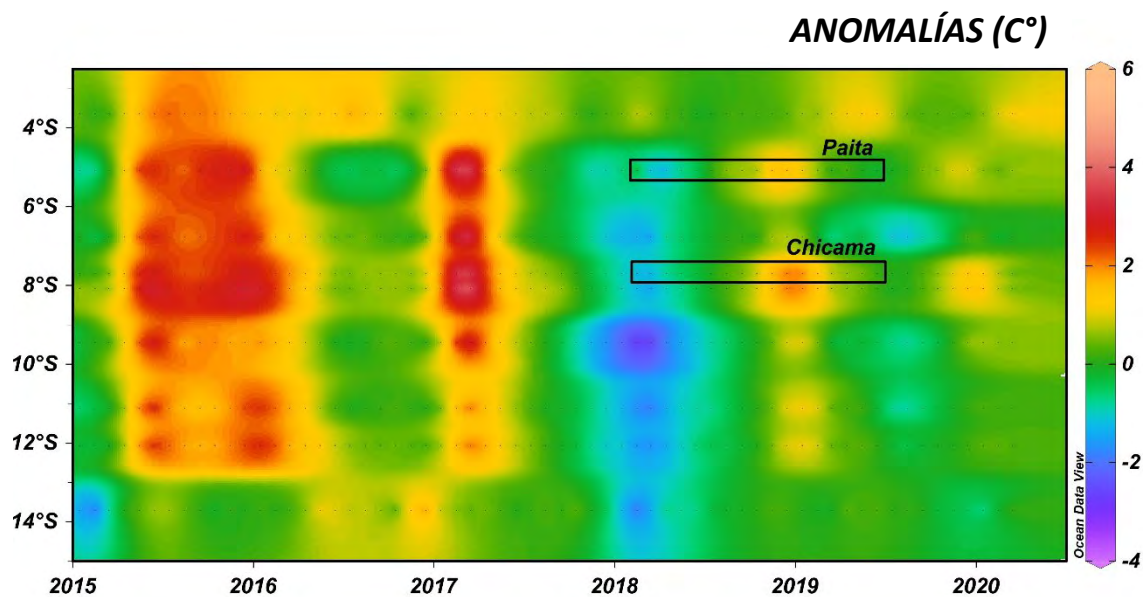


Figura 10. Diagrama Hovmöller de las anomalías en Temperatura Superficial del Mar para la estación 2 a lo largo de las localidades del litoral peruano muestreadas por IMARPE. Fuente: www.imarpe.gob.pe

TEMPERATURA SUPERFICIAL DEL MAR (C°)

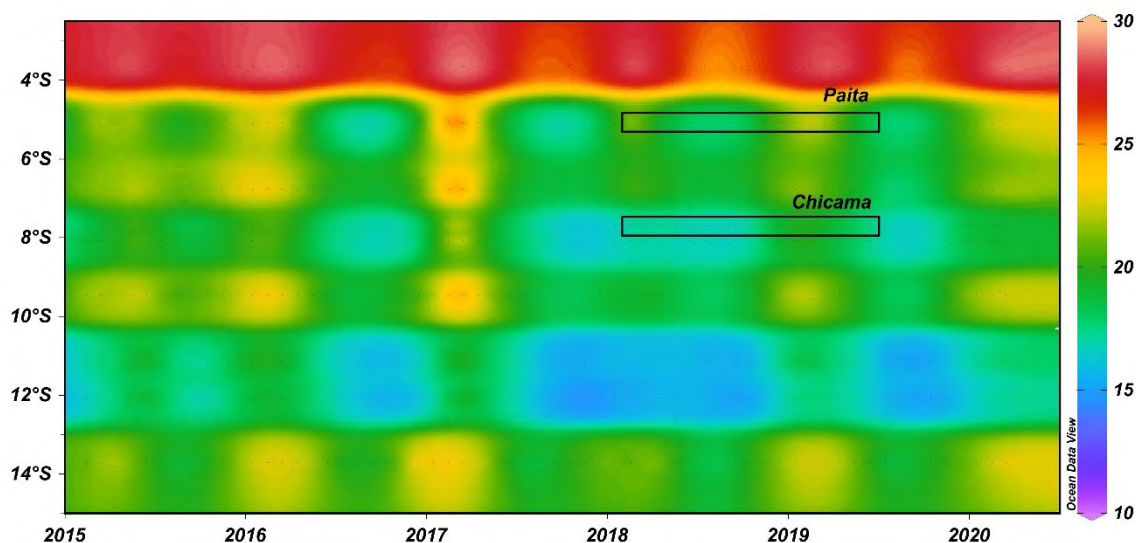


Figura 11. Diagrama Hovmöller de la Temperatura Superficial del Mar para la estación 2 a lo largo de las localidades del litoral peruano muestreadas por IMARPE. Fuente: www.imarpe.gob.pe

Asimismo, las temperaturas superficiales (Figura 11) que se observan a lo largo del litoral peruano demuestran la gran variabilidad al norte de los 5°S. En la localidad de Paita las temperaturas promedio no sobrepasaron los 25°C mientras que Chicama demostró menores temperaturas a lo largo del periodo de estudio. Durante el evento El Niño se observó de manera más clara en las temperaturas de Paita.

4.1. Perfil Oceanográfico: Paita

4.1.1. Temperatura

De manera general la temperatura de la columna de agua en las 3 estaciones trabajadas en Paita varió entre los 14° a 26°C durante los 7 meses de muestreo. Los valores graficados en la Figura 12 toman como temperatura superficial la registrada a 10 metros y la temperatura de fondo la de 150 metros. Se observó mayor variabilidad en la parcela superficial, la capa de mezcla se registró entre los

primeros 50 metros, mientras que a mayor profundidad el ambiente se mostró más homogéneo. Las diferencias de temperatura entre la superficie y el fondo fueron mayores durante El Niño 2019 y de manera más notoria para las estaciones 4 y 6 (Anexo 1, E-F). En la estación 2 el rango no aumentó dramáticamente, pero las temperaturas superficiales y de fondo se elevaron entre 2° a 3° C. La estratificación térmica de la columna de agua fue menos notoria durante los meses fríos como junio (2018 y 2019; Anexo 1 B, G) y agosto (Anexo 1C), variando solo 4°C de fondo a superficie en el mes de agosto 2018 donde se registraron las menores temperaturas. La columna se observó más estratificada durante el evento El Niño en febrero 2019 en los primeros 50 metros de profundidad con una termoclina marcada a los 25 metros aproximadamente. El calentamiento se observó en las estaciones más lejanas a la costa de manera más evidente, a partir de la estación 7 que se encuentra a 100 millas náuticas del litoral (Anexo1E).

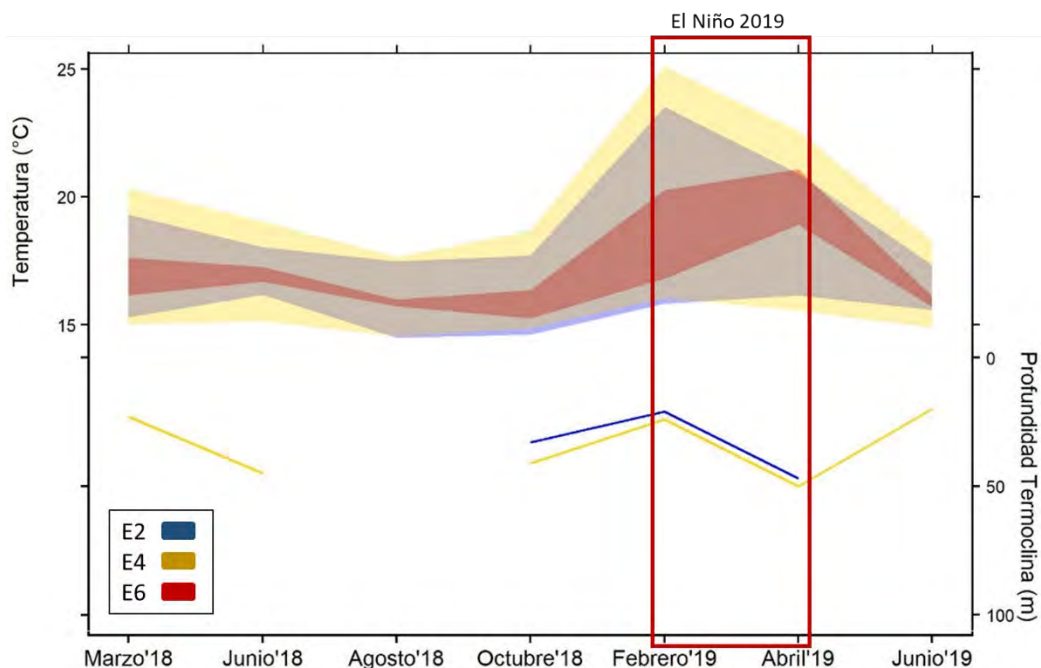


Figura 12. Temperatura superficial a los 10 metros y de fondo a los 150 metros (gráfico superior) y profundidad de la termoclina (gráfico inferior) a lo largo del periodo de muestreo para las 3 estaciones en la localidad de Paíta.

La termoclina, mostró patrones diferentes según la proximidad a la costa (Figura 12 inferior). En la estación 2 no se observó la presencia de una termoclina en casi todo el periodo de muestreo excepto durante febrero 2019, mientras que en la estación 4 se pudo determinar su presencia durante marzo 2018 (Anexo 1A), octubre 2018, febrero y abril 2019 (Anexo 1 D, E, F). En la estación 6, la termoclina se mantuvo entre los primeros 50 metros durante la mayoría del periodo de muestreo. La termoclina se encuentra ausente cuando la columna de agua es homogénea como ocurrió durante los meses de invierno (Anexo 1: B, C, G).

4.1.2. Salinidad

La salinidad en Paita no presentó variaciones significativas con excepción de los meses de verano. En marzo 2018 (Anexo 2A) se presentaron valores bajos de salinidad alcanzando las 34.7 ups en los primeros 20 metros de la estación 6, la estación 4 también se vio afectada por esta disminución en la salinidad. En febrero 2019 (Anexo 2D) la salinidad disminuye hasta 34.8 ups en la superficie de la estación 6, desde los 25 metros a mayor profundidad la salinidad se mantiene constante en 35 ups. En abril (Anexo 2F) la salinidad se vuelve a normalizar en la columna en las 35 ups. En junio, sin embargo, ocurre una anomalía y se incrementa a 35.2 entre las estaciones 4 y 6, punto en el que coincide con un incremento de la temperatura.

4.1.1. Oxígeno disuelto

Los valores de oxígeno disuelto a lo largo del periodo de muestreo varían entre 0.01 a 6 ml/L (Figura 13). Asimismo, los perfiles verticales de concentración de oxígeno disuelto indican que los máximos valores de OD se encuentran entre los primeros 50 metros de la columna de agua (Anexo 3).

En la Figura 13 se graficaron los valores superficiales y de fondo de oxígeno disuelto de las 3 estaciones (10m y 150 m respectivamente) y cada una presentó un comportamiento diferenciado. En la estación 2 las concentraciones de OD de fondo raramente sobrepasaron los 2 ml/L. Durante abril 2019 (posterior al calentamiento El Niño), los valores superficiales casi alcanzaron los 4 ml/L. La estación 4 es la que se vió más influenciada por El Niño con la oxigenación de la capa superior alcanzando valores mayores de 6 ml/L (Anexo 3 E, F).

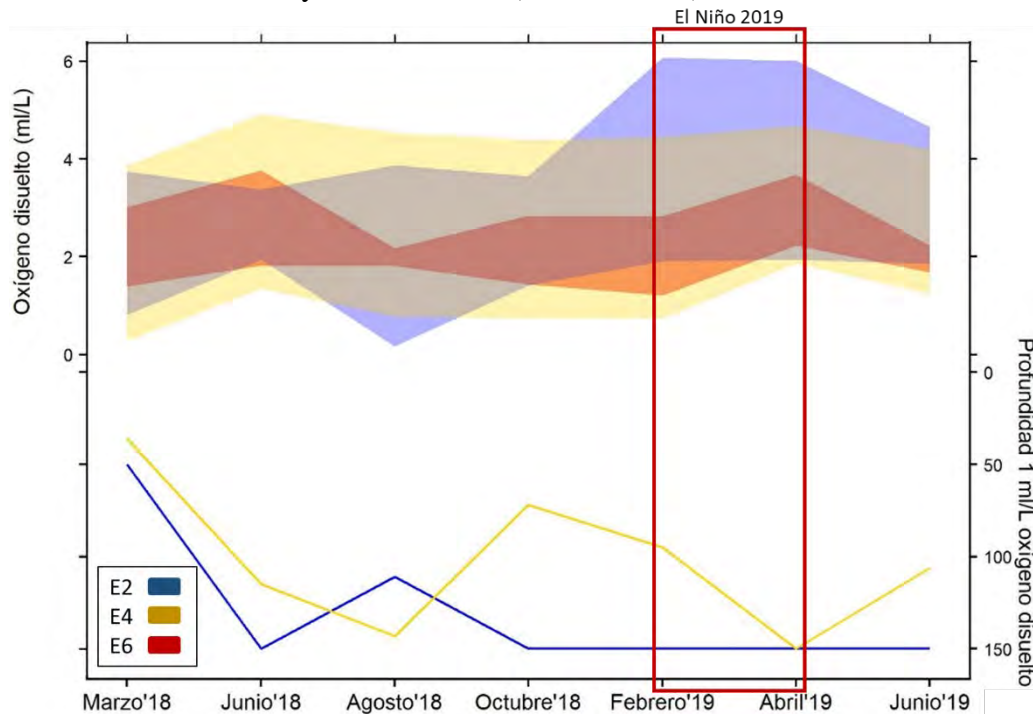


Figura 13. Oxígeno disuelto superficial a los 10 metros y de fondo a los 150 metros (gráfico superior) y profundidad de la iso-oxígena de 1 ml/L (gráfico inferior) a lo largo del periodo de muestreo para las 3 estaciones en Paita.

La estación más estable en cuanto a concentraciones de OD es la estación 6 que incrementa ligeramente sus valores durante junio 2018 y abril 2019 sin sobrepasar los 4 ml/L.

La profundidad de la iso oxígena de 1 ml/L se graficó para las estaciones 4 y 6 ya que en la estación 2 no se llegó a alcanzar valores por debajo de 2 ml/L (Figura. 12B der). Los valores bajos de OD en ambas estaciones se encontraron muy someros durante el marzo 2018 (Anexo 3A) y se profundizaron durante el invierno. En la estación 6 durante octubre ocurrió también la somerización de la iso oxígena de 1 ml/L alcanzando casi los 50 metros. En el Anexo 3 se graficó la iso oxígena de 0.5 ml/L y se tomó para este estudio como el límite superior de la Zona de Mínima de Oxígeno. Si bien es bastante profunda en la gran parte de los meses registrados, o hasta ausente como en junio 2018, se registró a los 50 metros en la estación 6 en marzo 2018 (Anexo 3A) y por encima de los 100 metros en los meses de febrero y abril 2019 (Anexo 3 E, G).

4.1.2. Clorofila-a

La medida de fluorescencia indica la presencia relativa de clorofila-a lo que nos da una idea aproximada de la productividad primaria del medio. La relación entre la fluorescencia y la cantidad de clorofila activa es directamente proporcional (Damm *et al.*, 2010). Paita presenta perfiles oligotróficos con valores entre 0 y 3 unidades en los meses de marzo a octubre 2018 (Anexo 4 A-D). Los máximos valores de fluorescencia se registraron en superficie. Desde febrero a junio 2019 (Anexo 4 E-G) se pudo observar un incremento gradual en los niveles de clorofila-a en la

estación 4 teniéndose el pico de productividad en 12 unidades con una expansión hasta los 50 metros de profundidad en abril y junio 2019. Los valores acumulados de clorofila-a se representan en la Figura 14 y es notorio el incremento de hasta 500 unidades durante abril 2019 en la estación 4. La estación 2 y 6 se mantienen entre los valores de 0 a 200 unidades acumuladas en la columna de agua.

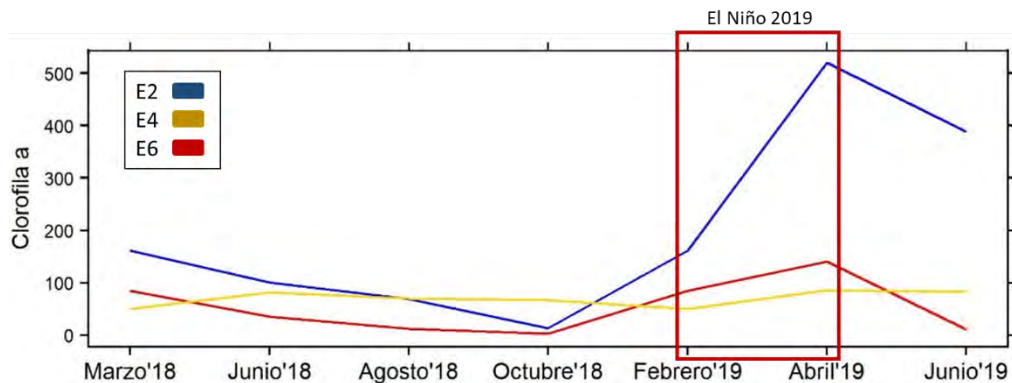


Figura 14. Niveles acumulativos de clorofila-a a lo largo de la columna de agua muestreada (primeros 150 metros) a lo largo del periodo de muestreo para las 3 estaciones de Paita.

4.2. Perfil oceanográfico – Chicama

4.2.1. Temperatura

Los valores de temperatura registrados en la columna de agua muestreada en Chicama variaron entre 26° y 13°C en las tres estaciones (ANEXO 5). En la Figura 15 se observa que las temperaturas (superficial y de fondo) fueron estables, durante los meses de invierno e incluso a inicios de primavera, y variaron durante los meses de verano. El incremento de temperatura es uniforme para las 3 estaciones durante El Niño 2019 (febrero y abril 2019, Anexo 5: F, G) sobrepasando los 20°C y llegando a máximos de 24°C en los primeros 15 metros de la estación 6 en febrero 2019. La termoclina se someriza en la estación 4 durante ambos veranos siendo más pronunciada y somera en febrero 2018 (Anexo 5A). En la estación 6 se identificó

la termoclina durante todo el periodo de muestreo y fue fluctuando entre los primeros 50 metros. La mezcla de la columna de agua se observó durante los meses fríos (junio y agosto 2018, Anexo 5 C, D) y fue más pronunciada en las estaciones 2 y 4, sin embargo, en junio 2019 post El Niño la estratificación de los meses cálidos se mantiene en los primeros 50 metros de la columna de agua sobre todo en la estación 4.

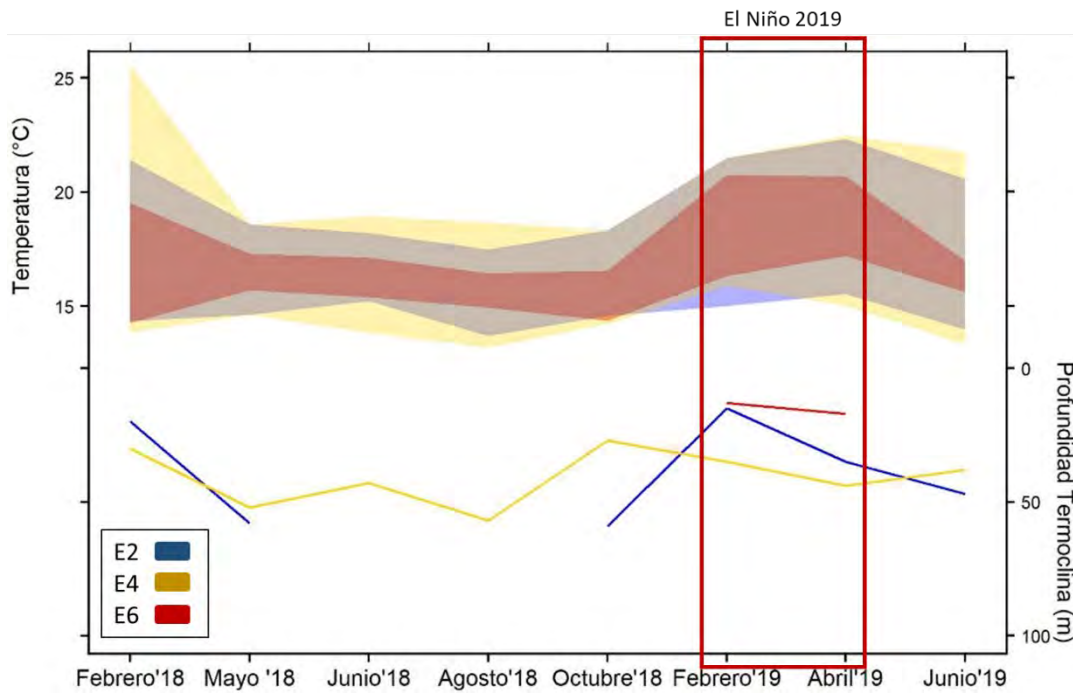


Figura 15. Temperatura superficial a los 10 metros y de fondo a los 150 metros (gráfico superior) y profundidad de la termoclina (gráfico inferior) a lo largo del periodo de muestreo para las 3 estaciones en la localidad de Chicama.

4.2.2. Salinidad

Los perfiles de salinidad durante el periodo de muestreo en la localidad de Chicama presentan variaciones principalmente en los primeros 50 metros de la columna de agua y específicamente en la estación 6 (ANEXO 6: A, B, C, H). A diferencia de Paita en este caso los valores de salinidad incrementan desde 35 a 35.3 psu por fuera

de la plataforma continental, el incremento en la salinidad coincide con el de temperatura.

Durante El Niño 2019 tampoco ocurrieron cambios notorios en la columna de agua durante febrero y abril del 2019 (Anexo 6: F, G). Finalmente, en junio del 2019 se dio un incremento de 35.3 psu en la superficie de la estación 6, primeros 25 metros, este alcanzó la estación 4 con 35.2 psu que durante el resto del muestreo no había superado los 35 psu (Anexo 6H).

4.2.2. Oxígeno disuelto

Los perfiles de oxígeno disuelto en Chicama son variables durante todo el año de muestreo observándose valores entre 5 a 0.01 ml/L en la totalidad de la columna de agua. Los primeros 50 metros se encontraron oxigenados durante todo el periodo de muestreo en las 3 estaciones, alcanzando valores mayores a 5 ml/L durante los meses de octubre (Anexo 7E) y durante el calentamiento ocasionado por El Niño en febrero y abril 2019 (Anexo 7: F, G). Los valores menores a 0.5 ml/L considerados como la capa superficial de la ZMO se localizan en los primeros 100 metros, durante la mayoría de meses del 2018 hasta que durante El Niño se observa que descienden hasta sobrepasar los 100 metros durante febrero y abril 2019. Este evento de ligera oxigenación de la columna de agua disminuye en junio 2019 observándose puntos localizados de bajo oxígeno (menores a 0.5 ml/L) entre las estaciones 4 a 6 (Anexo 7H).

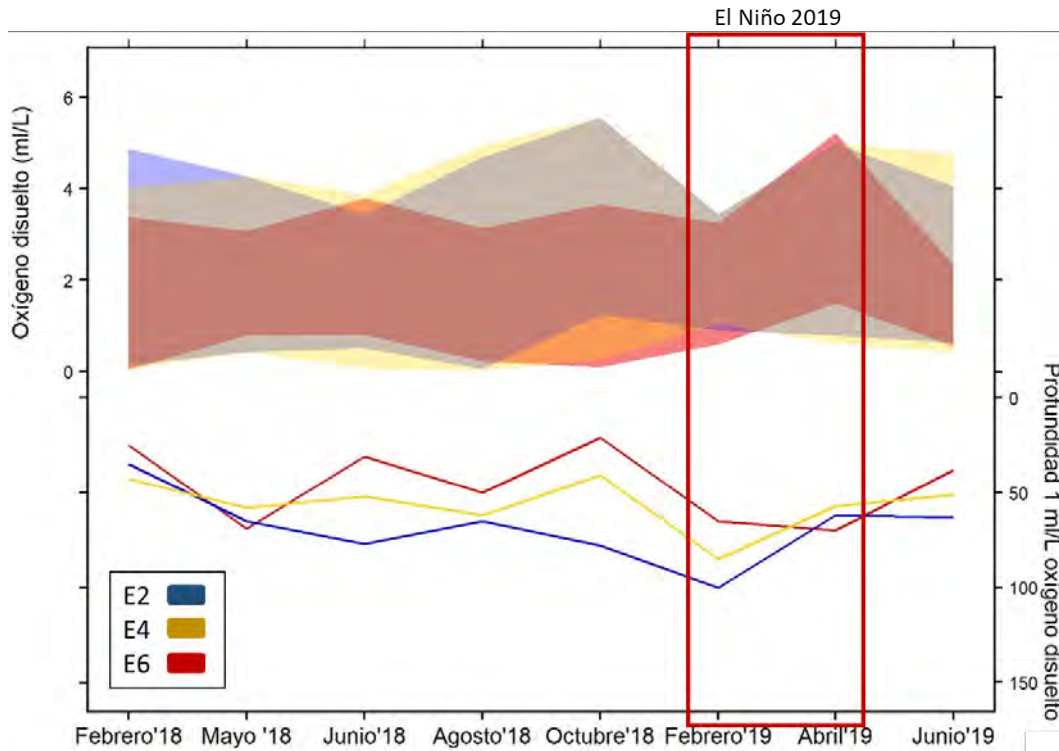


Figura 16. Oxígeno disuelto superficial a los 10 metros y de fondo a los 150 metros (gráfico superior) y profundidad de la termoclina (gráfico inferior) a lo largo del periodo de muestreo para las 3 estaciones en la localidad de Chicama.

4.2.3. Clorofila-a

Los perfiles de clorofila-a presentaron condiciones bastante oligotróficas con valores que oscilaron de 0 a 2 unidades de fluorescencia en los meses de mayo, junio, octubre 2018 y junio 2019 (Anexo 8). Los meses de agosto 2018, febrero y abril 2019 presentaron valores de 5 a 6 unidades en puntos focalizados de la superficie (primeros 25 metros). Durante el Niño 2019, febrero, la estación 2 presentó valores de 7 unidades en los primeros 10 metros de la columna (Anexo 8F). Este parche de productividad se moviliza hacia la costa en el mes de abril y deja de estar en contacto con la estación 2.

Los picos de clorofila-a ocurrieron en febrero 2018 (Anexo 8A) alcanzando valores máximos de 12 unidades de fluorescencia justo en los primeros 20 metros de la estación 4.

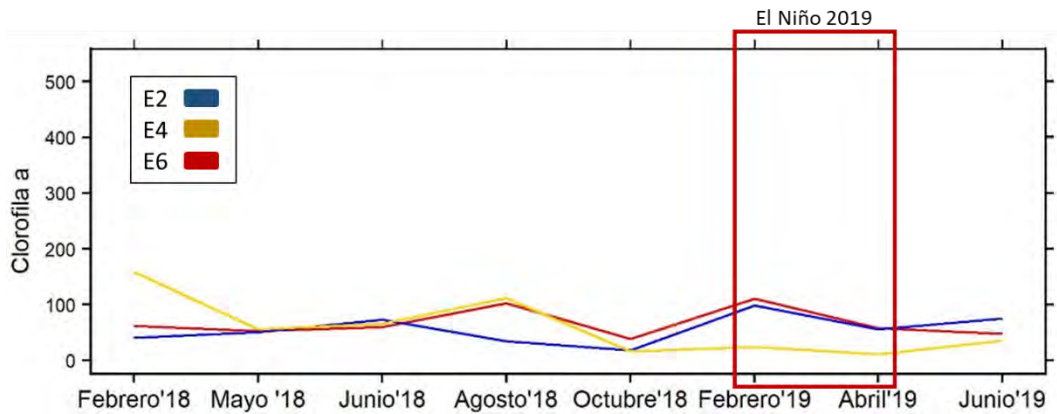


Figura 17. Niveles acumulativos de clorofila-a a lo largo de la columna de agua muestreada (primeros 150 metros) a lo largo del periodo de muestreo para las 3 estaciones en Chicama.

4.3. Definición y distribución de masas de agua

Durante el periodo de muestreo se identificaron, según los parámetros de temperatura y salinidad, tres diferentes masas de agua y una mezcla entre dos masas de agua: las aguas costeras frías (acf) (descritas en Tabla 1). Las acf estuvieron presentes durante todo el periodo de muestreo. Para objetivos de este estudio, como se mencionó anteriormente, fueron consideradas como una masa de agua originada a partir de mezcla.

Tanto en Paita como en Chicama las Aguas Ecuatoriales Superficiales (AES) estuvieron presentes durante los meses cálidos y de El Niño 2019: febrero, marzo y abril (Figura 18). Durante el año 2018 la extensión de las AES en Paita se limitó solo al mes de marzo logrando alcanzar la capa superficial (25m) de la estación 6.

El escenario fue distinto en el año 2019 durante El Niño donde tanto la extensión horizontal como vertical fue mayor en ambas localidades.

Las Aguas Subtropicales Superficiales (ASS) ingresaron durante los meses de febrero y junio en Chicama y en pequeñas porciones durante otros meses acercándose a la estación más oceánica. Las acf estuvieron presentes durante todo el periodo de muestreo generalmente por encima de los 100 metros. Se registraron desde la estación más costera hasta la más oceánica y solo se desplazaron verticalmente profundizándose ante la entrada de las aguas cálidas. Las Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales (AESS) se registraron por debajo de la capa superficial teniendo mayor presencia en la localidad de Chicama y durante los meses de febrero, agosto y junio.

Existen también porciones de los perfiles que se encuentran sin definir como una masa de agua en específico, como por ejemplo en Chicama en los meses de mayo 2018 y junio 2019. Los valores dentro de esos espacios no coincidieron con ninguna masa de agua definida previamente por la literatura y por lo tanto se interpretan como aguas de mezcla entre las AESS, AES y ASS.

PAITA

CHICAMA

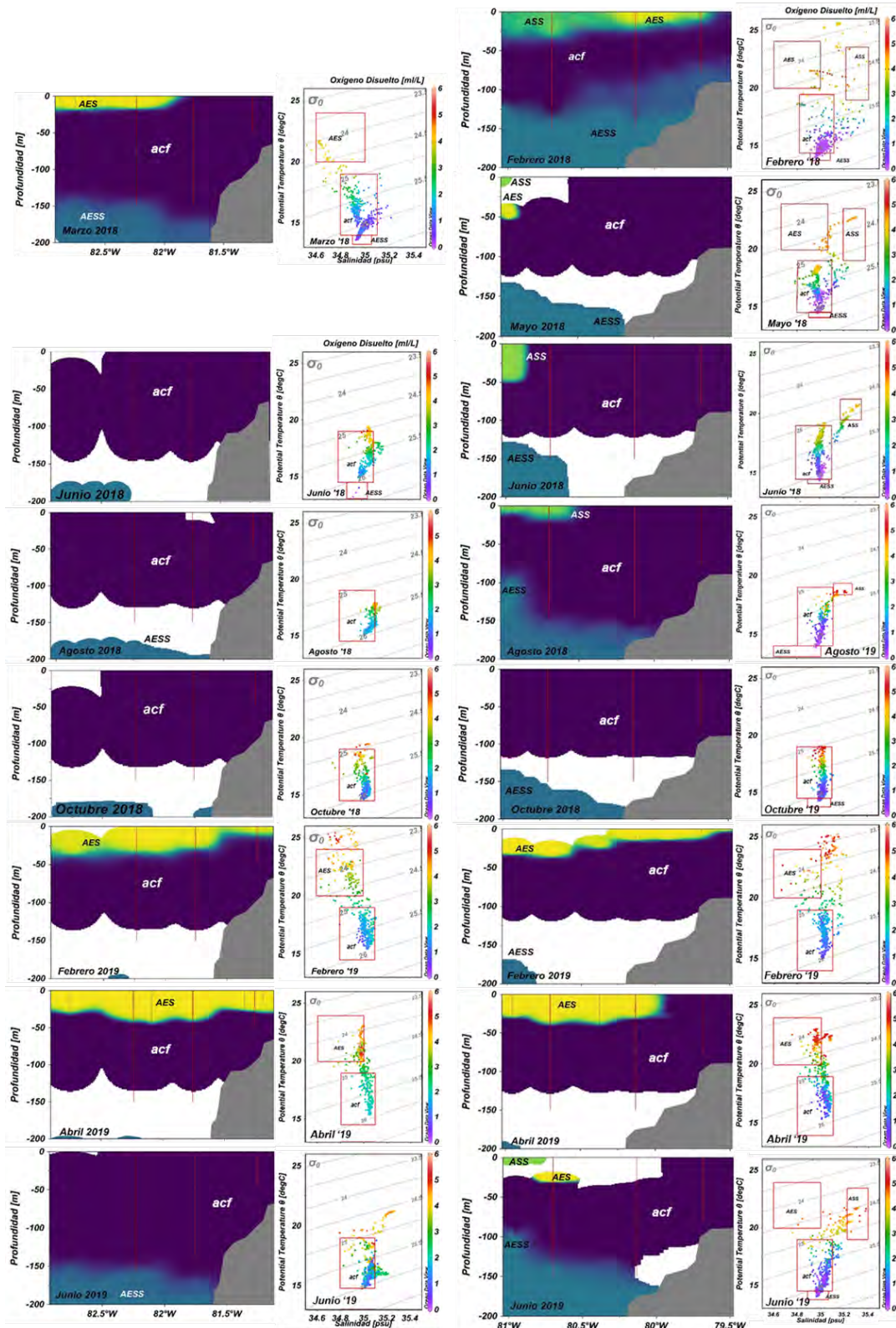


Figura 18. Corte transversal donde se observan las principales masas de agua para las transectas de ambas localidades y sus respectivos gráficos ts (AES = Aguas Ecuatoriales superficiales, acf = Aguas Costeras Frías, AESS= Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales, ASS = Aguas Subtropicales Superficiales). Las 3 estaciones son resaltadas con líneas rojas.

4.4. Foraminíferos Planctónicos

4.4.1. Descripción de principales especies encontradas

Globigerina bulloides (Placa 1.1. Figura A)

Testa trocoespiral baja. Presenta 4 cámaras en la vuelta final con enrollamiento tanto dextrógiro como levógiro, en estado juvenil puede presentar 5 cámaras en la vuelta final. La abertura umbilical es amplia y orientada hacia el centro de la testa, no posee labio. Presenta ornamentaciones como espinas delgadas y pequeños poros. Las cámaras son esféricas e incrementan su tamaño a medida que se alejan del prolóculo. Estuvo presente en ambas localidades con mayores abundancias en Paita durante los meses de febrero y abril 2019 en las estaciones 4 y 6.

Globigerina falconensis

Muy similar a *G. bulloides*. Sus cámaras son ligeramente más alargadas en las últimas etapas de la ontogenia, presenta 4 cámaras en el último giro. La abertura principal es umbilical no es tan amplia a comparación de *G. bulloides*, se encuentra levemente inclinada hacia abajo y posee un labio. Testa espinosa y con poros. Presentó mayores abundancias en Paita en las estaciones 2 y 4.

Globigerinoides ruber

Testa trocoespiral con 3 cámaras en la última vuelta en los especímenes adultos y 5 en los juveniles. La apertura es amplia, umbilical y une las 3 últimas cámaras, no

presenta un labio. En el lado espiral se encuentran dos aperturas secundarias. Su enrollamiento puede ser tanto levógiro como dextrógiro, posee una testa rugosa, con espinas y poros. Se registraron mayores abundancias en la estación oceánica de Paita, en Chicama se encontró en menores densidades.

Globigerinoides sacculifer

Testa trocoespiral, último giro con 3 o 4 con cámaras globosas y las dos últimas regularmente elongadas (en forma de “saco”). Posee enrollamiento dextrógiro y levógiro. Testa con poros y espinas visibles, presenta una apertura secundaria por cámara en el lado espiral. La apertura principal umbilical interiomarginal posee un labio y es más estrecha a comparación de *G. ruber*. Se encontró en mayores abundancias en la localidad de Chicama y en las estaciones oceánicas (estación 6).

Globigerinella calida (Placa 1.1. Figura D)

Testa trocoespiral, que puede confundirse con planiespiral, con enrollamiento dextrógiro y levógiro, posee pequeños poros y espinas largas. Cámaras globosas y más elongadas en el último giro (con 4 - 6 cámaras) conforme se alejan del eje central. Abertura umbilical y extraumbilical bastante amplia. Se encontró casi exclusivamente en Paita teniendo un incremento en la estación 2 durante el mes de abril 2019.

Globigerinella siphonifera

Posee una testa casi planiespiral ligeramente trocoespiral. Las cámaras son redondeadas y ligeramente globosas en las últimas etapas de su ontogenia. Posee poros medianamente grandes y espinas notorias que pueden ser cilíndricas o trirradiadas. Los individuos adultos poseen entre 5 a 6 cámaras en el último giro. Solo se encontró en la localidad de Paita.

Globorotalia menardii (Placa 1.1. Figura B)

Testa con enrollamiento levógiro y dextrógiro, generalmente posee 5 a 5.5 cámaras de contorno lobulado en la última vuelta. Testa ligeramente trocoespiral, cámaras aplanadas que forman una testa discoidal. Quilla amplia y notoria, asimismo posee suturas prominentes entre cámara y cámara. Posee poros más notorios cercanos a la apertura extraumbilical que posee un labio prominente. La textura de la testa es lisa y brillante, no posee espinas. Presente en ambas localidades, pero con mayores abundancias en Paita desde la estación 4 hasta la 6.

Globorotalia scitula

Testa ligeramente trocoespiral aplanada biconvexa, presenta enrollamiento dextro y levógiro. El último giro de la testa puede tener entre 4 a 5 cámaras ligeramente infladas unidas por suturas en forma de “s” bastante curvadas que le dan un aspecto lobulado a cada cámara. La apertura es poco amplia y llega desde la periferia hasta la apertura umbilical, posee un labio angosto pero notorio. Al igual que *G. menardii*

los poros son visibles en la zona cercana a la apertura umbilical. Se encontró en ambas localidades con mayores abundancias en Paita y solo en las estaciones 4 y 6.

Neogloboquadrina incompta

Testa medianamente trocoespinal con enrollamiento dextral. La superficie de la testa es bastante rugosa y posee poros pequeños. No desarrolla espinas. En el último giro posee entre 4 a 5 cámaras seminglobosas. Apertura extraumbilical es angosta y posee un labio angosto, pero visible al estereoscopio. Se encontró en ambas localidades siendo escasa en Chicama y abundante en Paita.

Neogloboquadrina dutertrei (Placa 1.1. Figura C)

Posee una testa trocoespinal con enrollamiento tanto dextro como levógiro. Su superficie es rugosa con poros medianos, paredes gruesas y opacas. Carece de espinas, presenta cámaras globosas con suturas hundidas y notorias. En su último giro posee entre 4.5 a 6 cámaras en los individuos completamente desarrollados. Apertura umbilical amplia acompañada de uno o más dientes pequeños. Presente en ambas localidades, en Paita las densidades se triplicaron a comparación de Chicama disminuyendo en meses fríos y con mayor presencia en las estaciones 4 y 6.

Tenuitella iota

Testa ligeramente trocoesprial bastante aplanada con enrollamiento dextro y levógiro. El último giro posee entre 4 y 5 cámaras, testa de superficie lisa con poros muy pequeños, sin espinas. Abertura umbilical con un labio muy delgado y con la bulla aplanada.

Globigerinita uvula

Testa trocoesprial alta en forma de cono que se asemeja a un racimo, no alcanza gran tamaño al llegar a la fase adulta sin sobrepasar las 200 μm . El enrollamiento puede ser dextrógiro o levógiro, en el último giro posee 4 cámaras esféricas. Textura lisa con poros muy pequeños. Abertura umbilical con un pequeño labio a veces ausente. Presente en ambas localidades con mayor presencia en Paita durante meses de El Niño.

Hastigerina pelágica (Placa 1.1. Figura E)

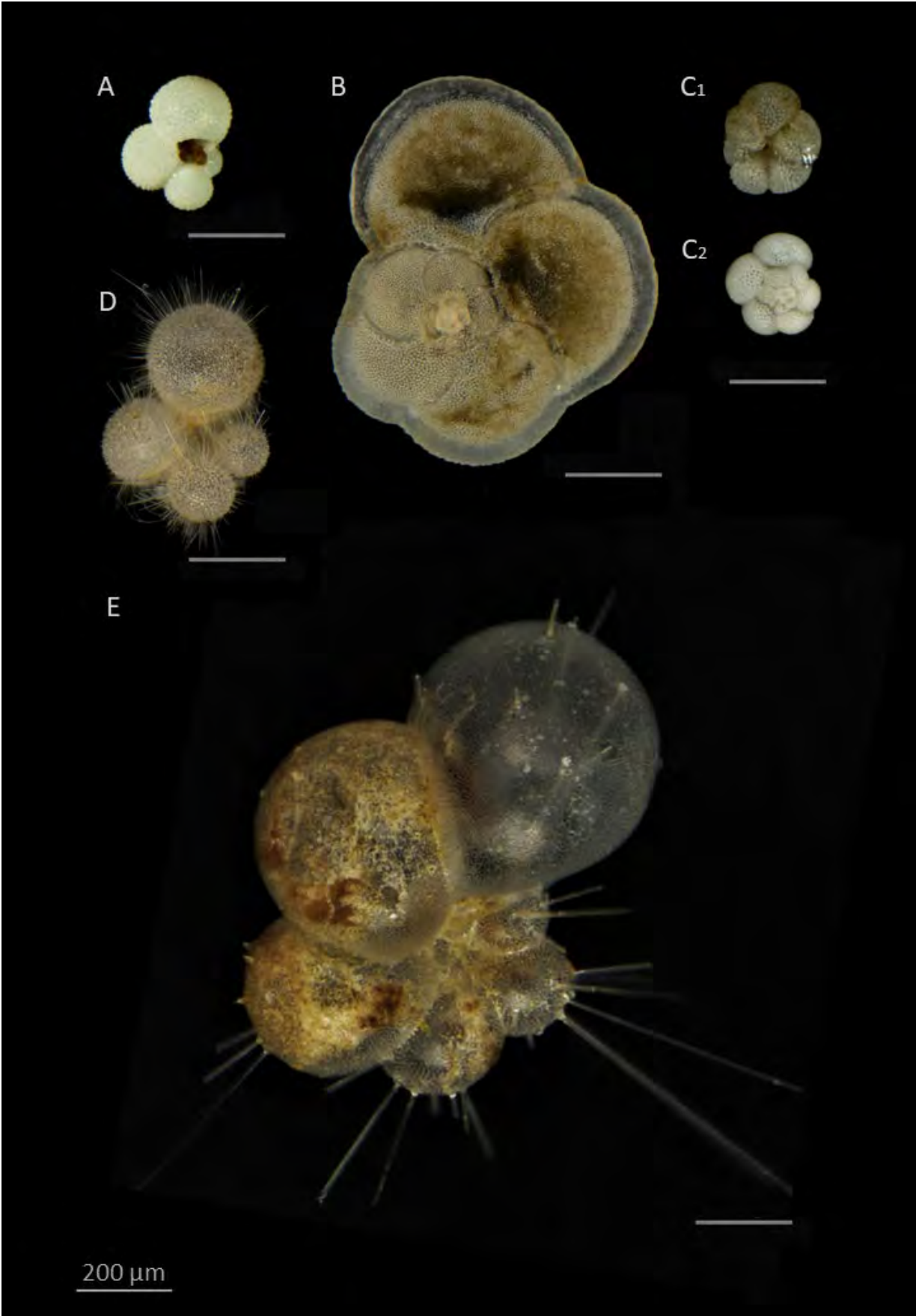
Su testa presenta tres tipos de enrollamiento a lo largo de su ontogenia siendo inicialmente trocoesprial en la etapa juvenil, cambiando en la etapa neánica a streptoesprial y finalizando con enrollamiento planiesprial en la etapa adulta. La estructura de la testa, a diferencia de la mayoría de especies, es monolamelar y más delgada, por lo que deja entrever el interior donde se encuentra la célula. Posee grandes espinas triradiales lo que hace que alcance grandes tallas al final de su ontogenia.

