



COMPARACIÓN DE PALEOAMBIENTES  
SEDIMENTARIOS EN EL MIS 5E (ÚLTIMO  
INTERGLACIAL) Y EL HOLOCENO EN  
BASE A QUISTES DE DINOFLAGELADOS  
FRENTE A LA COSTA PERUANA

TESIS PARA OPTAR EL GRADO DE  
MAESTRO EN CIENCIAS DEL MAR

VICTOR ENRIQUE NEYRA ARMAS

LIMA – PERÚ

2026



**ASESOR**

Dr. Franco Renato Salvattecí Merino

**COASESOR**

Dr. Dimitri Alexey Gutierrez Aguilar

**JURADO DE TESIS**

DR. LANDER MERMA MORA  
PRESIDENTE

DR BRUNO JEAN RAYMOND TURCQ  
VOCAL

DR. JORGE AQUILES CARDICH SALAZAR  
SECRETARIO

## **DEDICATORIA**

A Mamá Yiyi por el constante apoyo y haber anhelado en vida que lograra alcanzar esta meta. A mis padres por apoyarme en todo momento. A Ray, por estar siempre a mi lado. A Bernie, por empujarme a postular e invertir los únicos quinientos soles de matrícula que gasté durante los dos años de programa académico.

## **AGRADECIMIENTOS**

A Renato Salvatecci y a Dimitri Gutiérrez, mis asesores. A Tomasa Cuéllar y Diana Ochoa, asesora externa y profesora. Gracias a todos ustedes por abrirme las puertas al mundo de la paleoceanografía y palinología, los microfósiles ahora conforman un mundo que me apasiona.

## **FUENTES DE FINANCIAMIENTO**

A la beca COBIAN y al proyecto CONCYTEC-MAGNET “Clima, paleoambientes y biodiversidad en sistemas marinos y acuáticos continentales” (007-2017-FONDECYT), que me brindaron la oportunidad de cursar la Maestría en Ciencias del Mar y desarrollar este proyecto de investigación.



UNIVERSIDAD PERUANA  
CAYETANO HEREDIA

#### DECLARACIÓN DE ORIGINALIDAD

Los egresados:

| N° | APELLIDOS Y NOMBRES        |
|----|----------------------------|
| 1. | NEYRA ARMAS VICTOR ENRIQUE |

Pertenecientes al programa de la **MAESTRÍA EN CIENCIAS DEL MAR**, autores del trabajo titulado: **COMPARACIÓN DE PALEOAMBIENTES SEDIMENTARIOS EN EL MIS 5E (ÚLTIMO INTERGLACIAL) Y EL HOLOCENO EN BASE A QUISTES DE DINOFLAGELADOS FRENTE A LA COSTA PERUANA**, el cual ha sido elaborado, sustentado y aprobado, según corresponda, para optar por el grado de **MAESTRO EN CIENCIAS DEL MAR** bajo la modalidad de **TESIS**.

En calidad de docentes asesores de la Universidad Peruana Cayetano Heredia:

| N° | APELLIDOS Y NOMBRES DEL DOCENTE  | FACULTAD | NIVEL DE ASESORÍA |
|----|----------------------------------|----------|-------------------|
| 1. | SALVATTECI MERINO FRANCO RENATO  | FACI     | ASESOR            |
| 2. | GUTIERREZ AGUILAR DIMITRI ALEXEY | FACI     | CO ASESOR         |

Declaramos que el contenido del presente documento es original y que las citas y referencias a otros autores cumplen con las normas académicas establecidas. En ese sentido, hacemos constar que:

- El documento presenta un porcentaje de similitud de **12%**, según el reporte emitido por el software **Turnitin®** (identificador de entrega: **3014707149**; fecha de entrega: **19-08-2026**).
- Tras una revisión detallada del reporte y del contenido del trabajo en cuestión, no se han identificado indicios de plagio.
- Se certifica que el documento respeta los principios de integridad académica y cumple con los requisitos institucionales de originalidad.

Lugar y fecha: **Lima, 19 de agosto de 2026**

Firma del asesor  
N° DNI: 40243828  
ORCID: 0000-0002-7399-6465

Firma del Co-asesor  
N° DNI: 06184449  
ORCID: 0000-0001-5443-6924

## ÍNDICE

RESUMEN

ABSTRACT

|             |                                                                  |    |
|-------------|------------------------------------------------------------------|----|
| <b>I.</b>   | <b>INTRODUCCIÓN</b> .....                                        | 1  |
| 1.1.        | Antecedentes .....                                               | 5  |
| 1.2.        | Planteamiento del problema .....                                 | 10 |
| 1.3.        | Justificación del estudio .....                                  | 11 |
| 1.4.        | Pregunta de investigación .....                                  | 12 |
| <b>II.</b>  | <b>OBJETIVOS</b> .....                                           | 12 |
| 2.1.        | Objetivo general .....                                           | 12 |
| 2.2.        | Objetivos específicos .....                                      | 12 |
| <b>III.</b> | <b>HIPÓTESIS</b> .....                                           | 13 |
| <b>IV.</b>  | <b>MARCO TEÓRICO</b> .....                                       | 13 |
| 4.1.        | Oceanografía del mar peruano .....                               | 13 |
| 4.2.        | Paleoceanografía .....                                           | 20 |
| 4.3.        | Dinoflagelados.....                                              | 26 |
| <b>V.</b>   | <b>METODOLOGÍA</b> .....                                         | 33 |
| 5.1.        | Área de estudio .....                                            | 33 |
| 5.2.        | Muestreo.....                                                    | 35 |
| 5.3.        | Preparación de muestras palinológicas y microscopía .....        | 37 |
| 5.4.        | Análisis estadísticos y estimaciones cuantitativas .....         | 39 |
| <b>VI.</b>  | <b>RESULTADOS</b> .....                                          | 41 |
| 6.1.        | Concentraciones totales de quistes de dinoflagelados.....        | 41 |
| 6.2.        | Composición taxonómica de quistes de dinoflagelados .....        | 45 |
| 6.3.        | Análisis de componentes principales (PCA) .....                  | 50 |
| 6.4.        | Correlación de Spearman .....                                    | 52 |
| 6.4.1.      | Correlación de Spearman aplicado a Componentes Principales ..... | 55 |
| 6.5.        | Análisis de Correspondencia (CA).....                            | 56 |
| 6.6.        | Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) .....                 | 58 |
| 6.7.        | Análisis de clusters con Heatmap .....                           | 60 |
| <b>VII.</b> | <b>DISCUSIÓN</b> .....                                           | 63 |
| 7.1.        | Quistes de dinoflagelados en el MIS 5e .....                     | 63 |
| 7.2.        | Quistes de dinoflagelados en el Holoceno .....                   | 66 |
| 7.3.        | Comparación del MIS 5e con el Holoceno .....                     | 69 |
| 7.4.        | Comparación con otras ecosistemas de afloramiento .....          | 77 |
| 7.5.        | Dinámica futura de las FAN .....                                 | 80 |