Una cápsula citoplásmica rodea las cámaras dejando salir las grandes espinas, se cree que dicha adaptación ayuda a digerir presas con mayor facilidad. Presente en ambas localidades en bajas abundancias y solo en las estaciones 4 y 6.

Orbulina universa

Testa esférica característica de la especie en la etapa terminal de su ontogenia. Dicha testa posee poros que varían en tamaño y número según las condiciones en las que se desarrolle el espécimen. Posee espinas largas y frágiles, la testa varía en opacidad dejando a veces ver el interior. La testa interior desarrolla varias cámaras esféricas similar a *Globigerina bulloides* lo que podría causar confusión en la identificación en su estado juvenil con dicha especie. Presente en ambas localidades con énfasis en estaciones 4 y 6.

Placa 1.1. A. *Globigerina bulloides*, vista umbilical, B. *Globorotalia menardii*, vista espiral, C₁. *Neogloboquadrina dutertrei*, vista umbilical C₂. vista espiral, D. *Globigerinella calida*, vista umbilical, E. *Hastigerina pelágica*. El tamaño de los foraminíferos se denota en la escala (micras) y todas las especies se encuentran en proporción entre sí. Fotografías tomadas con el estereomicroscopio NIKON SMZ25.



4.4.2. Estructura comunitaria

En esta subsección se presentan las comparaciones de densidad y diversidad entre las mallas de 100 μm y 63 μm . Las subsiguientes subsecciones se concentran en los resultados obtenidos con la malla de 100 μm únicamente.

a) Densidad total de la comunidad

A continuación, se presentan las densidades totales del total de especies de foraminíferos planctónicos en número de individuos por metro cúbico según la

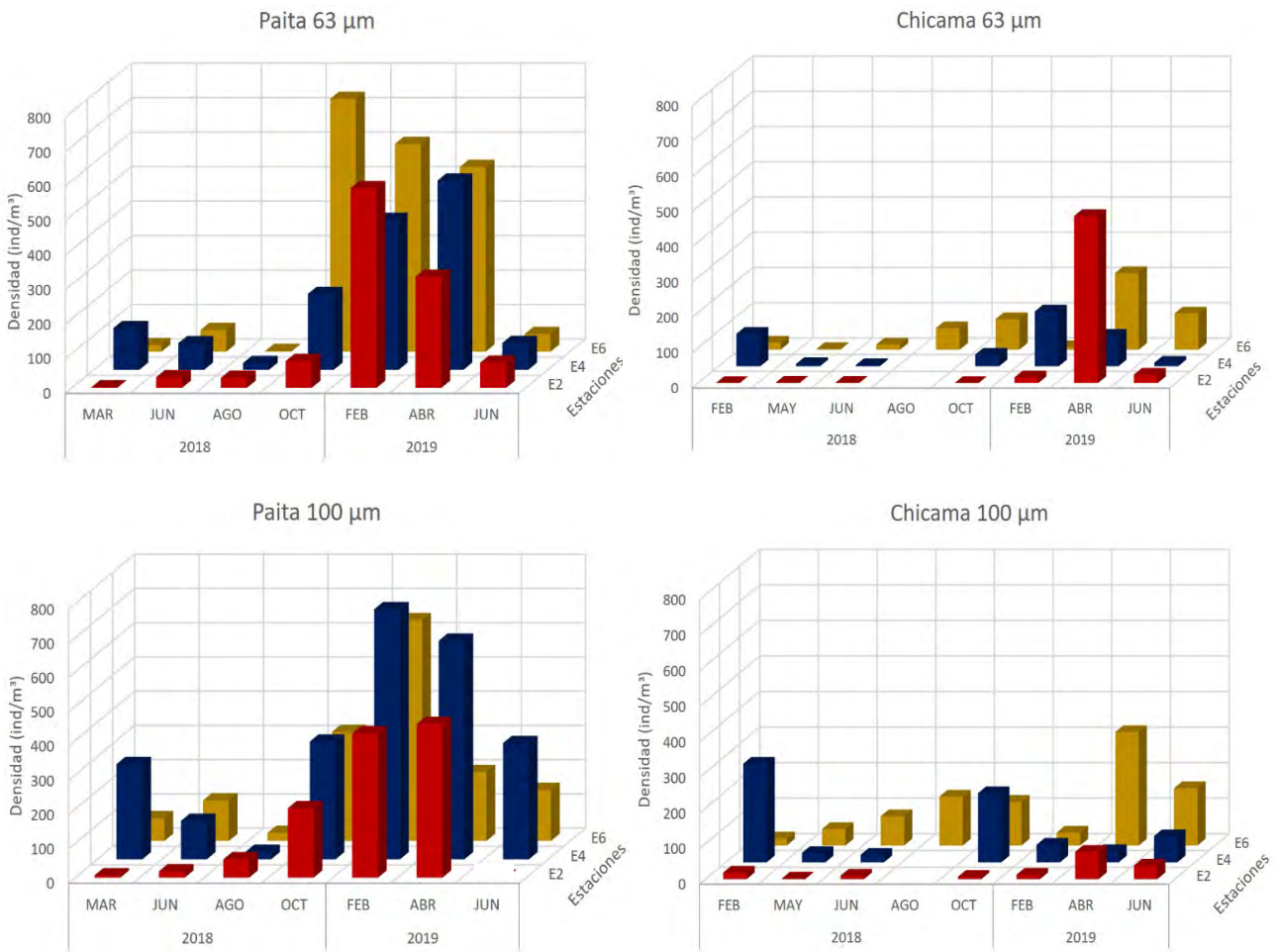


Figura 19. Gráfico de barras que indica las densidades absolutas para cada estación durante todo el periodo muestreado. Se juntaron los cuatro estratos de profundidad.

estación de muestreo. Los cálculos se realizaron para la totalidad de la estación sin diferenciar estratos y para todas las especies en conjunto.

Para la localidad de Paita las densidades absolutas registradas en una sola estación sobrepasaron los 700 ind/m³, asimismo, las abundancias mínimas fueron de aproximadamente 1.5 ind/m³. El incremento de la comunidad de FP se evidenció en ambas redes y en las 3 estaciones durante el periodo El Niño 2019 a excepción de la estación 6 en la red de 63 µm en donde el pico máximo de abundancia ocurrió en el mes de octubre y disminuyó progresivamente.

Diferente es el escenario en Chicama donde la tendencia al incremento durante el calentamiento no es evidente. Las abundancias absolutas no superaron los 500 ind/m³ para una sola estación para la red de 63 micras y los 300 ind/m³ para la red de 100 micras.

b) Número de especies (Riqueza de especies)

Se registró un total de 22 especies durante todo el periodo de muestreo. La presencia o ausencia de cada especie en ambas localidades se observa en la Tabla 5. Algunos individuos no pudieron ser identificados a nivel de especie por lo que se clasificaron solo por género para evitar falsos resultados. Todas las especies han sido reportadas anteriormente en el área de estudio ya sea en muestras de plancton como en sedimento.

El máximo número de especies registradas en una sola estación es de 18 en Paita y de 12 para Chicama (Figura 20). El número de especies no sigue ninguna tendencia

en la localidad de Chicama, en la red de 63 μm se observa un pico inusual en la estación 6 durante el mes de junio 2019 post El Niño alcanzando el registro de 11 especies. En la red de 100 μm el registro de especies por estación es más uniforme a comparación sobre todo en las estaciones 4 y 6 con algunas excepciones, la estación 2 se mantuvo en menos de 5 especies por estación.

Tabla 5. Lista de presencia/ ausencia de especies registrada para el muestreo de ambas redes (100 μm y 63 μm) en las dos localidades.

N°	Especie	Paita		Chicama	
		100	63	100	63
1	<i>G. bulloides</i>	x	x	x	x
2	<i>G. falconensis</i>	x	x	x	x
3	<i>G. ruber</i>	x	x	x	x
4	<i>G. sacculifer</i>	x	x	x	x
5	<i>G. calida</i>	x	x	x	x
6	<i>G. siphonifera</i>	x	x		
7	<i>G. menardii</i>	x	x	x	x
8	<i>G. scitula</i>	x	x	x	x
9	<i>G. ungulata</i>	x	x		
10	<i>G. theyeri</i>	x	x		
11	<i>G. hirsuta</i>		x		
12	<i>G. tumida</i>		x		
13	<i>G. truncatulinoides</i>		x		
14	<i>N. incompta</i>	x	x	x	x
15	<i>N. dutertrei</i>	x	x	x	x
16	<i>N. pachyderma</i>	x			
17	<i>G. uvula</i>	x	x		x
18	<i>H. pelagica</i>	x	x	x	x
19	<i>P. obliquiloculata</i>				x
20	<i>O. universa</i>	x	x	x	x
21	<i>Tenuitella</i>	x	x	x	x
22	<i>T. quinqueloba</i>	x	x		
	TOTAL	18	20	12	14

En Paita los registros de número total de especies por estación fueron mucho mayores a diferencia de Chicama, el máximo número de especies registradas se encontró en la red de 63 μm en el mes de febrero 2019. El incremento se evidenció durante el verano 2019 para ambas redes, la tendencia se observa claramente en la estación 2 con el pico durante febrero. En las estaciones 4 y 6 se observan picos más prolongados inclusive alcanzando niveles de riqueza de especies altos durante junio 2019.

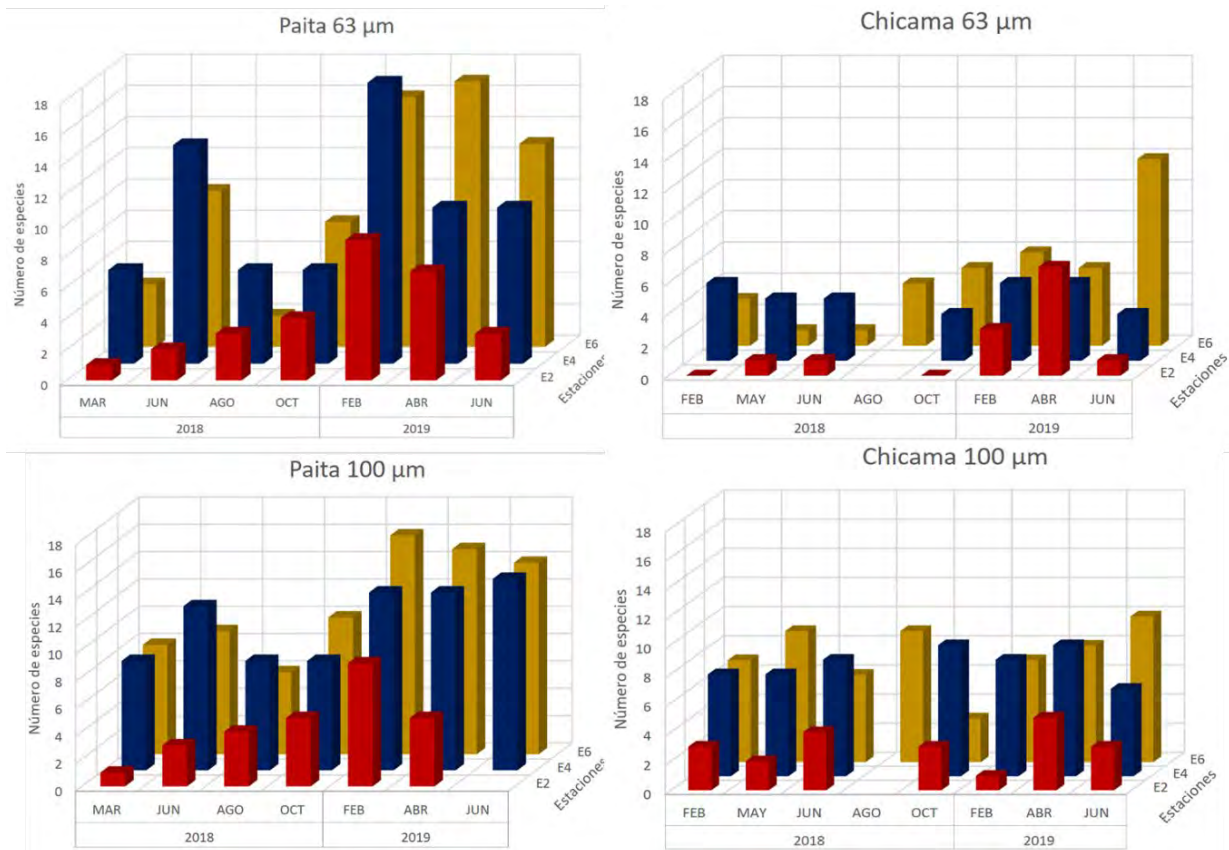


Figura 20. Gráfico de barras para el total de especies registradas por estación para ambas redes utilizadas y en ambas localidades muestreadas.

Durante los muestreos iniciales donde se incluyó a la transecta trabajada en Callao únicamente se registraron 2 especies que fueron *G. bulloides* y *G. ruber*. Ambas registradas en la capa superficial (25 m) de las estaciones 0 y 2. Los hallazgos no fueron alentadores y se cree que muchas testas sufrieron disolución antes de llegar al laboratorio, por ello se decidió no continuar con los muestreos en la zona. Información adicional se encuentra en el Anexo 9.

c) Análisis de rarefacción

Las variaciones en cuanto a las curvas de rarefacción no fueron tan notorias para ambas localidades (Figura 21) cuando se trata de diferenciar las dos redes utilizadas. Si bien se realizó el conteo de la totalidad de la muestra muchas de las curvas de cada una de estas no alcanzaron la meseta. El rango de taxa necesario para llegar a la meseta en el caso de Paita en la red de 100 micras varió entre 5 y 14 especies aproximadamente mientras que para la red de 63 micras varió entre 2 a 10 especies. Para Chicama se observó que en la red de 63 μm las curvas de muchas muestras no alcanzaron la meseta y el rango de taxa no supera los 8 especímenes. En la red de 100 μm se observa una ligera diferencia incrementándose el rango de taxa hasta 10, sin embargo, muchas muestras no alcanzaron la meseta.

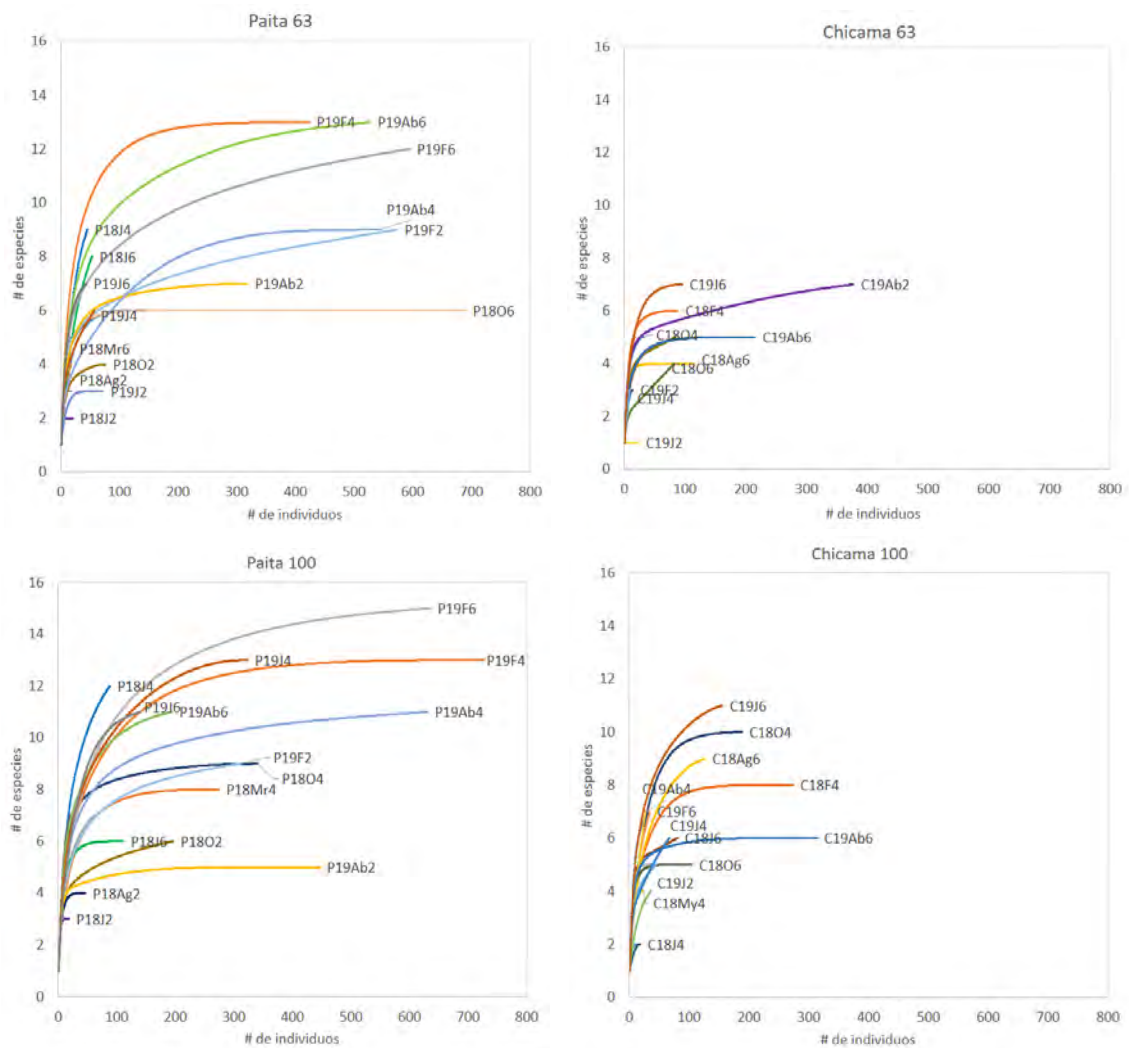


Figura 21. Gráfico de barras de riqueza de especies emparejado con 3 índices de diversidad para ambas localidades solo en la red de 100 µm.

4.4.3. Estructura comunitaria en la malla de 100 µm

a) Índices de diversidad

Según el índice de Pielou la equitatividad de especies fue bastante alta en la mayoría de estaciones alcanzando valores de 1 y muy cercanos a 1 a excepción de la estación 2 en Chicama donde los valores fueron muy bajos. En Paita la equitatividad disminuyó durante el mes de febrero 2019 (Anexo 10).

La diversidad según el índice de Shannon fue bastante baja para todas las estaciones. Alcanzó valores de 2 en los meses de junio 2018 y abril 2019 en Paita. Finalmente, el índice de Simpson o índice de dominancia es bastante similar al índice de Pielou. Nos indica que la dominancia de alguna especie fue notoria para los meses de octubre 2018 en Chicama, agosto 2018 en Paita.

b) Porcentaje de especies por estación

La contribución por especie a la comunidad de FP se observa en la Figura 22 y en la Figura 23 para Paita y Chicama respectivamente. En Paita, las especies con mayores porcentajes también presentaron rangos amplios de contribución: *G. falconensis* (6% - 100%), *N. dutertrei* (4% - 60%), *G. bulloides* (4% - 45%) y *G. theyeri* (3% - 45%). Para Chicama fueron: *N. dutertrei* (3% - 100%), *G. bulloides* (4% - 77%), *G. falconensis* (3% - 69%) y *G. ruber* (3% - 28%). Las especies con porcentajes menores a 5% de la comunidad para Paita fueron: *G. sacculifer* (4.1%), *G. siphonifera* (1.7%), *G. ungulata* (1.7%) y *H. pelágica* (1.7%) mientras que para Chicama la especie que presentó el menor porcentaje fue *O. universa* (4%).

En la estación 2 de Paita las especies dominantes fueron *G. falconensis*, *N. dutertrei*, y *G. bulloides* que aparecieron durante la gran mayoría de los meses muestreados. *N. pachyderma* apareció únicamente durante el mes de agosto con un porcentaje de 19% al igual que *G. theyeri* con un 46% y *T. quinqueloba* durante el mes de febrero 2019 (7%). *G. sacculifer* tuvo el pico de ocurrencia durante octubre 2018 con un 25%, *G. calida* incrementó de 1 a 17% entre febrero a abril 2019.

En la estación 4 *N. dutertrei* dominó durante todos los meses (20% - 56%). Entre las especies que aparecen una sola vez se encuentran *G. uvula* (4%) en abril 2019 y *G. sacculifer* (3%) en junio 2019. La presencia de *G. bulloides* y *G. falconensis* es constante (~20%-30%) excepto durante agosto donde *G. falconensis* desapareció.

En la estación 6 *G. ruber* presentó un porcentaje de 26% en marzo al igual que *G. menardii* (10%) ambas disminuyen durante El Niño en febrero y abril. *N. dutertrei* dominó la comunidad durante la mayor parte del muestreo (59%) al igual que *G. falconensis* que disminuyó su abundancia durante El Niño (43% a 1.2%). *G. bulloides* estuvo presente también durante todo el muestreo teniendo ligeros picos durante octubre 2018 (34%) y junio 2019 (27%). En abril *H. pelágica* superó el 20%

En Chicama el escenario fue distinto (Figura 23), *G. bulloides* se encontró en considerables porcentajes en las 3 estaciones mientras que *G. sacculifer* no se encuentra presente en varios meses. *N. dutertrei* y *G. falconensis* también se encuentran presentes en porcentajes importantes y fluctuando a lo largo del periodo de tiempo muestreado. En la estación 2 durante febrero 2019 la dominancia de *G. falconensis* fue del 69%. *G. bulloides* fue dominante en el resto de meses con excepción de febrero 2019 en donde *N. dutertrei* dominó la comunidad de FP. *G. uvula* presentó un porcentaje mayor al 10% junio 2019 post calentamiento ENOS. *G. sacculifer* también se encontró en porcentajes considerables durante octubre 2018 (18%).

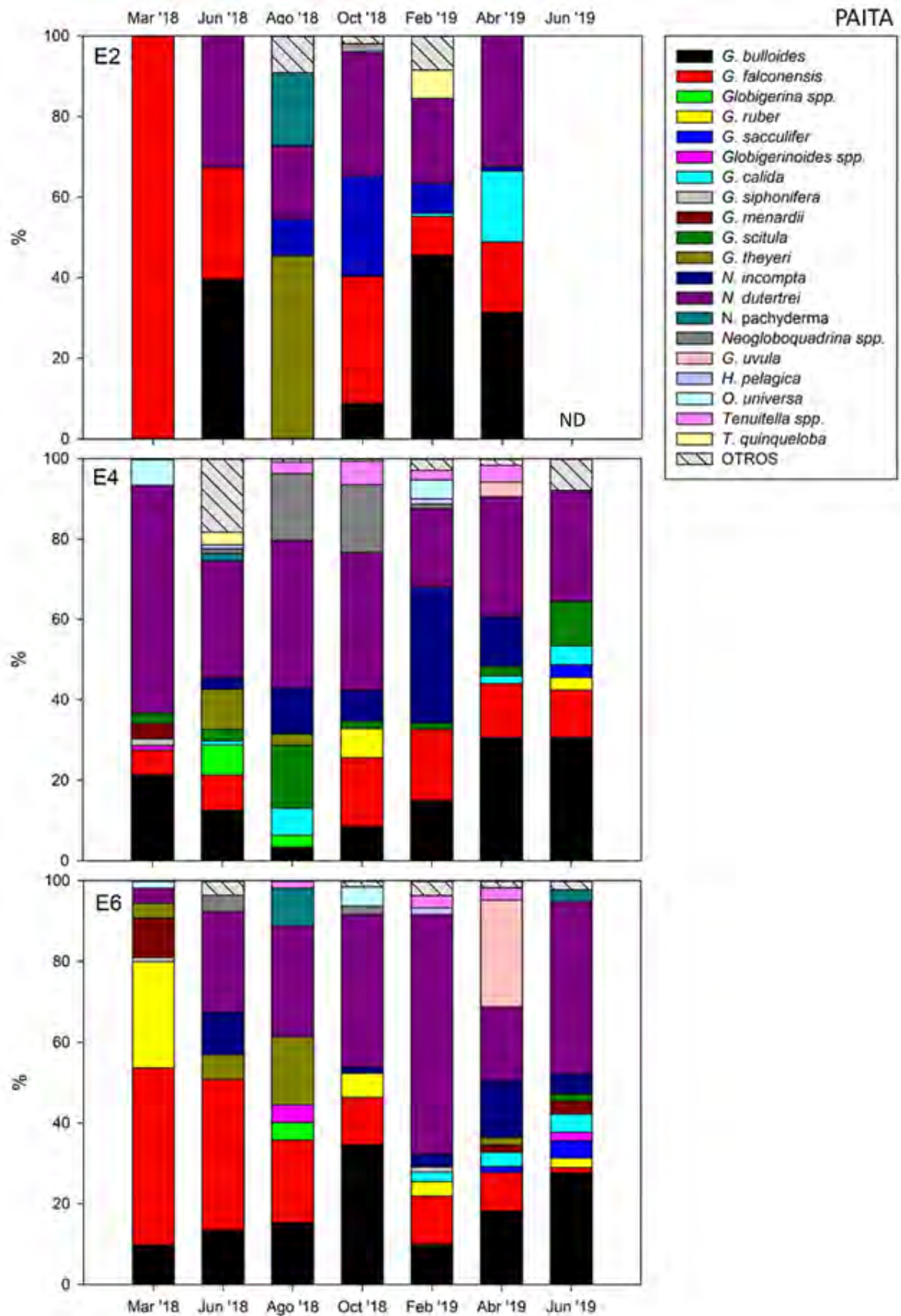


Figura 22. Porcentaje de cada especie durante el periodo de muestreo para las 3 estaciones en Paita (malla 100 μ m)

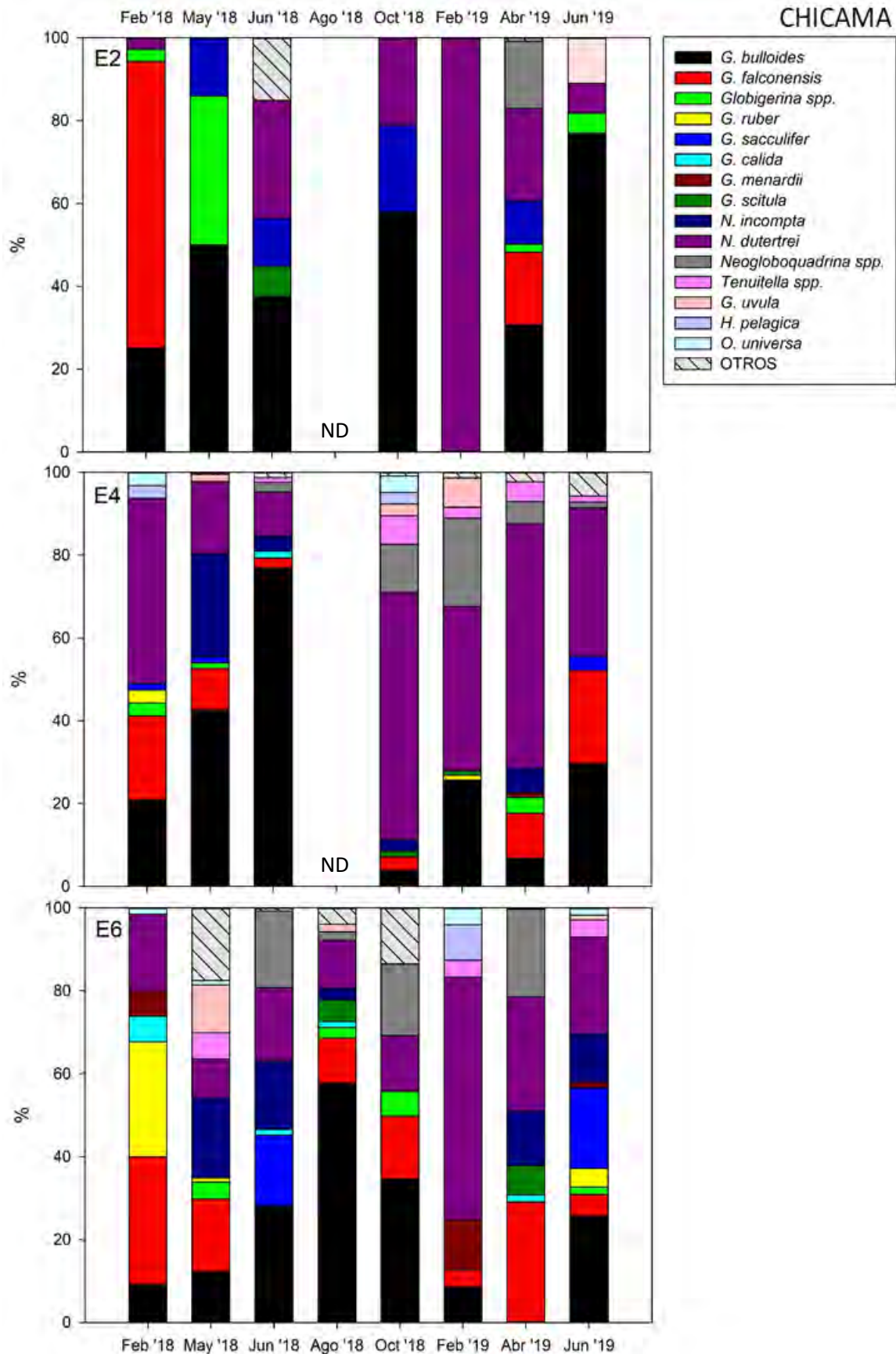


Figura 23. Porcentaje de cada especie durante el periodo de muestreo para las 3 estaciones en Chicama (malla 100 μm)

N. dutertrei fue dominante en la estación 4 durante la mayoría de meses (10% a 60%) excepto en junio 2018 donde la dominancia le perteneció a *G. bulloides* con un 77%. *N. incompta* apareció durante mayo 2019 con un 25%. Otro porcentaje considerable es el del género *Neogloboquadrina* que durante el Niño alcanzó un 21% en el mes de abril 2019. Finalmente, en la estación 6 apareció el mayor número de especies y solo en agosto 2018 y febrero 2019 se observó la dominancia de *G. bulloides* (58%) y *N dutertrei* (59%) respectivamente. *G. ruber* se encontró en un porcentaje de 28% en febrero, *N incompta* también apareció en porcentajes considerables durante los meses fríos del 2018 (17% - 20%) y también durante abril y junio 2019 (11% - 13%). *G. sacculifer* presentó dos picos importantes durante ambos meses de junio (18% y 19%). *G. scitula* se encontró en los meses de agosto y abril 2019. El porcentaje de Neogloboquadrinidos como género también tuvo porcentajes considerables mayores a 10% en junio 2018, octubre 2018 y abril 2019.

4.4.4. Distribución vertical de especies en la columna de agua

Del total de especies encontradas en Paita (20 spp.) se consideraron las 6 más abundantes para el gráfico de densidades totales (# de individuos por metro cúbico) según el intervalo de profundidad (Figuras 24 y 25). Para efectos gráficos y de mejor comparación, se aplicó el logaritmo natural de los valores presentados más la unidad en cada caso. En los meses de invierno 2018 el patrón de distribución vertical de las 3 estaciones no estuvo bien definido debido a la baja densidad de la comunidad. Por otro lado, en los meses de verano (marzo) y primavera (octubre) del 2018, algunos patrones fueron observados especialmente en las estaciones 4 y

6. Por ejemplo, *G. bulloides* se concentró en la superficie durante marzo 2018 en la estación 4, mientras que en octubre su distribución fue más amplia verticalmente en las estaciones 4 y 6.

En octubre del 2018 se observó un incremento superficial en la estación 2 para la densidad de casi todas las especies excepto por *G. bulloides* que se encontró distribuida en toda la columna. La tendencia de la mayoría de especies durante El Niño 2019 fue al incremento en los meses de febrero y abril con énfasis en los primeros 50 metros de profundidad. El incremento se hizo evidente a mayores profundidades en las estaciones 4 y 6. *G. uvula* presenta el pico de densidad en el mes de abril 2019 en la estación 6. *N. dutertrei* se encontró bien distribuida en la columna en las estaciones 4 y 6 desde el calentamiento en febrero 2019.

En Chicama del total de 14 especies encontradas se seleccionaron las 6 con mayores abundancias que se encuentran también en el gráfico de Paita. El comportamiento que estas presentaron fue diferente a lo observado en Paita. La profundización de especies durante el mes de abril del 2019 no se observó en esta localidad. Por el contrario, las mayores abundancias se encuentran en los primeros 25 metros de la columna de agua. *G. bulloides* presentó picos de abundancia en el mes de octubre 2018 sobretodo en la estación 2, durante agosto 2018 la estación 6 presentó un pico superficial en los primeros 25 metros.

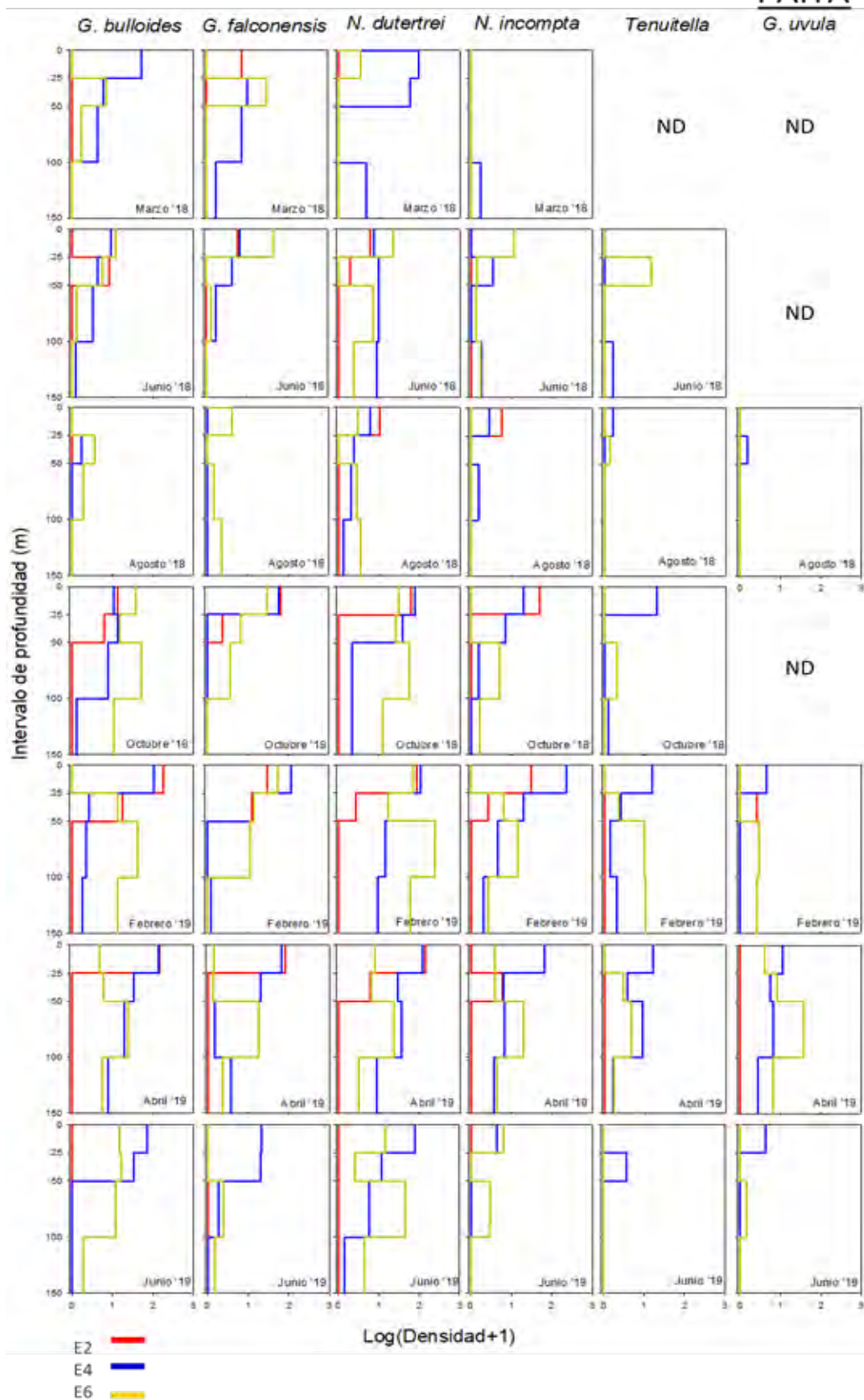


Figura 24. Logaritmo de la densidad de especies según el intervalo de profundidad y estación para la localidad de Paita.

CHICAMA

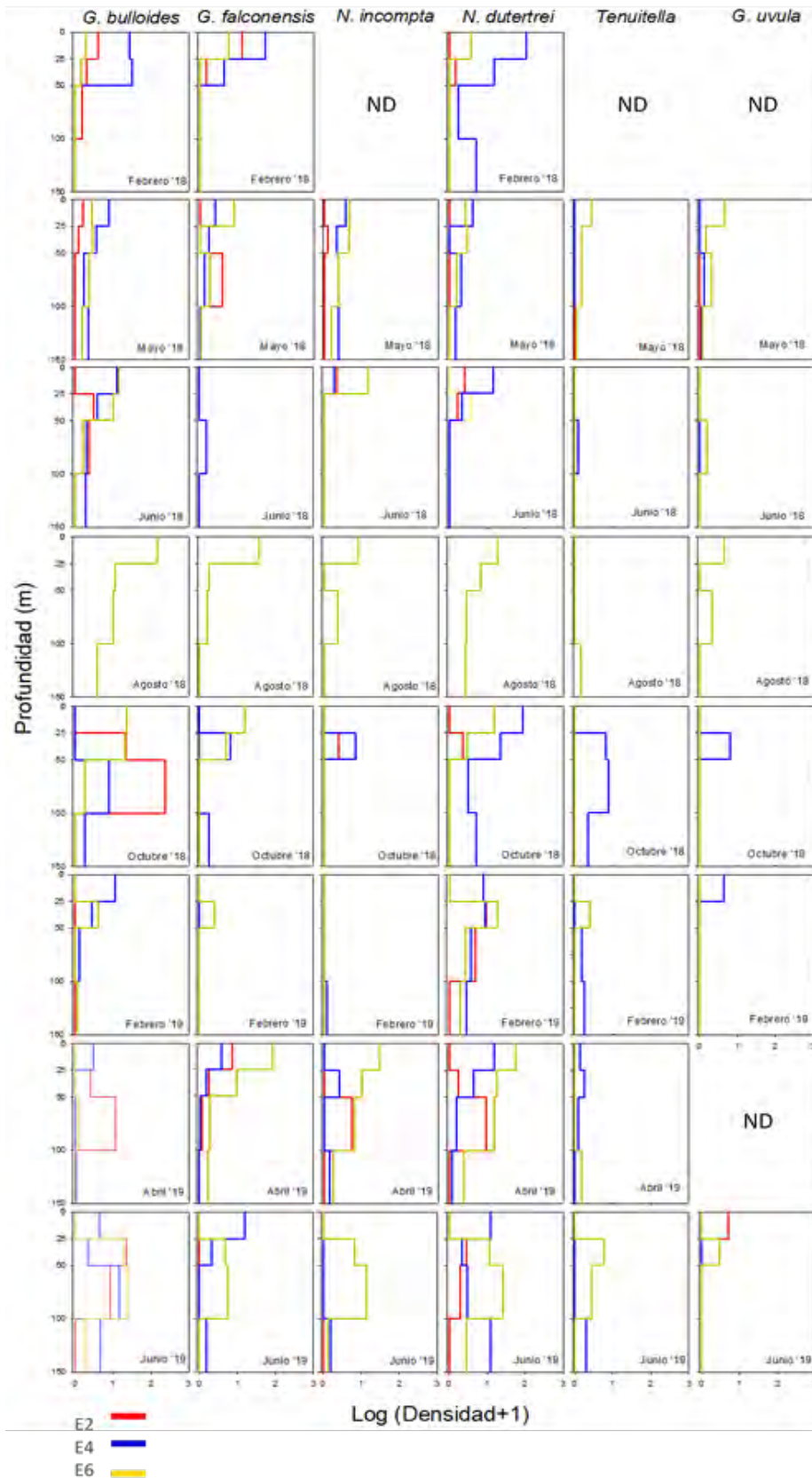


Figura 25. Logaritmo de la densidad de especies según el intervalo de profundidad y estación para la localidad de Chicama.

Durante el Niño no se observó la misma respuesta de *G. bulloides* y *N. dutertrei*, la primera especie no incrementó sus abundancias durante febrero ni abril sino en junio 2019. *N. dutertrei* no presentó ningún pico significativo durante el niño, las tres estaciones incrementaron en los primeros 100 metros en abril y junio 2019. Durante los meses fríos como mayo y junio 2018 se observó que las especies tuvieron bajas abundancias y se concentraron mayormente en la superficie para *G. bulloides* y *N. dutertrei*. El género *Tenuitella* Incrementó en octubre 2018 en la estación 4 desde los 25 hasta los 100 metros. *G. uvula* y *N. incompta* presentaron picos ligeros desde los 25 hasta los 50 metros en la estación 4. *N. incompta* incrementó en abril y junio 2019 hasta los 100 metros en la estación 6.

4.4.5. Profundidad promedio del hábitat - ALD (*Average Living Depth*)

En la Figura 26 se presentan los valores de ALD para todas las especies registradas que presentaron densidades considerables y estuvieron presentes en la gran mayoría de los estratos de muestreo. Solo de esta manera fue posible realizar el cálculo del ALD. Se denotaron 3 grupos de especies según las profundidades del ALD, superficiales (ALD = 12.5 – 35 m), intermedias (ALD = 35 – 75 m) y “profundas” (>75 m). Las especies superficiales fueron: *O. universa*, *G. falconensis*, *N dutertrei*, *N incompta* y *G. bulloides*. Las especies intermedias fueron: *G. uvula*, *G. menardii*, *G. ruber*, *G. sacculifer*, *G. calida*, *G. scitula*, *H. pelágica* y *Tenuitella* spp. Finalmente, las especies consideradas como “profundas” fueron: *G. theyeri*, *T. quinqueloba*, *N. pachyderma* y *G. siphonifera*. Se recalca que las especies

consideradas “profundas” son las cuales cuyo ALD medio se encuentra por debajo de los 75 metros de profundidad. Estas especies han sido reportadas en otros estudios (cuyo alcance de muestreo superó los 150 metros) como especies de profundidad, algunas superando los 300 metros de ALD (Rebotim *et al.*, 2017).

Cinco de las 17 especies representadas en la Figura 26 presentaron un ALD superficial, entre ellas *N. dutertrei* y *G. bulloides*, las dos especies que se encontraron con mayor frecuencia durante todo el muestreo. Las especies intermedias tuvieron una distribución mucho más extensa y variable en la columna de agua, entre estas se encuentran *G. menardii* y *H. pelagica*, ambas especies que fueron encontradas casi exclusivamente en Paita.

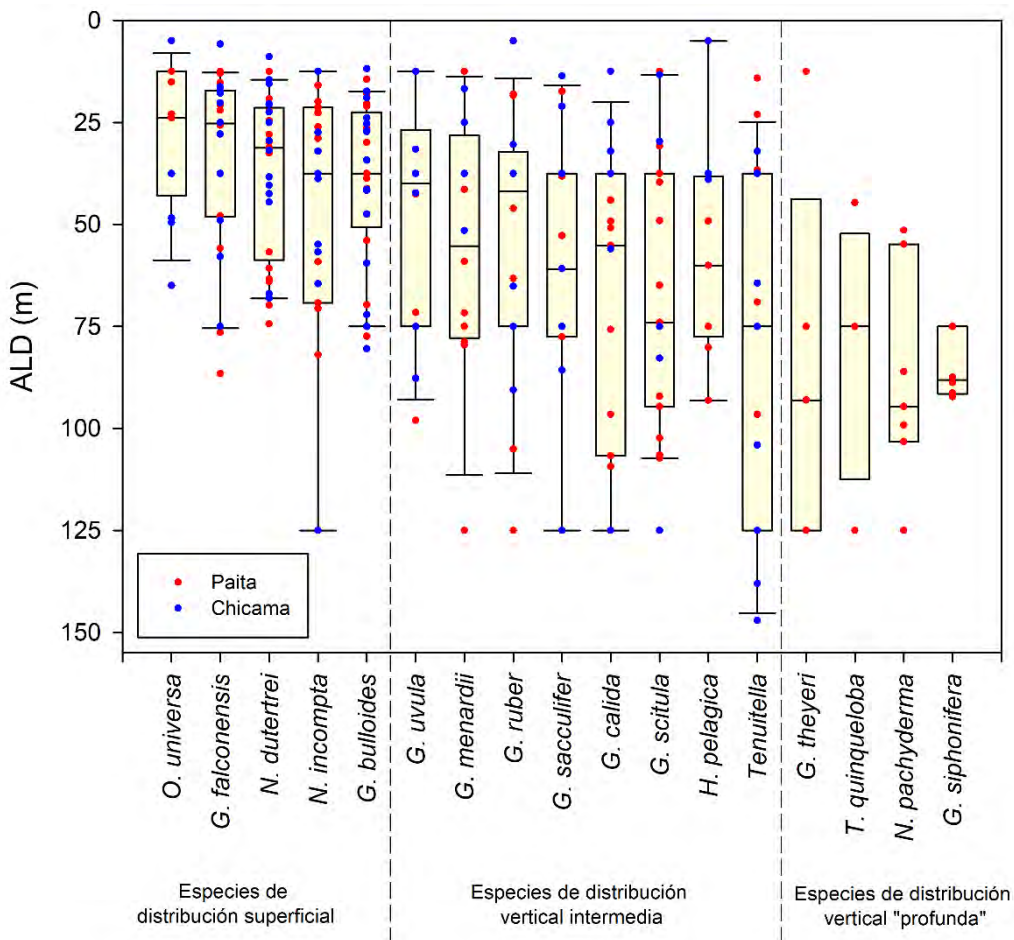


Figura 26. Conjunto de datos de ALD de las especies con mayores abundancias para ambas localidades.

Las especies consideradas de profundidad sólo fueron registradas en Paita y de ellas, la que se registró con mayor frecuencia fue *N. pachyderma*.

En la relación obtenida entre el ALD y la VD (Figura 27) se puede observar que la tendencia, en la mayoría de casos, es al incremento de la dispersión vertical a medida que el ALD se hace más profundo. Se distinguen algunas excepciones como en el caso de *N. dutertrei* cuyo ALD se encuentra por encima de los 50 metros (especie superficial, Figura 22) y cuya dispersión vertical fue de casi 20 metros. Las especies con mayor profundidad de ALD y que al mismo tiempo poseen la mayor dispersión vertical, entre 20 y 25 metros, fueron *N. pachyderma* y *G. theyeri*. En el otro extremo estuvieron especies como *O. universa* que mantuvieron el promedio de su ALD cercano a los 25 m y un VD de casi 10 m.

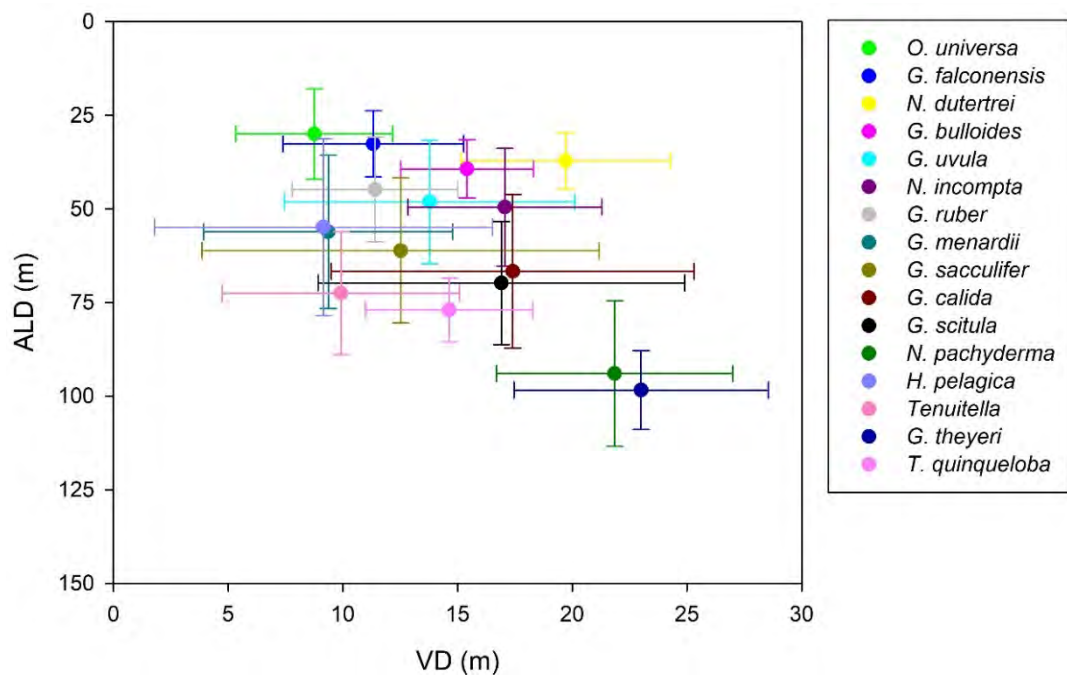


Figura 27. Relación entre ALD y Dispersión vertical (VD) del hábitat de las 16 especies más abundantes analizadas en este estudio. Los símbolos muestran valores medios, las barras indican intervalos de confianza del 95%.

4.4.6. Distribución vertical y perfiles oceanográficos

Desde la Figura 28 a la 32 se presentan las distribuciones verticales (en logaritmo de la densidad + 1) de especies seleccionadas por sus patrones más definidos en cada localidad. En Paita: *G. bulloides*, *N. dutertrei*, *G. falconensis*, *N. pachyderma* y *G. siphonifera*. En Chicama: *G. bulloides*, *N. dutertrei* y *G. falconensis*. Se graficó también el ALD como valor y la VD como dispersión para ambas direcciones. Para cada especie, se presentan las distribuciones de los individuos “juveniles” en color rojo (fracción 63 – 100 μm) y de los individuos considerados adultos en negro, por ser la fracción de mayor tamaño de la muestra (>100 μm). Estas son comparadas con perfiles de temperatura, clorofila-a y oxígeno disuelto de la estación correspondiente para observar su respuesta ante estos factores oceanográficos. Solo se graficaron los perfiles de las estaciones 4 y 6 para Paita y Chicama porque presentaron menor influencia de la costa. La estación 2 tuvo menores abundancias y no reflejó el comportamiento de la comunidad de FP como las estaciones 4 y 6.

En Paita, la especie *Globigerina bulloides* (Figura 28 superior) presentó picos de densidad superficiales afines a los picos superficiales de clorofila-a en los meses de El Niño (febrero y abril 2019) y durante junio 2019 en la estación 4. En la estación 6 los picos de abundancia por el contrario no fueron superficiales (>25m) y no se registraron niveles de clorofila altos a excepción de un ligero pico en junio 2019. La distribución de esta especie en la estación 6 no se vio afectada por niveles bajos de oxígeno, incluso menores a 1 ml/L, en octubre 2018 y febrero 2019 en profundidades mayores a 100 metros. Los “juveniles” presentaron patrones

similares a los adultos en ambas estaciones, pero los valores de ALD y VD fueron ligera, pero no significativamente, menores.

En el caso de *Neogloboquadrina dutertrei* (Figura 28 inferior) para la estación 4 de Paita en junio 2018 se registraron abundancias medias a lo largo de toda la columna teniendo solo valores mínimos durante octubre 2018 a partir de los 50 metros y en junio 2019 a partir de los 100 metros. La especie también presentó picos superficiales de abundancia en respuesta al incremento de temperatura y clorofila-a superficial durante febrero, abril y junio 2019.

El oxígeno disuelto se mantuvo, a lo largo de la columna, en niveles mayores a 0.5 ml/L durante todo el muestreo con ligeras excepciones durante octubre 2018 en donde disminuyen ligeramente, lo mismo sucedió con las abundancias de *N. dutertrei*. En la estación 6 no se encontraron relaciones entre la abundancia y los parámetros oceanográficos. A pesar de la disminución en el oxígeno disuelto en octubre 2018 la especie se registró hasta los 150 metros lo que se observa también durante febrero 2019. En junio 2019 *N. dutertrei* incrementa desde los 50 hasta los 100 metros.

Los “juveniles” mostraron un patrón similar a los adultos, pero con valores de ALD y VD menores (más superficiales) especialmente en la estación 6 ya que en la estación 4 se encontraron hasta profundidades inusuales de 100 metros.

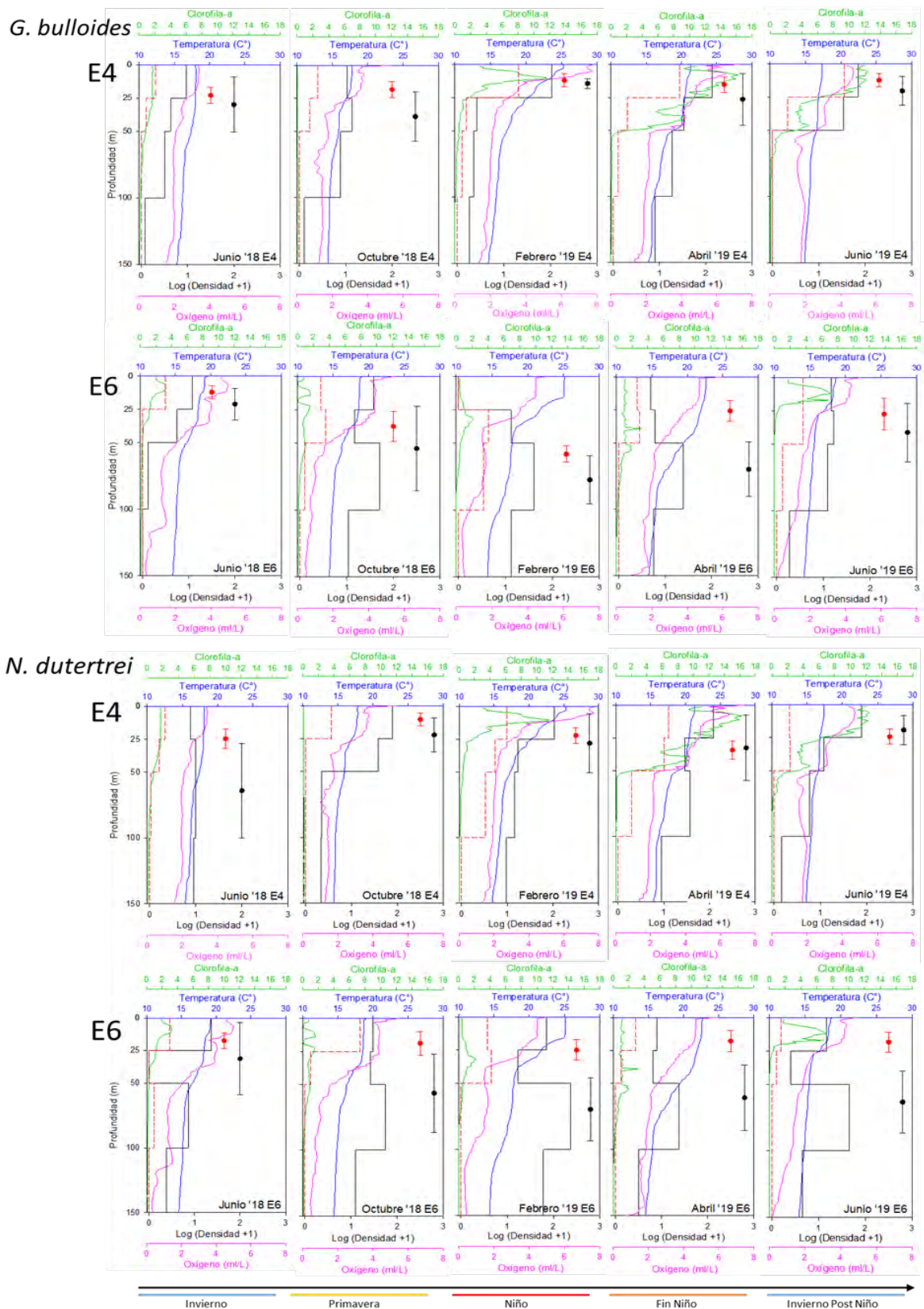
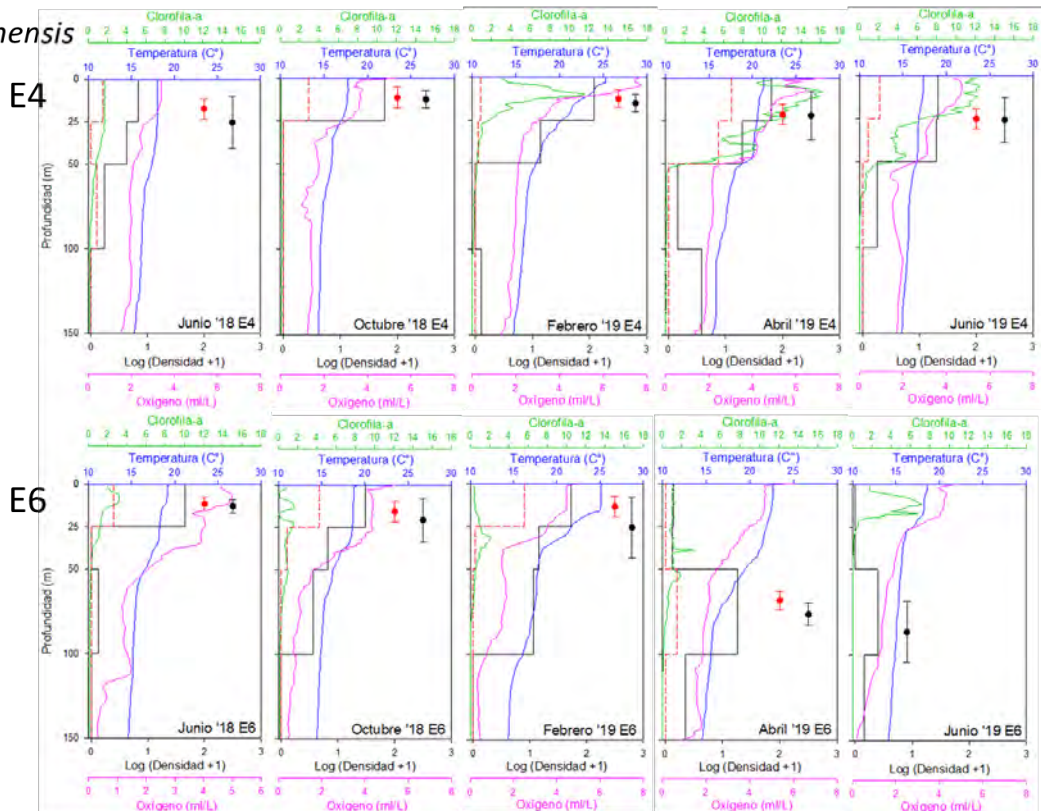


Figura 28. Logaritmo de la densidad de especies por intervalo de profundidad para *G. bulloides* y *N. dutertrei* y perfiles de temperatura (azul), clorofila-a (verde) y oxígeno disuelto (rosado) correspondientes en la localidad de Paita. Los valores de ALD y VD son graficados en rojo (juveniles) y negro (adultos).

G. falconensis



N. pachyderma

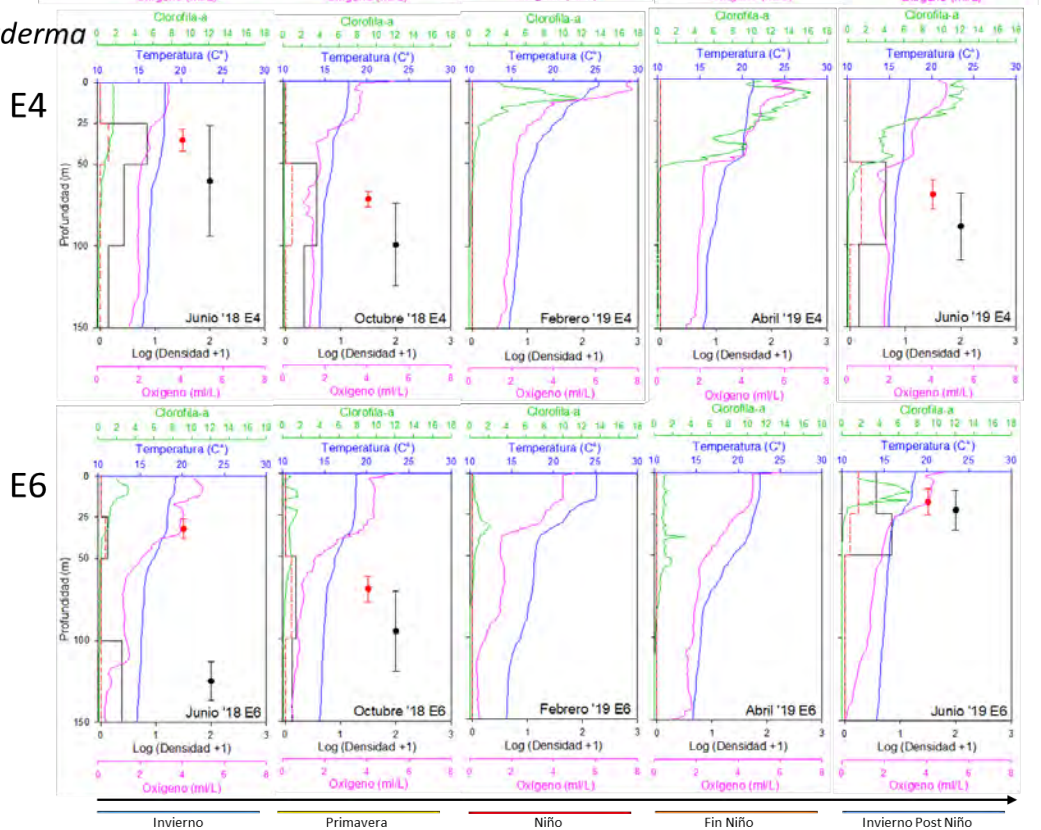


Figura 29. Logaritmo de la densidad de especies por intervalo de profundidad para *G. falconensis* y *N. pachyderma* y perfiles de temperatura (azul), clorofila-a (verde) y oxígeno disuelto (rosado) correspondientes en la localidad de Paita. Los valores de ALD y VD son graficados en rojo (juveniles) y negro (adultos).

G. siphonifera

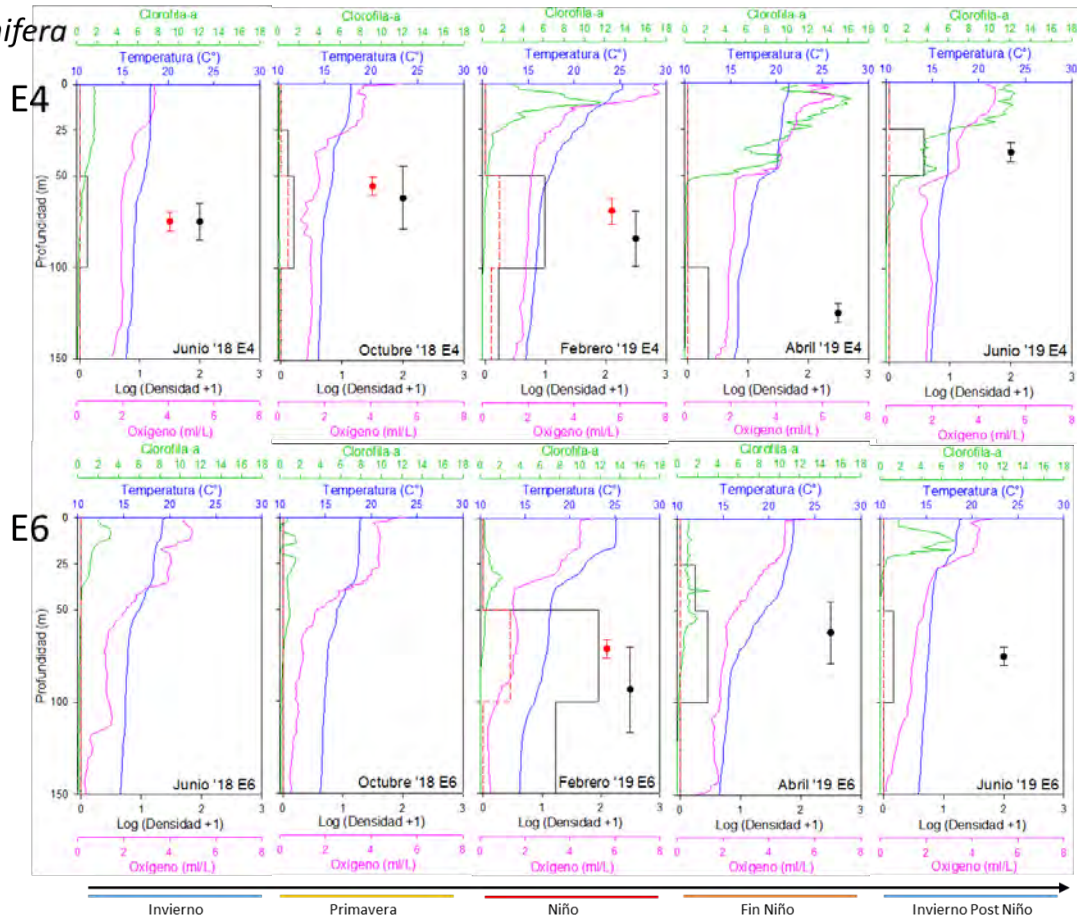


Figura 30. Logaritmo de la densidad de especies por intervalo de profundidad para *G. siphonifera* y perfiles de temperatura (azul), clorofila-a (verde) y oxígeno disuelto (rosado) correspondientes en la localidad de Paíta. Los valores de ALD y VD son graficados en rojo (juveniles) y negro (adultos).

La especie *Globigerina falconensis* (Figura 29 superior) presentó picos de abundancia superficiales en los primeros 50 metros, también presentó un pico subsuperficial secundario durante abril 2019 en donde se registraron testas hasta los 150 metros en abundancias reducidas. Los picos de clorofila-a y oxígeno disuelto parecen tener relación con las abundancias superficiales de esta especie. En la estación 6 las abundancias son superficiales en junio 2018 y esto cambió en los meses de octubre y febrero 2019 profundizándose hasta los 100 metros. En abril, sin embargo, los picos superficiales desaparecen para convertirse en un pico subsuperficial desde los 50 a los 100 metros, este disminuye en junio 2019. Los

“juveniles” presentaron abundancias reducidas en la mayoría de los meses con excepción del mes de abril 2019 en la estación 4 en los primeros 50 metros y ligeros picos en los primeros 25 metros en la estación 6 durante octubre 2018 y febrero 2019.

Neogloboquadrina pachyderma (Figura 29 inferior) presentó abundancias bajas y solo durante los meses fríos en junio 2018, 2019 y abril 2018 en ambas estaciones. Estas abundancias fueron registradas por debajo de los 25 metros a excepción del mes de junio 2019 en la estación 6. Los “juveniles” también presentaron abundancias reducidas y solo incrementaron levemente con los picos generales durante los meses de bajas temperaturas.

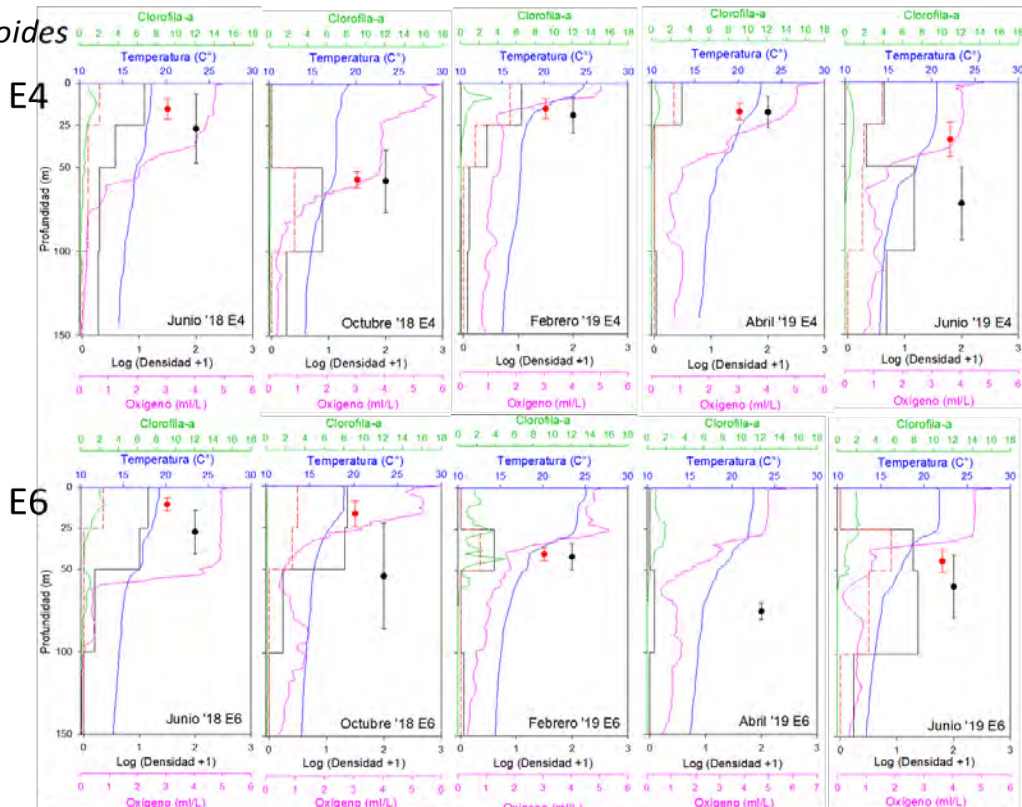
Globigerina siphonifera (Figura 30) presentó siempre picos subsuperficiales haciéndose más evidentes durante los meses de El Niño (por debajo de los 50 metros de profundidad). Ningún incremento coincidió con los picos de clorofila-a ni oxígeno disuelto superficial. En la estación 6 el pico es considerable en febrero 2019. Durante los meses fríos esta especie no presentó abundancias notorias y se encontró ausente en la estación 6 para junio y octubre 2018. Los “juveniles” no presentaron ningún pico significativo y se mantuvieron con abundancias bajas durante todo el muestreo.

En Chicama el comportamiento de *Globigerina bulloides* (Figura 31 superior) presentó picos de abundancia durante casi todos los meses considerados como fríos localizándose en la capa superficial o subsuperficial. También estuvo presente en la estación 6 durante los meses de junio 2018 en los primeros 50 metros y post El Niño en junio 2019 desde los 50 hasta los 100 metros de profundidad. En la estación

4 durante el mes de octubre 2018 la abundancia máxima se registró entre los 50 hasta los 100 metros, este pico también se observó durante junio 2019. Adicionalmente se reportó un ligero pico en superficie. Durante el mes de abril 2019 la especie se encuentra casi ausente en ambas estaciones. Los “juveniles” de tallas menores presentaron un comportamiento similar diferenciándose ligeramente en los registros de ALD y VD en algunos meses siendo más notorio durante junio 2019 en la estación 4 y octubre 2018 en la estación 6.

N. dutertrei (Figura 31 inferior) presentó abundancias reducidas en la estación 4 en junio 2018. Durante octubre 2018 las abundancias se extendieron hasta los 150 metros en la estación 4 y esto continuó durante febrero 2019. En la estación 6 sin embargo, las abundancias fueron reducidas durante junio y octubre 2018 y solo en los primeros 50 metros. Durante los meses febrero y abril 2019 *N. dutertrei* se encontró reducida en la estación 4 y en la estación 6 incrementó durante abril 2019 hasta los 100-150 metros, pico que se mantuvo subsuperficial (>25m) en junio 2019.

G. bulloides



N. dutertrei

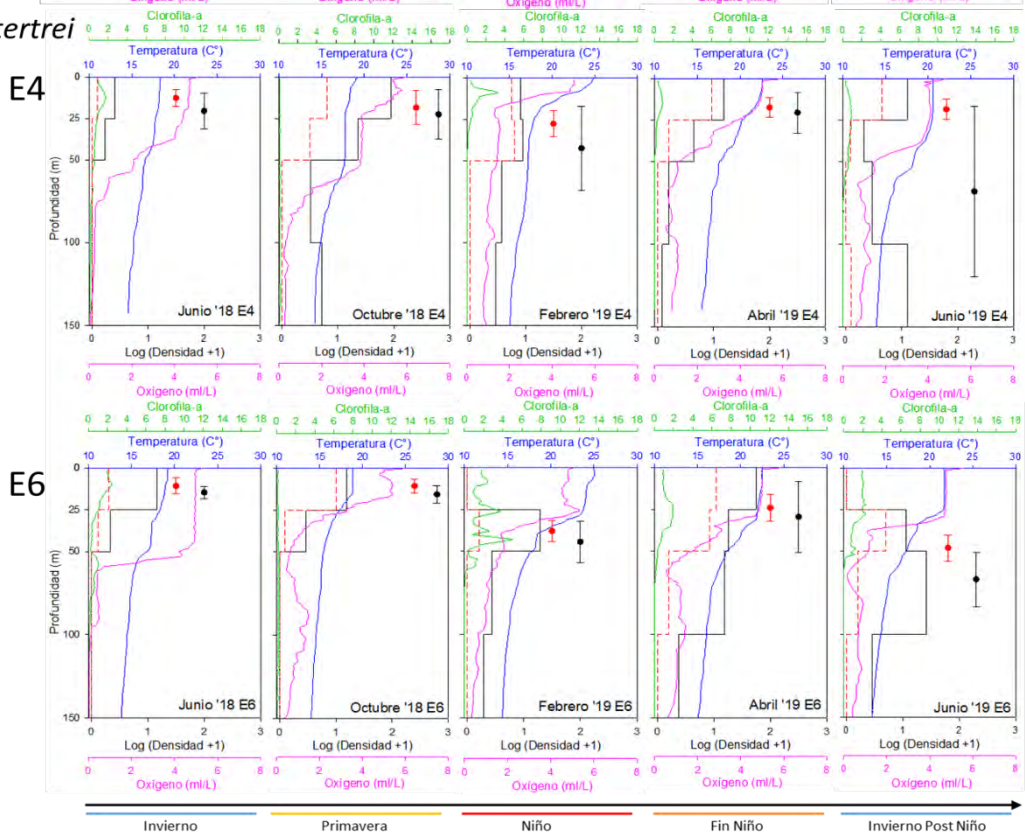


Figura 31. Logaritmo de la densidad de especies por intervalo de profundidad para *G. bulloides* y *N. dutertrei* y perfiles de temperatura (azul), clorofila-a (verde) y oxígeno disuelto (rosado) correspondientes en la localidad de Chicama. Los valores de ALD y VD son graficados en rojo (juveniles) y negro (adultos).

G. falconensis

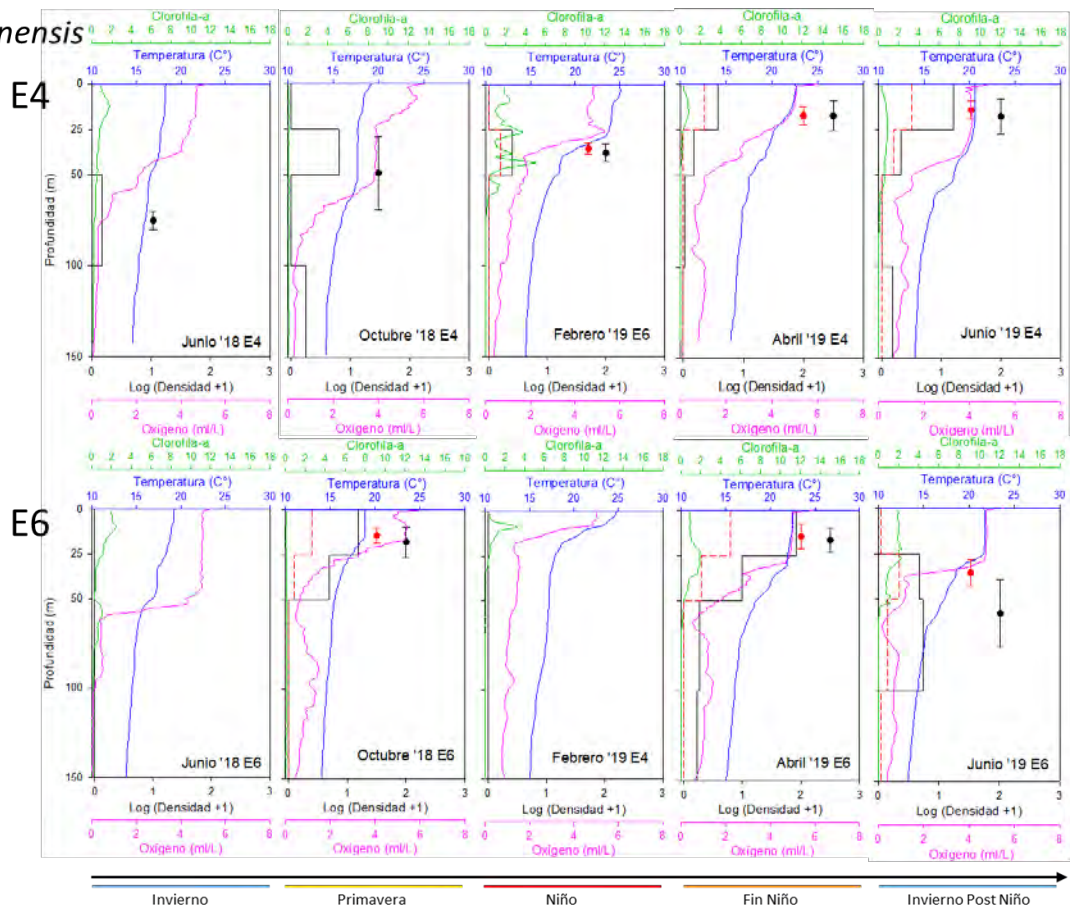


Figura 32. Logaritmo de la densidad de especies por intervalo de profundidad para *G. falconensis* y perfiles de temperatura (azul), clorofila-a (verde) y oxígeno disuelto (rosado) correspondientes en la localidad de Chicama. Los valores de ALD y VD son graficados en rojo (juveniles) y negro (adultos).

Por otro lado, la estación 4 incrementó en la capa superficial y en la subsuperficial. Los “juveniles” presentaron abundancias relativamente similares especialmente durante los meses cálidos en la estación 4 (febrero y abril 2019). En su mayoría se presentaron en los primeros 50 metros y al profundizarse disminuyeron sus abundancias (junio 2019 estación 6).

G. falconensis (Figura 32) presentó abundancias reducidas en la estación 4 con un ligero incremento superficial en abril y junio 2019. En la estación 6 las abundancias presentaron un pico superficial durante octubre 2018 en los primeros 50 metros y

este volvió a presentarse en abril 2019. Durante junio 2019 este pico se encontró desde los 25 hasta los 100 metros y también disminuyó su abundancia. Los individuos “juveniles” presentaron abundancias reducidas en abril y junio 2019 y estuvieron ausentes durante meses como junio y octubre 2018 en la estación 4 y febrero 2019 en la estación 6.

4.4.7. Masas de agua y especies de FP

Se realizaron los diagramas T/S correspondientes a las dos localidades con todas las observaciones obtenidas, posteriormente se relacionaron con los registros de las especies con mayor representatividad asociadas a los valores de temperatura y salinidad, con el objetivo de encontrar asociaciones directas con cada masa de agua. Los registros comprendieron solo las observaciones de las estaciones 4 y 6 al poseer mayores densidades y presentar una respuesta más clara a la variabilidad oceanográfica.

En la localidad de Paita (Figura 33) se registraron principalmente las tres masas de agua previamente mencionadas: AESS, AES y acf. A simple vista se observa la presencia de la mezcla de aguas subsuperficiales y superficiales producto de la surgencia y en donde se encontró la gran mayoría de especies registradas. Entre ellas: *G. bulloides*, *N. dutertrei*, *N. incompta*, *G. falconensis*, *G. sacculifer*, *G. ruber*, *G. scitula* y *G. menardii*. Las dos especies oportunistas (*G. bulloides* y *N. dutertrei*) se encuentran presentes en los 3 cuerpos de agua, pero con mayor presencia en las acf. En las Aguas Ecuatoriales Superficiales (AES) se registró la especie *O. universa* mientras que la especie *N. pachyderma* parece tener mayor

relación con las Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales. *G. ruber*, *G. falconensis* y *G. scitula* también se asociaron a las AES, pero con menor cantidad de registros. La especie *G. menardii* presentó registros exclusivamente en las acf con ligero acercamiento a las AESS. En Chicama (Figura 34) el escenario es distinto al registrarse la presencia de las Aguas Subtropicales Superficiales (ASS), además de los tres cuerpos de agua reportados para Paita. Se infiere que los puntos no agrupados dentro de una masa de agua serían señales de mezcla entre los 4 cuerpos de agua considerados para este estudio. En Chicama la distribución de especies registradas no siguió un patrón de afinidad hacia una masa de agua en específico.

Las acf contienen a la totalidad de especies registradas, sin embargo, también se presentaron observaciones dentro de los vacíos considerados como “mezcla”. La especie *G. falconensis* pareció presentar afinidad por el ingreso de las ASS, pero no fue exclusiva de dicha masa de agua, mientras que *G. sacculifer* y *N. incompta* tuvieron registros escasos asociados a las AESS. *N. dutertrei* se encontró ligeramente dentro de las AES al igual que *O. universa* y *G. falconensis*.