|                                             |           |
|---------------------------------------------|-----------|
| <b>VIII. CONCLUSIONES .....</b>             | <b>84</b> |
| <b>IX. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b> | <b>86</b> |
| <b>ANEXOS .....</b>                         |           |

## RESUMEN

La intensidad de las floraciones algales nocivas (FAN) ha ido aumentando en las últimas décadas, principalmente por el calentamiento global y factores antrópicos. Los dinoflagelados, principales organismos asociados a las FAN, producen quistes de resistencia que se preservan en el sedimento y permiten la reconstrucción de cambios ambientales del pasado. Este estudio compara la composición y abundancia de quistes de dinoflagelados entre el Último Interglacial (MIS 5e, hace 130 mil años) y el Holoceno (hace 11.5 miles de años) frente a la costa peruana, con el fin de evaluar la respuesta del sistema de surgencia bajo distintos regímenes climáticos. Los resultados muestran una menor abundancia total de quistes durante el MIS 5e en comparación con el Holoceno. Sin embargo, la presencia significativa de especies relacionadas a surgencia, como *Brigantedinium* spp., indica que el proceso de afloramiento continuó activo de forma débil durante el MIS 5e. Destaca la presencia de especies asociadas potencialmente a floraciones algales nocivas (FAN) – en particular *Lingulodinium machaerophorum* – junto con especies de aguas cálidas como *Selenopemphix nephroides*, asociación que sugiere condiciones eutróficas, estratificadas y con deficiencia de oxígeno durante intervalos de este periodo. Estas evidencias confirman la persistencia del sistema de surgencia frente a Perú durante el MIS 5e, incluso bajo un régimen cálido. Los resultados sugieren que, bajo los escenarios actuales de calentamiento global y desoxigenación oceánica, podrían repetirse condiciones análogas a las del MIS 5e, favoreciendo la proliferación de especies asociadas a floraciones algales nocivas (FAN).

Palabras clave: FAN, dinoflagelados, quistes, microfósiles, MIS 5e, Holoceno, cambio climático, surgencia, Ultimo Interglacial, eutrófico, desoxigenación.

## ABSTRACT

The intensity of Harmful Algal Blooms (HABs) has increased in recent decades, mainly due to global warming and anthropogenic factors. Dinoflagellates, the primary organisms associated with HABs, produce resting cysts that are preserved in sediments and allow the reconstruction of past environmental changes. This study compares the composition and abundance of dinoflagellate cysts between the Last Interglacial (MIS 5e, 130 thousand years ago) and the Holocene (11.5 thousand years ago) off the Peruvian coast, aiming to assess the response of the upwelling system under different climatic regimes. The results show a lower total abundance of cysts during MIS 5e compared to Holocene. However, the significant presence of upwelling-related species such as *Brigantedinium* spp. Indicates that upwelling remained weakly active during MIS 5e. The occurrence of HAB-associated taxa, particularly *Lingulodinium machaerophorum*, together with warm-water species such as *Selenopemphix nephroides*, suggests eutrophic, stratified and oxygen-deficient conditions during intervals of this period. These findings confirm the persistence of the Peruvian upwelling system during MIS 5e, even under a warm regime. The results suggest that, under current scenarios of global warming and ocean deoxygenation, analogous conditions to those of MIS 5e could recur, favoring the proliferation of harmful algal bloom (HAB) related species.

Keywords: HABs, dinoflagellates, cysts, microfossils, MIS 5e, Holocene, climate change, Last Interglacial, eutrophic, deoxygenation.

## **I. INTRODUCCIÓN**

El fitoplancton ('fito' = planta; 'planktos' = hecho para vagar) es un término que agrupa a las algas unicelulares, con la particularidad de moverse a la deriva de las corrientes acuáticas o mediante el uso de flagelos (Verlecar et al., 2004). Es la parte autótrofa del plancton y a pesar de ser casi el 1% de biomasa fotosintética a escala global es el responsable de más de la mitad de la producción primaria neta en la Tierra, tanto en el océano como en las aguas continentales (Reynolds, 2006). En el medio marino el fitoplancton está formado aproximadamente por más de 5000 especies, y solo unos pocos grupos taxonómicos del fitoplancton son responsables de la mayor parte de la producción primaria del sistema, la transferencia energética a niveles tróficos superiores y la exportación vertical de carbono a las profundidades del océano (Riebesell, 2004). Los dinoflagelados son, después de las diatomeas, uno de los principales grupos del fitoplancton implicados en la producción primaria en el océano. Aparecieron hace aproximadamente 700 y 900 millones de años (Ma), pero sus fósiles comienzan a aparecer en el registro fósil a partir del Triásico Medio (240 Ma) (Meng et al, 2005; Penaud et al., 2018). Actualmente constituyen un grupo muy diverso y con unas 2000 especies conocidas, de ellas son pocas especies las que obtienen energía directamente de la luz solar, es decir los estrictamente fotoautótrofos, mientras tanto un gran porcentaje están obligados a obtener energía de otra manera, consumiendo otras presas (heterótrofos), y el otro gran porcentaje tiene la particularidad de obtener energía por ambos medios, es decir, directamente de la luz o también consumiendo presas, a estos dinoflagelados se les denomina mixótrofos (Gómez, 2005). Del total de especies de dinoflagelados, aproximadamente 100 especies están asociadas a las FAN, razón por la cual su ciclo

de vida es intensamente estudiado (Bravo & Figueroa, 2014). Un porcentaje de ellos durante su ciclo de vida producen quistes de resistencia (quistes de dinoflagelados), los cuales son morfológicamente diferentes a la célula vegetativa. Estos quistes se acumulan en el sedimento y tienen la capacidad de conservarse en el registro sedimentario como microfósiles, y son de gran importancia en los estudios paleoceanográficos siendo muy útiles en la reconstrucción histórica de cambios ambientales, productividad y de florecimientos algales nocivos (Ellegaard et al., 2013).

Cerca de 300 (7%) del total estimado de especies del fitoplancton producen florecimientos o floraciones algales nocivas (FAN), coloquialmente conocidas como "mareas rojas", las cuales son proliferaciones masivas de especies de fitoplancton como diatomeas, dinoflagelados, silicoflagelados, prinnesiófitas y rafidófitas. La mayoría de estas floraciones no son dañinas, y de los 300 taxones, un 2% son las consideradas dañinas debido a factores como la segregación de biotoxinas, a la generación de daño físico asociado a la morfología de las células, anoxia, reducción de irradiación, etc. Destacan así los dinoflagelados como un grupo particularmente nocivo (Smayda, 1997).

Las FAN pueden generar una amplia variedad de impactos negativos en los ecosistemas marinos y en los organismos que los habitan. Los efectos nocivos de las FAN incluyen el agotamiento del oxígeno en la columna de agua producido por la proliferación de la biomasa fitoplanctónica que al morir se descompone y consume el oxígeno disuelto, generando condiciones de hipoxia (niveles bajos de oxígeno) o anoxia (niveles de oxígeno agotados) (Mateus et al., 2019). Otros impactos están asociados a ciertas diatomeas cuyas estructuras morfológicas

pueden causar daños físicos a otros organismos, como la obstrucción de branquias. Finalmente, algunas especies de diatomeas y dinoflagelados producen toxinas que provocan intoxicaciones y alteraciones en la fisiología de los organismos afectados (Smayda, 1997).

Todos estos efectos impactan negativamente causando mortandad en peces, aves marinas, mamíferos, organismos marinos en cultivo (e.g. moluscos bivalvos) y llegando a tener impacto en el ser humano. Este efecto en la salud humana se da como producto de la transferencia de toxinas al consumir pescados o moluscos contaminados por dichas toxinas, las cuales una vez dentro del organismo pueden ocasionar envenenamiento con síntomas tóxicos agudos que en casos graves puede incluso llevar a la muerte. Otras amenazas en perjuicio a la salud humana son los aerosoles tóxicos y los compuestos que se liberan de las microalgas tóxicas y que son transportados por el agua causando irritación respiratoria y de la piel (Anderson et al., 2012).

Estos impactos biológicos son responsables directa o indirectamente de los impactos económicos de las FAN. Los impactos directos abarcan la pérdida de ingresos en las actividades costero-marinas causada por el cierre de áreas de cultivo, costos de tratamientos médicos para los casos de intoxicación en humanos, gastos para la mitigación de microalgas en el agua o para remover la varazón de especies muertas en las playas y costos de inversión en prevención y monitoreo de las FAN (Anderson et al., 2000). En cuanto a los impactos indirectos, estarían relacionados a los impactos negativos al turismo en las áreas afectadas (Sanseverino et al., 2016).

El aumento global de las FAN es un tema recurrente que ha sido abordado por la comunidad científica y la cual ha propuesto cuatro explicaciones para este aparente incremento en la proliferación de microalgas. El reciente incremento de una mayor conciencia científica (investigaciones y monitoreos) sobre las especies tóxicas; el incremento en el uso de aguas costeras para la acuicultura; la eutrofización antropogénica y/o condiciones climatológicas inusuales (cambio climático); y el transporte de quistes de dinoflagelados ya sea en el agua de lastre de los barcos o por la reubicación de las poblaciones de mariscos de un área a otra (Hallegraeff, 2003). El calentamiento global y su manifestación en las alteraciones de temperatura, estratificación, luz, precipitación, acidificación de los océanos, aportes de nutrientes, pastoreo y vientos ha generado una creciente preocupación de que este entorno cambiante provoque cambios en la estructura y composición de la comunidad fitoplanctónica, incluyendo una mayor prevalencia y propagación geográfica de las FAN. Pero la respuesta de las FAN a las proyecciones del cambio climático es en gran parte desconocida y muy especulativa (Wells et al., 2015).