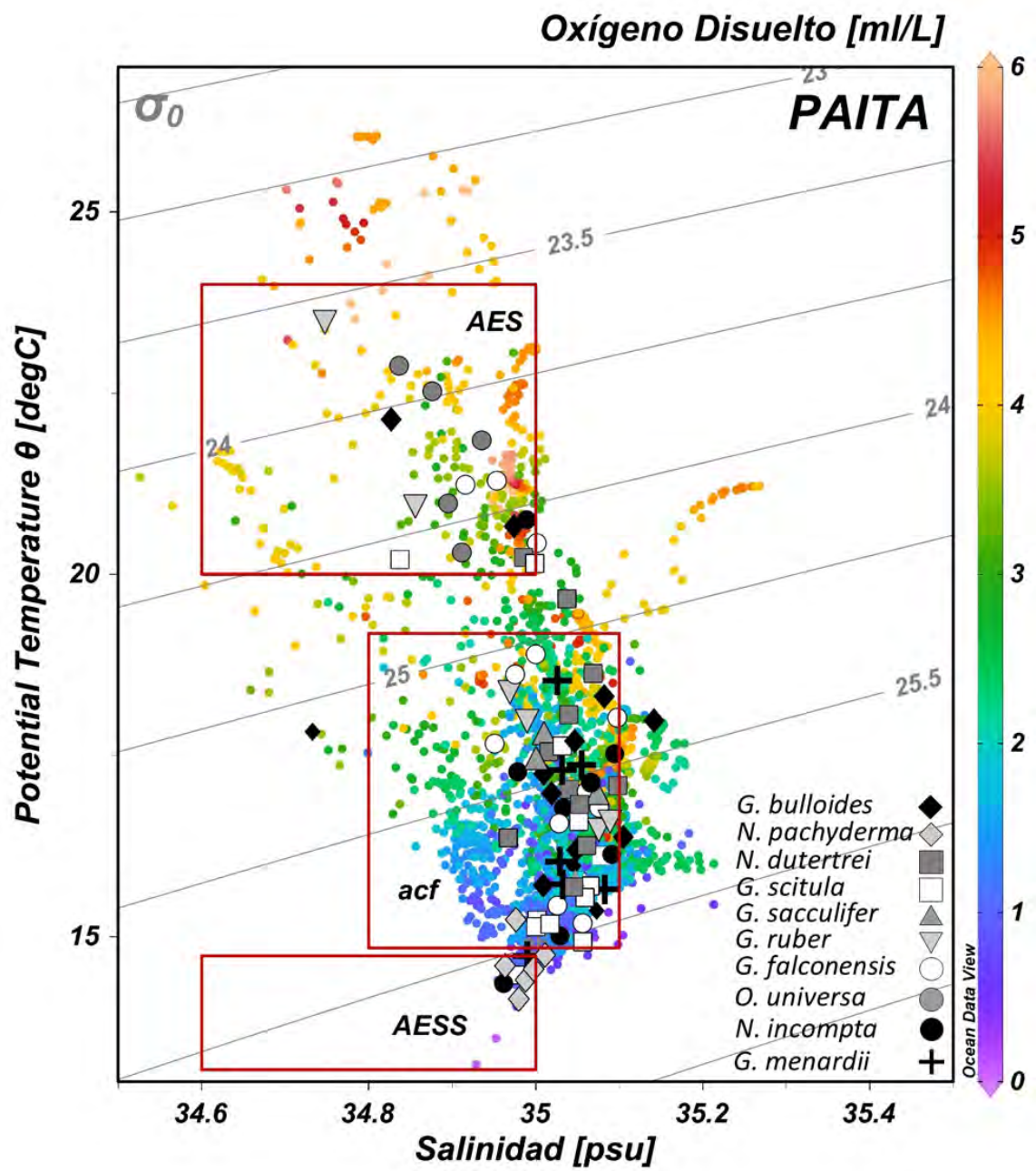


Figura 33. Diagrama ts de todas las observaciones en la localidad de Paita y registro de las especies de FP más representativas para la zona.

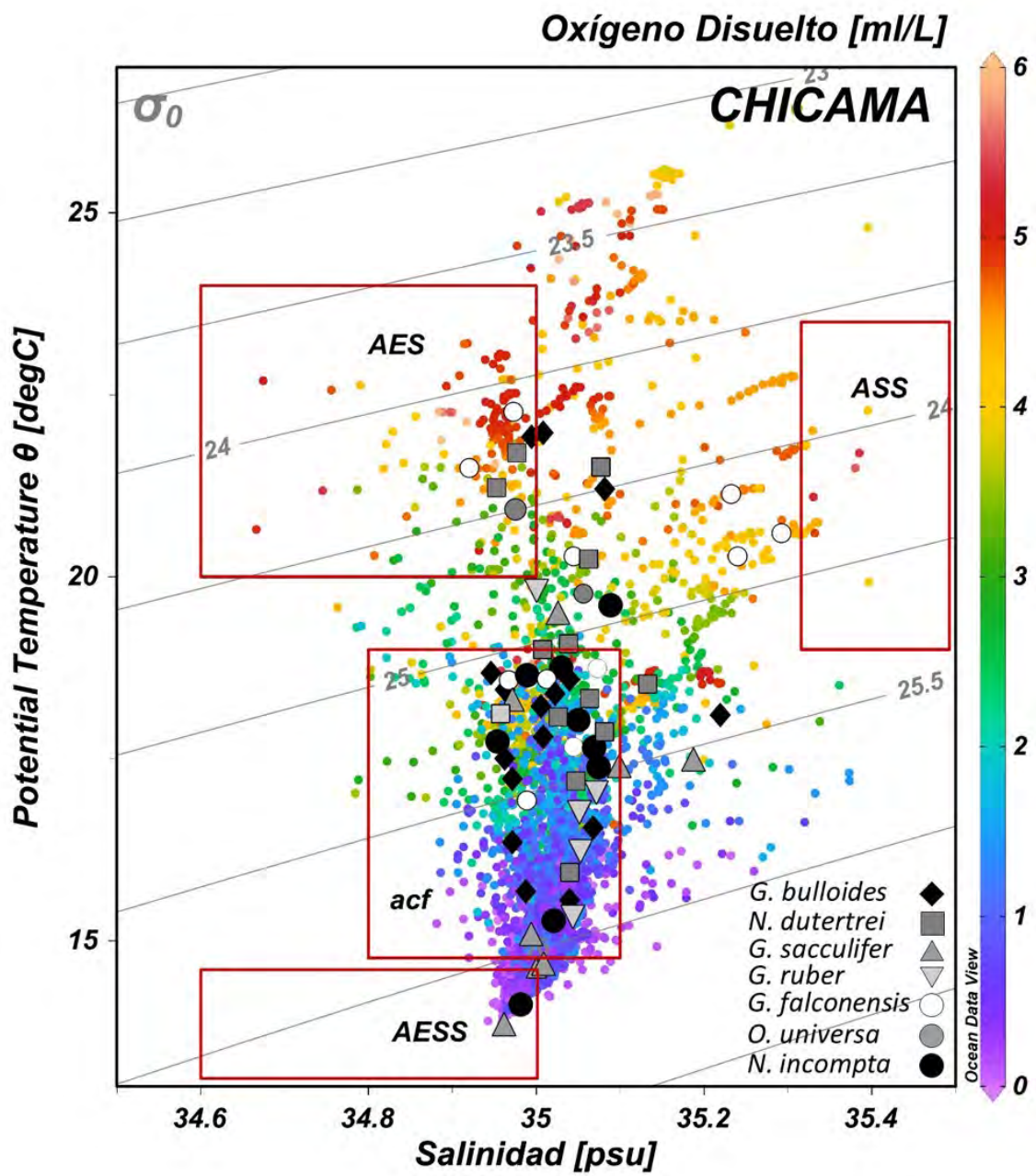


Figura 34. Diagrama ts de todas las observaciones en la localidad de Chicama y registro de las especies de FP más representativas para la zona.

4.4.8. Peso basado en medida - MBW (*Measurement Based Weight*)

Los valores del cálculo del peso basado en medida (MBW) se muestran en la Tabla 6 para las dos especies con mayores abundancias y presentes en la mayoría de las muestras: *Globigerina bulloides* y *Neogloboquadrina dutertrei*. Se optó por usar el área como medida para el cálculo en lugar del diámetro máximo. El área refleja de mejor manera la variabilidad de la testa, algunas especies pueden presentar cámaras más globosas y por ende incrementar su área. Asimismo, se presenta junto a las gráficas de MBW los valores de promedio de oxígeno disuelto (OD) respectivos para cada una de las muestras utilizadas en dicho parámetro.

Para la especie *Globigerina bulloides* (Figura 35 A, B) se observó un incremento de los valores de MBW durante el periodo El Niño 2019 en ambas localidades. Este ocurrió en el periodo inicial de El Niño (iEN) y alcanzó un pico máximo en el periodo final de El Niño (fEN). El MBW volvió a disminuir en el periodo post El Niño (postEN) por debajo de los 40 μg de peso normalizado en Paita. Los valores de OD también incrementaron durante el evento cálido (iEN y fEN) superando los 5 ml/L y volviendo a disminuir a valores de 3 ml/L en el postEN.

De manera general los puntos de Paita mostraron valores de MBW superiores a los de Chicama que se hicieron más notorios durante incremento EN alcanzando valores de hasta 153.47 μg mientras que en Chicama *G. bulloides* presentó su pico de MBW en 104.72 μg . Los registros se encontraron por debajo de los 60 μg en el resto de periodos.

Tabla 6. Tabla de cálculos de MBW en μg (según área de la testa) para *G. bulloides* (izq) y *N. dutertrei* (der). CONDICIÓN ENOS: 1: pre EN, 2: inicio de EN, 3: final EN, 4: post EN.

CONDICIÓN ENOS	CÓDIGO	LOCALIDAD	ESTACIÓN	<i>Globigerina bulloides</i>	MBW μg (AREA)	<i>Neogloboquadrina dutertrei</i>	MBW μg (AREA)
1	1806	CHICAMA	4		24.88		52.51
1	1806	PAITA	4		4.90		99.32
1	1806	PAITA	6		16.87		55.38
1	1808	CHICAMA	6		17.75		66.86
1	1808	PAITA	4		39.89		4.67
1	1808	PAITA	6		5.31		14.93
1	1810	CHICAMA	4		4.25		6.39
1	1810	CHICAMA	6		8.36		10.49
1	1810	PAITA	4		47.99		35.31
1	1810	PAITA	6		39.67		37.58
2	1902	CHICAMA	4		18.50		30.74
2	1902	CHICAMA	6		14.21		19.88
2	1902	PAITA	4		86.73		5.66
2	1902	PAITA	6		43.52		110.39
3	1904	CHICAMA	2		104.72		126.20
3	1904	CHICAMA	4		35.62		63.32
3	1904	CHICAMA	6		22.52		147.13
3	1904	PAITA	2		39.51		38.35
3	1904	PAITA	4		153.47		11.74
3	1904	PAITA	6		67.54		105.85
4	1906	CHICAMA	4	45.67	171.28		
4	1906	CHICAMA	6	10.28	76.71		
4	1906	PAITA	4	17.29	52.35		
4	1906	PAITA	6	36.85	102.90		

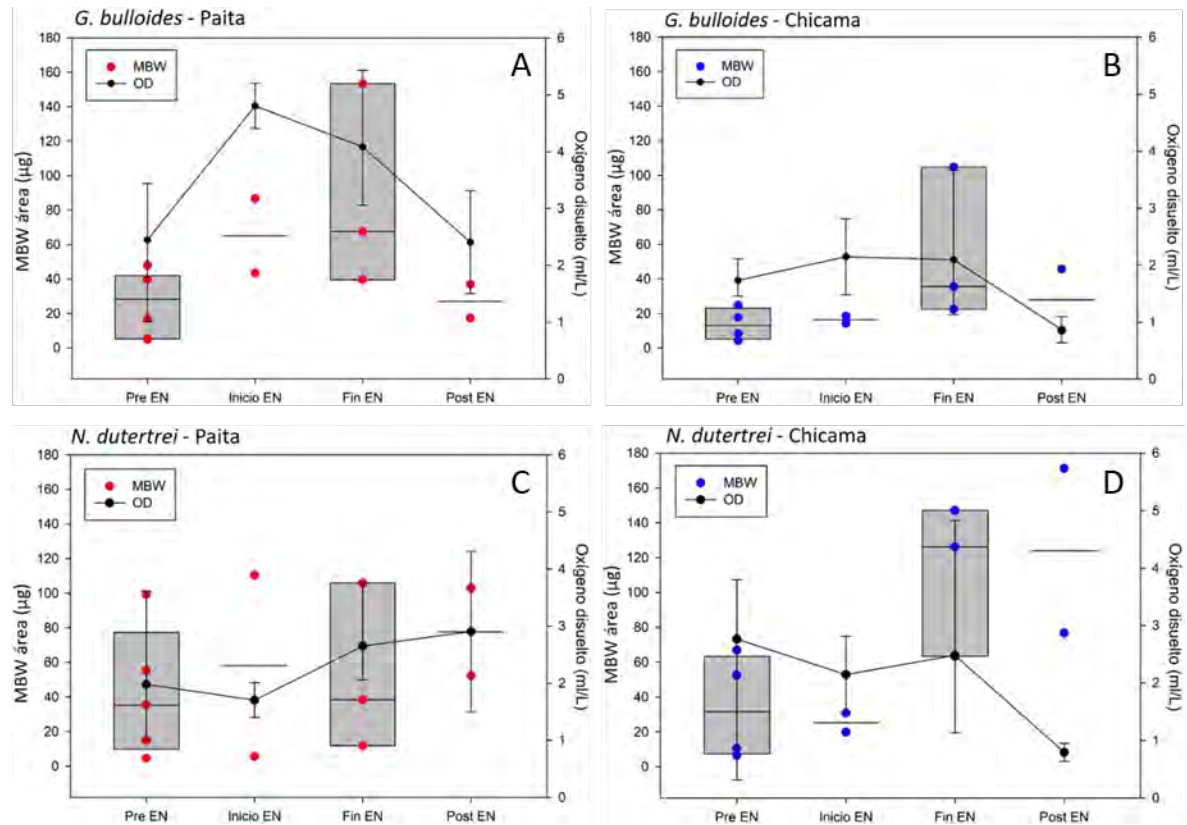


Figura 35. Variación del MBW en µg (del área) según los 4 índices propuestos a lo largo del periodo de muestreo para las especies *Globigerina bulloides* (A, B) y *Neogloboquadrina dutertrei* (C, D) en localidades ambas localidades. Los valores de OD son presentados en el eje derecho.

Por otro lado, para la especie *Neogloboquadrina dutertrei* (Figura 35 C, D) la variación del MBW no presentó una tendencia afín al periodo cálido en donde los valores máximos alcanzaron los 110.39 µg durante el periodo iEN que no se diferencia de manera considerable del valor máximo de 99.32 en el periodo preEN. El incremento se observó ligeramente en los valores de OD en la localidad de Paita sobrepasando los 4 ml/L únicamente en el periodo postEN. En Chicama, por otro lado, el MBW alcanzó máximos de hasta 171.28 µg durante el periodo postEN, incremento que también se observó desde el periodo fEN.

4.5. Resultados estadísticos

4.5.1. Análisis Cluster

Se realizó el corte del *cluster* a una distancia de 1.05 y se conformaron 4 grupos. Los tres primeros agruparon tres pares de especies: las especies *G. theyeri* y *N. pachyderma*, las especies *G. siphonifera* y *G. ungulata* que constituyen el segundo grupo y finalmente el último grupo de dos especies está compuesto por *H. pelagica* y *T. quinqueloba*.

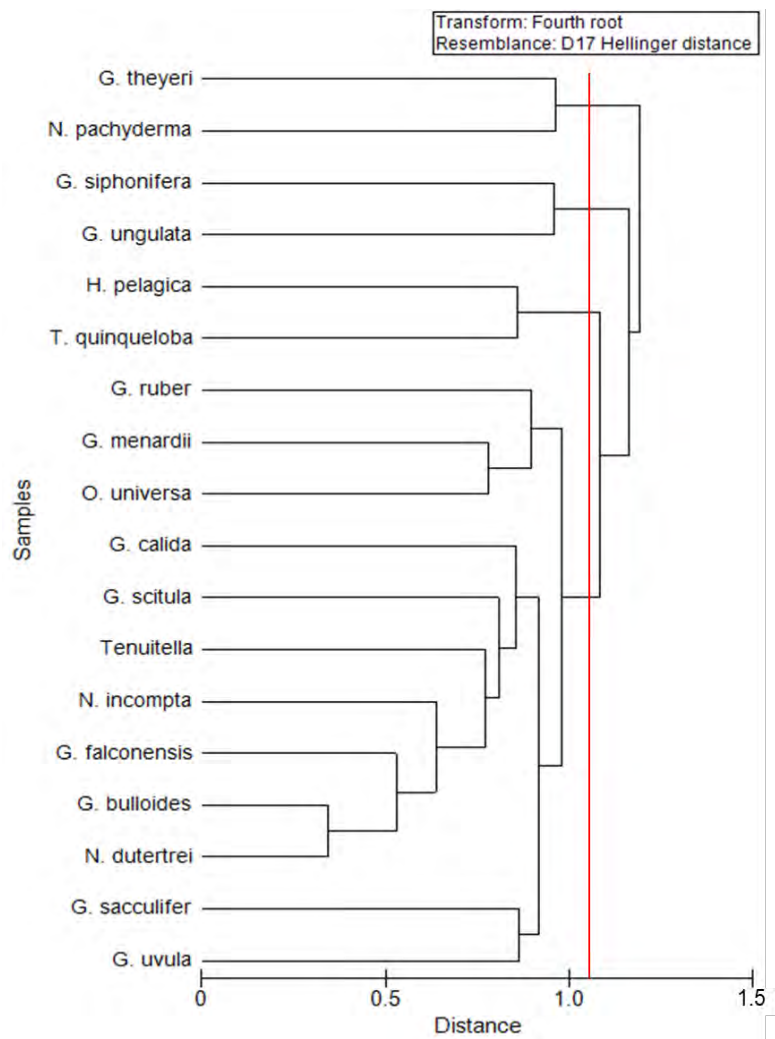


Figura 36. Análisis de cluster realizado con los datos de las 18 especies más frecuentes en ambas localidades.

El cuarto grupo abarcó mayor cantidad de especies y estuvo formado por tres subgrupos. El más abundante formado por siete especies, en el que se situaron las cuatro especies con mayor cantidad de observaciones (*G. bulloides*, *N. dutertrei*, *G. falconensis*, *N. incompta*) junto con *G. calida*, *G. scitula* y el género *Tenuitella* spp. Otro grupo conformado por *G. ruber*, *G. menardii* y *O. universa*; y un tercer grupo con *G. sacculifer* y *G. uvula*.

4.5.2. Correlaciones no paramétricas

La Tabla 7 muestra las correlaciones Spearman entre los parámetros ambientales superficiales (T10, SAL10), de fondo (TLIM, SLIM, ODLIM) y otros indicadores oceanográficos (FLUO, ZTERMOCLINA, Z 1mL OD) con las densidades por muestra de las principales especies de FP. La significancia es expresada en valores de $p < 0.05$ para los valores resaltados en negrita.

Se obtuvieron tanto correlaciones negativas como positivas en al menos uno de los casos para todas las especies con excepción de la profundidad de la termoclina (ZTERMOCLINA) que no tuvo una correlación significativa con ninguna de las especies. Las especies con mayor número de correlaciones significativas fueron *O. universa* y *G. falconensis*, ambas presentaron correlación positiva con la temperatura superficial (T10) teniendo *O. universa* la mayor correlación más fuerte ($\rho = 0.52$). *G. menardii* también presentó una correlación positiva con la temperatura superficial ($\rho = 0.47$). La temperatura de fondo (TLIM) solo posee 2 correlaciones negativas siendo la más significativa con *G. sacculifer* ($\rho = -0.44$).

El oxígeno de superficie a los 10 metros (OD10) presentó correlaciones positivas con 6 especies siendo las más significativas *N. dutertrei* ($\rho = 0.44$) y *O. universa* ($\rho = 0.37$). La suma de la fluorescencia en la columna de agua considerada como clorofila-a (CHL-A) posee 7 correlaciones significativas siendo las dos especies con mayor afinidad *G. menardii* ($\rho = 0.45$) y *G. calida* ($\rho = 0.38$). Finalmente, la profundidad de la iso-oxígena de 1 ml/L tiene las correlaciones significativas más fuertes con el género *Tenuitella* spp. ($\rho = 0.71$) y con *G. scitula* ($\rho = 0.59$).

Tabla 7. Correlaciones Spearman entre los parámetros ambientales y especies de FP para ambas localidades en conjunto. Se resaltaron las correlaciones estadísticamente significativas en negrita ($p < 0.05$).

	<i>G. bulloides</i>	<i>G. falconensis</i>	<i>G. ruber</i>	<i>G. sacculifer</i>	<i>N. dutertrei</i>	<i>N. incompta</i>	<i>G. menardii</i>	<i>G. scitula</i>	<i>G. calida</i>	<i>G. uvula</i>	<i>O. universa</i>	<i>Tenuitella</i> spp.
T10	0.25	0.39	0.32	0.21	0.43	0.18	0.47	0.08	0.28	0.23	0.52	0.07
TLIM	-0.18	-0.04	-0.23	-0.44	-0.03	0.02	-0.24	-0.07	0.15	-0.19	-0.33	0.07
SAL10	-0.19	-0.38	-0.04	0.16	-0.22	-0.14	-0.11	-0.15	0.00	0.01	-0.35	-0.12
SLIM	-0.02	0.03	-0.16	-0.25	0.13	0.16	-0.10	0.01	0.27	-0.08	-0.26	0.20
OD10	0.26	0.36	0.27	0.26	0.44	0.23	0.34	0.35	0.12	0.31	0.37	0.17
ODLIM	0.17	0.33	0.03	-0.23	0.26	0.19	0.09	0.20	0.24	-0.09	-0.09	0.30
CHL-A	0.37	0.34	0.15	0.23	0.32	0.07	0.45	0.35	0.38	0.16	0.35	0.29
ZTERMOCLINA	0.00	0.06	-0.09	0.33	0.03	0.33	-0.11	0.23	0.12	0.35	-0.01	0.11
Z 1mL OD	0.26	0.26	0.25	0.09	0.48	0.48	0.19	0.59	0.50	0.34	0.02	0.71

4.5.3. Análisis de Correspondencia Canónica

La Figura 37 muestra el diagrama de ordenación del Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) que denota la relación entre las especies de FP registradas y las variables oceanográficas trabajadas. Los dos primeros ejes representan el 59.43% de la varianza de los datos (CCA1 = 40.75% y CCA2 = 18.68%). El eje 1 estuvo explicado principalmente por la temperatura y el oxígeno superficial (10 m), mientras que el eje 2 estuvo explicado por el oxígeno y la temperatura de fondo, pero en menor porcentaje. La fluorescencia o clorofila-a resultó ser el factor con menor significancia seguido por la salinidad a los 150 m.

Junto con las variables oceanográficas de fondo (ODLIM, TLIM, SALIM) se agruparon las especies *T. quinqueloba*, *G. theyeri* y *N pachyderma* en el primer cuadrante. Las variables oceanográficas superficiales (T10, OD10 Y SAL10) se localizaron cada una en un cuadrante distinto. *G. siphonifera* y *G. menardii* se encontraron cercanas a los vectores de OD10 y fluorescencia (clorofila-a). *H. pelagica* y *O. universa* se situaron entre los vectores OD10 y T10. *G ungulata* se situó cercana al vector de salinidad superficial.

Las especies con mayores abundancias durante todo el muestreo se encontraron concentradas en el centro del gráfico sin evidenciar afinidad por alguna de las variables oceanográficas graficadas. Los colores de cada especie se determinaron según los grupos conformados en el análisis de *cluster*.

CCA Paita y Chicama

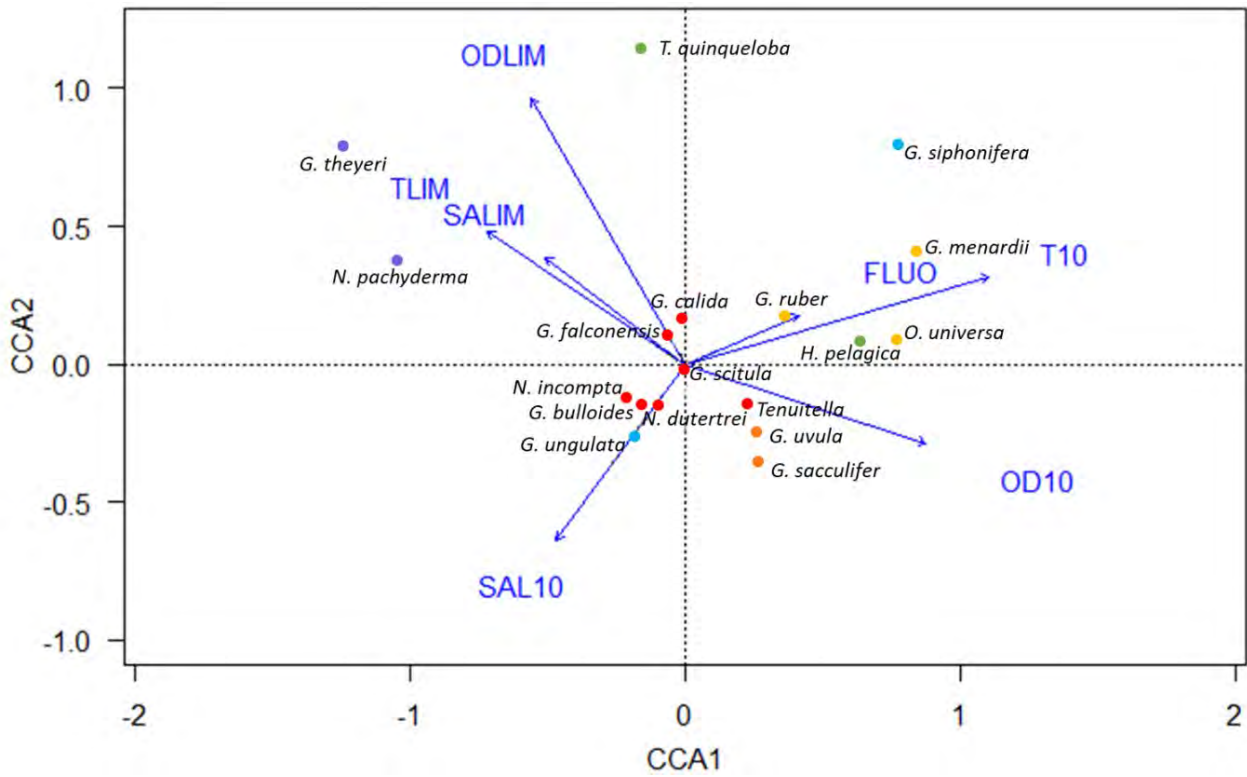


Figura 37. Análisis de Correspondencia Canónica (CCA). Diagrama de los ejes CCA1 y CCA2 basados en los % de abundancia de las especies más importantes de FP en ambas localidades (Paita y Chicama). Las variables ambientales se muestran como vectores.

5. DISCUSIÓN

5.1. Dinámica oceanográfica en el norte peruano y diferencias entre localidades

El océano somero (<200 m profundidad), considerado para este estudio como el hábitat de la mayoría de especies de foraminíferos planctónicos, presentó patrones temporales y espaciales descritos a partir de las variaciones de parámetros oceanográficos estudiados (Temperatura, Salinidad, Oxígeno Disuelto y Clorofila-a). Ambas localidades (Paita y Chicama) presentaron diferencias en los perfiles generados a partir de los datos colectados con el CTDO (Anexos 1-8) así como en el movimiento de las masas de agua presentes (Figura 18) las cuales fueron definidas según la información recopilada por Grados *et al.* (2018). Durante el periodo de estudio, las masas de agua mostraron un patrón típico del norte de Perú (León *et al.*, 2011) con ligeras anomalías propias de un régimen ENOS débil a moderado.

De las tres masas de agua registradas en los perfiles de Paita y Chicama, fueron las ASS y las acf las que estuvieron presentes con más frecuencia siendo las aguas costeras frías (acf) permanentes durante todo el periodo (Figura 18). Las ASS y las acf forman un frente horizontal de gradientes de temperatura, salinidad y por lo tanto densidad (Grados *et al.*, 2018); este frente y su desplazamiento en ocasiones funciona como indicador de condiciones ENOS. Es importante mencionar que las acf no son consideradas una masa de agua propiamente dicha sino un “agua de mezcla”. Morón y Tenorio (2011) definieron las acf como un producto de la mezcla entre las Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales (AES) y las Aguas Subtropicales

Superficiales (ASS). Sin embargo, para los objetivos de este trabajo sí se le consideró como una masa de agua tomando de referencia la literatura citada (Graco *et al.*, 2007; Morón, 2011). Los parches de masas de agua que no pudieron ser definidos por los parámetros establecidos en Chicama, y en ocasiones en Paita, se observan en la Figura 18 (mayo 2018, junio 2018, junio 2019). Estos pueden dar a entender que existe una mezcla entre las Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales y las Aguas Subtropicales Superficiales (ASS) o las Aguas Ecuatoriales Superficiales (AES) ocurriendo en la capa superficial (<50 m). Según estudios de la variabilidad salina de la costa peruana (Morón y Tenorio, 2011) las ASS tienen valores de 35.1 ups a 35.6 ups y se reportan con mayores aproximaciones a la costa durante verano y otoño, coincidiendo con la debilitación de los vientos Alisios. Por otro lado, en Paita los valores de salinidad no se incrementaron considerablemente e inclusive disminuyeron hasta valores de 34.7 unidades (marzo 2018, febrero 2019) lo que nos indicaría que se trataría de una mezcla con las AES.

El Niño 2019 fue considerado como un evento “débil” (ENFEN, 2019b) y esto se observó durante los meses de febrero y abril de ese año con la entrada de las Aguas Ecuatoriales Superficiales (AES) en ambas localidades solo por encima de los 50 metros de profundidad (Figura 14). La extensión reducida del ingreso de este cuerpo de agua más cálido nos indicaría que las aguas costeras frías (ACF) no fueron desplazadas como sucedería en un evento de mayor magnitud. Durante un evento El Niño intenso (e.g. 1997-98) se observa que la isoterma de 15°C puede descender hasta los 200 metros de profundidad mientras que en eventos fríos (La Niña) está dentro de los primeros 30 metros (Flores *et al.*, 2013). En este estudio en la localidad de Paita la isoterma de 15°C no superó los 200 metros durante ningún

mes estudiado (Anexo 1). El ingreso de las Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales (AESS) en el mes de agosto 2018 (Figura 18) en Chicama no fue relevante para el estudio ya que si bien se registró cercana a la estación 6 no coincidió con la colecta de FP que se realizó conjuntamente.

Los reportes de IMARPE registraron las anomalías de temperatura positivas más intensas y cercanas a la costa durante el mes de diciembre 2018 con anomalías de $+1^{\circ}\text{C}$ y $+2^{\circ}\text{C}$ tanto en Paita como en Chicama (IMARPE, 2019). La temperatura en Paita aumentó durante El Niño 2019 teniéndose los picos máximos en la capa superficial (<25 m) durante el mes de febrero 2019. Este calentamiento está asociado a la intrusión de las AES (Figura 18) con temperaturas entre 20° - 24° C en las estaciones 4 y 6. Lo mismo no ocurrió en Chicama ya que la temperatura superficial máxima ocurrió durante febrero 2018 en los primeros 25 metros de la estación 6 alcanzando los 26°C en un verano aparentemente común sin presencia de El Niño. Por otro lado, el calentamiento durante el verano 2018 ocurrido en Chicama y no en Paita estaría relacionado con un ingreso de las Aguas Subtropicales Superficiales (ASS) desde el oeste que poseen mayores valores de salinidad (>35.4) que las Aguas Ecuatoriales Superficiales (AES) y se encuentran fuera de la plataforma (Morón, 2000). La isoterma de 15°C , que ha sido tomada como la base de la termoclina en literatura consultada (Flores *et al.*, 2013), presentó un comportamiento bastante estable evidenciando una mayor estratificación y manteniéndose entre los 100 y 150 metros con ligeras excepciones. En Chicama por otro lado se mostró más dinámica alcanzando mayores profundidades durante los meses de El Niño (Anexo 5).

La disponibilidad del oxígeno disuelto en el mar es variable tanto temporal como espacialmente y depende de factores físicos como la ventilación, estratificación, surgencia de aguas profundas y factores biológicos como la fotosíntesis y la respiración (Davis *et al.*, 2020). Para las localidades estudiadas los valores de oxígeno disuelto superficiales registrados según previos estudios varían entre 2.87 a 7.64 mL/L y se encuentran relacionados con las isotermas a partir de los 5°S en adelante (Morón y Tenorio, 2011). Los valores superficiales son similares a lo registrado por Davis *et al.* (2020) en el Pacífico norte que consideró como ambientes óxicos a valores mayores de 2.45 ml/L. Davis *et al.* (2020) abarcó una columna de agua de 1000 metros y definió la ZMO como valores menores a 1.4 ml/L, los valores menores a 0.5 ml/L fueron considerados como “hipoxia severa”. En nuestro litoral la ZMO es bastante intensa, somera y presenta un amplio espectro de variabilidad debido a la interacción de procesos involucrados como la remineralización de materia orgánica, pobre ventilación, pérdida de nitrógeno, la oxidación anaeróbica del amonio (Anammox), entre otros (Graco *et. al.*, 2017).

El límite superior de la ZMO se profundiza con la aproximación al Ecuador pasando desde los 33 metros de profundidad en Punta Falsa (5°59,99'S) a los 187 metros en Puerto Pizarro (3°35'S) (Ledesma *et al.* 2011). A pesar de estar ambas estaciones localizadas en el norte peruano el comportamiento en cuanto a disponibilidad de oxígeno y amplitud de la ZMO es distinto y está acorde a lo reportado previamente por la literatura. La iso-oxígena de 0.5 mL/L fue mucho más somera en Chicama manteniéndose por encima de los 100 m de profundidad a excepción de los meses El Niño (febrero y abril 2019) en donde se profundizó considerablemente. La reducción de la extensión vertical de la ZMO en Paita se originó debido a la entrada

de aguas cálidas desde el norte, así como debilitamiento de los vientos alisios y por ende el debilitamiento de la surgencia de aguas profundas pobres en oxígeno a superficie. La somerización de la ZMO en la localidad de Chicama, a diferencia de Paita en donde se encuentra a mucha más profundidad, nos indicaría que es una zona de transición oceanográfica entre el norte cálido y el centro del litoral peruano con una ZMO más intensa debido a mayor surgencia de aguas profundas y de mayor productividad (Pennington *et al.*, 2006; Ledesma *et al.*, 2011; Graco *et al.*, 2007). Trabajos realizados frente a Perú, en la zona de Paita (5° S) y San José (6° 45' S) muestran como la distribución de la mínima de oxígeno es modulada por los eventos EN o La Niña (LN), los cuales modifican la intensidad de la Corriente Peruana Subsuperficial y aumentan el oxígeno en la columna de agua (Guillén *et al.*, 1985). Las condiciones oceanográficas de Paita durante el periodo de estudio nos hacen considerarla una zona que presenta una señal más “limpia” en relación a la llegada de eventos El Niño a comparación de Chicama. Esto significa un ambiente más estable por lo que se hizo mayor énfasis en el estudio de la comunidad de FP en dicha localidad. Los bajos niveles de oxígeno disuelto (<0.05 mL/L) se registraron generalmente por debajo de los 100 metros en Paita con excepción de los meses cálidos de El Niño, lo que nos muestra un ambiente más oxigenado a diferencia de Chicama. Zuta *et al.* (1978) definieron a Paita como uno de los puntos importantes de surgencia durante los meses de mayo y setiembre en donde las mayores variaciones en cuanto a parámetros oceanográficos se encontraron sobre los 150 metros. La importancia de Paita como punto de surgencia de aguas profundas tiene relación con las condiciones atmosféricas asociadas al desplazamiento estacional de la ZCIT (Gutiérrez *et al.*, 2014). Sin embargo, según lo observado en este

muestreo, Paita mostró menor variación de salinidad, mayor variación en su capa de mezcla y mayor amplitud de la superficie oxigenada de la columna de agua.

Las concentraciones de clorofila-a son un indicador indirecto de la biomasa de fitoplancton en el océano y por lo tanto de la productividad primaria del medio. Los valores de fluorescencia por unidad de clorofila-a pueden variar hasta en 1 orden de magnitud dependiendo de los valores nutricionales de la composición comunitaria del fitoplancton (Holm-Hansen, 2000). A pesar de ello, los perfiles de fluorimetría permiten documentar en tiempo real la estructura del perfil de clorofila-a en la zona eufótica dando una primera estimación de esta de manera rápida (Holm-Hansen, 2000; Kiefer, 1973). Los valores de productividad primaria se encuentran dentro de los parámetros normales reportados para la zona (Echevin *et al.*, 2008). En Paita los perfiles de clorofila-a, según la fluorimetría del CTDO, fueron oligotróficos (valores menores a 2 unidades) en la mayoría de los meses del muestreo (marzo 2018 – octubre 2018). A partir de febrero 2019 se dio un foco de incremento de clorofila-a en la capa superficial de la estación 4, este fue incrementando hasta llegar a las 12 unidades en los primeros 25 metros (Anexo 4F). Este pulso de productividad pudo ser ocasionado por el calentamiento y las condiciones favorables para el desarrollo de un *bloom* de fitoplancton en la zona como por ejemplo la incidencia de luz o la disponibilidad de nutrientes en el agua. Por otro lado, en la localidad de Chicama ocurrieron pulsos mucho más ligeros de productividad a lo largo del periodo de muestreo (Anexo 8). Los niveles altos de clorofila-a pueden ser indicador de un incremento del oxígeno disuelto ocasionado por la fotosíntesis, sin embargo, al originarse *blooms* de fitoplancton la respiración

de la materia orgánica en descomposición disminuye los niveles de OD (Vergara *et al.*, 2016).

De manera concluyente podemos denotar que ambas localidades, si bien se encuentran dentro de la zona norte del litoral peruano, presentan comportamientos distintos en cuanto a su oceanografía lo que resultaría en una respuesta diferenciada por parte de la comunidad de FP. Al ser organismos tan pequeños, sensibles y altamente variables debido a su corto tiempo de vida, las condiciones oceanográficas, así como la fauna acompañante, impactarían directamente en su ecología, distribución y abundancia, lo que será evaluado a continuación.

5.2. Ecología y distribución de la comunidad de foraminíferos planctónicos en el norte del Perú

El muestreo realizado por estratos de profundidad es el primero para la zona norte del litoral peruano. Se hipotetiza que la comunidad refleje una señal integrada de los procesos que generan estratificación, es por ello que se tomaron distintos rangos de profundidad de muestreo con el fin de abarcar zonas por encima y por debajo de la termoclina. Con el objetivo de evaluar si la inclusión de FP de menor talla en el estudio es necesaria se discute en la primera sección algunas implicancias metodológicas relevantes con respecto al uso de distintas aperturas de malla teniendo en cuenta la variabilidad de especies en la zona. En las siguientes secciones se discute la relación de las variables ambientales y la respuesta de la comunidad de FP.

5.2.1. Comparación de las mallas de 63µm y 100µm con implicancias metodológicas

Con el objetivo de registrar la mayor diversidad de especies y morfotipos, tanto de juveniles como adultos, dentro la columna de agua muestreada se planteó el uso de dos redes de distinta apertura de malla (100 µm y 63 µm). Al haberse registrado especies poco frecuentes como *G. hirsuta*, *G. tumida*, *G. truncatulinoides* y *P. obliquiloculata* (especies relacionadas a climas tropicales) en las redes de menor apertura de malla (Tabla 5). Se considera importante no dejar de lado dicha fracción para un estudio que abarque la comunidad de FP en su totalidad y poder así obtener una riqueza de especies más acertada o realista. Asimismo, gran parte de la comunidad de juveniles es descartada al realizar muestreos con mallas de apertura más amplia como >200 µm o >150 µm (Sverdlove y Bé, 1985), organismos que también son representativos de la comunidad de FP.

En estudios previos (Kuroyanagi y Kawahata, 2004; Pados y Spielhagen, 2014; Iwasaki *et al.*, 2017) se hace uso de la red de 63 µm como colector inicial de las muestras para luego ser procesadas por tamices de mayor tamaño y seccionar rangos de talla generalmente de 50 µm desde los 100 µm en adelante. Peeters *et al.* (1999) analizaron los efectos del uso de distintas aperturas de malla en los muestreos tanto de redes de plancton como de muestras de sedimento. Sus resultados indicaron que la distribución de frecuencias de tallas presentó sus valores máximos en el rango más pequeño del espectro de tallas. Los hallazgos de Peeters *et al.* (1999) podrían indicar que la fracción de FP a partir de los 100 µm podría estar subestimada.

El rango de tamaños del total de especies encontrado en este estudio varió entre 50 μm a 600 μm aproximadamente. Esta variación está asociada al rango de tamaños característico de cada especie que a su vez cambia a lo largo de la ontogenia. Las mayores tallas se reportaron en especies como *Hastigerina pelagica* y *Globorotalia menardii*. Por otro lado, especies como *Globigerinita uvula* se registraron en tallas menores de entre 50 μm a 60 μm . Según la literatura, el tamaño promedio para esta especie puede variar entre 100 a 150 μm (Meilland *et al.*, 2019; Lessa, 2009). Husum y Hald (2012) describen a *G. uvula* como una especie de altas latitudes en ambientes polares a subpolares, cuyo tamaño reducido puede representar un sesgo al subestimar la presencia de esta especie en estudios que utilizan fracciones mayores a 125 μm (Schiebel y Hemleben, 2017). *Tenuitella iota* también se encuentra dentro del grupo de especies que generalmente registran tamaños menores a 150 μm , fracción que no es utilizada en estudios paleoceanográficos y de la cual existen escasos reportes (Rebotim *et al.*, 2017). Durante este muestreo se registró en Paita en los meses cálidos de El Niño 2019. Sin embargo, debido a que gran cantidad de individuos fueron identificados solo hasta el género *Tenuitella* es probable que la fracción de de *T. iota* haya sido subestimada.

Para la red de 100 μm en Chicama (Figura 20) el número de especies siempre fue mayor en las estaciones 4 y 6 fluctuando entre 6 a 12 especies. Que las muestras obtenidas con la red de menor apertura hayan arrojado menores densidades en Chicama sería un indicador de condiciones menos favorables para los juveniles. Las condiciones de Paita resultan propicias para la reproducción y desarrollo de comunidades de FP según nuestros resultados.