Sin embargo, es un hecho que el cambio climático está alterando los ecosistemas acuáticos. Las aguas costeras han experimentado un progresivo calentamiento, acidificación y desoxigenación que se podrían intensificar durante este siglo (IPCC, 2022). Paralelamente, la comunidad científica está de acuerdo con que los impactos de las FAN en la salud pública, la recreación, el turismo, la pesca, la acuicultura y el ecosistema han aumentado en las últimas décadas (Gobler, 2020). Sin embargo, no es clara la manera en cómo el cambio climático influenciaría las FAN. De acuerdo con el Informe especial sobre el océano y la criósfera en un clima cambiante (SROCC) del Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático

(IPCC) de las Naciones Unidas, aprobado en septiembre de 2019, se vincula directamente a las FAN con el cambio climático, estableciéndose lo siguiente: (1) Desde la década de 1980 las FAN muestran una expansión de su rango de distribución y una mayor frecuencia de aparición en las áreas costeras, esto en respuesta a factores climáticos y no climáticos, como el aumento de nutrientes por la escorrentía pluvial; (2) Se comprueba que las tendencias observadas de las FAN se atribuyen en parte a los efectos del calentamiento de los océanos, las olas de calor marinas, la desoxigenación, la eutrofización y la contaminación. (3) Las FAN han tenido impactos negativos en la seguridad alimentaria, el turismo, la economía local y la salud humana. Estas declaraciones y su alto nivel de confianza proporcionan una clara evidencia de que el campo de las FAN y el cambio climático ha madurado y quizá ha alcanzado un primer nivel de certeza (Gobler, 2020).

Estudiar el pasado es una herramienta eficaz para dar soporte a los pronósticos científicos. La toma de datos de plancton y quistes de dinoflagelados preservados en el registro sedimentario ayudarían a proporcionar evidencias de los cambios en las condiciones ecológicas causadas por el clima en tiempos geológicos homólogos a los de un futuro (Wells et al., 2015; Salvattecí et al., 2022).

### **1.1. Antecedentes**

A finales de la década de 1830 se registraron los primeros fósiles de quistes de dinoflagelados como incrustaciones en rocas, Christian Gottfried Ehrenberg los observó en rocas pertenecientes al cretácico y dado que solo había estudiado células vegetativas, previamente atribuyó algunos de estos microfósiles al género vivo *Peridinium* (Sarjeant et al. 1987).

Los quistes de dinoflagelados no se reconocieron como tal hasta hace 125 años y la historia de su investigación según Stover et al. (1996) puede dividirse en cuatro etapas. La primera, la etapa de descubrimiento y curiosidad, comprendió desde 1836 a 1954, la etapa dos, fue la etapa de desarrollo y documentación, comprendida entre 1955 y 1967. La etapa tres fue la etapa de recopilación y aplicación, tuvo lugar desde 1968 a 1977, y de 1977 hasta la actualidad, el refinamiento de los datos (la cuarta etapa).

A inicios del siglo XX, la mayoría de los estudios enfocados en quistes se llevaron a cabo por las compañías de exploración petrolera que los usaban (hasta la actualidad) como marcadores en trabajos de tipo bioestratigráfico, pero fue hasta 1940 y 1950 que se publicaron las primeras investigaciones en donde se confirma la naturaleza de esos quistes fosilizados como formas de resistencia de dinoflagelados (Bravo & Figueroa 2014). Desde entonces la investigación paleontológica en quistes comenzó a desarrollar técnicas para la extracción química de microfósiles en rocas desarrollándose el estudio de manera significativa.

A principios de la década de 1960, se descubrió la afinidad biológica con los dinoflagelados móviles modernos. Gracias a esto fue posible utilizarlos para fines distintos a la bioestratigrafía, es así como a mediados de los años sesenta y principios de los setenta, el área de los quistes atrajo un estudio más serio, tomando mucha relevancia la investigación de los procesos de enquistamiento y germinación de los dinoflagelados modernos (Wall & Dale 1968). Fue también durante esos años, en donde se reportó la formación de quistes como consecuencia de la fusión de los gametos, permitiendo relacionar el proceso de enquistamiento con la

reproducción sexual durante el ciclo de vida de los dinoflagelados (Bravo & Figueroa, 2014).

Un hito importante en la historia del estudio de quistes fueron los enfocados en aspectos morfológicos. Evitt (1961) reconoció las características morfológicas básicas en el género *Hystriospheres* y la presencia de una apertura característica en las paredes de los quistes que llamó arqueópilo. Así como también encontró espinas o procesos los cuales reflejaban el patrón típico de las placas de los dinoflagelados, fue así que Evitt y Davidson (1964) describieron por primera vez la relación quiste-dinoflagelado.

En la década de 1980, en Canadá, se realizaron estudios sobre la “paratabulación” de los quistes de dinoflagelados. Rasgos morfológicos que consisten en las líneas y suturas, distribución de las proyecciones y el tipo de arqueopilo (Sarjeant et al. 1987). Estos estudios ayudaron a sentar las bases para reconstruir la línea evolutiva de los dinoflagelados (Bujak & Williams, 1981; Sarjeant et al., 1987). Su uso en paleoceanografía es todavía relativamente nuevo ya que la taxonomía moderna de dinoflagelados aún está progresando.

La aplicación del estudio de quistes en cuanto a FAN se dio con Anderson et al. (1988), quienes realizaron la descripción del quiste de resistencia del dinoflagelado *Gymnodinium catenatum*, un estudio que tuvo repercusiones importantes respecto a la dinámica de las floraciones y la distribución geográfica de la especie.

A partir de estos estudios, las investigaciones en quistes modernos de dinoflagelados incrementaron rápidamente. Llevándose a cabo muchos estudios en quistes y su distribución en distintas áreas durante el inicio del siglo XXI. (e.g.

Bolch & Hallegraeff, 1990; Vink et al., 2000; Zonneveld et al., 2000; Cho & Matsouka, 2001; Wang et al., 2004).

En cuanto a estudios en quistes presentes en zonas de surgencia, Davey (1971) llevó a cabo el primer estudio palinológico de ensambles de quistes de dinoflagelados dentro de un sistema de afloramiento moderno abarcando también su distribución en el extremo suroeste del sur de África. Lo importante del estudio fue la observación de patrones en sedimentos por debajo de la corriente fría de Benguela, la especie *Spiniferites ramosus* era dominante, mientras que debajo de la corriente cálida de Agulhas, *Operculodinium centrocarpum* fue la especie que predominó. Posteriormente Davey y Rogers (1975) confirmaron que *S. ramosus* está asociada con aguas relativamente frías y afloradas a lo largo del quiebre de la plataforma y cerca de la costa, en cambio *O. centrocarpum* con aguas relativamente cálidas.

Unos años después Wall et al. (1977) ampliaron estas investigaciones en sedimentos modernos de la zona costera frente al oeste de Sudáfrica, incluido el sistema de surgencias de Benguela, y por primera vez un estudio de quistes de dinoflagelados enfocado en zona peruana, la zona de alta mar cerca de Pisco en el margen continental de Perú. Lo que encontraron en el sistema de afloramiento de Benguela fue contrastante a lo hallado por Davey (1971) y Davey & Rogers (1975), siendo los quistes de gonyaulacales, específicamente *Operculodinium centrocarpum*, los que dominaron. Mientras tanto la abundancia de *Spiniferites ramosus* y *Nematosphaeropsis labyrinthica*, *Impagidinium* spp. (quistes de gonyaulacales) y *Protoperidinium* spp. (quistes de peridinales) fue baja en ese sistema, pero fueron especies que estuvieron presentes. Por otro lado, en el estudio asociado al sistema de afloramiento peruano (aguas frías) observó que estuvieron

dominadas por quistes de peridiniales, en contraste con quistes de gonyaulacales como *Nematosphaeropsis* e *Impagidinium spp.* los cuales se presentaron en números bajos. Se encontró también que *Operculodinium centrocarpum* estaba presente en menor abundancia que en otras zonas de pendiente ascendente estudiadas por Wall et al. (1977).

Una década después, en el sitio 686 de la cuenca occidental de Pisco frente a Perú (Lewis et al., 1990) determinaron ensambles de quistes de dinoflagelados pertenecientes a sedimentos modernos. Los resultados indicaron que durante las condiciones de un afloramiento fuerte hay un mayor enriquecimiento de quistes de peridiniales y caso contrario, en condiciones de afloramiento débil, los quistes de gonyaulacales pasan a ser los dominantes. Concluyeron que existe una relación entre los registros de fitoplancton con los de quistes, dado que los de peridiniales dominan bajo el régimen de afloramiento actual. Además, corroboraron la potencial utilidad de los quistes de dinoflagelados como proxys para reconstruir la paleoecología.

Por su parte, Bringué et al. (2013) estudio quistes de dinoflagelados en otro sistema de surgencia, el de la cuenca de Santa Barbara en California. Demostraron que tanto los flujos como los ensambles de quistes de dinoflagelados son indicadores confiables de la productividad primaria, y ayudan a reflejar las variaciones de la temperatura superficial del mar (TSM) asociadas con la surgencia en ese sistema. Observaron también que *Brigantedinium spp.* está asociado a temporadas de afloramiento intenso en donde la TSM es baja, la estratificación es más débil y la producción de diatomeas es alta. En contraste, *Lingulodinium machaerophorum* sería un indicador de condiciones de afloramiento relajadas, las cuales se

caracterizan por presentar TSM altas, estratificación fuerte y baja productividad primaria.

## **1.2. Planteamiento del problema**

La temperatura en la columna de agua es la principal variable ambiental que influye en el crecimiento de las especies de fitoplancton y a su vez tiene influencia en la motilidad, germinación, absorción de nutrientes, fotosíntesis y otros procesos fisiológicos. Estudios recientes en FAN sostienen que el aumento de la temperatura y la estratificación del océano estarían relacionados con el incremento de estas floraciones en las últimas décadas.

La mayoría de los dinoflagelados causan brotes de floraciones algales nocivas en zonas costeras a nivel mundial. Estas FAN quedan registradas en el sedimento a través de los quistes de resistencia, los cuales proporcionan datos históricos de especies dañinas distribuidas en un área determinada y lo que podría suceder en periodos cálidos a futuro.

En el último calentamiento global (MIS 5e) las temperaturas medias globales fueron más altas que el presente (Turney et al., 2020). Mientras tanto, el Holoceno es un análogo de las condiciones anteriores al calentamiento global actual (revolución industrial) con temperaturas ligeramente menos cálidas (Kaufman et al., 2020). Existen estudios que demuestran aporte de material terrígeno debido a las lluvias constantes en el MIS 5e en comparación con el Holoceno (Contreras et al., 2010), esto debido a las altas temperaturas de la época.

Entonces, si las altas temperaturas del MIS 5e propiciaron una mayor abundancia relativa de especies que producen FAN en comparación con el Holoceno frente a la

costa peruana considerando las condiciones contrastantes de ambos periodos, y siendo un área de afloramiento, se esperaría una respuesta de las FAN con mayor intensidad durante el MIS5e en comparación con el Holoceno.

### **1.3. Justificación del estudio**

Hasta ahora los registros sedimentarios del MIS 5e han permitido conocer que este último interglacial fue similar o más caliente que el interglacial actual (Salvatteci et al., 2022). Por lo que muchos expertos lo posicionan como un paralelo a lo que podría pasar de aquí a 60 o 70 años con el avance del calentamiento global actual (Gulev, S.K. et al., 2021). El estudio del MIS 5e, y otros MIS como el MIS 11, es una de las más importantes estrategias que tenemos para poder comparar las posibles respuestas climáticas y oceanográficas al aumento de las temperaturas globales.