En Paita durante los meses El Niño del 2019 se observó un incremento de la comunidad de FP (riqueza y densidad de individuos) en ambas redes lo que indicaría un impacto positivo sobre los FP (Figura 19 y 20). Por otro lado, durante los meses fríos las densidades por estación son menores para ambas redes (Figura 19). Sin embargo, para la red de 63 μm , el pico máximo en la estación 4 ocurrió en abril mientras que la estación 6 en octubre fuera del calentamiento de El Niño. En la red de 100 μm ambas estaciones tuvieron un comportamiento similar cuyo pico ocurrió en el mes de febrero 2019. Esto indica que la red de mayor apertura capturó un comportamiento más homogéneo entre estaciones posiblemente asociado a una mayor estabilidad del muestreo. Por su parte la estación 2 tuvo menores densidades con un pico en el mes de febrero 2019 en la red de 63 μm y en abril en la red de 100 μm (Figura 19), lo que podría tener relación con la menor estabilidad de las estaciones costeras y tener una respuesta indirecta ante eventos cálidos El Niño que se localizan mar adentro. Las condiciones oceanográficas (luego discutidas) en la estación 2 no se diferencian de manera drástica de la estación 4, sin embargo, la disponibilidad de FP es distinta, lo que podría deberse al impacto antropogénico al encontrarse más cercana a la bahía de Sechura.

Acoplando los perfiles oceanográficos en Paita con las densidades del total de la comunidad de FP se observa que, además del incremento en la temperatura superficial (<50 m) durante los meses de febrero, abril e incluso junio 2019 (Anexo 1), el incremento de la clorofila-a en la superficie de la estación 4 (Anexo 4), también existe una respuesta positiva de la densidad total de FP (Figura 19) ante estas variables. Esto nos daría indicios de una relación directa entre la clorofila-a, la temperatura y la comunidad de FP. El pico de clorofila-a, indicador de

producción primaria, es impulsado por el incremento de temperatura. Los FP que se alimentan de fitoplancton se vieron beneficiados por este pequeño bloom. Asimismo, desde el mes de febrero en la estación 4 y 6 se incrementaron los niveles de oxígeno disuelto (alcanzando 5ml/L en superficie), esto también coincidió con los picos de densidad (Anexo 3). Sin embargo, para poder considerar esta variable como influencia directa se deben observar las abundancias por estrato de profundidad ya que la mayor variabilidad de los parámetros oceanográficos ocurre principalmente en los primeros 50 metros de la columna. Dicha relación se analiza en los siguientes puntos de la discusión.

En cuanto a la riqueza de especies por estación el incremento durante los meses El Niño fue más notorio en la red de 63 μm (Figura 20) lo que muestra que la respuesta de los juveniles o FP de menor talla fue mayor ante el calentamiento. Este conteo también tiene en consideración las especies cuyas abundancias no tuvieron números considerables o que en algunos casos no superaran el 1% del porcentaje de ocurrencia y por ello fueron obviadas en los análisis estadísticos que se analizarán posteriormente. Durante junio 2018 el número de especies es relativamente alto para las estaciones 4 y 6, contrario a lo que se esperaría en un mes frío donde solo las especies adaptadas a temperaturas templadas (como por ejemplo *Globigerinoides ruber* o *Neogloboquadrina pachyderma*) deberían estar presentes. En la estación 2, sin embargo, el incremento es gradual hasta llegar a los meses cálidos de El Niño, febrero y abril 2019, esto sucede para ambas redes lo que demostraría que los efectos de este calentamiento anómalo alcanzan la estación 2 tanto en la comunidad de juveniles como a los organismos adultos (Figura 16).

Los análisis de rarefacción son habitualmente utilizados para determinar el tamaño de muestra adecuado sin que se altere la riqueza de especies o para hacer una comparación entre la diversidad de hábitats. También pueden ser utilizados para demostrar diferencias entre dos metodologías de muestreo con el fin de optimizar la captura de individuos (Colwell, 2006). En esta tesis se utilizó para realizar una comparación entre las muestras colectadas con ambas redes: la red de 100 μm , en la que se esperaría retener taxones de mayor tamaño, organismos adultos ya desarrollados; y la red de 63 μm , en la que se esperaría un mayor número de juveniles y taxones de menor tamaño.

En la localidad de Paita las curvas de rarefacción de cada muestra indicaron ligeras diferencias entre ambas redes (Figura 21). En la red de 63 μm el número de muestras que llega a la meseta es menor (8) y muchas solo denotan el crecimiento exponencial inicial sin estabilizarse. Esto demostraría que la red de menor apertura no fue eficiente en reflejar la comunidad en su totalidad. Asimismo, el bajo número de individuos por muestra en la mayoría de los casos podría ser producto de un menor éxito en el muestreo debido a la resistencia al flujo de agua que opone la malla de 63 μm . Para la red de 100 μm , del total de muestras fueron 10 las que se acercaron a la asíntota alcanzando una meseta o el inicio de esta. Esto indica que la cantidad de muestras que alcanzó el número de especies adecuado fue mayor y resultaría una herramienta más útil para el estudio de la comunidad al abarcar una mayor riqueza de especies. En ambas redes las muestras con menor número de individuos coincidieron con los meses de invierno, con ligeras excepciones; lo meses de febrero y abril 2019 que fueron influenciados por el calentamiento El Niño

son los que poseen las muestras con mayor número de individuos evidenciando nuevamente el efecto positivo del calentamiento en la comunidad de FP.

En la localidad de Chicama muchas de las muestras, al presentar densidades reducidas, no pudieron alcanzar la meseta necesaria. En la red de 63 μm solo 5 muestras parecen alcanzar la meseta entre un rango de 4 y 7 especies, sin embargo, la curva termina, en la mayoría de los casos, en menos de 300 individuos. En la red de 100 μm las muestras que alcanzaron la meseta entre un rango de 5 a 10 especies también son escasas, pero el número de individuos es mayor. La pendiente de las curvas de la red de 63 μm es ligeramente más pronunciada lo que indica que el esfuerzo de muestreo sería menor para alcanzar la meseta, sin embargo, al ser la red de 100 μm la que capturó la mayor cantidad de especies en la totalidad de sus muestras se procedió a utilizar en ambas localidades, y para el resto de análisis, las muestras obtenidas con la red de 100 μm .

Los resultados del análisis de rarefacción indican que el uso de los datos obtenidos de la red de 100 μm , como se sugiere en la mayoría de estudios de FP (Berger, 1979; Bé *et al.*, 1977; Schiebel y Hemleben, 2017), para los siguientes análisis estadísticos fue el más adecuado. Asimismo, debemos tener en cuenta que la red de 63 μm , al capturar especies poco comunes y una mayor cantidad de FP pequeños (se asume juveniles), podría ocasionar un sesgo debido a una incorrecta identificación de especies por falta de rasgos representativos que pertenecen a la etapa adulta. Asimismo, la fuerza de resistencia de la malla de 63 μm podría resultar un factor influyente en el bajo número de individuos al dificultar el muestreo concentrando y obstruyendo la malla con gran cantidad de fauna acompañante. Esto podría conllevar a que individuos de mayor tamaño salgan fácilmente de la red lo que no

nos permite visualizar la comunidad en su totalidad. Muestreos con inclusive menor apertura de malla requieren una velocidad mínima de aproximadamente 0.3 m/s para evitar que el tamiz se rompa y arruine el muestreo (Schiebel y Hemleben, 2017). Estudios paralelos que comparan los esfuerzos de muestreo con distintas aperturas de malla también encontraron mayor incidencia de especies en redes de menor apertura. Shao *et al.* (2020) reportaron mayor riqueza, abundancia, equitatividad y diversidad de especies de la comunidad de zooplancton en la red de menor apertura (77 μm). En análisis con especies del zooplancton de mayores tallas también se consideró la menor apertura de malla como el método encargado de capturar la mayor diversidad y abundancia de copépodos sin afectar las relaciones entre especies y masas de agua registradas (Wu *et al.*, 2011).

Teniendo en cuenta los puntos anteriores se considera importante abarcar la comunidad de FP en su totalidad continuando con el monitoreo de fracciones de menor tamaño hasta lograr identificar especies poco usuales que se reportaron solo en la malla de 63 μm . Para lograr el análisis completo de la comunidad de juveniles y adultos se necesita un conocimiento vasto en identificación de especies, su ontogenia y el correcto uso de las herramientas que permitan observar las características de cada una.

5.2.2. Asociaciones de especies presentes en el norte del mar peruano

Todas las especies registradas para este estudio han sido reportadas previamente en la literatura dentro de la misma zona o zonas circundantes. Los registros de estas especies comenzaron en el año 1990 con las muestras de sedimento del programa

Ocean Drilling Program (Ibaraki, 1990) y las recopiladas de otros estudios mediante la extracción de cores de sedimento (Parker y Berger, 1971). Ibaraki identificó especies dentro de la plataforma en la zona de Trujillo, las especies que coincidieron con este registro fueron: *Globorotalia scitula*, *Globigerina falconensis*, *Neogloboquadrina dutertrei*, *Globigerina bulloides*, *Globorotalia menardii*, *Globigerinoides ruber*, *Neogloboquadrina incompta* y *Neogloboquadrina pachyderma*. De las 8 especies solo *Globorotalia scitula* coincidió dentro de la zona de colecta de Ibaraki, el resto de especies fueron registradas a latitudes mayores. Teniendo en cuenta lo dinámico que es el ecosistema costero peruano y considerando que las muestras de dicho estudio pertenecieron al Eoceno se esperaría una distribución distinta en la actualidad.

Asimismo, Thiede (1983), en su análisis de plancton calcificante registró las especies *G. bulloides*, *G. glutinata*, *N. dutertrei*, *G. ruber*, *G. menardii*, entre otras. Todas las especies registradas en dicho estudio se encontraron en abundancias considerables excepto *G. glutinata*, que según Thiede presentó registros en los puntos de muestreo más alejados de la costa y no se registró para este caso. La zona de muestreo de Thiede no abarca Paita, pero sí es cercana a Chicama. Las mayores abundancias fueron registradas al norte de los 7°S coincidiendo con las mayores abundancias encontradas en Paita para este estudio.

El número total de especies registradas fue de 22 entre ambas localidades (Tabla 5), con mayor riqueza en Paita por una diferencia de 6 especies que fueron: *Globorotalia ungulata*, *Globorotalia theyeri*, *Globorotalia hirsuta*, *Globorotalia tumida*, *Globorotalia truncatulinoides* y *Turborotalita quinqueloba*. El género *Globorotalia* comprende especies que se distribuyen desde ambientes subtropicales

a tropicales y abarcan distintos estratos de profundidad, al ser Paita la localidad con mayor cercanía a la franja ecuatorial y a los trópicos los hallazgos de especies pertenecientes a este género no resultan extraños. Tres de estas especies “nuevas” o “raras” fueron capturadas con la red de menor apertura de malla (63 μ m) y no se consideraron en los análisis estadísticos posteriores por presentar frecuencias muy reducidas. A continuación, se analizan los hallazgos obtenidos con la red de 100 μ m.

Los parámetros oceanográficos indicaron que la localidad de Paita sería más propicia para el desarrollo de los FP, estos también respondieron positivamente al calentamiento leve de El Niño 2019. Tanto la densidad total de organismos como la riqueza de especies incrementaron. Luego de seleccionar la fracción de mayor tamaño para el resto de análisis se calcularon los índices de diversidad principales (Anexo 10 y 11). Chicama presentó una mayor variabilidad oceanográfica y una escasa respuesta de los FP ante el calentamiento de El Niño lo que se observó también en los índices de diversidad incrementando solo en la estación 6 en donde los picos de diversidad se encontraron en febrero 2018 y junio 2019 también alcanzando valores de 2. Siendo la estación 6 la que nos daría mayor información sobre la comunidad de FP se considera hacer énfasis en continuar los muestreos más oceánicos en la zona de Chicama. Al observar los perfiles oceanográficos el factor limitante en Chicama sería la ZMO somera durante la primera mitad del muestreo (febrero 2018 – octubre 2018). Esta limitaría la extensión vertical de la comunidad de FP con excepciones de algunas especies que están adaptadas a situaciones extremas o poco favorables de bajo oxígeno y acidez como *N. dutertrei* y *G. sacculifer* (Figura 26 y 31). El Niño 2019 se consideró como un evento de

magnitud débil a moderada y no tuvo impactos negativos sobre la comunidad de FP estudiada por el contrario pareció favorecerla en la localidad de Paita. Se considera importante el seguimiento de los muestreos con redes de plancton por estratos para la futura evaluación de la ecología de FP ante un evento intenso en donde la riqueza, así como el tamaño de las comunidades incrementa de manera más notoria.

Dentro de las especies del género *Globorotalia*, que fueron reportadas en abundancias suficientes, se encontraron especies como *G. ungulata*, *G. theyeri* y *G. tumida* que suelen tener preferencias por ambientes tropicales superficiales en donde han sido registradas con mayor frecuencia (Schiebel *et al.*, 2017). En este estudio se encontraron solamente en Paita siendo la estación más cercana al Ecuador y que posee un clima más tropical que Chicama. Por otro lado, la distribución vertical *G. truncatulinoides* ha sido registrada hasta en profundidades mayores a 1000 metros en el Atlántico (Schiebel y Hemleben, 2005) siendo asociada también a climas subtropicales con bajos niveles de nutrientes (Davis *et al.*, 2020). Esta especie solo tuvo un registro en este estudio durante el invierno 2018 y en una profundidad mayor a 100 metros. Esto nos podría indicar que probablemente se capturó en la capa superficial de su amplia distribución vertical o que posiblemente se encuentra en abundancias reducidas debido a factores como la disminución del oxígeno disuelto en capas subsuperficiales. *G. hirsuta*, especie distribución vertical mayor a los 200 metros según la literatura (Schmuker y Schiebel 2002), fue reportada en Paita en profundidades mayores a 100 metros tanto en meses cálidos (febrero) como en meses fríos (junio). Si bien el muestreo realizado abarcó solo los primeros 150 metros de la columna de agua el haber encontrado especies con distribuciones verticales profundas nos podría indicar que estas se encuentran

presentes en la zona. Un muestreo de mayor profundidad sería necesario para poder explorar toda la diversidad disponible en el área, así como para obtener mayores indicios sobre la reducción vertical del ecosistema ocasionado por la ZMO. *Globorotalia theyeri* es una especie de distribución superficial que normalmente se encuentra entre los primeros 40-60 metros de la columna de agua (Schiebel y Hemleben, 2017). Sin embargo, en nuestro caso, se tuvo registros en profundidades mayores a 100 metros (Figura 26), presentó el comportamiento de una especie preferente de climas templados (temperaturas de 14°C a 15°C). En Paita por ejemplo tuvo sus mayores abundancias durante los meses de junio y agosto, que son considerados meses fríos. En Chicama no estuvo presente.

Orbulina universa es una especie que puede alcanzar grandes profundidades y por ende tolerar amplios rangos de temperatura y salinidad, se encuentra en regiones tropicales y subtropicales. La forma de esfera con múltiples espinas le otorga una gran flotabilidad (Schiebel *et al.*, 2017). Para este muestreo fue registrada en su mayoría en las estaciones del quiebre de la plataforma como también en la estación oceánica (4 y 6 respectivamente) y durante los meses cálidos en la localidad de Paita (marzo 2018, febrero y abril 2019) presentando el comportamiento de una especie tropical. Llegó también a duplicar su densidad durante El Niño en la capa superficial (<50 m) de la estación 4, pero a rasgos generales no fue una especie con grandes densidades por metro cúbico. Se encontró asociada a *Globorotalia menardii* en el análisis de agrupamiento o *cluster* (Figura 36). *G. menardii* ha sido reportada como especie ecuatorial/tropical con preferencia por temperaturas cálidas (22-27°) y salinidades de 35 psu (Hemleben *et al.*, 1989; Schiebel y Hemleben, 2017). En este estudio se encontró dentro de dichos rangos. Luzuriaga (2015), que

realizó capturas en trampas de sedimento, indica a *G. menardii* (junto con *G. sacculifer* y *G. ruber*) como una posible indicadora de condiciones anómalas provenientes de El Niño. Las densidades obtenidas en este muestreo nos indicaron que si bien *G. menardii* incrementaba durante el calentamiento anómalo, también se registraron hallazgos durante el verano de marzo 2018. *Globigerinoides sacculifer* por su parte sí presentó un incremento en Paita durante El Niño casi en su totalidad e inclusive hasta el mes de junio 2019, sin embargo, este incremento ocurrió en la capa subsuperficial. *Globigerinoides ruber* no presentó ninguna tendencia afín al calentamiento y presentó densidades reducidas.

G. ruber es una especie que ha sido registrada en un amplio rango de temperaturas, asimismo es capaz de mantener simbiosis con dinoflagelados y soportar muy bajos niveles de salinidad (Hemleben *et al.*, 1989; Schiebel y Hemleben, 2017). Durante este muestreo fue encontrada en las capas superficiales de las estaciones 4 y 6, pero también se reportó en los estratos más profundos durante febrero 2018 y junio 2019 en la estación 6 (fuera de la plataforma) en la localidad de Chicama (Figura 23). El comportamiento de *G. ruber* fue distinto al observado por Rebotim *et al.* (2017) en el Atlántico, donde registraron su ALD en 54 metros lo cual no coincide con nuestros hallazgos. Para este estudio no presentaría asociaciones con simbiosis ya que se encontró mayor número de individuos fuera de la zona fótica (Figura 26). La especie *Neogloboquadrina dutertrei* presentó un comportamiento oportunista en el mes de febrero en donde ocurrió el pico de clorofila-a más notorio, sin embargo, también se encontró en profundidades de 150 metros fuera de la zona fótica. Los picos de *N. dutertrei* se presentaron durante El Niño en ambas localidades con mayores abundancias en los estratos medios a profundos (Figura 28, 31).

Según los grupos conformados en el *cluster* (Figura 36), considerando la data de ambas localidades, las especies con mayores abundancias reportadas se agruparon en un subgrupo de 7 especies. *G. bulloides* y *N. dutertrei* a una distancia de 0.4 siendo ambas las especies tomadas como oportunistas para este estudio y que reflejaron dicho comportamiento. Estuvieron presentes durante todo el muestreo con ligeros picos y disminuciones en sus abundancias. Dentro del mismo grupo y con menor similitud se agruparon *N. incompta*, *G. falconensis*, el género *Tenuitella*, *G. scitula* y *G. calida*. Asociaciones similares no fueron encontradas en la literatura consultada. En la gran mayoría de estudios se define a *N. dutertrei* como especie subsuperficial por debajo de la capa de mezcla (Kuroyanagi y Kawahata, 2004), sin embargo, tanto *N. dutertrei* como *G. bulloides* y *G. falconensis* se situaron en la superficie según sus ALD, sin embargo, *N. dutertrei* sí tuvo densidades relativamente altas en la capa subsuperficial (Figura 28 y 31). En cuanto a ocurrencia estas especies estuvieron presentes en Paita en la mayoría de meses considerados, lo mismo no ocurrió en Chicama donde *G. falconensis* presentó porcentajes bajos de ocurrencia. Especies como *G. bulloides*, reconocidas como especies indicadoras de condiciones de surgencia, pueden presentar variaciones y excepciones. Como en lo reportado en el Pacífico norte por Davis *et al.* (2016) donde *N. pachyderma* fue asociada a la surgencia mientras que *G. bulloides* no presentó afinidad y resultó ser una especie alternante junto con *N. incompta*. Por otro lado, Iwasaki *et al.* (2017) en el Pacífico Subártico sí reportaron dicha relación de incremento junto con la surgencia de aguas profundas para *G. bulloides*. En el océano arábico Peeters y Brummer (2015) identificaron a *G. bulloides* como especie característica del *upwelling* en el mar Árabe mientras que *G. falconensis*

fue asociada a periodos de descanso y con distribución sub superficial. Por su parte en el Atlántico *G. bulloides* reportó mayores densidades en temperaturas consideradas cálidas (10°-18°C) en condiciones de mezcla, con menor disponibilidad de nutrientes y bajos niveles de salinidad (Davis *et al.*, 2016)

Globigerinella calida y *Tenuitella iota* fueron asociadas a giros o “eddies” (Lessa *et al.*, 2019). Debido a la turbulencia estos generan condiciones favorables para algunas especies al ocasionar *blooms* de fitoplancton. En los resultados se agruparon junto con las especies de mayores abundancias a pesar de no estar representadas de la misma manera en cuanto a abundancia. Esto se observa en los porcentajes de ocurrencia en las Figuras 22 y 23. Toda la evidencia indicaría que las agrupaciones formadas tanto en el *cluster* como en el análisis de correspondencia representan las condiciones de un ambiente particular como es el litoral peruano y, si bien puede ser comparable con la zona de surgencia de California o Benguela, presenta característica y asociaciones propias de esta región.

N. pachyderma, presentó una ligera afinidad por el afloramiento de aguas profundas en la localidad de Paita lo que coincide con lo reportado por Davis *et al.* (2020) que también registró una alternancia con *N. incompta* lo que también se observa en los picos de esta especie durante el calentamiento del 2019. La especie *Hastigerina pelagica* tuvo la mayoría de sus registros en la localidad de Paita y presentó mayores abundancias durante los meses de febrero y abril 2019. En la localidad de Chicama tuvo registros escasos también durante los meses de El Niño. La especie ha sido registrada a distintas profundidades lo que se asocia a la variabilidad propia de *H. pelagica* cuyos dos genotipos han sido registrados a profundidades de hábitat distintas (Weiner *et al.*, 2012). *Turborotalita quinqueloba* estuvo asociada a *H.*

pelagica en el cluster de la Figura 36. Esta especie ha sido registrada en el Atlántico en aguas polares y frías junto a *N. pachyderma* (Schiebel y Hemleben, 2017), sin embargo, lo contrario ocurrió en nuestra zona de estudio siendo registrada en la localidad de Paita casi exclusivamente y teniendo registros durante los meses de febrero y abril 2019. También se registró en el mes de junio 2018, pero de manera muy escasa. La asociación de ambas especies con preferencias ecológicas no acordes a la literatura nos indicaría la influencia de las condiciones oceanográficas particulares del mar peruano. Los testigos analizados por Ibaraki (1990) sitúan *T. quinqueloba* en Pisco junto con *N. pachyderma*. Los registros de Bradshaw (1959) reportándola en aguas ecuatoriales irían acorde a nuestro muestreo siendo asociada a temperaturas superficiales de entre 19°C a 25°C. Diferencias marcadas en la preferencia de hábitat indicarían presencia de especies crípticas.

La entrada de las Aguas Ecuatoriales Superficiales (AES) durante los meses de febrero y abril 2019 ocasionó que algunas especies poco frecuentes incrementaran sus abundancias (Figura 22). Por su parte las especies registradas durante todo el muestreo duplicaron o triplicaron sus densidades por metro cúbico (Figura 19). Esto ocurrió en la localidad de Paita, por otro lado, el efecto en Chicama no fue tan evidente e incluso en algunas estaciones no se observó en absoluto. Los cambios en la localidad de Paita son más evidentes en las estaciones 4 y 6 en donde las Aguas Ecuatoriales Superficiales tienen mayor impacto. El comportamiento de las especies consideradas oportunistas difiere en ambas estaciones y localidades. *N. dutertrei*, considerada como especie de ambientes tropicales a subtropicales (Hilbrecht, 1997), incrementó su porcentaje de ocurrencia en la estación 6 en ambas localidades durante el mes de febrero 2019 (Figura 22 y 23). Sin embargo, la

asociación directa con las AES no ocurrió del todo ya que como se observa en las distribuciones verticales (Figura 24 y 25) la extensión de las abundancias de *N. dutertrei* sobrepasó los 50 metros de profundidad lo que no sucedió con las AES. De igual manera podríamos decir que esta especie se vio favorecida por el calentamiento superficial y por ello logró extender su distribución vertical lo que se observó con mayor claridad en la estación 4 (Figura 28). El comportamiento de *G. bulloides* es similar en Paita incrementando su porcentaje de ocurrencia a partir de febrero 2019 como respuesta al calentamiento, sin embargo, no se encontró restringido a la superficie y abarcó profundidades mayores a 100 metros en las estaciones más alejadas de la orilla. En Chicama por el contrario no tuvo ninguna respuesta directa al ingreso de las AES presentando densidades reducidas (Figura 31).

El principal objetivo trazado para este estudio fue asociar masas de agua a especies distintivas o conjuntos de especies de FP y denominarlas “indicadoras”, sin embargo, los resultados no fueron lo suficientemente claros como para lograr determinar una sola especie como tal. Creemos que para asociar una especie a cada masa de agua sería necesario un muestreo más exhaustivo para determinar si es que la relación entre el ingreso de las AES y la aparición de especies poco comunes como *G. sacculifer* presenta o no una correlación significativa. Dicha relación podría asegurarnos que es una especie indicadora de un calentamiento El Niño solo para la localidad de Paita ya que en Chicama el comportamiento de esta especie fue completamente diferente. Otra especie que incrementó considerablemente sus abundancias fue *Globigerinita uvula* en la localidad de Paita. Si bien ha sido asociada a climas polares y subpolares se reconoce sus picos de abundancias en la

literatura durante los meses cálidos de verano en dichos ecosistemas. *G. uvula* es una especie de tamaños reducidos que usualmente no sobrepasa los 150 μm , ha sido reportada también en los trópicos (Parker y Berger, 1971) en sedimentos junto con *N. dutertrei* y *G. tumida*. Sin embargo, el comportamiento de *G. uvula* en Chicama fue claramente diferenciado, presentando mayores abundancias durante los meses fríos y sin aparente respuesta al calentamiento de El Niño. Esto podría indicar la gran capacidad de adaptación de *G. uvula* o la presencia de especies crípticas.

5.2.3. Distribución espacio temporal de la comunidad de foraminíferos planctónicos y su asociación a la dinámica oceanográfica

Los estudios de la ecología y distribución de FP en el mar peruano son escasos. Específicamente en el norte del país (Paita y Chicama) y a una escala que comprenda tanto la zona costera como fuera de la plataforma. Este es el primer estudio que analizó variables como la distribución vertical y el registro de comunidades vivas de FP en relación a las variables oceanográficas.

En cuanto a la metodología, los intervalos de muestreo se hicieron más extensos a mayor profundidad (cada 50 m) debido a la baja densidad esperada y más cortos en la superficie (cada 25 m) donde se esperaron mayores densidades (Figura 7). Esto ayudó a evitar que la red se sature a lo largo del trayecto a la superficie, sin embargo, existieron excepciones. Un claro ejemplo fue la muestra obtenida de la red de 63 μm en Paita (Muestra: P19Ab64) en el intervalo mayor profundidad (100-150m) durante el mes de abril en la estación 6 que estuvo saturada de material biológico y presentó la mayor densidad de FP en todo el estudio (casi 3000 individuos) así como

de fauna acompañante. Esta anomalía podría ser el resultado de un error de muestreo que causó la sobresaturación u obstrucción de la malla o evidencia de la distribución por parches (Siccha *et al.*, 2012). Esta muestra no fue considerada en los análisis estadísticos por ser parte de la colecta realizada con la red de 63 μm . Los perfiles verticales de clorofila-a a 100 metros (Anexo 4) no indican un incremento en la productividad primaria. Por otro lado, los niveles de oxígeno disuelto para la fecha (Anexo 3) no fueron lo suficientemente bajos como para limitar la distribución del zooplancton a más de 100 metros ya que la iso-oxígena de 0.5 mL/L superó los 200 metros de profundidad. Considerando todos los factores se reconoció como una anomalía ya que dichas densidades no se volvieron a registrar durante el resto del muestreo.

Gran parte de los estudios de la distribución vertical de zooplancton se realizan en sitios de surgencia para evaluar el efecto de niveles bajos de oxígeno sobre la comunidad y su extensión (Ayón *et al.*, 2008; Bertrand *et al.*, 2011). Los hallazgos indican que la ZMO es un factor limitante para la distribución vertical dentro de la plataforma lo que también se aplica a la zona norte del país (Morón y Tenorio, 2011). El análisis del comportamiento de los organismos como los FP ante la delimitación por la ZMO cobra importancia ante su posible intensificación causada por el cambio climático (Stramma *et al.*, 2008). Observando las Figuras 24 y 25, en las que se graficaron las densidades por estrato de profundidad de algunas especies, notamos que las distribuciones estación 2 se limita en la mayoría de los casos a los primeros 50 metros e incluso 25 metros, lo que sería resultado de la corta extensión vertical de la misma. En cuanto a las estaciones 4 y 6 también poseen sus máximas abundancias en la superficie, sin embargo, también presentan densidades

considerables en el resto de la columna. Esto es más notorio en la localidad de Paita. En Chicama la comunidad de FP no presentó una respuesta clara ante las variaciones oceanográficas, en general sus densidades fueron bastante reducidas. El ALD demuestra que la única limitante en esta localidad sería el oxígeno disuelto, esto se observa en el promedio de ALD mucho más somero para algunas especies (*N. dutertrei*, *G menardii*) que en Paita se profundizan mucho más (Figura 26). Las observaciones de la comunidad de FP en la mayoría de estudios ecológicos han registrado FP vivos hasta los 1000 metros de profundidad, sin embargo, la mayoría del stock se encuentra concentrado en los primeros 300 metros (Bé, 1960; Schiebel, 2002). En este estudio se consideraron los primeros 150 metros de la columna de agua y por lo tanto solo ha sido presentada la distribución más somera de los organismos con distribuciones “profundas”. Se recomienda la expansión del muestreo para la estación 6 en estudios similares sobre todo para el continuo monitoreo de los impactos de la ZMO y sus posibles variaciones a futuro.

Para evaluar el efecto de la variación oceanográfica se generaron una serie de imágenes tanto de ocurrencia o ausencia de especies como de distribución vertical de los individuos y su ALD, VD (Figuras 26, 27). Esto nos permitió asociar los perfiles de temperatura, salinidad, oxígeno y clorofila-a a las distribuciones. Al tratarse de un ambiente tridimensional la separación del muestreo por estratos resultó ser una herramienta útil para una mejor interpretación de la columna de agua. Si bien en los primeros estudios sobre la ecología de FP se creyó que muchas especies realizaban migraciones nictimerales estudios como el de Meilland *et al.* (2019) demuestran lo contrario. Se observó que las especies presentaban una profundidad de hábitat determinada que no variaba a lo largo del día descartando la

hipótesis de las migraciones nictimerales. Meilland *et al.* (2019) indicaron que las variaciones son más probables de presentarse en la distribución horizontal debido a la naturaleza de parches de las comunidades de FP, pero generalmente manteniendo el mismo rango de profundidad. Si la distribución vertical de especies dependiera de procesos rápidos como la migración nictimeral, la mezcla de la columna de agua o procesos de advección, no se deberían observar diferencias significativas en sus distribuciones verticales y todas las especies compartirían el mismo rango de profundidad (Rebotim *et al.*, 2017). Los patrones observados reflejan las diferencias entre la profundidad del hábitat primario, la dinámica de los parches de productividad y/o diferencias en la ontogenia o migraciones estacionales.

Los antecedentes sugieren que la distribución vertical de las especies de FP varía localmente y estaría sujeta a otros parámetros además de la temperatura, es por ello que se necesita continuar e incrementar los esfuerzos de muestreo, adicionar nuevas técnicas que nos brinden mayor información sobre las condiciones de la comunidad de FP del mar peruano.

La profundidad promedio del hábitat o ALD, por sus siglas en inglés, se calculó para 18 de las 22 especies registradas las cuales se encontraron en todos los intervalos de profundidad, requisito para realizar el cálculo (Figura 26). A rasgos generales se observa que los puntos azules, que representan las muestras obtenidas en Chicama, se encuentran en su mayoría por encima de los 80 metros de profundidad lo que indica los FP se encontraban restringidos a la capa superficial con excepción del género *Tenuitella* y algunas observaciones de otras especies por debajo de la capa superficial. Por su parte los puntos de Paita (color rojo) presentaron mayor extensión en la columna con énfasis en las especies consideradas

intermedias. Si bien el cálculo del ALD nos da un estimado de la profundidad en la que comúnmente se encuentran estos organismos en la columna de agua, es importante tener en cuenta algunos sesgos que este implica. Por ejemplo, el hecho de hallar citoplasma dentro de la testa no garantiza que el individuo haya estado vivo al momento de la colecta, por lo que la profundización del ALD podría ocurrir y presentar información errada. Lo que significa que todos los valores de ALD tienen un sesgo hacia valores más profundos (Rebotim *et al.*, 2017). Esto es importante de considerar en la zona de Chicama cuya ZMO fue bastante somera (50 m) durante los primeros meses del muestreo.

Las especies reportadas por Rebotim *et al.* (2017) para el Atlántico que también se registraron en este muestreo fueron: *G. ruber*, *G. bulloides*, *G. siphonifera*, *G. scitula*, *O. universa*, *N. incompta*, *H. pelagica*, *G. falconensis*, *N. pachyderma*, *N. dutertrei*, *T. iota*, *G. menardii* y *G. uvula*. A lo largo de la columna muestreada en este estudio (0-150 m) algunas especies mostraron el mismo comportamiento reportado por Rebotim (Figura 26). Por ejemplo *G. ruber*, *G. sacculifer* y *G. calida* se encuentran a profundidades medias menores a los 75 metros. Por otro lado, especies como *N. pachyderma* y *T. quinqueloba* agrupadas como “profundas” en el Atlántico fueron registradas a profundidades menores a 100 metros. Considerando que Rebotim *et al.* (2017) abarcan una columna de agua de hasta 500 metros podemos inferir que nuestro muestreo podría haber abarcado solamente el extremo más somero de la distribución de las especies que podrían alcanzar mayores profundidades en nuestro litoral. Sin embargo, teniendo en cuenta que la capa superficial de la ZMO en la zona del Atlántico muestreada por Rebotim *et al.* Se encuentra a 300 metros se infiere que la distribución profunda de las especies se

vería beneficiada por una capa oxigenada mucho más amplia a comparación de nuestra área de estudio.

Globigerinoides ruber es una especie de distribución superficial y a diferencia de lo reportado por Rebotim *et al.* (2017) en el Atlántico (ALD = 57.8 m), para Perú la media de la profundidad del hábitat se encontró a unos 35 metros aproximadamente. El comportamiento de *G. ruber* es variable, pero siempre se encontró dentro de la capa de mezcla e incluso en la zona fótica debido probablemente a la presencia de simbiosis (Schiebel *et al.*, 2017). Field (2004) la colocó en los primeros 50 metros de la columna de agua en California, reportando su profundización durante el verano hasta los 250 m, Los resultados obtenidos indican que el ALD posee una variabilidad considerable que estaría acorde con los amplios rangos de tolerancia de temperatura y salinidad de cada especie.

T. quinqueloba ha sido clasificada como especie profunda (>200 m) y también asociada a la termoclina y la picnoclina (Iwasaki, 2017). En este estudio tuvo una mediana de ALD más somera (75 m) a comparación de los datos presentados por Rebotim *et al.* (2017) que la situó a aproximadamente 144 metros. Se debe tener en cuenta que esta especie se encontró en su mayoría en la localidad de Paita y los datos de ALD son escasos (Figura 26) debido a las bajas densidades en algunos intervalos.

N. pachyderma presentó valores de ALD entre los 50 y 100 metros mientras que Rebotim *et al.* (2017) la reportó hasta los 200 metros de profundidad. Esta especie está relacionada a climas polares o subpolares y ha sido asociada a niveles de clorofila altos (Field *et al.*, 2004). Field (2004) la reportó en California por encima

de los 100 metros excepto durante el verano cuando se profundizó por debajo de los 50 metros. Por otro lado, Iwasaki *et al.* (2017) reportaron la distribución vertical de *N. pachyderma* dentro de los primeros 200 metros con picos subsuperficiales a partir de los 50 metros. Según nuestros hallazgos *N. pachyderma* estaría asociada a las Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales (Figura 33) en la localidad de Paita donde estuvo presente en el estrato de mayor profundidad (100 – 150 m) durante los meses fríos.

La distribución del ALD de *G. siphonifera* fue reducida (75-100 m), Rebotim *et al.* (2017) la situó entre 55 a 100 m lo que coincide con nuestro registro. Lessa *et al.* (2019) la situó con una ALD promedio de 89 metros también coincidiendo con nuestro registro de 90 m como media. Se ha reportado la presencia de simbioses para esta especie, sin embargo, en esta tesis se reportó fuera de la zona fótica y se considera improbable su asociación con simbioses. Por su parte *G. scitula* y *H. pelagica* según Rebotim *et al.* (2017) se encuentran a partir de los 100 metros de profundidad mientras que en este estudio se situaron mucho más someras desde los 50 metros y se clasificaron dentro de las especies de distribución “intermedia”. Ambas son reportadas en la literatura como especies que alcanzan grandes profundidades, hasta 400 metros en el caso de *H. pelagica*. *G. scitula* ha sido asociada a la termoclina, por debajo de esta como también ha sido asociada a la capa de mezcla. Field (2004) reporta a *G. scitua* exclusivamente en la capa subsuperficial (>50 m) en el Pacífico Norte. En este muestreo demostró una distribución amplia desde los 15 metros de profundidad hasta casi los 100 metros por lo que no puede ser asociada a la termoclina debido a su alta variabilidad. Sin embargo, la mayor parte de registros para *G. scitula* la sitúan por debajo de los 50

metros durante gran parte del muestreo con mayores abundancias en Paita. *G. sacculifer*, especie que ha sido asociada a climas tropicales y subtropicales, presentó distribuciones someras en sus escasos registros. Estuvo presente durante los meses fríos por encima de los bajos niveles de oxígeno disuelto lo que indicaría una posible limitación de su distribución vertical al estar presente en los meses Niño 2019 (cuando la ZMO se profundizó) por debajo de los primeros 50 metros.

Las especies que presentaron un ALD somero y limitado podrían, en teoría, ser utilizadas como herramientas paleoceanográficas debido a que abarcan una menor variabilidad oceanográfica. Nuestros hallazgos indicarían a especies espinosas como *O. universa* como posible indicadora para la capa superficial (<50 m) y asociada a Aguas Ecuatoriales Superficiales (Figura 33) y *G. siphonifera* para la capa subsuperficial (~75 m) (Figura 30). Ambas respondieron positivamente al incremento de temperatura del mar. Según la literatura las especies espinosas presentan un tiempo de renovación más corto que el resto de su población (2 semanas) mientras que las no espinosas (que suelen abarcar también mayores profundidades) tienen un periodo de vida de hasta 6 semanas (Loncaric, 2005). De igual manera el tiempo transcurrido entre muestreos permite que se renueven las poblaciones, ya sean las que tardan menos o más tiempo en desarrollarse, todas se renovarían inevitablemente hasta el próximo muestreo realizado.

O. universa tuvo mayor correlación con el oxígeno superficial, esto también se vio reflejado en su ALD con valores por encima de los 50 metros de profundidad (Figura 26). *O. universa* ha sido reportada como una especie tropical a subtropical y en cuanto a distribución vertical se encuentra dentro del rango superficial y subsuperficial y suele presentar mayores abundancias durante los veranos donde la

termoclina es más pronunciada (Sautter y Thunell, 1989). Al ser una especie carnívora como la mayoría de especies espinosas (Schiebel y Hemleben, 2017) durante gran parte de su ontogenia no estarían enteramente limitados a la zona fótica, sin embargo, los resultados de este estudio indican que su ALD se encuentra en promedio en 25 metros. Los reportes de Iwasaki *et al.* (2017) indican que se encontró esta especie por encima de los 50 metros de profundidad en el Pacífico subártico y coincide con nuestros resultados. Field (2004) también la reportó por encima de los 50 metros profundizándose ligeramente durante el verano. La restricción de esta especie a la capa superficial se puede deber a la disponibilidad de alimento evidenciada por la fauna acompañante que en algunas ocasiones saturó la red. La asociación a masas de agua en la Figura 33 sitúa a *O. universa* dentro de las Aguas Ecuatoriales Superficiales, su posible asociación a estas masas de agua coincide con el ALD somero, sin embargo, en Chicama no se observó el mismo comportamiento.

N. dutertrei, conocida por sus asociaciones a climas cálidos, también es una especie común en aguas templadas y hasta subpolares. Sin embargo, cuando se encuentra en aguas ecuatoriales o tropicales es asociada al afloramiento y a la alta productividad (Machain *et al.*, 2008). Para las observaciones obtenidas en este muestreo se mostró bastante somera y con ninguna asociación directa a parámetros oceanográficos. Tanto en Paita como en Chicama demostró ser oportunista en ocasiones de picos de clorofila-a y de oxígeno disuelto en la estación 6 (Figuras 28 y 31). En cuanto a la estacionalidad no presentó ninguna tendencia ya que fue encontrada durante todo el estudio, con incrementos considerables durante los meses cálidos de El Niño en donde también extendió su distribución vertical (>100

m). La presencia de la fracción pequeña de individuos de esta especie siempre se mantuvo en superficie sin excepción. Field (2004) en el Pacífico norte la describe como especie superficial (<50 m) que puede profundizarse durante los veranos hasta los 200 metros.

Se observa que las temperaturas en profundidades mayores a 50 metros en febrero y abril no disminuyen de los 15°C lo cual permite la profundización de especies como *G. bulloides* que ha sido asociada a climas templados a fríos y es una de las especies estudiadas con mayor minuciosidad (Bé, 1960, 1977; Hemleben, 1989; Schiebel y Hemleben, 2017). Esto nos hace cuestionar la elección de especies como *G. bulloides*, *G. quinqueloba* y *G. uvula* como indicadores confiables de aguas frías o si su tolerancia ecológica es demasiado amplia como para considerarlas marcadores adecuados de condiciones oceanográficas específicas (Boltovskoy *et al.*, 2000). *G. bulloides* parece ser la especie que arrojó mayor variabilidad en sus reportes de ALD, sin presentar una “preferencia” de profundidad. Esto podría indicar que al ser una especie oportunista se adapta a las condiciones (Rebotim *et al.*, 2017) y por lo tanto no podría tomarse la profundidad de su hábitat como un factor confiable para determinar condiciones oceanográficas pasadas. Field (2004) reportó a *G. bulloides* como especie superficial (<50 m) excepto durante el verano donde se profundizó hasta los 150 metros lo que es acorde con nuestros hallazgos. En cuanto a su asociación a masas de agua se encontró predominantemente dentro de las aguas costeras frías como también tuvo registros en las Aguas Ecuatoriales Superficiales por lo que no se le relaciona a ningún cuerpo de agua en específico.

Las especies cuyas distribuciones verticales fueron plasmadas en gráficos conjuntamente con las principales variables oceanográficas en ambas localidades

fueron: *G. bulloides*, *N. dutertrei* y *G. falconensis* (por ser las más abundantes) y adicionalmente y solo para Paita: *N. pachyderma* y *G. siphonifera* por presentar variaciones estacionales de manera más clara (Figuras 28 – 32). En Paita *N. pachyderma* se ausentó casi completamente de la columna de agua durante los meses cálidos de febrero y abril 2019 (Figura 29). Según lo reportado por Davis *et al.* (2016) *N. pachyderma* es una especie que prefiere temperaturas bajas inclusive por debajo de los 5°C y salinidades menores a 34 unidades. Al ser una especie asociada a aguas frías o templadas siempre se posicionó en la capa subsuperficial y con abundancias bajas, la respuesta negativa ante el calentamiento anómalo indica que podría ser utilizada como una especie que se asocia a las Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales masa de agua con mayor influencia sobre las acf. Por su parte *G. siphonifera* incrementó sus abundancias en profundidades medias lo que coincidió con los incrementos de temperatura, oxígeno disuelto y clorofila-a (Figura 30) también durante los meses de El Niño. Esto podría ser un indicio de que las condiciones cálidas favorecieron al desarrollo y aparición de esta especie ya sea de manera sub superficial. *G. siphonifera* ha sido asociada a simbioses crisófitas lo que limitaría su distribución a la capa superficial (Schiebel *et al.*, 2017), asimismo se ha encontrado una relación positiva entre el incremento de temperatura y el tamaño de la testa (Rillo *et al.*, 2020). Al encontrarse la mayoría de individuos por debajo de los 50 metros de profundidad es poco probable que la fotosíntesis de los simbioses sea factible. Los resultados obtenidos en esta tesis concuerdan con el ALD propuesto por Rebotim *et al.* (2017) en el Atlántico que la sitúa por debajo de los 50 metros clasificándola como especie de profundidad intermedia.

Se presume que la falta de un acoplamiento entre la principal fuente de alimento de los FP no espinosos (el fitoplancton), y las altas densidades la gran mayoría de especies puede ser resultado de la corta duración de los *blooms* de fitoplancton a comparación de los “lentos” procesos de reproducción de los foraminíferos. Otro sería el escenario de algunas especies de tintínidos cuyo tiempo de duplicación toma solo horas y puede ser asociado fácilmente a la data oceanográfica obtenida en el momento (Steinhardt *et al.*, 2015). Las especies que presentaron afinidad por los picos de clorofila-a son reconocidas como “oportunistas” y no pueden ser utilizadas como indicadoras de productividad. En la localidad de Paita se puede observar que la influencia de la disponibilidad de oxígeno disuelto en la estación 4 en el mes de junio 2019, donde se presenta mayor mezcla y por lo tanto oxigenación, beneficia a las comunidades de FP (Figura 19). En la estación 6 a partir de los 50 metros se observa una disminución de oxígeno que coincide también con una disminución de las densidades de FP (Figura 19). Por otro lado, en el mes de marzo los valores de 0.5 ml/L de oxígeno a los 50 metros en la estación 6 explicarían por qué se observa presencia de FP a partir de los 100 metros. Estos valores aislados de 0.5 ml/L podrían ocasionarse por un alta en la respiración de la materia orgánica que consume el oxígeno disponible durante el proceso de degradación. En Chicama por otro lado, la temperatura en el mes de febrero asciende hasta los 25°C en el estrato superficial de la estación 6 en donde se observa una densidad de 60 individuos por 50m³, sin embargo, la mayor densidad alcanzada ocurrió en la estación 4 entre los 25 y 50 metros de profundidad por debajo de la termoclina. Este valor tiene relación con un punto de incremento de clorofila-a en los primeros 25 metros de la columna de agua lo que nos indica alta productividad. A pesar de los valores bajos de OD en

Chicama algunas especies de FP no restringieron su distribución vertical lo que también sucede con demás miembros del zooplancton como los copépodos (Herman, 1984).

En los valores de las correlaciones de Spearman entre especies de FP y variables oceanográficas (Tabla 7) se puede observar que la mayoría de correlaciones significativas ($p < 0.05$) son positivas y se dan generalmente con las variables superficiales. Es probable que debido al bajo número de réplicas las correlaciones tengan valores bajos y que con muestreos que abarquen una mayor resolución temporal y espacial se puedan obtener resultados más significativos. La profundidad de la iso-oxígena de 1 mL/L es la variable con correlaciones más fuertes lo que indica que especies como *N. dutertrei*, *G. falconensis* y *G. scitula* podrían estar adaptadas a bajas condiciones de oxígeno. El género *Tenuitella* también posee el ALD variable teniendo valores más profundos en Chicama lo que nos indica que es una especie tolerante al bajo OD. Según la literatura (Schiebel y Hemleben, 2017; Rebotim *et al.*, 2017) las especies de este género (*T. fleisheri*, *T. parkerae*, *T. iota*) habitan ambientes subsuperficiales mayores a 80 metros de profundidad según los ALD reportados para el Atlántico. Estos datos coincidirían con los hallazgos de esta tesis, sin embargo, también existieron reportes dentro de la capa superficial como se observa en la Figura 24 en la localidad de Paita. Es necesaria una identificación más precisa de los especímenes para poder llegar a conclusiones más certeras con respecto al género *Tenuitella*.

El Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) (Figura 37) es usado con el objetivo de ordenar las especies a lo largo de los ejes según sus preferencias ecológicas lo que permite una fácil interpretación de los grupos formados (Borcard

et al., 2011). En la Figura 35 se puede observar una aglomeración de especies en el centro de los ejes, estas no presentaron una relación evidente con alguna de las variables tal vez por ser las de mayor presencia durante todo el estudio. De los grupos conformados por el cluster de similitud (Figura 36) las especies *G. theyeri* y *N. pachyderma* se encuentran relacionadas con la salinidad y temperatura a los 150 metros de profundidad cuyos valores promedio son de 35 psu y entre 14 y 15°C, respectivamente. Ambas especies estuvieron relacionadas a aguas frías o templadas, dicha relación también se observó en la Figura 26 presentando ambas especies dos de los ALD de mayor profundidad. Esto también se observó para *N. pachyderma* en la Figura 33 en donde se asoció a las Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales. Schiebel *et al.* (2017), sin embargo, clasificaron a *G. theyeri* como especie de superficie o asociada a la termoclina. Hemleben *et al.* (1989) por su parte la sitúan hasta a 500 metros de profundidad durante las últimas etapas de su ontogenia. La especie *T. quinqueloba* se encontró cercana al vector de oxígeno de profundidad (ODLIM) cuyos valores oscilarían entre 1 y 0.5 ml/L, esta especie ha sido relacionada con aguas polares subsuperficiales (100-150 metros) (Schiebel y Hemleben, 2017). Se registró en este estudio solo en la localidad de Paita y podría considerarse como especie indicadora de afloramiento o aguas frías para la zona. Por el lado contrario se observa la afinidad de *G. menardii* por el vector de temperatura superficial (10 metros), como se mencionó antes es una especie tropical asociada a la picnoclina y nutriclina. Al presentar *G. menardii* una respuesta en incremento de abundancia ante el calentamiento anómalo podría formar parte de una asociación de especies que, de igual manera, se ven beneficiadas por este como *H. pelagica*, *O. universa* o *G. uvula* para la localidad de Paita. *H. pelagica* y *O.*

universa también presentaron afinidad por los parámetros de temperatura y oxígeno superficial evidenciando el comportamiento de especies tropicales de superficie. Algunas de las especies que demostraron afinidad con los vectores de parámetros oceanográficos poseen pocas observaciones en campo y resultaría beneficioso para el futuro estudio de la ecología de los FP que se robusteciera la data para lograr un análisis más certero y que respalde los hallazgos hechos durante esta investigación.

En base a todas las observaciones y posibles correlaciones se plantean los siguientes modelos: el primero para un escenario en condiciones normales con mayor mezcla y presencia del borde superior de la ZMO y el segundo para un escenario en condiciones cálidas con mayor estratificación, según lo reportado para la localidad de Paita, que reflejó comportamientos más claros en cuanto a la variabilidad de FP.

En el escenario sin calentamiento (Figura 38) se observa menor densidad de individuos, presencia de las especies oportunistas (en tamaños reducidos) y la interacción de especies como *N. dutertrei* con la ZMO (<0.5 ml/L OD). La presencia de *N. pachyderma* se hace más clara en las etapas frías y a profundidades medias lo que también está relacionado con la mayor influencia de las Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales que alimentan las aguas costeras frías o aguas de surgencia. La presencia de especies consideradas como tropicales es poco común (*G. menardii*).

Durante el escenario cálido (Figura 39) se observa un claro incremento de las abundancias, así como del número de especies. El escenario con mayor estratificación y por consiguiente mayor influencia de las Aguas Ecuatoriales Superficiales parece favorecer las condiciones reproductivas de los FP.

Las tallas de las especies oportunistas y del total de especies se incrementan, así como la entrada de especies tropicales como *O. universa* y especies del género *Globorotalia* que no se registran durante escenarios fríos. Especies como *H. pelagica* caracterizada por sus hábitos alimenticios carnívoros se ven beneficiadas por el incremento en las poblaciones de zooplancton colonizando la capa subsuperficial de la columna de agua. Finalmente, en las condiciones particulares ocurridas en este estudio se registraron picos de clorofila-a durante los eventos cálidos lo que también incrementó la densidad de individuos en superficie y subsuperficie.

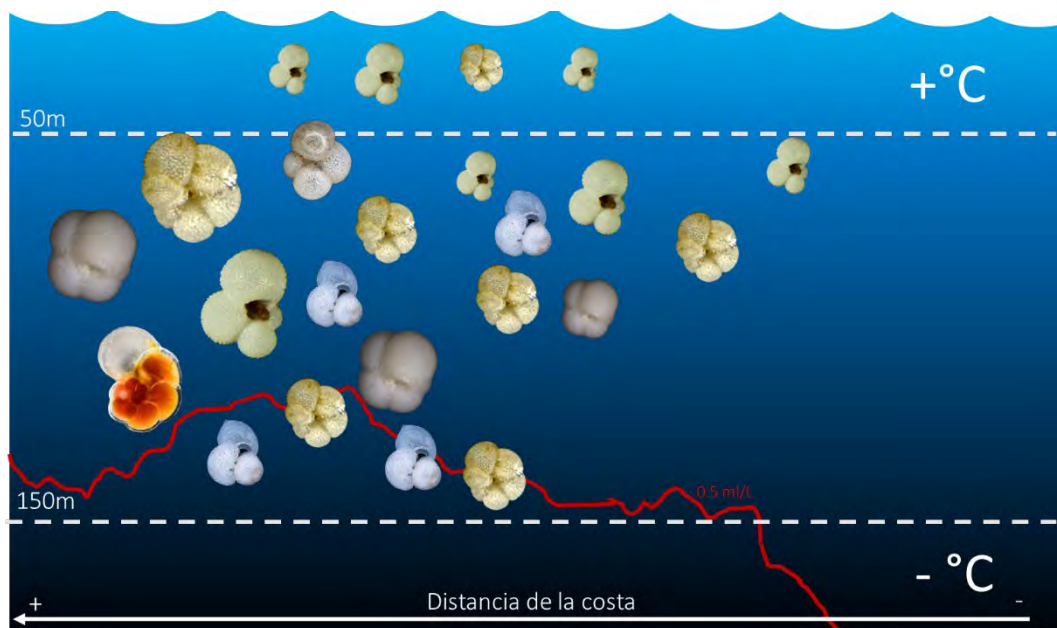


Figura 38. Modelo propuesto para escenario en condiciones normales en la localidad de Paita.

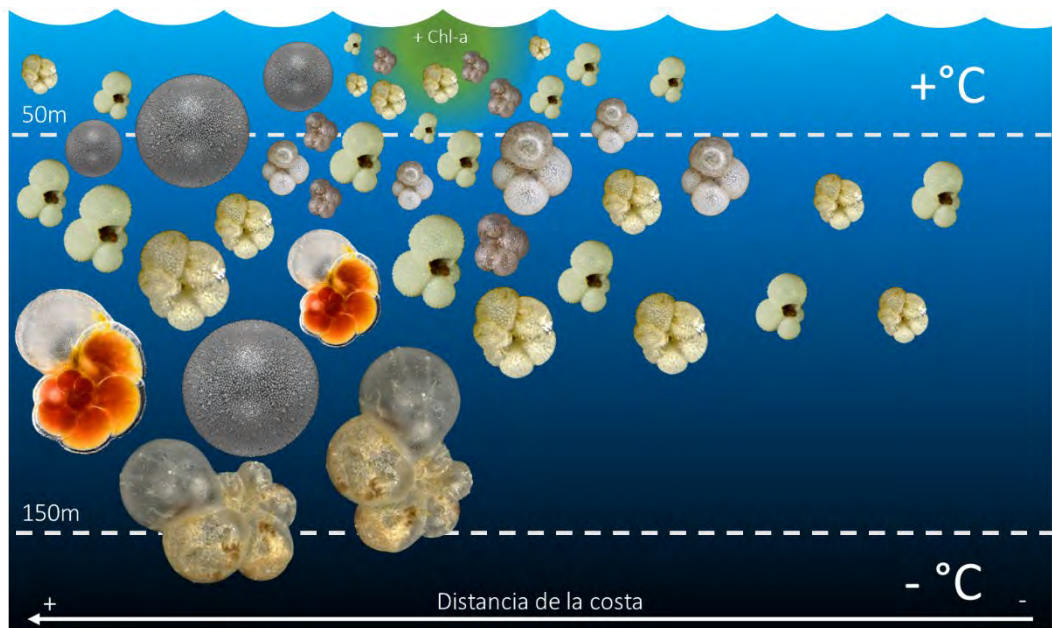


Figura 39. Modelo propuesto para condiciones cálidas en la localidad de Paita

5.3. MBW de las dos especies dominantes como indicador independiente de la dinámica oceanográfica

El peso normalizado por tamaño (SNW por sus siglas en inglés) ha sido utilizado para medir el grado de calcificación de las testas (Barker y Elderfield, 2002) así como indicador de cambios en la disolución de carbonatos en aguas profundas y su disponibilidad en superficie en amplias escalas temporales (Beer *et al.*, 2010). Según lo establecido el grosor y peso de la testa aumentan con el grado de calcificación influenciado por la disponibilidad de carbonatos (CO_3^{2-}) esto incrementa por lo tanto el valor del SNW (Bijma *et al.*, 2002). Sin embargo, el potencial uso del SNW de testas sedimentadas como indicador paleoceanográfico se vería afectado por la disolución que ocurre desde la superficie hasta que la testa alcance el fondo marino (Qin *et al.*, 2020). Según lo analizado por Beer *et al.* (2010) la disponibilidad de carbonatos no sería el único factor influyente sobre el MBW e

incluso podría no tener una correlación directa o de causalidad al ser tantas las variables oceanográficas que podrían influir y co-influir sobre el peso y talla de las testas. Se deben tener en cuenta los distintos factores ecológicos que podrían propiciar variaciones en las tasas de calcificación durante el periodo de vida del FP (de Villiers, 2004). Por lo tanto, el uso de reconstrucciones basadas en el cálculo del SNW requiere un ajuste que acople la influencia de la oceanografía superficial y de las distintas variables ya mencionadas. Adicionalmente, la profundidad del hábitat y de calcificación varían regionalmente según la especie y a lo largo de la vida del organismo lo que implica que estudios en zonas con condiciones climáticas específicas sean importantes para un mejor entendimiento de los registros paleo y de fondo marino (Sagawa *et al.*, 2013). El ecosistema en el litoral peruano está dominado por la corriente fría de Humboldt, el afloramiento de aguas profundas y la variabilidad ENOS, estos crean un ambiente característico e irrepetible por lo que sus efectos sobre la morfología de los FP deben tenerse en cuenta y estudiarse.

Los cambios en los tamaños de las comunidades de FP han sido asociados con el éxito reproductivo al ser los individuos de mayor tamaño los que son capaces de liberar mayor cantidad de gametos (Caron *et al.*, 1984; Hemleben *et al.*, 1989). La determinación del el costo y el beneficio de producir una testa de calcita es fundamental para cuantificar la influencia del cambio climático en la ecología, distribución y producción de carbonatos de los FP en el pasado, presente y futuro (Grigoratou *et al.*, 2019). Estudios de modelos ecológicos, que si bien no capturan la complejidad de la comunidad planctónica puede representar patrones generales y relaciones fisiológicas básicas, lograron identificar a la temperatura como el factor limitante en el estadio prolocular mientras que en la etapa adulta la

disponibilidad de alimento toma el lugar como principal limitante (Grigoratou *et al.*, 2019). En un estudio realizado por Rillo *et al.* (2020) se analizaron especies de FP y su comportamiento ante la variación de temperatura y productividad primaria en océanos tropicales y subtropicales. Los resultados indicaron que las testas de especies reportadas en este estudio como *G. ruber*, *G. menardii* y *N. dutertrei* no presentan ninguna relación con el incremento de la temperatura y resalta la importancia de considerar más variables al momento de referirse a la influencia de estas al tamaño de las testas, así como la utilización de colecciones históricas de FP en el estudio de las variaciones intraespecíficas para interpretar patrones macroecológicos. De las especies reportadas con presencia de simbioses solo *G. siphonifera* mostró una relación positiva con el incremento de la productividad primaria. *G. truncatulinooides* mostró relación inversa con la productividad primaria (especie sin asociación a simbioses). Se concluye que los resultados no presentan evidencia suficiente para apoyar la hipótesis del tamaño óptimo (mayor crecimiento bajo condiciones óptimas) ya que cada especie tiene una relación específica con la temperatura y productividad primaria según su estrategia trófica. La diversidad crítica tampoco parece ser un factor determinante ya que la respuesta al crecimiento ante un incremento de temperaturas generalmente es la misma entre especies críticas. Esfuerzos por recopilar bases de datos visuales como la realizada por Hsiang *et al.* (2019) con la página web “*Endless forams*” son de gran importancia para continuar con los estudios basados en morfología de FP y poder lograr una mayor resolución tanto cualitativa como cuantitativa de mediciones de testas.

Estudios en ambientes oligotróficos también investigaron la relación entre el flujo de testas de FP y las condiciones oceanográficas indicando que si bien algunas especies parecían verse favorecidas por los incrementos de clorofila-a algunas otras como *G. ruber* y *G. calida* parecían tener otra fuente de alimento ya que el flujo de testas no se veía afectado posterior a un *bloom* de fitoplancton (Chernihovsky *et al.*, 2020). Estas observaciones nos indican que la variable tomada como indicador de productividad primaria en este estudio abarcaría otros factores aparte de clorofila-a como los niveles de nitritos, nitratos, fosfato, etc. La ontogenia del organismo también influye sobre el peso normalizado por tamaño, en estadíos tempranos la testa suele ser más densa y disminuye a medida que el FP alcanza mayores tallas. Finalmente, al momento de la calcificación gametogénica el SNW incrementa por última vez antes de la muerte del organismo (Barker, 2002). La porosidad también suele variar con la ontogenia incrementando con el crecimiento, lo opuesto a la densidad de la testa (Hemleben *et al.*, 1989). Teniendo en cuenta estos factores se hace evidente que el cálculo del SNW o MBW debe ser realizado en fracciones de tallas que garanticen que los individuos de la especie seleccionada se encuentren en la misma etapa de su ontogenia, así como también se debe continuar el estudio del ciclo de vida de las especies presentes para su completa comprensión. Se aconseja mayor cautela al interpretar los cálculos de MBW basados en pesos de las testas de los FP como una respuesta directa a variaciones de CO₂ atmosférico, acidez del medio o incremento de temperatura.

El contexto en el que se debe evaluar la calcificación de los FP debe involucrar no solo la disponibilidad de carbonatos en el mar o la acidificación del medio, sino también evaluar las variables en conjunto de temperatura del mar y disponibilidad

de nutrientes (de Villiers, 2003). La capacidad de los animales marinos, y en especial los FP que generan sus testas de carbonato de calcio, se ven directamente afectadas por la química del CO₂ disuelto al tener una influencia directa sobre su fisiología y reducción de la capacidad de transporte del oxígeno (Fabry *et al.*, 2008). En un estudio realizado por Moy en el año 2009 se compararon los pesos de las testas de foraminíferos modernos colectados con trampas de sedimentos con las testas de sedimentos del Holoceno. Los pesos de las testas “modernas” fueron entre un 30 y 35% menores de las testas de sedimentos lo que indicaría una reducción en la calcificación generada por la acidificación del océano (Moy *et al.*, 2009). La importancia en la ecología de cada especie y las preferencias de estas implica evaluar la interacción de todos los factores en conjunto y observar si alguno no llegara a ser relevante. Por ejemplo, estudios en el Atlántico indicaron que el peso de *N. pachyderma* tiene relación con los niveles de nitratos en el agua de mar (de Villiers, 2003), esto coincide con la preferencia de esta especie por ambientes con bajas temperaturas y salinidades (<5°, <34 psu) y gran disponibilidad de nutrientes (Davis *et al.*, 2016). No obstante, se resalta que las condiciones o preferencias ecológicas de cada especie podrían variar según el área de muestreo. Bé y Hemleben (1963; 1989) definieron a *N. pachyderma* como una especie de temperaturas frías y bajas salinidades, sin embargo, fue reportada durante este muestreo a temperaturas mayores a 15°C lo que indica que tiene un comportamiento adaptado a diferentes locaciones y por ello muchas especies tienen un rango de temperatura “preferencial” tan amplio. En esta tesis, se buscó comparar el MBW de las 2 especies más abundantes en relación a un set de datos ambientales ya que son las que contaron con mayor frecuencia de registros por muestra colectada en cada

estrato de profundidad. Al obtener mayor cantidad de datos con respecto a la variación de la morfología de algunas especies se podrá robustecer la base de datos y por lo tanto evaluar si es que existe o no una respuesta ante fenómenos ocasionados por la variabilidad ENOS y la gran acidez de la ZMO.

Debido a la baja densidad de individuos por especie encontrada en este muestreo y siendo *G. bulloides* y *N. dutertrei* las dos especies con mayores ocurrencias (oportunistas), se analizó el área y peso de ambas especies calculándose el peso normalizado por área en vista umbilical (*Measurement-Based Weight* = MBW). Se obtuvo comportamientos diferenciados entre ambas especies como respuesta al calentamiento anómalo ocurrido durante El Niño 2019 (Figura 35). *G. bulloides* cambió su MBW con el incremento de temperatura durante el EN mientras que *N. dutertrei* tuvo una respuesta más estable ya que el incremento del peso de la testa se mantuvo incluso hasta después de terminado el periodo de EN. *G. bulloides* en este caso particular actuó como una especie más sensible ante el calentamiento ya que disminuyó de manera más rápida su peso normalizado por área. Autores como Pak *et al.* (2016) consideran que el peso de la testa de especies como *G. bulloides* no podrían ser consideradas como un indicador de las concentraciones de ion carbonato ya que testas con mayores pesos han sido registradas en ambientes de temperaturas bajas, sin embargo, la textura de la testa podría ser un posible indicador del ion carbonato pendiente de exploración.

Los resultados de distribución de densidades de esta tesis refuerzan esta idea ya que *G. bulloides* y *N. dutertrei*, entre otras spp, se encuentran afectadas por varios parámetros ambientales (Figura 35). Sin embargo, las diferencias del MBW sugieren que esta cualidad evidenciada por *G. bulloides* sí podría ser usada como

indicador de condiciones ambientales relacionadas al ENOS para la zona norte del Perú. En ese sentido, valores menores de MBW de *G. bulloides* están asociados a condiciones frías, con bajo oxígeno, con pH bajo, surgencia de mayor intensidad. Mientras que valores altos están asociados a condiciones cálidas, con alto oxígeno, pH más alto, surgencia menos intensa. Esto se observa también en la tendencia al incremento del oxígeno disuelto graficada junto los valores de MBW (Figura 35) donde se observa la relación con el peso de las testas para *G. bulloides* en Paita y Chicama. Para Paita la correlación entre el oxígeno y el peso de las testas de *G. bulloides* fue de $\rho = 0.85$. La relación se observó de menor manera para la misma especie en Chicama donde los valores de oxígeno disuelto en muestra no superaron los 3 ml/L en la mayoría de casos. La especie *N. dutertrei* no demostró correlación con los niveles de oxígeno en ninguna de las dos localidades, sin embargo, en Paita se notó un ligero incremento junto al aumento del peso de las testas.

En un estudio realizado por Davis *et al.* (2020) en el Pacífico norte tropical (21°N) se analizaron las especies dentro de la ZMO y sus adaptaciones para soportar los bajos niveles de oxígeno. Se encontró a la especie *G. hexagonus* con las mayores abundancias. Las testas resentaban mayores tamaños, mayor cantidad de poros, eran menos densas y tenían mayor número de cámaras en el último giro lo que indica una mayor plasticidad y capacidad de adaptación en ambientes adversos. Los valores de MBW para Chicama (Figura 35) son inferiores a los calculados en la localidad de Paita y sobre todo en las etapas de pre e inicio de EN 2019, esto lleva relación con una ZMO más somera que caracteriza la zona de acuerdo a lo registrado por Morón *et al.* (2000). Los valores bajos de MBW indican que la testa es menos densa en relación al tamaño, es decir que la calcificación es menor y las

testas más grandes. Si Chicama evidenció menor densidad en la testa de sus especies y esto coincidió con los bajos niveles de oxígeno (por lo tanto, bajos niveles de pH) se puede deducir que la ZMO tuvo una influencia directa sobre el crecimiento y la calcificación de los FP en Chicama y por el contrario niveles altos de oxígeno disuelto influenciaron positivamente la calcificación.

Es importante destacar que los estudios basados en las variaciones del tamaño y volumen de la testa de los FP son realizados con una gran cantidad de individuos colectados por especie, generalmente de muestras de sedimento, para asegurar que la data obtenida sea significativa. En este trabajo al encontrarse un bajo conteo de FP por estrato, no se obtuvo un número significativo de testas y eso se pudo ver reflejado en nuestros resultados. Si bien se obtuvo una tendencia positiva con el calentamiento y oxígeno disuelto para ambas especies son necesarios más muestreos donde se observe el mismo comportamiento. Los datos obtenidos en esta tesis sugieren que con un mayor set de datos se podrían obtener resultados significativos que nos ayuden a determinar la respuesta tanto en forma como en conformación/densidad de las testas de los FP.

5.4. Implicancias paleoceanográficas

Tanto la diversidad como abundancia de especies y su relación a variables oceanográficas descritas en este trabajo sirven como referencia y posible herramienta de calibración para la interpretación del registro paleoceanográfico. Los FP proporcionan datos claros sobre la influencia directa del calentamiento de los océanos en los ecosistemas marinos debido a su variabilidad, la que tiene mayor

relación con las condiciones hidrográficas que con las cascadas tróficas. Asimismo, presentan una gran resolución temporal, las series de tiempo de observaciones pueden extenderse a cientos de años (Field, *et al.*, 2006). Es por ello que obtener información sobre el ciclo de vida de cada especie contribuye a precisar interpretaciones respecto a esos factores.

El incremento de CO₂ que implica la acidez y corrosividad del medio, y por ende la disolución de la calcita, resultaron ser un factor determinante en los escasos hallazgos en la transecta de Callao. Los muestreos realizados durante los meses de abril y agosto 2018 solo en 3 estaciones de la transecta Callao solo registraron 2 especies: *G. bulloides* y *G. ruber* (Tabla en Anexo 9). Algunas de las muestras colectadas en Callao también estuvieron acompañadas con abundante material biológico (zooplancton y fitoplancton) y sin ningún reporte de FP. En las pocas muestras de Callao donde se encontraron FP estos estuvieron fragmentados, bastante frágiles y probablemente sufrieron un mayor deterioro durante el proceso de tamizado. Por otro lado, en testigos de sedimento, las testas de FP no son abundantes y existe baja riqueza de especies de FP (Romero, D., comunicación personal, 2020). Estos muestran una dominancia de *G. bulloides* y *N. dutertrei*. Partones similares se reportaron en la zona de Pisco en donde la desaparición de FP en varios niveles del testigo muestreado sería indicador directo de disolución. Los FP se encuentran más expuestos a la disolución que los foraminíferos bentónicos al habitar ambientes intersticiales (Morales *et al.*, 2007). Esto demuestra que deben evaluarse los procesos diagenéticos tempranos asociados a la preservación de la tafocenosis de FP para poder realizar reconstrucciones sustentables del pasado.

Los cambios en la composición de las comunidades, así como su abundancia en cada ecosistema es una respuesta directa a las variables ambientales. Field *et al.* (2006) reportaron incrementos inusuales de especies como *G. bulloides* y *O. universa* (especies tropicales/subtropicales) a partir del siglo XX lo que refleja una tendencia al calentamiento del océano superficial producto, se cree, del efecto antropogénico. Mientras tanto las especies clasificadas como polares o subpolares han disminuido sus registros en los sedimentos en la corriente de California. Según lo reportado en esta tesis *G. bulloides* presentó un comportamiento oportunista estando presente en ambas localidades e incrementando su abundancia y peso de testa durante el evento cálido de El Niño. Similares patrones se observaron para *N. dutertrei*. Mohtadi *et al.* (2002), asoció el incremento de *N. dutertrei* con condiciones cálidas en los cores de sedimento en Chile (24°S). Por su parte *O. universa*, que estuvo asociada a las Aguas Ecuatoriales Superficiales (AES) también se vio favorecida por el calentamiento El Niño. Los hallazgos de Mohtadi *et al.* (2002) concuerdan con lo reportado para California (Field *et al.*, 2006). Por otro lado, las especies reportadas del género *Globorotalia* (Tabla 5), que se consideran raras o poco comunes también para este muestreo podrían representar un indicador de aguas cálidas ya que su presencia fue resaltada durante El Niño 2019.

Las asociaciones de FP también pueden brindar información sobre la productividad del pasado o paleoproductividad, así como la intensidad de la surgencia. Marchant *et al.*, (1999) analizaron las comunidades de FP encontradas en testigos de sedimento en una zona de surgencia en Chile (32°S) de los últimos 13 mil años. Los resultados indicaron que los sedimentos de periodos interglaciales se caracterizan

por asociaciones de especies que indican afloramiento y alta productividad, especies como *N. pachyderma*. Nuestros hallazgos relacionan a *N. pachyderma* con las Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales (AESS) que alimentan las aguas de surgencia. Es probable que la utilización de *G. bulloides* como indicador de surgencia y productividad no sea igual de útil para la totalidad del litoral peruano ya que, como se observa en los resultados de este trabajo, su comportamiento y afinidad por variables como temperatura y oxígeno disuelto varía latitudinalmente. Esto se observó claramente en nuestros hallazgos, teniendo en Paita a *G. bulloides* presentando afinidad por niveles mayores de oxígeno disuelto y en Chicama presentando un desacople con esta variable teniendo mayores abundancias durante el calentamiento Niño. Finalmente, en Callao en donde su presencia fue casi nula siendo afectada directamente por las aguas corrosivas de la zona. La premisa de que una especie es indicadora de una sola condición oceanográfica puede tener muchos sesgos sobretodo en un ambiente tan cambiante como el mar peruano en donde existe una interacción de la variabilidad ENSO, el movimiento de la ZMO y la surgencia de aguas profundas.

6. CONCLUSIONES

Los resultados de esta tesis comprueban la hipótesis principal, ya que la variabilidad de masas de agua ocasionó cambios en la comunidad de FP; Además, se hace énfasis en los siguientes puntos relevantes:

La variación temporal de las condiciones oceanográficas generó diferentes respuestas en la comunidad de FP entre localidades. En suma, Paita representó una

señal limpia para el monitoreo, mientras que en Chicama, al ser una zona de transición, presentó señales mezcladas y menos claras. El periodo de muestreo incluyó un evento El Niño, en el cual se pudo estudiar la comunidad de FP. Sin embargo, no es claro si lo encontrado es representativo de un evento EN débil/moderado o de un verano típico. El calentamiento superficial de El Niño benefició tanto la diversidad como abundancia de FP en Paita. Existieron ocurrencias de especies exclusivamente en esta zona durante EN, como las pertenecientes al género *Globorotalia*, *P. obliquiloculata* y *T. obliquiloculata*. Sin embargo, sus densidades por metro cúbico fueron reducidas.

La comparación de redes indicó que, si bien aparecieron especies poco comunes en la red de menor apertura de malla, la red de 100 μm demostró ser más eficiente al momento de la captura de individuos, abarcando un mayor número de FP por especie. La mayoría de FP presentes tienen un hábitat superficial o intermedio, al concentrarse por encima de los 100 metros. Es probable que la profundidad reducida de la iso-oxígena de 0.5 ml/L (límite superior de la ZMO) comprima el hábitat de las especies, especialmente en Chicama en donde se observó diferencias con respecto al ALD.

Especies oportunistas aprovecharon los incrementos de clorofila y temperatura superficial para incrementar sus abundancias, pero estuvieron presentes de igual manera durante todo el muestreo. En Paita la especie *N. pachyderma* se ausentó de la capa subsuperficial y podría ser considerada indicadora de las Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales mientras que *G. siphonifera* incrementó sus abundancias subsuperficialmente durante El Niño y podría ser considerada como indicadora de condiciones cálidas. *O. universa* también presentó afinidad por las Aguas

Ecuatoriales Subsuperficiales. Se necesitan mayores investigaciones que comprueben dichas afirmaciones, muestreos con mayor resolución temporal.

Si bien la presencia de especies oportunistas como *G. bulloides* y *N. dutertrei* no pudieron ser tomadas como indicadores de condiciones oceanográficas, la densidad de sus testas podría dar indicios de los efectos del calentamiento y demás cambios oceanográficos propias del fenómeno. *G. bulloides* incrementó el peso de su testa en relación a la talla durante el periodo cálido en Paita, sugiriendo una respuesta rápida ante el calentamiento la cual también disminuyó en junio una vez terminado la anomalía positiva de temperatura del mar. Los hallazgos de esta tesis representan el inicio de una interpretación mucho más completa y precisa del registro paleoceanográfico.

7. RECOMENDACIONES

El estudio de los FP en el litoral peruano debe continuar con mayor frecuencia y precisión logística, pudiendo implementarse métodos como el muestreo por arrastre superficial en Callao donde el muestreo realizado en esta tesis no resultó efectivo. La ecología de estos organismos se ve claramente impactada por la variabilidad del NHCS, el ingreso estacional de aguas cálidas y la variabilidad ENSO lo que los hace importantes indicadores. Continuar con los análisis del peso de las testas podría resultar un posible indicador de condiciones óptimas para el desarrollo de FP en el norte del mar peruano (incremento en oxígeno disuelto). La acidificación del océano (respuesta de FP ante disminución de pH) o cambios en los ecosistemas de surgencia deben ser monitoreados y los impactos sobre la ecología estudiados.

8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Anand, P., Elderfield, H., Conte, M. (2003). Calibration of Mg/Ca thermometry in planktonic Foraminifera from a sediment trap time series. *Paleoceanography*. 18:1050. doi:10.1029/2002PA000846.

Anderson, O. R., Be, A. W. H. (1976). The ultrastructure of a planktonic foraminifer, *Globigerinoides sacculifer* (Brady), and its symbiotic dinoflagellates. *The Journal of Foraminiferal Research*, 6(1), 1–21. <https://doi.org/10.2113/gsjfr.6.1.1>

Anderson, O. R., & Faber, W. W. (1984). An estimation of calcium carbonate deposition rate in a planktonic foraminifer *Globigerinoides sacculifer* using ^{45}Ca as a tracer; a recommended procedure for improved accuracy. *The Journal of Foraminiferal Research*, 14(4), 303–308. <https://doi.org/10.2113/gsjfr.14.4.303>

Ashok, K., Behera, S. K., Rao, S. A., Weng, H., & Yamagata, T. (2007). El Niño Modoki and its possible teleconnection. *Journal of Geophysical Research*, 112(C11). <https://doi.org/10.1029/2006jc003798>

Ashok, K., & Yamagata, T. (2009). The El Niño with a difference. *Nature*, 461(7263), 481–484. <https://doi.org/10.1038/461481a>

Ayón, P., Criales-Hernandez, M. I., Schwamborn, R., & Hirche, H.-J. (2008). Zooplankton research off Peru: A review. *Progress in Oceanography*, 79(2–4), 238–255. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.020>

Bakun, A. (1996). Patterns in the ocean: ocean processes and marine population dynamics. California Sea Grant, in cooperation with Centro de Investigaciones Biologicas del Noroeste, La Paz, Mexico.

Bakun, A., Roy, C., & Lluch-Cota, S. (1998). Coastal Upwelling and Other Processes Regulating Ecosystem Productivity and Fish Production in the Western Indian Ocean.

Bakun, A., & Weeks, S. J. (2008). The marine ecosystem off Peru: What are the secrets of its fishery productivity and what might its future hold? *Progress in Oceanography*, 79(2–4), 290–299.
<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.027>

Barber, R. T., & Chavez, F. P. (1983). Biological Consequences of El Nino. *Science*, 222(4629), 1203–1210. doi:10.1126/science.222.4629.1203

Barker, S. (2002). Planktic foraminiferal proxies for temperature and CO₂, Ph.D. thesis. University of Cambridge, United Kingdom.

Barker, S., Elderfield, H. (2002). Foraminiferal calcification response to glacial-interglacial changes in atmospheric CO₂. *Science* 297, 833–836

Bé, A. (1959). A method for rapid sorting of Foraminifera from marine plankton samples. *J Paleontol* 33:846–848.

Bé, A. (1968). Shell porosity of recent planktonic foraminifera as a climatic index. *Science*, vol. 161

Bé, A. W. H., Hemleben, C., Anderson, O. R., Spindler, M., Hacunda, J., Tuntivate-Choy, S., & Be, A. W. H. (1977). Laboratory and Field

Observations of Living Planktonic Foraminifera. *Micropaleontology*, 23(2), 155. <https://doi.org/10.2307/1485330>

Bé, A., Hutson, W. (1977). Ecology of planktonic Foraminifera and biogeographic patterns of life and fossil assemblages in the Indian Ocean. *Micropaleontology*. 23:369–414. doi:10.2307/1485406

Beaugrand, G., Rombouts, I., & Kirby, R. R. (2012). Towards an understanding of the pattern of biodiversity in the oceans. *Global Ecology and Biogeography*, 22(4), 440–449. <https://doi.org/10.1111/geb.12009>

Beckmann, W., Auras, A., & Hemleben, C. (1987). Cyclonic cold-core eddy in the eastern North Atlantic. III. Zooplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 39, 165–173. <https://doi.org/10.3354/meps039165>

Beer, C. J., Schiebel, R., & Wilson, P. A. (2010a). Technical Note: On methodologies for determining the size-normalised weight of planktic foraminifera. *Biogeosciences*, 7(7), 2193–2198. <https://doi.org/10.5194/bg-7-2193-2010>

Beer, C. J., Schiebel, R., & Wilson, P. A. (2010b). Testing planktic foraminiferal shell weight as a surface water [CO₃²⁻] proxy using plankton net samples. *Geology*, 38(2), 103–106. <https://doi.org/10.1130/g30150.1>

Berger, W. H. (1969). Kummerform Foraminifera as Clues to Oceanic Environments: ABSTRACT. AAPG Bulletin, 53. <https://doi.org/10.1306/5d25c6c1-16c1-11d7-8645000102c1865d>

- Berger, W. H. (1971). Sedimentation of planktonic foraminifera. *Marine Geology*, 11(5), 325–358. [https://doi.org/10.1016/0025-3227\(71\)90035-1](https://doi.org/10.1016/0025-3227(71)90035-1)
- Berger, W. H. (1979). Preservation of Foraminifera. *Foraminiferal Ecology and Paleocology*, 105–155. <https://doi.org/10.2110/scn.79.06.0105>
- Bertrand, A., Chaigneau, A., Peraltilla, S., Ledesma, J., Graco, M., Monetti, F., & Chavez, F. P. (2011). Oxygen: A Fundamental Property Regulating Pelagic Ecosystem Structure in the Coastal Southeastern Tropical Pacific. *PLoS ONE*, 6(12), e29558. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029558>
- Bettencourt, J. H., López, C., Hernández-García, E., Montes, I., Sudre, J., Dewitte, B., Paulmier, A., & Garçon, V. (2015). Boundaries of the Peruvian oxygen minimum zone shaped by coherent mesoscale dynamics. *Nature Geoscience*, 8(12), 937–940. <https://doi.org/10.1038/ngeo2570>
- Bijma, J., Erez, J., & Hemleben, C. (1990). Lunar and semi-lunar reproductive cycles in some spinose planktonic foraminifers. *The Journal of Foraminiferal Research*, 20(2), 117–127. <https://doi.org/10.2113/gsjfr.20.2.117>
- Bijma, J., Spero, H. J., & Lea, D. W. (1999). Reassessing Foraminiferal Stable Isotope Geochemistry: Impact of the Oceanic Carbonate System (Experimental Results). *Use of Proxies in Paleoceanography*, 489–512. https://doi.org/10.1007/978-3-642-58646-0_20
- Bijma, J., Hönisch, B., & Zeebe, R. E. (2002). Impact of the ocean carbonate chemistry on living foraminiferal shell weight: Comment on “Carbonate ion concentration in glacial-age deep waters of the Caribbean Sea” by W. S.

Broecker and E. Clark. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 3(11), 1–7.
<https://doi.org/10.1029/2002gc000388>

Boersma, A. (1978). Foraminifera. In: Haq BU, Boersma A (eds) Introduction to marine micropaleontology. *Elsevier Science Publishing*, New York, pp 19–77

Boltovskoy, E. (1965). Los Foraminíferos recientes. 510 pp. Eudeba. Buenos Aires

Boltovskoy, E. (1973). Daily vertical migration and absolute abundance of living planktonic Foraminifera. *J Foraminifer Res* 3:89–94.

Boltovskoy, E., Wright, R. (1976). Recent Foraminifera. xvii 515 pp. Junk, The Hague. Price Dutch Guilders 125.00. ISBN 90 6193 030 8. *Geological Magazine*, 114(2), 158-158. doi:10.1017/S0016756800044332

Boltovskoy, E., Boltovskoy, D., & Brandini, F. (2000). Planktonic Foraminifera from southwestern Atlantic epipelagic waters: abundance, distribution and year-to-year variations. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 80(2), 203–213.
<https://doi.org/10.1017/s0025315499001794>

Boltovskoy, D. (2014). Foraminifers (Planktonic). *Encyclopedia of Marine Geosciences*, 1–9. https://doi.org/10.1007/978-94-007-6644-0_61-3

Borcard, D., F. Gillet and P. Legendre (2011). Cluster Analysis. In: Numerical Ecology with R. New York, NY, Springer New York: 53-114.