En nuestro país las floraciones algales nocivas generan mortalidad de peces e invertebrados debido a la generación de condiciones anóxicas en la columna de agua relacionada a las tasas de respiración o descomposición una vez la floración finaliza (Hallegraeff, 1993). En el aspecto acuícola, las FAN están fuertemente asociadas a las zonas de cultivo de conchas de abanico (e.g. bahía de Sechura) y su aparición genera el cese de la producción acuícola con posteriores pérdidas económicas por la veda obligada del recurso en el caso de floraciones causadas por especies que producen toxinas (Orozco et al., 2017).

Es por esto que, es necesario conocer cuál podría ser la dinámica futura de las FAN, a través del análisis del registro fósil, dado que actualmente las FAN representan una amenaza ecológica, sanitaria y económica con posibles efectos nocivos en los

ecosistemas marinos, zonas de producción de moluscos bivalvos y en la salud humana.

#### **1.4. Pregunta de investigación**

¿Hasta qué punto las condiciones ambientales del MIS 5e, incluyendo temperatura, estratificación, retención de nutrientes, promovieron el desarrollo de una mayor abundancia relativa de quistes de dinoflagelados formadores FAN en comparación con el Holoceno?

## **II. OBJETIVOS**

### **2.1. Objetivo general**

- Comparar, contrastar e interpretar los cambios de biodiversidad y abundancia de quistes de dinoflagelados del MIS 5e y el Holoceno a escala secular y de miles de años.

### **2.2. Objetivos específicos**

- Describir la composición y abundancia de quistes de dinoflagelados en ambos periodos.
- Determinar la variación secular a miles de años de la composición y abundancia de los quistes de dinoflagelados en cada periodo.
- Comparar los registros de quistes de dinoflagelados con otros paleoindicadores de la variabilidad climática ya reportados en la literatura.

### III. HIPÓTESIS

La temperatura en la columna de agua es la principal variable ambiental que influye en el crecimiento de las especies de fitoplancton y la generación de floraciones algales.

Las altas temperaturas favorecen la estratificación de la columna de agua, reteniendo nutrientes en las capas superficiales, esto a su vez genera un ambiente favorable para que se propicien floraciones algales nocivas dominadas por los dinoflagelados. Entonces en el pasado **las altas temperaturas presentes del MIS5e propiciaron una mayor abundancia relativa de dinoflagelados asociados a floraciones algales en comparación con el Holoceno.**

### IV. MARCO TEÓRICO

#### 4.1. Oceanografía del mar peruano

##### a) Sistema de Corrientes de Humboldt

El Sistema de Corrientes de Humboldt es uno de los más productivos del mundo y de los Ecosistemas de Afloramiento de Borde Oriental (EBUS) (Carr, 2002). Entre estos EBUS el Sistema de Afloramiento Peruano (Parte peruana del Sistema de Corrientes de Humboldt) alberga la pesquería de peces pelágicos más grande del mundo. Incluso mucho más que otros sistemas de afloramiento con similar o mayor productividad primaria (Bakun & Weeks, 2008). La alta productividad del sistema es debido a que aguas frías llenas de nutrientes emergen hacia la capa superficial o capa fótica generado por los vientos alisios del sureste y el Efecto Coriolis lo cual alimenta el transporte de Ekman dando lugar a la productividad primaria en las zonas pelágicas superiores y cercanas a la costa (Cárdenas, 2021).

En la Parte Norte o Peruana del Sistema de Corrientes de Humboldt, existe un intercambio de aguas entre el Pacífico sur ecuatorial y subtropical (Strub et al., 1998; Kessler, 2006; Grados et al., 2018). La interacción de corrientes superficiales y subsuperficiales genera que el sistema de la parte norte posea una compleja circulación y transporte masas de agua de distintas partes (Silva et al., 2009). La fuerza y el sentido de las corrientes que pasan por la costa peruana tiene como generador principal al Anticiclón del Pacífico Sur, el cual empuja a la capa eufótica de la zona oriental formando a la Corriente Oceánica Peruana, conocida también como la Corriente de Humboldt (Zuta et al., 1978; Grados et al., 2018).

#### b) Masas de agua

En el océano se pueden distinguir zonas en donde las aguas tienen características particulares, gobernadas por dos propiedades: la temperatura y la salinidad. Dentro de las regiones climáticas del Océano Pacífico son cuatro las que participan en el sistema de corrientes de nuestro litoral peruano: en el norte, la región Ecuatorial; en el sur-oeste, la región Subtropical; y en el sur la región Sub-Antártica y Antártica (Zuta & Guillén, 1970). Las masas de agua se introducen en nuestra región debido a flujos horizontales que van hacia los polos y hacia el Ecuador y en conjunto con una mezcla horizontal a gran escala.

La circulación en la parte peruana del Sistema de la Corriente de Humboldt es bastante compleja, y transporta masas de agua formadas en el frente polar (AAI), en el área de la región Sub-Antártica (ATSA), en la región Subtropical (ASS) y en la región Ecuatorial (ATS, AES, AESS) (Zuta & Guillén, 1970).

La mayor parte del litoral peruano recibe directamente aguas subtropicales, el norte recibe a las aguas ecuatoriales de altas temperaturas y bajas salinidades. El

afloramiento de aguas profundas, frías y muy productivas genera la mezcla de dos cuerpos de agua cercanas a la costa y las cuales difieren con el resto de las masas de agua superficiales: las aguas costeras frías (ACF) (Maldonado, 2021). Siendo estas no un tipo de masa de agua sino una mezcla de las Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales (AESE) y las Aguas Subtropicales Superficiales (ASS) o las Aguas Ecuatoriales Superficiales (AES) en el norte del mar peruano (Grados et al., 2018).

La variabilidad estacional, ya sea el flujo de calor atmosférico, fuerza de los vientos y la intensidad del Anticiclón del Pacífico Sur y el ENSO influyen en el desplazamiento o patrón estacional de las masas de agua (Strub et al., 1998; Takahashi, 2005). Esta última variable implica que las condiciones ecuatoriales en el nivel del mar y las corrientes lleven condiciones cálidas hasta la costa central peruana la cual generalmente es de condiciones frías (Takahashi et al., 2014).