Bradshaw, JS. (1959). Ecology of living planktonic Foraminifera in the North and Equatorial Pacific Ocean. *Contrib Cushman Found Foraminifer Res* 10:25–64.

Brayard, A., Escarguel, G., Bucher, H. (2005). Latitudinal gradient of taxonomic richness: combined outcome of temperature and geographic mid-domains effects? *J Zool Syst Evol Res* 43:178–188. doi:10.1111/j.1439-0469.2005.00311.x

Broecker, W., & Clark, E. (2001). An evaluation of Lohmann's foraminifera weight dissolution index. *Paleoceanography*, 16(5), 531–534. <https://doi.org/10.1029/2000pa000600>

Bruland, K. W., Rue, E. L., Smith, G. J., & DiTullio, G. R. (2005). Iron, macronutrients and diatom blooms in the Peru upwelling regime: brown and blue waters of Peru. *Marine Chemistry*, 93(2–4), 81–103. <https://doi.org/10.1016/j.marchem.2004.06.011>

Brummer, G., Hemleben, C., Spindler, M., (1987). Ontogeny of extant spinose planktonic foraminifera (Globigerinidae): A concept exemplified by *Globigerinoides sacculifer* (Brady) and *G. ruher* (D'Orbigny). *Mar. Micropaleontol.* 2, 357-381.

Burke, J. E., & Hull, P. M. (2017). Effect of gross morphology on modern planktonic foraminiferal test strength under compression. *Journal of Micropalaeontology*, jmpaleo2016-007. <https://doi.org/10.1144/jmpaleo2016-007>

- Calienes, R. (2014), Producción primaria en el ambiente marino en el Pacífico sudeste. Perú. 1960–2000, *Bol. Inst. Mar Perú*, 29(1–2), 232–288.
- Caromel, A. G. M., Schmidt, D. N., & Rayfield, E. J. (2017). Ontogenetic constraints on foraminiferal test construction. *Evolution & Development*, 19(3), 157–168. <https://doi.org/10.1111/ede.12224>
- Caron, D.A. & Bé, A.W.H. (1984). Predicted and observed feeding rates of the spinose planktonic foraminifer *Globigerinoides sacculifer*. *Bulletin of Marine Science* 35 (1): 1–10.
- Chaigneau, A., Dominguez, N., Eldin, G., Vasquez, L., Flores, R., Grados, C., & Echevin, V. (2013). Near-coastal circulation in the Northern Humboldt Current System from shipboard ADCP data. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 118(10), 5251–5266. <https://doi.org/10.1002/jgrc.20328>
- Chavez, F. P., Bertrand, A., Guevara-Carrasco, R., Soler, P., & Csirke, J. (2008). The northern Humboldt Current System: Brief history, present status and a view towards the future. *Progress in Oceanography*, 79(2–4), 95–105. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.012>
- Chavez, F. P., & Messié, M. (2009). A comparison of Eastern Boundary Upwelling Ecosystems. *Progress in Oceanography*, 83(1–4), 80–96. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2009.07.032>
- Chernihovsky, N., Almogi-Labin, A., Kienast, S.S. The daily resolved temperature dependence and structure of planktonic foraminifera blooms. *Sci Rep* 10, 17456 (2020). <https://doi.org/10.1038/s41598-020-74342-z>

Colwell, R.K. (2006) Estimate: statistical estimation of species richness and shared species from samples. ver 8.2.0. <http://www.purl.oclc.org/estimates>

Damm, A., Elbers, J., Erlen, A., Gioli, B., Hamdi, K., Hutjes, R., Kosvancova, M., Meroni, M., Miglietta, F., Moersch, A., Moreno, J., Schickling, A., Sonnenschein, R., Udelhoven, T., Van Der Linden, S., Hostert, P., & Rascher, U. (2010). Remote sensing of sun-induced fluorescence to improve modeling of diurnal courses of gross primary production (GPP). *Global Change Biology*, 16(1), 171–186. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01908.x>

Darling, K., Kroom, D., Wade, C., Leigh, A. (1996) Molecular phylogeny of the planktic foraminifera. *J Foramin Res* 26:324–330

Darling, K., Wade, C. (2008). The genetic diversity of planktic foraminifera and the global distribution of ribosomal RNA genotypes. *Mar Micropaleontol* 67:216–238

Davis, C. V., Hill, T. M., Russell, A. D., Gaylord, B., & Jahncke, J. (2016). Seasonality in planktic foraminifera of the central California coastal upwelling region. *Biogeosciences*, 13(18), 5139–5150. <https://doi.org/10.5194/bg-13-5139-2016>

Davis, C. V., Livsey, C. M., Palmer, H. M., Hull, P. M., Thomas, E., Hill, T. M., & Benitez-Nelson, C. R. (2020). Extensive morphological variability in asexually produced planktic foraminifera. *Science Advances*, 6(28), eabb8930. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abb8930>

Davis, C. V., Wishner, K., Renema, W., & Hull, P. M. (2021). Vertical distribution of planktic foraminifera through an oxygen minimum zone: how assemblages and test morphology reflect oxygen concentrations. *Biogeosciences*, 18(3), 977–992. <https://doi.org/10.5194/bg-18-977-2021>

De Moel, H., Ganssen, G., Peeters, F., Jung, S., Kroon, D., Brummer, G., Zeebe, R. (2009). Planktic foraminiferal shell thinning in the Arabian Sea due to anthropogenic ocean acidification? *Biogeosciences* 6:1917–1925. doi:10.5194/bg-6-1917-2009.

de Vargas, C., Norris, R., Zaninetti, L., Gibb, S. W., & Pawlowski, J. (1999). Molecular evidence of cryptic speciation in planktonic foraminifers and their relation to oceanic provinces. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(6), 2864–2868. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.6.2864>

de Villiers, S. (2003). A 425 kyr record of foraminiferal shell weight variability in the western equatorial Pacific. *Paleoceanography*, 18(4), n/a. <https://doi.org/10.1029/2002pa000801>

de Villiers, S. (2004). Optimum growth conditions as opposed to calcite saturation as a control on the calcification rate and shell-weight of marine foraminifera. *Marine Biology*, 144(1), 45–49. <https://doi.org/10.1007/s00227-003-1183-8>

Divakar, P. (1990). Distribution of upwelling index planktonic foraminifera in the sediments of the Western continental margin of India.

Delaney, M. L., W.H. Bé, A., & Boyle, E. A. (1985). Li, Sr, Mg, and Na in foraminiferal calcite shells from laboratory culture, sediment traps, and

sediment cores. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 49(6), 1327–1341.

[https://doi.org/10.1016/0016-7037\(85\)90284-4](https://doi.org/10.1016/0016-7037(85)90284-4)

Deuser, W. G. (1987). Seasonal variations in isotopic composition and deep-water fluxes of the tests of perennially abundant planktonic foraminifera of the Sargasso Sea; results from sediment-trap collections and their paleoceanographic significance. *The Journal of Foraminiferal Research*, 17(1), 14–27. <https://doi.org/10.2113/gsjfr.17.1.14>

Dewitte, B., Illig, S., Renault, L., Goubanova, K., Takahashi, K., Gushchina, D., Mosquera, K., & Purca, S. (2011). Modes of covariability between sea surface temperature and wind stress intraseasonal anomalies along the coast of Peru from satellite observations (2000–2008). *Journal of Geophysical Research*, 116(C4). <https://doi.org/10.1029/2010jc006495>

Doering, K., Erdem, Z., Ehlert, C., Fleury, S., Frank, M., & Schneider, R. (2016). Changes in diatom productivity and upwelling intensity off Peru since the Last Glacial Maximum: Response to basin-scale atmospheric and oceanic forcing. *Paleoceanography*, 31(10), 1453–1473. <https://doi.org/10.1002/2016pa002936>

Domínguez, N., Quispe, J., & Vásquez, L. (2011). Principales corrientes marinas frente a la costa peruana durante el 2008-2009. *Boletín Instituto Del Mar Del Perú*, 26(1-2), 39-48. Recuperado a partir de <https://revistas.imarpe.gob.pe/index.php/boletin/article/view/117>

Echevin, V., Aumont, O., Ledesma, J., & Flores, G. (2008). The seasonal cycle of surface chlorophyll in the Peruvian upwelling system: A modelling

study. *Progress in Oceanography*, 79(2–4), 167–176.

<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.026>

Eggins, S., De Dekker, P., Marshall, J. (2003). Mg/Ca variation in planktonic Foraminifera tests: implications for reconstructing palaeo-seawater temperature and hábitat migration. *Earth Planet Sci Lett* 212:291–306.

Elderfield, H., & Ganssen, G. (2000). Past temperature and $\delta^{18}\text{O}$ of surface ocean waters inferred from foraminiferal Mg/Ca ratios. *Nature*, 405(6785), 442–445. <https://doi.org/10.1038/35013033>

Emiliani, C. (1954). Depth habitats of some species of pelagic Foraminifera as indicated by oxygen isotope ratios. *American Journal of Science*, 252(3), 149–158. <https://doi.org/10.2475/ajs.252.3.149>

ENFEN. (2012). Definición operacional de los eventos El Niño y La Niña y sus magnitudes en la costa del Perú. *Nota Técnica ENFEN*. <http://enfen.gob.pe/download/icen-nota-tecnica-definicion-operacional-de-los-eventos-el-nino-y-la-nina-y-sus-magnitudes-en-la-costa-del-peru/>

ENFEN. (2019a). Comunicado Oficial ENFEN, N°.03 -2019, febrero de 2019.

ENFEN. (2019b) Informe de las condiciones oceanográficas y biológico-pesqueras abril 2019.

ENFEN. (2019c) Informe de las condiciones oceanográficas y biológico-pesqueras agosto 2019.

- Epstein, S., Buchsbaum, R., Lowenstam, H., & Urey, H. (1951). Carbonate-water isotopic temperature scale. *Geological Society of America Bulletin*, 62(4), 417. <https://doi.org/10.1130/0016-7606>
- Fabry, V. J., Seibel, B. A., Feely, R. A., & Orr, J. C. (2008). Impacts of ocean acidification on marine fauna and ecosystem processes. *ICES Journal of Marine Science*, 65(3), 414–432. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn048>
- Feldmeijer, W. (2015). Sensing Seasonality by Planktonic Foraminifera.
- Fallet, U., Brummer, G., Zinke, J., Vogels, S., Ridderinkhof, H. (2010). Contrasting seasonal fluxes of planktonic Foraminifera and impacts on paleothermometry in the Mozambique Channel upstream of the Agulhas current. *Paleoceanography*. doi:10.1029/2010PA001942.
- Field, D. B. (2004). Variability in vertical distributions of planktonic foraminifera in the California Current: Relationships to vertical ocean structure. *Paleoceanography*, 19(2), n/a. <https://doi.org/10.1029/2003pa000970>
- Field, D. B. (2006). Planktonic Foraminifera of the California Current Reflect 20th-Century Warming. *Science*, 311(5757), 63–66. <https://doi.org/10.1126/science.1116220>
- Flores, R., Espino, M., Luque, G., & Quispe, J. (2013). Patrones de variabilidad ambiental en el mar peruano. *Revista Peruana de Biología*, 20(1), 21-28.

Franco, A. C., Gruber, N., Frölicher, T. L., & Kropuenske Artman, L. (2018). Contrasting Impact of Future CO₂ Emission Scenarios on the Extent of CaCO₃ Mineral Undersaturation in the Humboldt Current System. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 123(3), 2018–2036. <https://doi.org/10.1002/2018jc013857>

Friederich, G. E., J. Ledesma, O. Ulloa, F. P. Chavez. (2008). Air–sea carbon dioxide fluxes in the coastal southeastern tropical Pacific, *Progress In Oceanography*, 79(2–4), 156-166.

Gajardo, N., Marchant, M., & Hebbeln, D. (2013). Variación temporal de los afloramientos costeros frente a Chile Central (36°S; 74°W), mediante los isótopos estables de oxígeno de foraminíferos planctónicos, durante El Niño 2006. *Gayana (Concepción)*, 77(1), 10–20. <https://doi.org/10.4067/s0717-65382013000100002>

Graco, M., Ledesma, J., Flores, G., Girón, M. (2007). Nutrientes, oxígeno y procesos biogeoquímicos en el sistema de surgencias de la corriente de Humboldt frente a Perú. *Rev. peru. biol.* 14(1): 117- 128.

Graco, M. I., Ledesma, J., Flores, G., & Girón, M. (2013). Nutrientes, oxígeno y procesos biogeoquímicos en el sistema de surgencias de la corriente de Humboldt frente a Perú. *Revista Peruana de Biología*, 14(1), 117–128. <https://doi.org/10.15381/rpb.v14i1.2165>

Graco, M. I., Purca, S., Dewitte, B., Castro, C. G., Morón, O., Ledesma, J., Flores, G., & Gutiérrez, D. (2017). The OMZ and nutrient features as a signature of interannual and low-frequency variability in the Peruvian

upwelling system. *Biogeosciences*, 14(20), 4601–4617.

<https://doi.org/10.5194/bg-14-4601-2017>

Grados, C., Chaigneau, A., Echevin, V., & Dominguez, N. (2018). Upper ocean hydrology of the Northern Humboldt Current System at seasonal, interannual and interdecadal scales. *Progress in Oceanography*, 165, 123–

144. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.05.005>

Greco, M., Jonkers, L., Kretschmer, K., Bijma, J., & Kucera, M. (2019). Variable habitat depth of the planktonic foraminifera *Neogloboquadrina pachyderma* in the northern high latitudes explained by sea-ice and chlorophyll concentration. *Biogeosciences Discussions*.

<https://doi.org/10.5194/bg-2019-79>

Grigoratou, M., Monteiro, F. M., Schmidt, D. N., Wilson, J. D., Ward, B. A., & Ridgwell, A. (2019). A trait-based modelling approach to planktonic foraminifera ecology. *Biogeosciences*, 16, 1469–1492.

<https://doi.org/10.5194/bg-16-1469-2019>

Guillén, O., Lostaunau, N. & Jacinto, M. (1985). Características de El Fenómeno El Niño 1982-1983. En W. Arnzt; A. Landa & J. Tarazona [eds.], El Niño y su impacto en la fauna marina. *Bol. Inst. Mar. Perú-Callao*. p. 11-20.

Gutiérrez, D., Enríquez, E., Purca, S., Quipúzcoa, L., Marquina, R., Flores, G., & Graco, M. (2008). Oxygenation episodes on the continental shelf of central Peru: Remote forcing and benthic ecosystem response. *Progress in*

Oceanography, 79(2–4), 177–189.

<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.025>

Gutiérrez, D., Bertrand, A., Wosnitza-Mendo, C., Dewitte, B., Purca, S., Peña, C., Chaigneau, A., Tam, J., Graco, M., Echevin, M., Grados, C., Freon, P., Guevara-Carraasco, R. (2011). Sensibilidad del sistema de afloramiento costero del Perú al cambio climático e implicancias ecológicas. *Rev. Peru Geo Atmos.* 3, 1–26.

Gutiérrez, D., Grados, C., Graco, M., Vásquez, L., Velazco, F., Sánchez, S., Ayón, P., Tam, J., Morón, O., Flores, R., Quispe, C. & Pizarro, L. (2014): El Mar Peruano y su Dinámica, En: IMARPE, *Libro de Oro*, Callao, Perú, 34-59.

Hallock, P. (1999). Symbiont-bearing Foraminifera. *Modern Foraminifera*, 123–139. https://doi.org/10.1007/0-306-48104-9_8

Hecht, A. D. (1976). An ecologic model for test size variation in Recent planktonic foraminifera; applications to the fossil record. *Journal of Foraminiferal Research*, 6(4), 295–311. <https://doi.org/10.2113/gsjfr.6.4.295>

Hemleben, C., Bé, A., Anderson, O., Tuntivate, S. (1977). Test morphology, organic layers and chamber formation of the planktonic foraminifer *Globorotalia menardii* (d'Orbigny). *J Foram Res* 7:1–25

Hemleben, C., Be, A. W. H., Spindler, M., & Anderson, O. R. (1979). “Dissolution” effects induced by shell resorption during gametogenesis in

Hastigerina pelagica (d'Orbigny). *The Journal of Foraminiferal Research*, 9(2), 118–124. <https://doi.org/10.2113/gsjfr.9.2.118>

Hemleben, C., Spindler, M., Anderson, OR. (1989). *Modern planktonic Foraminifera*. 363 pp. Springer, Berlin.

Herman, A. W. (1984). Vertical copepod aggregations and interactions with chlorophyll and production on the Peru shelf. *Continental Shelf Research*, 3(2), 131–146. [https://doi.org/10.1016/0278-4343\(84\)90003-7](https://doi.org/10.1016/0278-4343(84)90003-7)

Hilbrecht, H. (1997). Morphologic gradation and ecology in *Neogloboquadrina pachyderma* and *N. dutertrei* (planktic foraminifera) from core top sediments. *Marine Micropaleontology*, 31(1–2), 31–43. [https://doi.org/10.1016/s0377-8398\(96\)00054-0](https://doi.org/10.1016/s0377-8398(96)00054-0)

Holm-Hansen, O., Amos, A., & Hewes, C. (2000). Reliability of estimating chlorophyll a concentrations in Antarctic waters by measurement of in situ chlorophyll a fluorescence. *Marine Ecology Progress Series*, 196, 103–110. <http://www.jstor.org/stable/24855096>

Hori, M., Shirai, K., Kimoto, K., Kurasawa, A., Takagi, H., Ishida, A., Takahata, N., & Sano, Y. (2018). Chamber formation and trace element distribution in the calcite walls of laboratory cultured planktonic foraminifera (*Globigerina bulloides* and *Globigerinoides ruber*). *Marine Micropaleontology*, 140, 46–55. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2017.12.004>

Hsiang, A. Y., Brombacher, A., Rillo, M. C., Mleneck-Vautravers, M. J., Conn, S., Lordsmith, S., Jentzen, A., Henehan, M. J., Metcalfe, B., Fenton,

I. S., Wade, B. S., Fox, L., Meilland, J., Davis, C. V., Baranowski, U., Groeneveld, J., Edgar, K. M., Movellan, A., Aze, T., ... Hull, P. M. (2019). Endless Forams: >34,000 Modern Planktonic Foraminiferal Images for Taxonomic Training and Automated Species Recognition Using Convolutional Neural Networks. *Paleoceanography and Paleoclimatology*, 34(7), 1157–1177. <https://doi.org/10.1029/2019pa003612>

Husum, K., & Hald, M. (2012). Arctic planktic foraminiferal assemblages: Implications for subsurface temperature reconstructions. *Marine Micropaleontology*, 96–97, 38–47. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2012.07.001>

Ibaraki, M. (1990). Eocene through Pleistocene planktonic foraminifers off Peru, Leg 112; biostratigraphy and paleoceanography. College Station, TX: Texas A & M University, *Ocean Drilling Program*.

Itou, M., Ono, T., Oba, T., & Noriki, S. (2001). Isotopic composition and morphology of living *Globorotalia scitula*: a new proxy of sub-intermediate ocean carbonate chemistry? *Marine Micropaleontology*, 42(3–4), 189–210. [https://doi.org/10.1016/s0377-8398\(01\)00015-9](https://doi.org/10.1016/s0377-8398(01)00015-9)

Iwasaki, S., Kimoto, K., Kuroyanagi, A., & Kawahata, H. (2017). Horizontal and vertical distributions of planktic foraminifera in the subarctic Pacific. *Marine Micropaleontology*, 130, 1–14. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2016.12.001>

Ji, R., Edwards, M., Mackas, D. L., Runge, J. A., & Thomas, A. C. (2010). Marine plankton phenology and life history in a changing climate: current

research and future directions. *Journal of Plankton Research*, 32(10), 1355–1368. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbq062>

Karstensen, J., Stramma, L., & Visbeck, M. (2008). Oxygen minimum zones in the eastern tropical Atlantic and Pacific oceans. *Progress in Oceanography*, 77(4), 331–350. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2007.05.009>

Katz, M., Cramer, B., Franzese, A., Hönisch, B., Miller, K., Rosenthal, Y., Wright, J. (2010) Traditional and emerging geochemical proxies in Foraminifera. *J Foraminifer Res* 40:165–192.

Kawahata, H., Nishimura, A., & Gagan, M. K. (2002). Seasonal change in foraminiferal production in the western equatorial Pacific warm pool: evidence from sediment trap experiments. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 49(13–14), 2783–2800. [https://doi.org/10.1016/s0967-0645\(02\)00058-9](https://doi.org/10.1016/s0967-0645(02)00058-9)

Kiefer, D. A. (1973). Fluorescence properties of natural phytoplankton populations. *Marine Biology*, 22(3), 263–269. <https://doi.org/10.1007/bf00389180>

Kimoto, K. (2015). Planktic Foraminifera. *Marine Protists*, 129–178. https://doi.org/10.1007/978-4-431-55130-0_7

Kleypas, J. A., Feely, R. A., Fabry, V. J., Langdon, C., Sabine, C. L. & Robbins, L. (2006). Impacts of ocean acidification on coral reefs and other marine calcifiers: a guide for future research, *Atmos. Res.*, 18, 88, doi: www.ucar.edu/communications/Final_acidification.pdf

Köhler-Rink, S., & Kühl, M. (2005). The chemical microenvironment of the symbiotic planktonic foraminifer *Orbulina universa*. *Marine Biology Research*, 1(1), 68–78. <https://doi.org/10.1080/17451000510019015>

Kretschmer, K., Jonkers, L., Kucera, M., & Schulz, M. (2018). Modeling seasonal and vertical habitats of planktonic foraminifera on a global scale. *Biogeosciences*, 15(14), 4405–4429. <https://doi.org/10.5194/bg-15-4405-2018>

Kucera, M. (2007). Chapter Six: Planktonic Foraminifera as Tracers of Past Oceanic Environments. *Developments in Marine Geology*, 213–262. [https://doi.org/10.1016/s1572-5480\(07\)01011-1](https://doi.org/10.1016/s1572-5480(07)01011-1)

Kuroyanagi, A., & Kawahata, H. (2004). Vertical distribution of living planktonic foraminifera in the seas around Japan. *Marine Micropaleontology*, 53(1–2), 173–196. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2004.06.001>

Kuroyanagi, A., da Rocha, R. E., Bijma, J., Spero, H. J., Russell, A. D., Eggins, S. M., & Kawahata, H. (2013). Effect of dissolved oxygen concentration on planktonic foraminifera through laboratory culture experiments and implications for oceanic anoxic events. *Marine Micropaleontology*, 101, 28–32. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2013.04.005>

Ledesma, J., Tam, J., Graco, M., León, V., Flores, G., Morón, O. (2011).

Caracterización de la Zona de Mínimo de Oxígeno (ZMO) frente a la costa

peruana entre 3°N y 14° S, 1999 – 2009. *Bol. Inst. Mar Perú.* 26, 49–57

León, V., Paulmier, A., Ledesma, J., Croot, P., Graco, M., Flores, G., Morón, O. & Tenorio, J. (2011). pH como un trazador de la variabilidad biogeoquímica en el Sistema de Humboldt. *Bol. Inst. Mar Perú*, 26(1-2), 19-24.

Lessa, D. (2009). *Variabilidade da ressurgência na região de Cabo Frio (RJ) durante os últimos 1000 anos com base na associação de foraminíferos Planctônicos*. <https://app.uff.br/riuff/handle/1/3915>

Lessa, D., Morard, R., Jonkers, L., Venancio, I. M., Reuter, R., Baumeister, A., Albuquerque, A. L., & Kucera, M. (2020). Distribution of planktonic foraminifera in the subtropical South Atlantic: depth hierarchy of controlling factors. *Biogeosciences*, 17(16), 4313–4342. <https://doi.org/10.5194/bg-17-4313-2020>

Libes, S. (1992). *An introduction to Marine Biogeochemistry*. John Wiley & Sons, Inc., Nueva York, 734 pp.

Loeblich, A. R., & Tappan, H. (2015). *Foraminiferal Genera and Their Classification*. Springer Publishing. New York. 970 pp.

Lohmann, G. P. (1995). A model for variation in the chemistry of planktonic foraminifera due to secondary calcification and selective dissolution. *Paleoceanography*, 10(3), 445–457. <https://doi.org/10.1029/95pa00059>

Lombard, F., Labeyrie, L., Michel, E., Spero, H. J., & Lea, D. W. (2009). Modelling the temperature dependent growth rates of planktic foraminifera.

Marine Micropaleontology, 70(1–2), 1–7.

<https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2008.09.004>

Loncaric, N. (2005). *Planktic foraminiferal response to changing SE Atlantic oceanography*.

Luzuriaga, M. (2014). Foraminíferos planctónicos vivos en el mar ecuatoriano: Taxonomía y distribución. *Acta Oceanográfica Del Pacífico*, 19(1), 399–439. <https://www.oceandocs.org/handle/1834/8330>

Luzuriaga, M. (2015). Foraminíferos planctónicos vivos en condiciones normales del mar ecuatoriano y durante el evento “El niño” 1997 – 1998. *Acta Oceanográfica Del Pacífico*, 20(1), 99–125. <https://www.oceandocs.org/handle/1834/10343>

Machain–Castillo, M. L., Monreal–Gómez, M. A., Arellano–Torres, E., Merino–Ibarra, M., & González–Chávez, G. (2008). Recent planktonic foraminiferal distribution patterns and their relation to hydrographic conditions of the Gulf of Tehuantepec, *Mexican Pacific*. *Marine Micropaleontology*, 66(2), 103–119. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2007.08.003>

Mann, K., & Lazier, J. (2005). *Dynamics of Marine Ecosystems*. Dynamics of Marine Ecosystems. Published. <https://doi.org/10.1002/9781118687901>

Marchant, M., Hebbeln, D., & Wefer, G. (1998). Seasonal flux patterns of planktic foraminifera in the Peru–Chile current. *Deep Sea Research Part I*:

Oceanographic Research Papers, 45(7), 1161–1185.

[https://doi.org/10.1016/s0967-0637\(98\)00009-0](https://doi.org/10.1016/s0967-0637(98)00009-0)

Marchant, M., Hebbeln, D., & Wefer, G. (1999). High resolution planktic foraminiferal record of the last 13,300 years from the upwelling area off Chile. *Marine Geology*, 161(2–4), 115–128. [https://doi.org/10.1016/s0025-3227\(99\)00041-9](https://doi.org/10.1016/s0025-3227(99)00041-9)

Meilland, J., Siccha, M., Weinkauf, M. F. G., Jonkers, L., Morard, R., Baranowski, U., Baumeister, A., Bertlich, J., Brummer, G.-J., Debray, P., Fritz-Endres, T., Groeneveld, J., Magerl, L., Munz, P., Rillo, M. C., Schmidt, C., Takagi, H., Theara, G., & Kucera, M. (2019). Highly replicated sampling reveals no diurnal vertical migration but stable species-specific vertical habitats in planktonic foraminifera. *Journal of Plankton Research*, 41(2), 127–141. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbz002>

Metcalf, B., Feldmeijer, W., de Vringer-Picon, M., Brummer, G.-J. A., Peeters, F. J. C., & Ganssen, G. M. (2015). Late Pleistocene glacial–interglacial shell-size–isotope variability in planktonic foraminifera as a function of local hydrography. *Biogeosciences*, 12(15), 4781–4807. <https://doi.org/10.5194/bg-12-4781-2015>

Metcalf, B., Lougheed, B. C., Waelbroeck, C., Roche, D. M. (2019). On the validity of foraminifera-based ENSO reconstructions. *Climate of the Past Discussions*, 1–31, doi: <https://doi.org/10.5194/cp-2019-9>

Metcalf, B., Lougheed, B. C., Waelbroeck, C., & Roche, D. M. (2020). A proxy modelling approach to assess the potential of extracting ENSO signal

from tropical Pacific planktonic foraminifera. *Climate of the Past*, 16(3), 885–910. <https://doi.org/10.5194/cp-16-885-2020>

Montes, I., Schneider, W., Colas, F., Blanke, B., & Echevin, V. (2011). Subsurface connections in the eastern tropical Pacific during La Niña 1999–2001 and El Niño 2002–2003. *Journal of Geophysical Research*, 116(C12), 1–18. <https://doi.org/10.1029/2011jc007624>

Montes, I. (2014). La circulación del Pacífico tropical este y su conexión con el Perú, Boletín Técnico "Generación de modelos climáticos para el pronóstico de la ocurrencia del Fenómeno El Niño", Instituto Geofísico del Perú, Abril, 1, 4, 4-7. DOI: 10.13140/RG.2.1.1149.4882.

Morales, C. E., Hormazábal, S. E., & Blanco, J. (1999). Interannual variability in the mesoscale distribution of the depth of the upper boundary of the oxygen minimum layer off northern Chile (18–24S): Implications for the pelagic system and biogeochemical cycling. *Journal of Marine Research*, 57(6), 909–932. <https://doi.org/10.1357/002224099321514097>

Morales, M.; Field, D.; Mayor S.; Gutiérrez D.; Sifeddine, A.; Ortlieb, L.; Ferreira, V.; Salvattecí, R. & Velazco, F. (2007). Variaciones de Foraminíferos de los últimos 460 años en sedimentos laminados de la Plataforma Continental Peruana. Boletín de la Sociedad Geológica del Perú, 101: 5-18

Morón, O. (2000). Características del ambiente marino frente a la costa peruana. *Boletín IMARPE*, vol.19, n° 1-2.

<http://biblioimarpe.imarpe.gob.pe/handle/123456789/1008>

Morón, O., Tenorio, J. (2011). Aspectos oceanográficos en primavera 2003: Crucero bento-demersal BIC Humboldt 0310. Informe: *Aspectos oceanográficos del mar peruano en el periodo 2002 - 2008*.

<http://biblioimarpe.imarpe.gob.pe/handle/123456789/2116>

Morón, O., (2011). Climatología de la salinidad superficial del mar frente a la costa peruana. 1960-2008. Informe IMARPE (ISSN-0378-7702), *Inf. Inst. Mar Perú*, Vol 38, N°1.

Mohtadi, M., Hebbeln, D. & Wefer, G. (2002). Glacial/Interglacial Record of Planktic Foraminifera From the Upwelling Area off Chile. AGU Fall Meeting Abstracts.

Moy, A. D., Howard, W. R., Bray, S. G., & Trull, T. W. (2009). Reduced calcification in modern Southern Ocean planktonic foraminifera. *Nature Geoscience*, 2(4), 276–280. <https://doi.org/10.1038/ngeo460>

Murray, J. (1897). On the distribution of the pelagic foraminifera at the surface and on the floor of the ocean. *Natural Science (Ecology)*, 11, 17–27.

Murray, J. W. (1995). Microfossil indicators of ocean water masses, circulation and climate. *Geological Society, London, Special Publications*, 83(1), 245–264. <https://doi.org/10.1144/gsl.sp.1995.083.01.12>

Ottens, J.J., Nederbragt, A.J. (1992). Planktic foraminiferal diversity as indicator of ocean environments. *Mar Micropaleontol* 19:13–28

Pados, T., & Spielhagen, R. F. (2014). Species distribution and depth habitat of recent planktic foraminifera in Fram Strait, Arctic Ocean. *Polar Research*, 33(1), 22483. <https://doi.org/10.3402/polar.v33.22483>

Pak, D. K., Hendy, I. L., Weaver, J. C., Schimmelmann, A., & Clayman, L. (2018). Foraminiferal proxy response to ocean temperature variability and acidification over the last 150 years in the Santa Barbara Basin (California). *Quaternary International*, 469, 141–150. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2016.07.049>

Parker, F. L., & Berger, W. H. (1971). Faunal and solution patterns of planktonic Foraminifera in surface sediments of the South Pacific. *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts*, 18(1), 73–107. [https://doi.org/10.1016/0011-7471\(71\)90017-9](https://doi.org/10.1016/0011-7471(71)90017-9)

Paulmier, A., & Ruiz-Pino, D. (2009). Oxygen minimum zones (OMZs) in the modern ocean. *Progress in Oceanography*, 80(3–4), 113–128. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.08.001>

Peeters, F., Ivanova, E., Conan, S., Brummer, G.-J., Ganssen, G., Troelstra, S., & van Hinte, J. (1999). A size analysis of planktic foraminifera from the Arabian Sea. *Marine Micropaleontology*, 36(1), 31–63. [https://doi.org/10.1016/s0377-8398\(98\)00026-7](https://doi.org/10.1016/s0377-8398(98)00026-7)

Pennington, J. T., Mahoney, K. L., Kuwahara, V. S., Kolber, D. D., Calienes, R., & Chavez, F. P. (2006). Primary production in the eastern

tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69(2–4), 285–317.

<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.012>

Penven, P. (2005). Average circulation, seasonal cycle, and mesoscale dynamics of the Peru Current System: A modeling approach. *Journal of Geophysical Research*, 110(C10), 1–21.

<https://doi.org/10.1029/2005jc002945>

Petró, S., Ritter, M., Gómez, M., & Coimbra, J. (2018). Surviving in the water column: defining the taphonomically active zone in pelagic systems.

Palaios 33(3), 85-93, (1 March 2018).

<https://doi.org/10.2110/palo.2017.032>

Phleger, F. B. (1954). Foraminifera and deep-sea research. *Deep Sea Research* (1953), 2(1), 1–23. [https://doi.org/10.1016/0146-6313\(54\)90053-](https://doi.org/10.1016/0146-6313(54)90053-2)

[2](https://doi.org/10.1016/0146-6313(54)90053-2)

Qin, B., Li, T., Xiong, Z., Algeo, T. J., & Jia, Q. (2020). Calcification of planktonic foraminifer *Pulleniatina obliquiloculata* controlled by seawater temperature rather than ocean acidification. *Global and Planetary Change*,

193, 103256. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2020.103256>

Rebotim, A., Voelker, A. H. L., Jonkers, L., Waniek, J. J., Meggers, H., Schiebel, R., Fraile, I., Schulz, M., & Kucera, M. (2017). Factors controlling the depth habitat of planktonic foraminifera in the subtropical eastern North

Atlantic. *Biogeosciences*, 14(4), 827–859. [https://doi.org/10.5194/bg-14-](https://doi.org/10.5194/bg-14-827-2017)

[827-2017](https://doi.org/10.5194/bg-14-827-2017)

- Rillo, M. C., Miller, C. G., Kucera, M., & Ezard, T. H. G. (2020). Intraspecific size variation in planktonic foraminifera cannot be consistently predicted by the environment. *Ecology and Evolution*, 10(20), 11579–11590. <https://doi.org/10.1002/ece3.6792>
- Rincón-Martínez, D., Steph, S., Lamy, F., Mix, A., & Tiedemann, R. (2011). Tracking the equatorial front in the eastern equatorial Pacific Ocean by the isotopic and faunal composition of planktonic foraminifera. *Marine Micropaleontology*, 79(1–2), 24–40. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2011.01.001>
- Romero, O. E., & Armand, L. K. (2014). Marine diatoms as indicators of modern changes in oceanographic conditions. *The Diatoms: Applications for the Environmental and Earth Sciences, 2nd Edition*, 373–400. <https://doi.org/10.1017/cbo9780511763175.021>
- Rozanski, K. & Gonfiantini, R. (1990). Isótopos en estudios climatológicos. *Boletín del OIEA*, nº 4 (1990); pp. 9-15
- Sagawa, T., Kuroyanagi, A., Irino, T., Kuwae, M., & Kawahata, H. (2013). Seasonal variations in planktonic foraminiferal flux and oxygen isotopic composition in the western North Pacific: Implications for paleoceanographic reconstruction. *Marine Micropaleontology*, 100, 11–20. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2013.03.013>
- Sautter, L. R., & Thunell, R. C. (1989). Seasonal succession of planktonic foraminifera; results from a four-year time-series sediment trap experiment

in the Northeast Pacific. *The Journal of Foraminiferal Research*, 19(4), 253–267. <https://doi.org/10.2113/gsjfr.19.4.253>

Schiebel, R., Waniek, J., Bork, M., & Hemleben, C. (2001). Planktic foraminiferal production stimulated by chlorophyll redistribution and entrainment of nutrients. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 48(3), 721–740. [https://doi.org/10.1016/s0967-0637\(00\)00065-0](https://doi.org/10.1016/s0967-0637(00)00065-0)

Schiebel, R. (2002). Planktic foraminiferal sedimentation and the marine calcite budget. *Global Biogeochemical Cycles*, 16(4), 3–1. <https://doi.org/10.1029/2001gb001459>

Schiebel, R., & Hemleben, C. (2005). Modern planktic foraminifera. *Paläontologische Zeitschrift*, 79(1), 135–148. <https://doi.org/10.1007/bf03021758>

Schiebel, R., & Hemleben, C. (2017). *Planktic Foraminifers in the Modern Ocean* (2nd ed.). Springer.

Schmidt, D. N., Lazarus, D., Young, J. R., & Kucera, M. (2006). Biogeography and evolution of body size in marine plankton. *Earth-Science Reviews*, 78(3–4), 239–266. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2006.05.004>

Schmuker, B., & Schiebel, R. (2002). Planktic foraminifers and hydrography of the eastern and northern Caribbean Sea. *Marine Micropaleontology*, 46(3–4), 387–403. [https://doi.org/10.1016/s0377-8398\(02\)00082-8](https://doi.org/10.1016/s0377-8398(02)00082-8)

Shannon, C. (1948). A mathematical theory of communication. *Bell Syst Tech J* 27(379–423):623–656

Shannon, C., Weaver, W. (1963). *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press, Urbana.

Shao, Q., Zhu, Y., Dai, M., Lin, X., Zhou, C., & Yan, X. (2020). Zooplankton community size-structure change and mesh size selection under the thermal stress caused by a power plant in a semi-enclosed bay. *Acta Oceanologica Sinica*, 39(8), 62–70. <https://doi.org/10.1007/s13131-020-1634-9>

Siccha, M., Trommer, G., Schulz, H., Hemleben, C., & Kucera, M. (2009). Factors controlling the distribution of planktonic foraminifera in the Red Sea and implications for the development of transfer functions. *Marine Micropaleontology*, 72(3–4), 146–156. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2009.04.002>

Silva, N., Rojas, N., & Fedele, A. (2009). Water masses in the Humboldt Current System: Properties, distribution, and the nitrate deficit as a chemical water mass tracer for Equatorial Subsurface Water off Chile. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 56(16), 1004–1020. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.12.013>

Smayda, T. J., & Trainer, V. L. (2010). Dinoflagellate blooms in upwelling systems: Seeding, variability, and contrasts with diatom bloom behaviour. *Progress in Oceanography*, 85(1–2), 92–107. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2010.02.006>

Spero, H. (1987). Symbiosis in the planktonic foraminifer, *Orbulina universa*, and the Isolation of its symbiotic dinoflagellate, *Gymnodinium béii* sp. *J. Phycol.* 23, 307-317.

Spero, H. J., & Lea, D. W. (1996). Experimental determination of stable isotope variability in *Globigerina bulloides*: implications for paleoceanographic reconstructions. *Marine Micropaleontology*, 28(3-4), 231-246. [https://doi.org/10.1016/0377-8398\(96\)00003-5](https://doi.org/10.1016/0377-8398(96)00003-5)

Spero, H. J., Eggins, S. M., Russell, A. D., Vetter, L., Kilburn, M. R., & Hönisch, B. (2015). Timing and mechanism for intratest Mg/Ca variability in a living planktic foraminifer. *Earth and Planetary Science Letters*, 409, 32-42. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2014.10.030>

Spindler, M., Hemleben, C., Salomons, J. B., & Smit, L. P. (1984). Feeding behavior of some planktonic foraminifers in laboratory cultures. *The Journal of Foraminiferal Research*, 14(4), 237-249. <https://doi.org/10.2113/gsjfr.14.4.237>

Spindler, M., Hernleben, C., Bayer, U., Bé, A. W. H., & Anderson, O. R. (1979). Lunar Periodicity of Reproduction in the Planktonic Foraminifer *Hastigerina pelagica*. *Marine Ecology Progress Series*, 1, 61-64. <https://doi.org/10.3354/meps001061>

Spindler, M. (1996). On The Salinity Tolerance Of The Planktonic Foraminifer *Neogloboquadrina Pachyderma* From Antarctic Sea Ice (17th Symposium on Polar Biology).