#### c) ZMO

En algunas zonas costeras del borde oriental del continente americano existe presencia de aguas con bajo contenido de oxígeno disuelto ( $<0.5 \text{ mL. L}^{-1}$ ), producto de la respiración de la materia orgánica realizada por la circulación de las masas de agua durante sus viajes a escala global (Levin, 2003), las cuales son detenidas entre aproximadamente 50 a 1000 metros de profundidad por las márgenes continentales. Las zonas en donde el afloramiento es intenso son propicias para que las ZMO se intensifiquen debido a una mayor productividad en superficie, al profundizarse degrada el oxígeno presente en la columna de agua (Levin, 2003).

Las ZMO varían en cuanto a intensidad y rango de distribución a escalas de meses a miles de años (Levin, 2003). Un ejemplo viene a ser la variación estacional del

límite superior de la ZMO (Kamykowski & Zentara, 1990), así como la variación interanual asociada a eventos El Niño, durante los cuales el límite superior de la ZMO puede profundizarse y generar eventos de mayor oxigenación en la columna de agua y los sedimentos frente a Perú (Gutiérrez et al., 2008; Espinoza-Morriberón et al., 2019). Pero si nos enfocamos en cambios a escalas mucho más largas (siglos a cientos de miles), los principales causantes de las expansiones y contracciones a través del tiempo de la ZMO vendrían a ser la productividad y/o la circulación oceánica (Tyson & Pearson, 1991).

Cuando se analiza un registro sedimentario, la presencia de laminaciones es característica de la variación a nivel estacional o interanual en la composición de material biogénico o terrígeno depositado (Kemp, 1996). La ZMO cumple un papel importante debido a que su presencia hace posible conservar estas láminas causando que los bajos niveles de oxígeno limiten la presencia del macrobentos que produce bioturbación de los sedimentos (Soutar, 1967; Levin et al., 2002).

Perú tiene una poco profunda e intensa ZMO frente a sus costas, la cual varía con la latitud, profundidad y distancia a la costa (Gutiérrez et al., 2006). Entre las latitudes 10°S y 20°S, el núcleo de la ZMO ( $<0.2 \text{ mL.L}^{-1}$ ) se encuentra en profundidades de 75 a 312 metros, a los 57 a 368 metros se encuentran las concentraciones de oxígeno disuelto menores a  $0.5 \text{ mL.L}^{-1}$  (Helly & Levin, 2004). Existen casos durante eventos extremos en donde el límite superior de la ZMO puede profundizarse, como lo fue en El Niño 1997-1998, periodo en el cual se profundizó hasta los 250 metros (Sánchez et al., 2000), estado que facilitaría la oxigenación temporal de los sedimentos que se encuentran en el límite superior de la ZMO. Debido a esto, se esperaría que los testigos de sedimento colectados en los

límites de la ZMO sean más propensos a degradarse por condiciones que comprometa una mayor oxigenación a diferencia de los testigos colectados en el núcleo de la ZMO (Salvatteci et al, 2012).

d) Afloramientos:

Las regiones relacionadas con los Ecosistemas de Afloramiento del Borde Oriental (EBUS) es decir, California, Canarias, Perú-Chile y Benguela, son reconocidas a nivel mundial por su alta productividad (Carr et al., 2002). Lo característico en todas estas EBUS es que el afloramiento de aguas frías lleva nutrientes a la superficie favoreciendo al fitoplancton y aumentando drásticamente la productividad biológica (Chavez et al., 2011).

El ecosistema de afloramiento peruano es un ecosistema de afloramiento de borde oriental caracterizado por tener una capa mixta superficial poco profunda, una termoclina poco profunda y una alta productividad (Pennington et al., 2006). A diferencia de otros sistemas de afloramiento de borde oriental, donde la productividad primaria tiende a estar directamente acoplada a la intensidad de los vientos de surgencia, en el sistema peruano se observa un desacople entre ambos procesos (Pennington et al., 2006; Chavez y Messié, 2009). Los vientos que favorecen la surgencia están perennes durante todo el año, pero son más intensos durante el invierno y la primavera australes (Strub et al., 1998; Echevin et al., 2008). En contraste, la productividad primaria es mucho mayor durante la primavera y el verano austral debido a la fuerte estratificación de las aguas superficiales (Pennington et al., 2006; Chavez y Messié, 2009).

La variabilidad estacional de la profundidad de la capa de mezcla controla en mayor medida la estacionalidad de la productividad primaria (Echevin et al., 2008). Durante el invierno austral, la profundización de la capa mixta reduce la concentración de clorofila por efecto de dilución y limitación de luz, mientras que durante el verano austral los productores primarios se concentran cerca de la superficie en la capa mixta somera y se produce limitación de nitratos (Echevin et al., 2008).

La productividad y los cambios estacionales en los vientos en este sistema de afloramiento están ligados con el desplazamiento meridional del Anticiclón del Pacífico Sur de  $\sim 32^{\circ}\text{S}$  en verano austral a  $\sim 28^{\circ}\text{S}$  en invierno austral (Karstensen & Ulloa, 2009). La Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) también muestra un desplazamiento latitudinal estacional de  $2\text{-}5^{\circ}\text{N}$  en el verano austral a  $10^{\circ}\text{N}$  en el invierno austral (Strub et al., 1998).