- Steinhardt, J., de Nooijer, L. L. J., Brummer, G.-J., & Reichart, G.-J. (2015). Profiling planktonic foraminiferal crust formation. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems*, 16(7), 2409–2430. <https://doi.org/10.1002/2015gc005752>
- Stramma, L., Johnson, G. C., Sprintall, J., & Mohrholz, V. (2008). Expanding Oxygen-Minimum Zones in the Tropical Oceans. *Science*, 320(5876), 655–658. <https://doi.org/10.1126/science.1153847>
- Stramma, L., Johnson, G. C., Firing, E., & Schmidtko, S. (2010). Eastern Pacific oxygen minimum zones: Supply paths and multidecadal changes. *Journal of Geophysical Research*, 115(C9), 1–12. <https://doi.org/10.1029/2009jc005976>
- Strub, P., Mesías, J., Montecino, V., Rutllant, J., Salinas, S. (1998). Coastal ocean circulation off western South America. In: Robinson AR, Brink KH (eds.), *The Sea. Vol. 11*. Wiley, New York, pp. 273–313.
- Sverdløve, M. S., & Be, A. W. H. (1985). Taxonomic and ecological significance of embryonic and juvenile planktonic foraminifera. *The Journal of Foraminiferal Research*, 15(4), 235–241. <https://doi.org/10.2113/gsjfr.15.4.235>
- Takagi, H., Kimoto, K., Fujiki, T., & Moriya, K. (2017). Effect of nutritional condition on photosymbiotic consortium of cultured *Globigerinoides sacculifer* (Rhizaria, Foraminifera). *Symbiosis*, 76(1), 25–39. <https://doi.org/10.1007/s13199-017-0530-3>

- Takagi, H., Kimoto, K., Fujiki, T., Saito, H., Schmidt, C., Kucera, M., & Moriya, K. (2019). Characterizing photosymbiosis in modern planktonic foraminifera. *Biogeosciences*, 16(17), 3377–3396. <https://doi.org/10.5194/bg-16-3377-2019>
- Takahashi, K. (2005). The annual cycle of heat content in the peru current region. *J. Clim.* 18 (23), 4937–4954. <https://doi.org/10.1175/JCLI3572.1>
- Takahashi, K., Montecinos, A., Goubanova, K., & Dewitte, B. (2011). ENSO regimes: Reinterpreting the canonical and Modoki El Niño. *Geophysical Research Letters*, 38(10), n/a. <https://doi.org/10.1029/2011gl047364>
- Takahashi, K., Mosquera, K., Reupo, J. (2014). El Índice Costero El Niño (ICEN): historia y actualización, Boletín Técnico “Generación de modelos climáticos para el pronóstico de la ocurrencia del Fenómeno El Niño”. *Instituto Geofísico del Perú*, febrero 1(2), 8–9.
- Tarazona, J., & Arntz, W. (2001). The Peruvian Coastal Upwelling System. *Ecological Studies*, 229–244. https://doi.org/10.1007/978-3-662-04482-7_17
- Telford, R. J., Li, C., & Kucera, M. (2013). Mismatch between the depth habitat of planktonic foraminifera and the calibration depth of SST transfer functions may bias reconstructions. *Climate of the Past*, 9(2), 859–870. <https://doi.org/10.5194/cp-9-859-2013>
- Thiede, J. (1975). Distribution of foraminifera in surface waters of a coastal upwelling area. *Nature*, 253(5494), 712–714. doi:10.1038/253712a0

Thunell, R., Tappa, E., Pride, C., & Kincaid, E. (1999). Sea-surface temperature anomalies associated with the 1997–1998 El Niño recorded in the oxygen isotope composition of planktonic foraminifera. *Geology*, 27(9), 843. doi: [https://doi.org/10.1130/0091-7613\(1999\)027%3C0843:SSTAAW%3E2.3.CO;2](https://doi.org/10.1130/0091-7613(1999)027%3C0843:SSTAAW%3E2.3.CO;2)

Thiede, J. (1983). Skeletal Plankton and Nekton in Upwelling Water Masses Off Northwestern South America and Northwest Africa. *Coastal Upwelling Its Sediment Record*, 183–207. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6651-9_10

Thunell, R., Honjo, S. (1987). Seasonal and interannual changes in planktonic foraminiferal production in the North Pacific. *Nature* 328, 335–337. <https://doi.org/10.1038/328335a0>

Thunell, R., & Sautter, L. R. (1992). Planktonic foraminiferal faunal and stable isotopic indices of upwelling: a sediment trap study in the San Pedro Basin, Southern California Bight. *Geological Society, London, Special Publications*, 64(1), 77–91. <https://doi.org/10.1144/gsl.sp.1992.064.01.05>

Ufkes, E., Fred Jansen, J. H., & Brummer, G.-J. A. (1998). Living planktonic foraminifera in the eastern South Atlantic during spring: Indicators of water masses, upwelling and the Congo (Zaire) River plume. *Marine Micropaleontology*, 33(1–2), 27–53. [https://doi.org/10.1016/s0377-8398\(97\)00032-7](https://doi.org/10.1016/s0377-8398(97)00032-7)

van Sebille, E., Scussolini, P., Durgadoo, J. V., Peeters, F. J. C., Biastoch, A., Weijer, W., Turney, C., Paris, C. B., & Zahn, R. (2015). Ocean currents

generate large footprints in marine palaeoclimate proxies. *Nature Communications*, 6(1), 1–8. <https://doi.org/10.1038/ncomms7521>

Venancio, I. M., Franco, D., Belem, A. L., Mulitza, S., Siccha, M., Albuquerque, A. L. S., Schulz, M., & Kucera, M. (2016). Planktonic foraminifera shell fluxes from a weekly resolved sediment trap record in the southwestern Atlantic: Evidence for synchronized reproduction. *Marine Micropaleontology*, 125, 25–35. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2016.03.003>

Vergara, O., Dewitte, B., Montes, I., Garçon, V., Ramos, M., Paulmier, A., & Pizarro, O. (2016). Seasonal variability of the oxygen minimum zone off Peru in a high-resolution regional coupled model. *Biogeosciences*, 13(15), 4389–4410. <https://doi.org/10.5194/bg-13-4389-2016>

Waldbusser, G. G. & J. E. Salisbury (2014). "Ocean Acidification in the Coastal Zone from an Organism's Perspective: Multiple System Parameters, Frequency Domains, and Habitats." *Annual Review of Marine Science* 6(1): 221-247.

Wang, C., Deser C., Yu, J., DiNezio, P. & Clement, A. (2016): El Niño-Southern Oscillation (ENSO): A review. In Coral Reefs of the Eastern Pacific, P. Glynn, D. Manzello, and I. Enochs, Eds., Springer Science Publisher, 85-106

Weiner, A., Aurahs, R., Kurasawa, A., Kitazato, H. & Kucera, M. (2012). Vertical niche partitioning between cryptic sibling species of a

cosmopolitan marine planktonic protist. *Molecular Ecology*, 21(16), 4063–4073. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2012.05686.x>

Weiner, A. K. M., Weinkauff, M. F. G., Kurasawa, A., Darling, K. F., & Kucera, M. (2015). Genetic and morphometric evidence for parallel evolution of the *Globigerinella calida* morphotype. *Marine Micropaleontology*, 114, 19–35. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2014.10.003>

Wu, C., Shin, C., & Chiang, K. (2011). Does the mesh size of the plankton net affect the result of statistical analyses of the relationship between the copepod community and water masses? *Crustaceana*, 84(9), 1069-1083. <http://www.jstor.org/stable/23034286>

Wyrtki K. (1965). Surface currents of the eastern tropical Pacific Ocean. *Bull. Inter- Amer. Trop. Tuna Comm.* 9 (5): 271-304.

Žarić, S., Donner, B., Fischer, G., Mulitza, S., Wefer, G. (2005). Sensitivity of planktic Foraminifera to sea Surface temperature and export production as derived from sediment trap data. *Mar Micropaleontol* 55:75–105

Zuta, S., Guillen, O. (1970). Oceanografía de las aguas costeras del Peru. *Boln Inst Mar. Peru - Callao* 2:157-324

Zuta, S., Rivera, T., & Bustamante, A. (1978). Hydrologic Aspects of the Main Upwelling Areas off Peru. *Upwelling Ecosystems*, 235–257. https://doi.org/10.1007/978-3-642-66985-9_18

ANEXOS

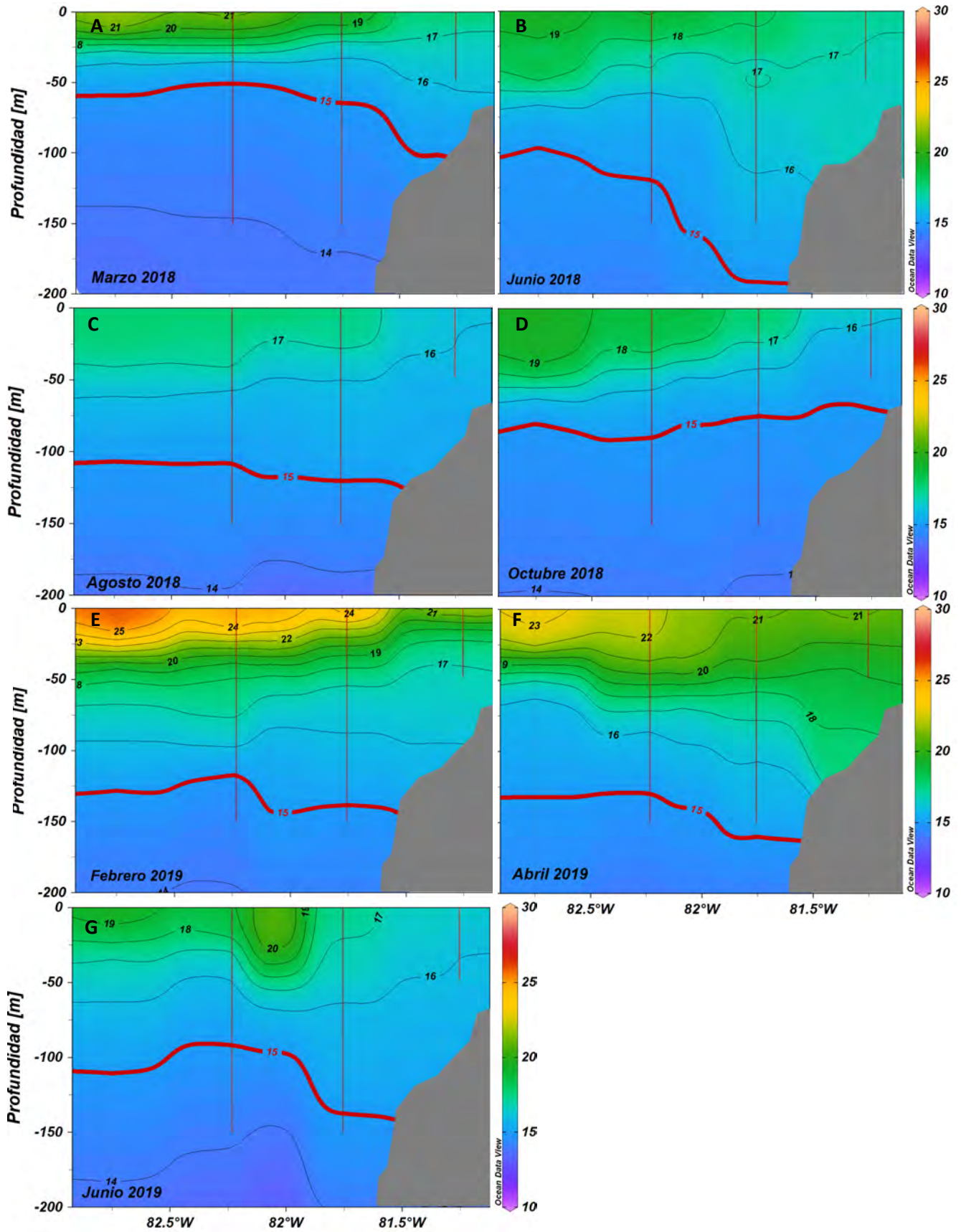
PRESUPUESTO

Los recursos para ejecutar este proyecto de investigación fueron brindados por el proyecto MAGNET “Clima, Paleoambientes y Biodiversidad en Sistemas Marinos y Acuáticos Continentales” con fondos que corresponden al CONCYTEC – CIENCIACTIVA durante 2017-2020 y son implementados por la Universidad Peruana Cayetano Heredia. A continuación, se especifican los gastos determinados hasta el momento:

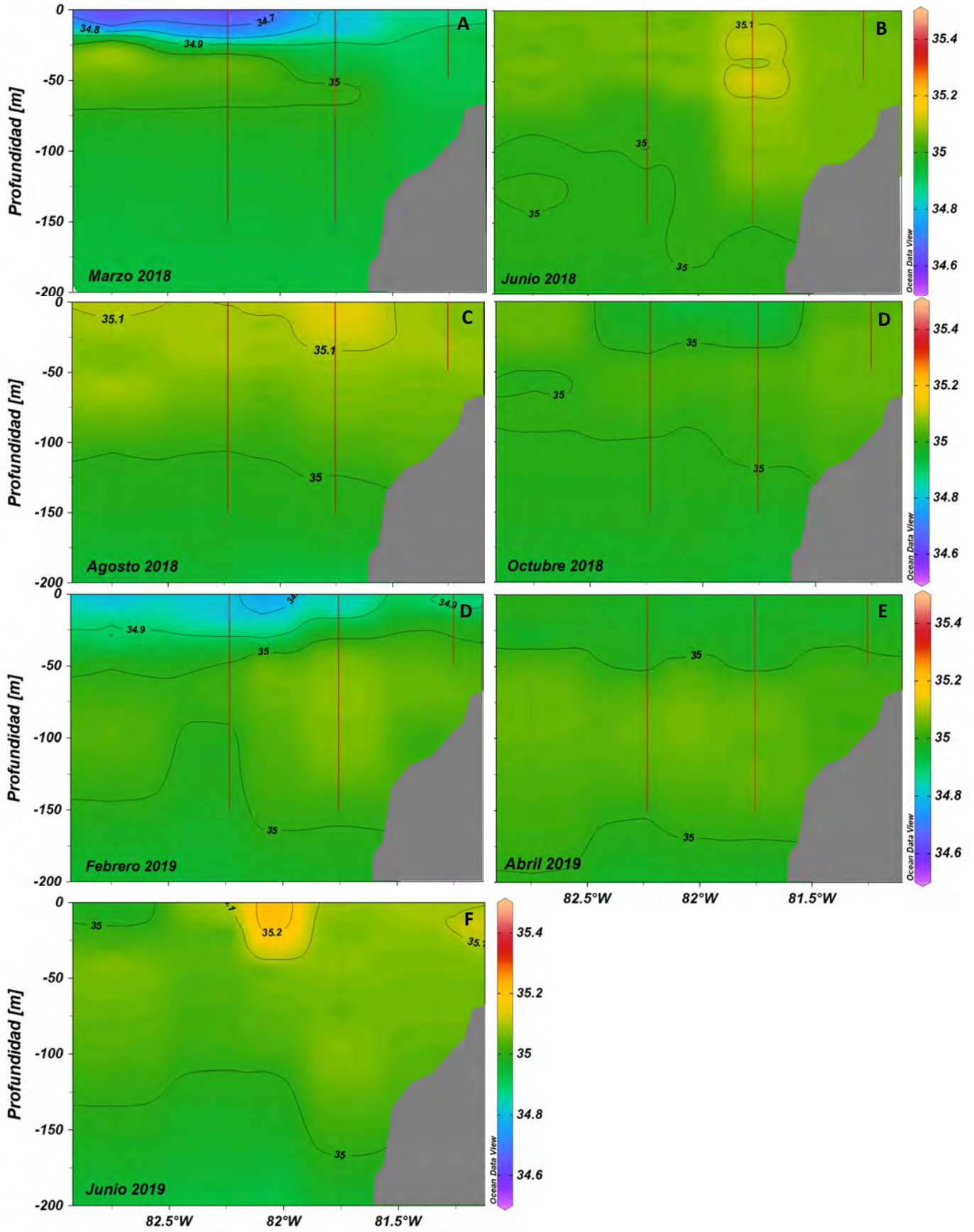
Tabla 8. Presupuesto preliminar

Ítem	Precio (Soles S/.)
Elaboración de red baby Bongo	1350
Reparación red	900
<u>Materiales de laboratorio</u>	
40 Frascos de 500 ml	80
Slides y material de laboratorio	50
<u>Reactivos</u>	
Formol	60
Etanol	60
Borax	200
Transporte de muestras desde IMARPE	100
TOTAL	2800

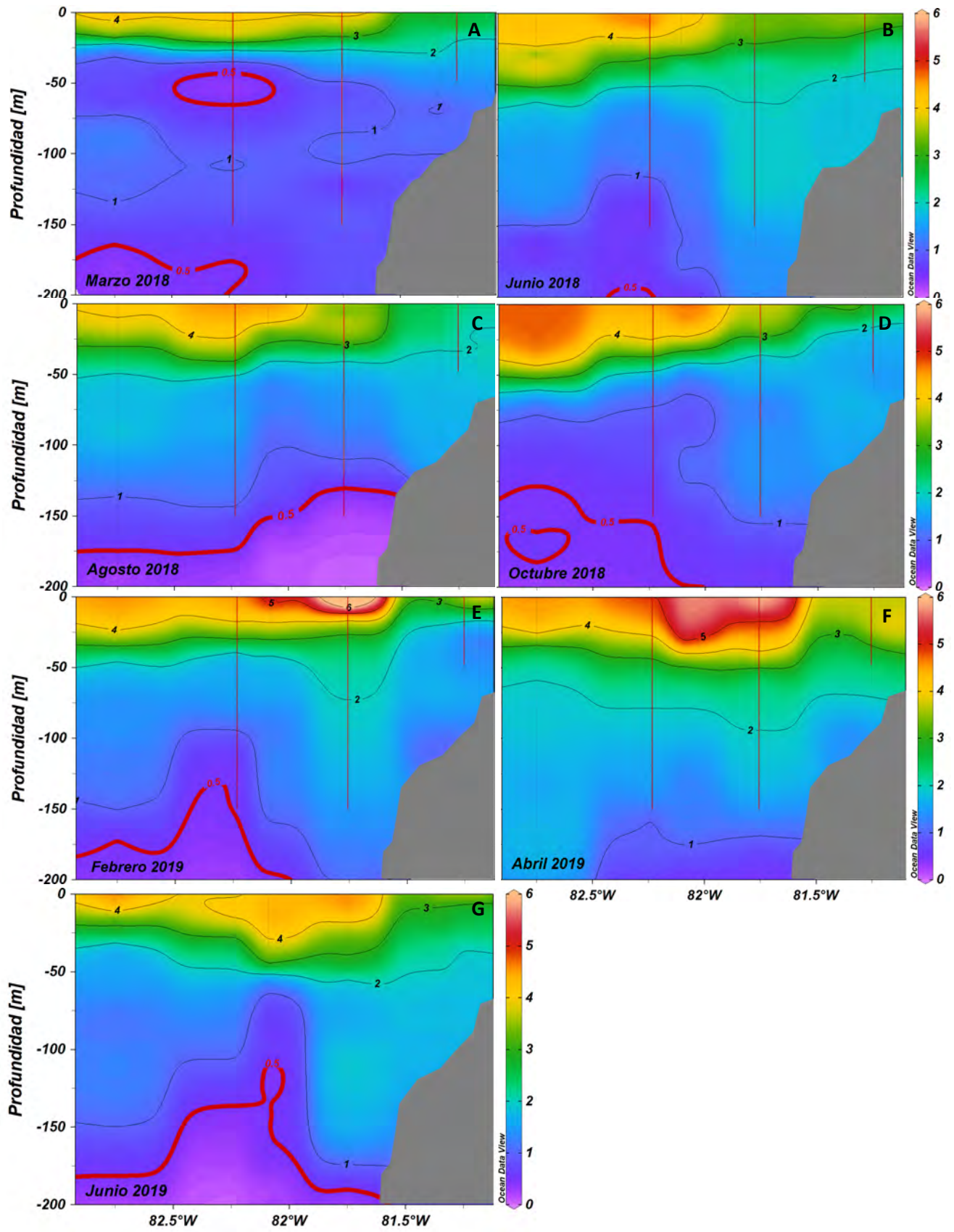
ANEXO 1 - Perfiles de temperatura [C°] - Paita



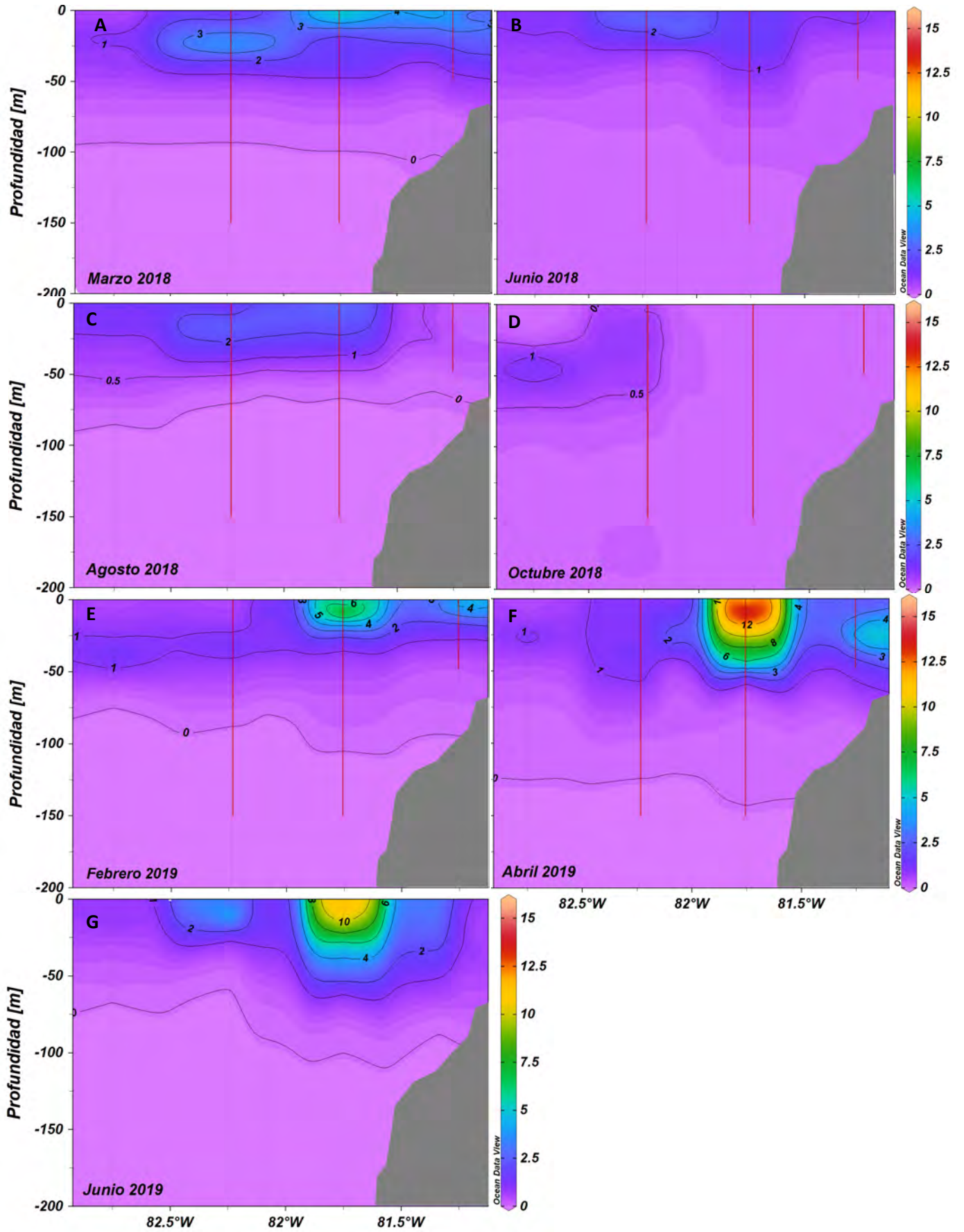
ANEXO 2 - Paita - Salinidad [psu]



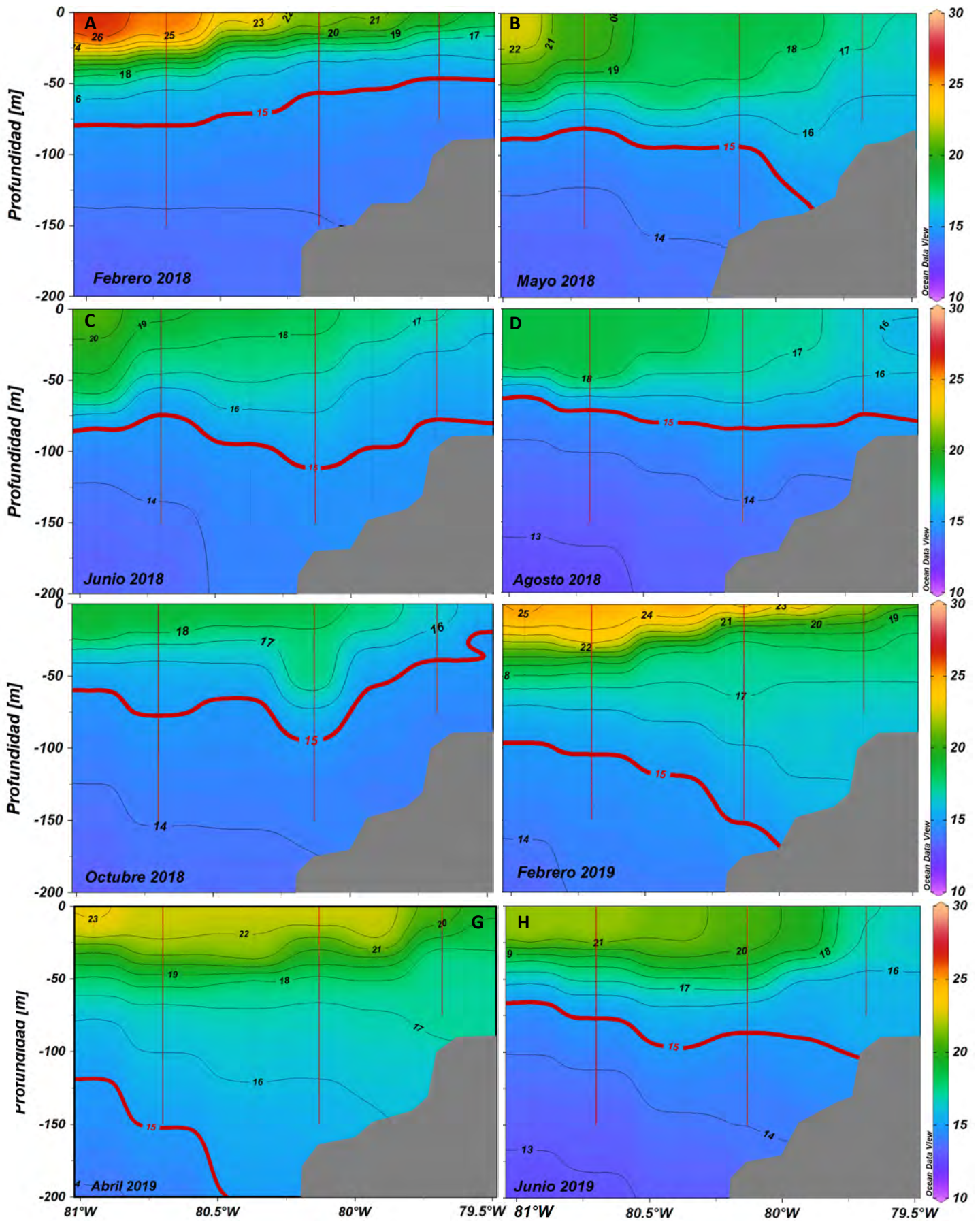
ANEXO 3 - Paita – Oxígeno [ml/L]



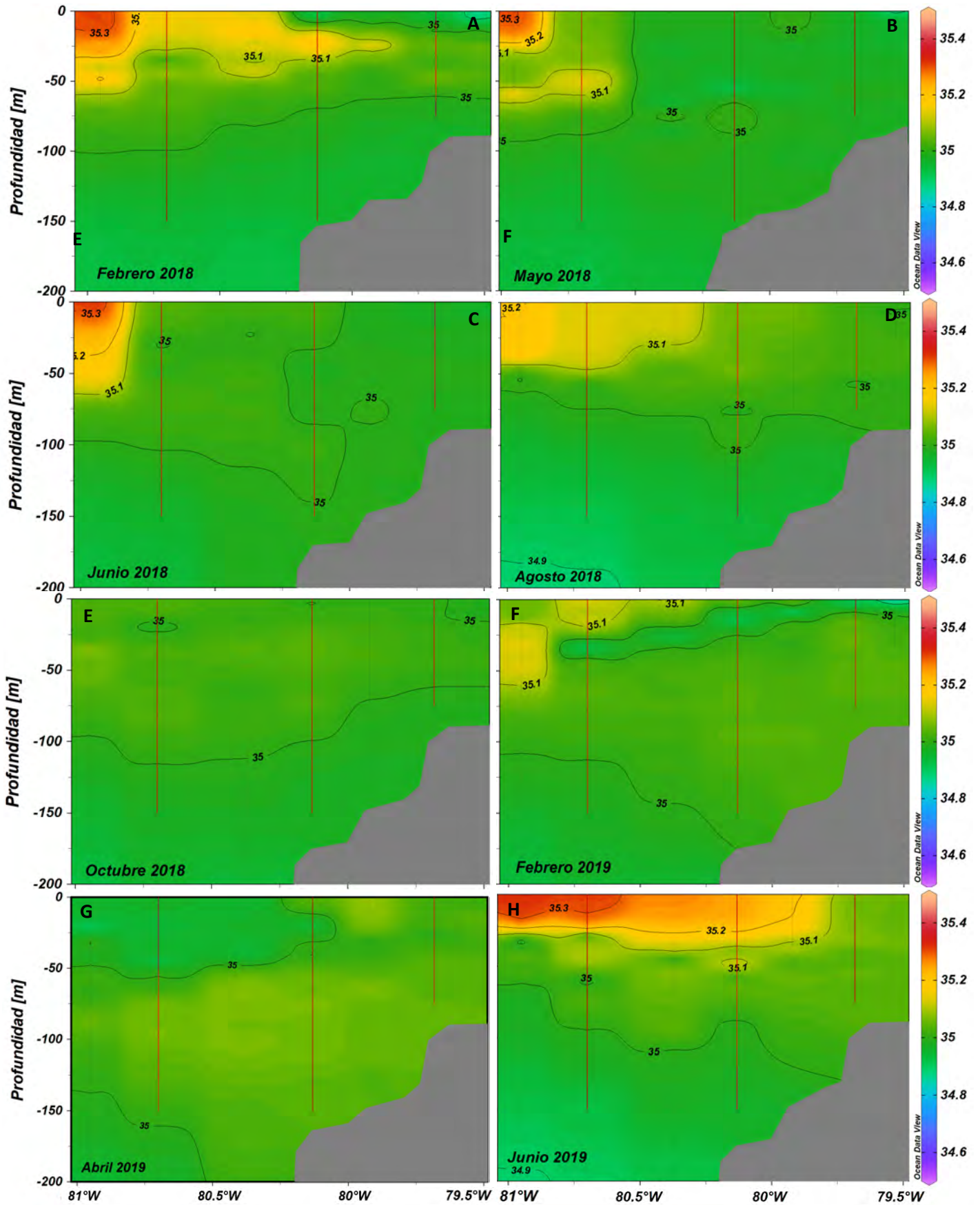
ANEXO 4 - Paíta – Clorofila-a



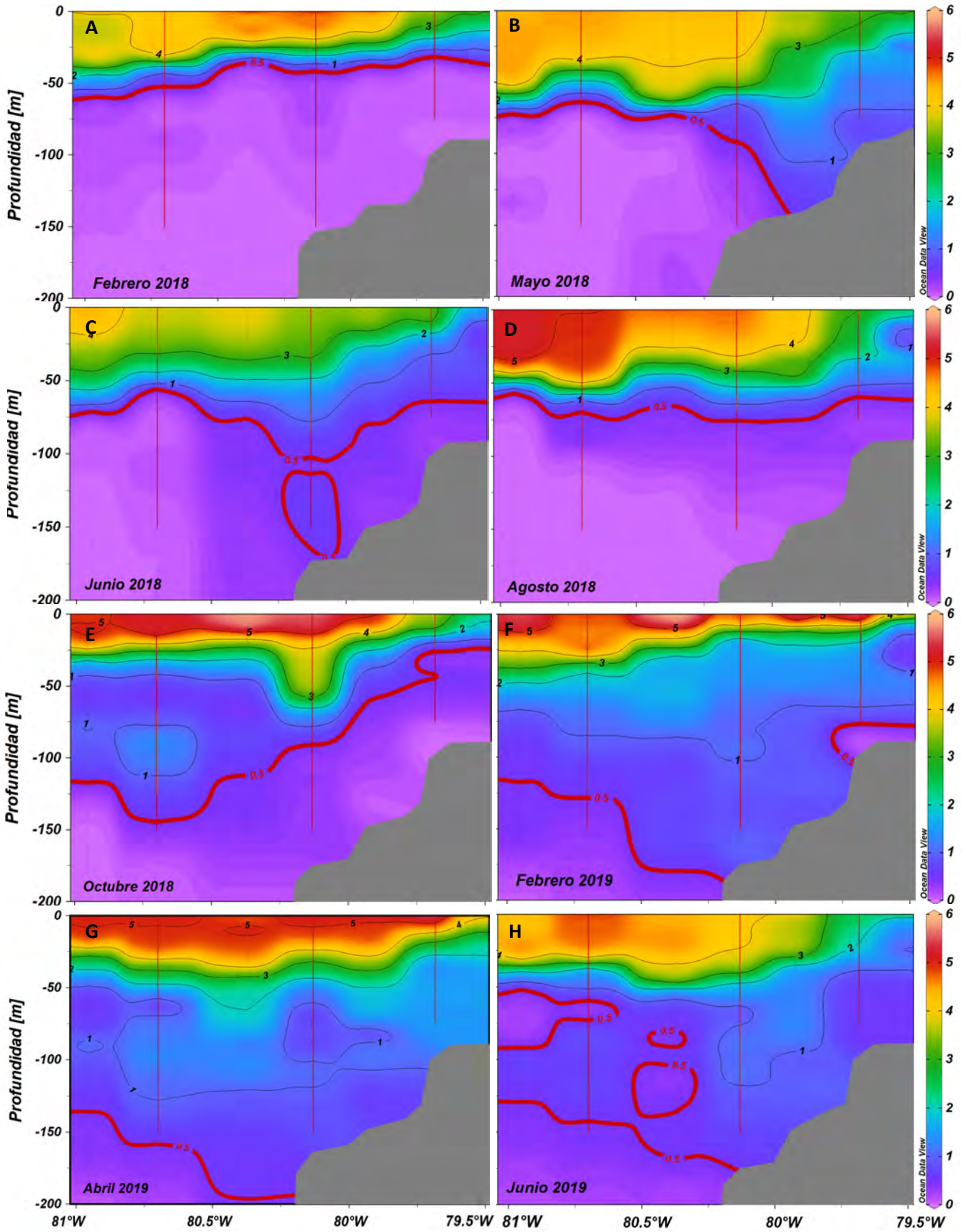
ANEXO 5 - Chicama – Temperatura [C°]



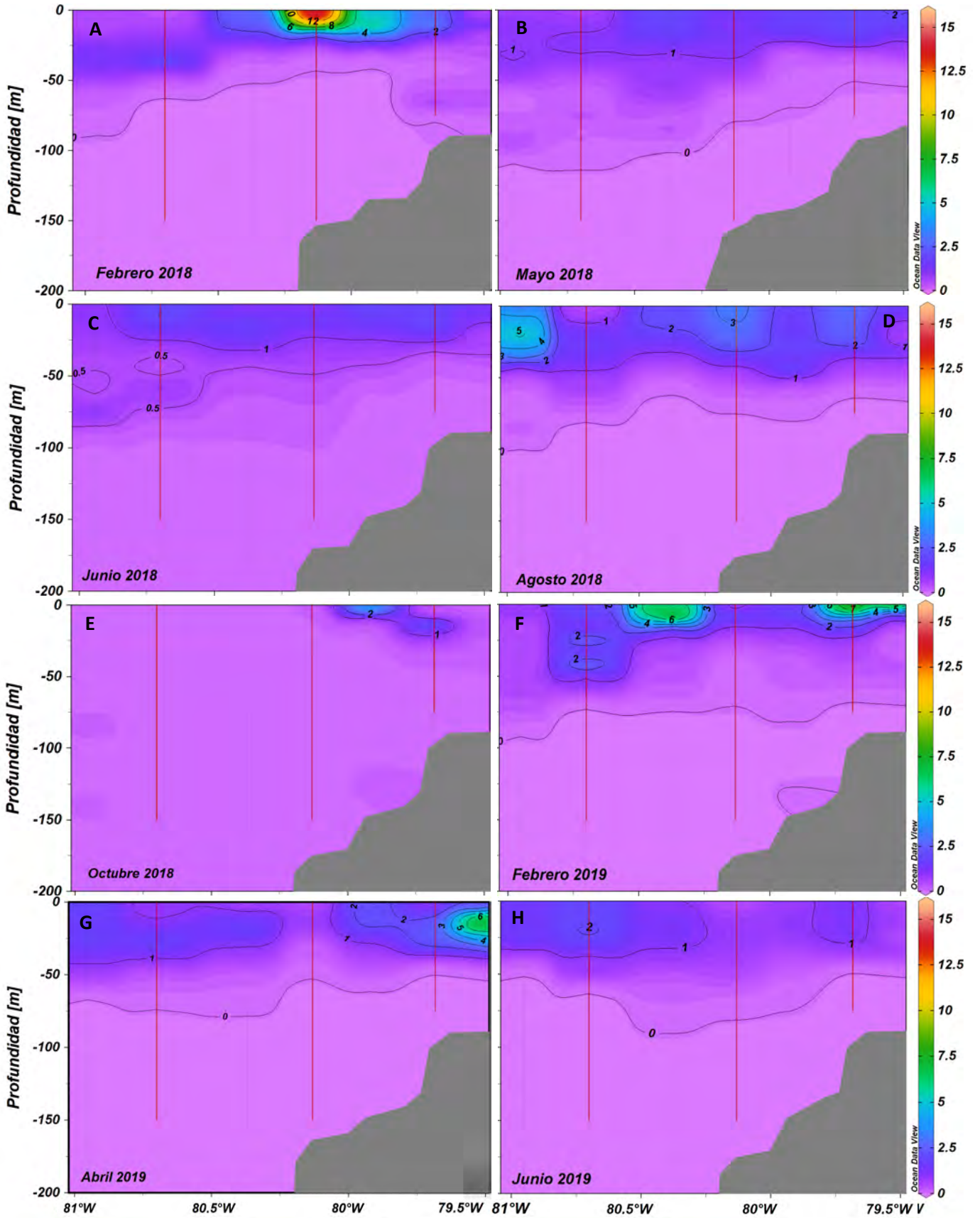
ANEXO 6- Chicama – Salinidad [psu]



ANEXO 7 - Chicama – Oxígeno [ml/L]



ANEXO 8 - Chicama – Clorofila-a



ANEXO 9 – Tabla de abundancias reportadas para Callao – Crucero CRIO

MES	LOCALIDAD	ESTACIÓN	PROFUNDIDAD (m)	<i>G. bulloides</i>	<i>G. ruber</i>	<i>O. universa</i>
Abr-18	CALLAO	0	25	3	0	0
Abr-18	CALLAO	2	25	1	1	0
Abr-18	CALLAO	2	50	0	0	0
Abr-18	CALLAO	5	25	0	2	1
Abr-18	CALLAO	5	50	0	0	0
Abr-18	CALLAO	5	100	0	0	0
Abr-18	CALLAO	5	150	0	0	0
Ago-18	CALLAO	0	25	0	0	0
Ago-18	CALLAO	2	25	1	0	0
Ago-18	CALLAO	2	50	0	0	0
Ago-18	CALLAO	5	25	1	1	0
Ago-18	CALLAO	5	50	0	0	0
Ago-18	CALLAO	5	100	0	0	0
Ago-18	CALLAO	5	150	0	0	0

Lugar	LAT	LON	Estación
Callao	-12.052	-77.23093	0
Callao	-12.0406	-77.58438	5
Callao	-12.03595	-77.98815	7

ANEXO 10 – Índices de diversidad en las 3 estaciones de la localidad de Paita

	FECHA	S	N	d	J'	H'(loge)	1-Lambda'
E2	Mar '18	1	7				
	Jun '18	3	19	0.684	0.9902	1.088	0.6969
	Ago '18	4	49	0.772	0.8805	1.221	0.6738
	Oct '18	5	196	0.758	0.8269	1.331	0.721
	Feb '19	9	390	1.341	0.6496	1.427	0.6849
	Abr '19	5	448	0.655	0.8639	1.39	0.7367
	Jun '19	1					
E4	Mar '18	8	275	1.246	0.6288	1.308	0.6173
	Jun '18	12	83	2.487	0.7445	1.85	0.7887
	Ago '18	8	17	2.45	0.7609	1.582	0.7668
	Oct '18	8	286	1.238	0.8011	1.666	0.7581
	Feb '19	13	726	1.822	0.6954	1.784	0.7871
	Abr '19	13	637	1.858	0.6828	1.751	0.7803
	Jun '19	14	331	2.241	0.7023	1.853	0.7908
E6	Mar '18	8	67	1.667	0.7373	1.533	0.7273
	Jun '18	9	112	1.696	0.6981	1.534	0.7438
	Ago '18	6	21	1.634	0.9048	1.621	0.825
	Oct '18	10	311	1.568	0.634	1.46	0.7081
	Feb '19	16	641	2.321	0.5434	1.507	0.6167
	Abr '19	15	200	2.643	0.7281	1.972	0.8332
	Jun '19	14	145	2.611	0.6412	1.692	0.7235

ANEXO 11 – Índices de diversidad en las 3 estaciones de la localidad de Chicama

	FECHA	S	N	d	J'	H'(loge)	1-Lambda'
E2	Feb '18	3	18	0.6961	0.6313	0.6936	0.4501
	May '18	2	1	12.01	0.7599	0.5267	0.29
	Jun '18	4	8	1.438	0.8731	1.21	0.7606
	Ago '18						
	Oct '18	3	6	1.076	0.8846	0.9719	0.682
	Feb '19	1	13				
	Abr '19	5	33	1.143	0.8454	1.361	0.745
	Jun '19	3	36	0.5575	0.5613	0.6166	0.3363
E4	Feb '18	7	269	1.073	0.7274	1.415	0.6958
	May '18	7	26	1.842	0.7235	1.408	0.7361
	Jun '18	8	21	2.31	0.3987	0.8291	0.3834
	Ago '18						
	Oct '18	9	170	1.557	0.5735	1.26	0.5235
	Feb '19	8	39	1.915	0.5857	1.218	0.641
	Abr '19	9	28	2.397	0.547	1.202	0.5628
	Jun '19	6	69	1.182	0.7235	1.296	0.7035
E6	Feb '18	7	15	2.208	0.8512	1.656	0.833
	May '18	9	36	2.226	0.8366	1.838	0.8464
	Jun '18	6	67	1.188	0.8162	1.462	0.7602
	Ago '18	9	127	1.652	0.5748	1.263	0.5785
	Oct '18	3	78	0.4593	0.9115	1.001	0.6052
	Feb '19	7	36	1.67	0.7103	1.382	0.641
	Abr '19	8	251	1.267	0.6525	1.357	0.7089
	Jun '19	10	158	1.777	0.8161	1.879	0.8196

ANEXO 12- Gráfico de barras de riqueza de especies emparejado con 3 índices de diversidad para ambas localidades solo en la red de 100 micras.