El suministro de aguas subsuperficiales ricas en nutrientes y pobres en oxígeno hacia la capa eufótica es otro de los factores que mantiene la alta productividad en la región. Este aporte está controlado principalmente por la Corriente Subsuperficial Peruana (Peru-Chile Undercurrent, PCUC), que fluye a lo largo del margen continental entre  $\sim 50$  y  $>400$  m de profundidad (Karstensen y Ulloa, 2009). Durante los eventos de surgencia, estas aguas son transportadas hacia la superficie, inyectando nutrientes a la zona fótica y favoreciendo el crecimiento fitoplanctónico. Sin embargo, estas mismas aguas subsuperficiales presentan bajas concentraciones de oxígeno debido a su origen y a los largos tiempos de residencia. La limitada ventilación, junto con la remineralización de materia orgánica que consume  $\text{O}_2$ , favorece el desarrollo de una intensa Zona Mínima de Oxígeno (ZMO) frente a la

costa peruana, la cual se extiende sobre el margen continental entre ~50 y 600 m de profundidad (Helly & Levin, 2004; Pennington et al., 2006). Esta ZMO somera e intensa reduce la bioturbación bentónica, permitiendo la preservación de sedimentos laminados a escala milimétrica. Estas condiciones favorecen registros sedimentarios de alta resolución, fundamentales para la reconstrucción de cambios paleoceanográficos en el sistema de afloramiento peruano (Gutiérrez et al., 2006).

#### e) El Niño Oscilación Sur

La variabilidad interanual que se da en el Sistema de la Corriente de Humboldt es principalmente a causa de los eventos de El Niño, también llamado El Niño Oscilación del Sur o ENSO por sus siglas en inglés, este evento genera una TSM anormalmente cálida en el Pacífico ecuatorial y oriental en un periodo de tres a ocho años (Chavez et al., 2011).

Los eventos de El Niño se caracterizan por debilitar la circulación ecuatorial de Walker, esto a su vez genera que la costa del Perú se caracterice por un aumento de la TSM y una disminución de la productividad causada por la profundización de la termoclina hasta unos 60 metros, contrastando con los periodos fríos en donde hay una somerización hasta los 25 metros (Grados et al., 2018; Barber & Chavez, 1983).

Durante los eventos de El Niño, los vientos favorables a la surgencia frente a la costa peruana se debilitan, lo que reduce la intensidad del afloramiento costero. Esto conlleva a que no haya una fertilización en la parte superior de la columna de agua ya que la termoclina/nutriclina se encuentra más profunda que en condiciones normales. Mientras tanto, los eventos de La Niña se caracterizan por una TSM más

baja de lo normal en el Pacífico ecuatorial central oriental y una favorable circulación de Walker (Bakun & Weeks, 2008; Bakun et al., 2010).

La respuesta del ecosistema no es la misma durante cada evento de El Niño debido a que estos eventos están vinculados con un clima regional distinto (Kao & Yu, 2009; Dewitte et al., 2011). Existen dos tipos de El Niño: el tradicional El Niño de lengua fría o también llamado El Niño del Pacífico oriental, y el El Niño Modoki (Ashok et al., 2007) o El Niño del Pacífico Central (Kao & Yu, 2009). El primero desarrolla una anomalía de la TSM en el Pacífico ecuatorial oriental, mientras que el segundo tipo, la anomalía de la TSM se desarrolla y persiste en el Pacífico central. Condiciones que pueden verse reflejadas en las comunidades de dinoflagelados ya que existen especies indicadoras de aguas cálidas durante eventos de El Niño (Ochoa & Gómez, 1987).

## **4.2. Paleoceanografía**

### **a) Cuaternario**

El Cuaternario es la subdivisión más reciente en el registro geológico que se extiende hasta nuestros días. Comprende las divisiones del Pleistoceno y el Holoceno, y junto con el Neógeno y el Paleógeno forman la cuarta era más grande: el Cenozoico (Lowe et al., 2014). El Cuaternario, conocida por la aparición y evolución del género Homo en el planeta, inició hace aproximadamente 2.6 millones de años y comprende dos divisiones: el glacial o Pleistoceno y el postglacial o Holoceno (Lyell, 1837), es decir, fue una etapa altamente influenciada por las famosas glaciaciones bipolares las cuales fueron una serie de eventos glaciales e interglaciales que ocurrieron con mucha frecuencia a partir del Plioceno (última división del Neógeno) (Pillans & Naish, 2004).

Un rasgo característico del tránsito hacia el Cuaternario es el enfriamiento global progresivo y el incremento de la variabilidad climática, procesos que comenzaron durante el Plioceno tardío (~3.4-2.7 Ma). Este cambio estuvo asociado a la intensificación de la glaciación en el hemisferio norte, favorecida por reorganizaciones en la circulación oceánica, como el cierre del istmo de Panamá y por cambios en el sistema climático global (Bartoli et al., 2005). Debido a esto, los climas tropicales, la fauna de ambientes cálidos y el elevado nivel del mar (hasta más 70 m con respecto al presente) que dominaron el planeta al final del Periodo Neógeno (Mioceno y Plioceno) fueron reemplazados de manera progresiva por una nueva fauna de ambientes más fríos. Y a medida que los casquetes polares se acumulaban de hielo, el nivel del mar descendió. Este deterioro climático concluye la alternancia de periodos glaciares o fríos e interglaciares o cálidos asociada a los “Ciclos orbitales de Milankovitch”, los cuales determinan los cambios climáticos cíclicos que son característicos del Periodo Cuaternario (Silva Barroso et al., 2017).

#### b) MIS 5e

Dentro del Cuaternario, el MIS 5e, conocido también como el último interglacial, viene a ser uno de los periodos más cálidos de los últimos 800 mil años. Presentó condiciones climáticas que lo catalogan como uno de los intervalos glaciales que tuvo el volumen de hielo global más bajo y como consecuencia, un elevado nivel del mar con aproximadamente 6.6 metros por encima de los niveles actuales (Hoffman, 2017; CLIMAP, 1984), y con el aporte de hasta 3.8 metros de derretimiento de las capas de hielo en la Antártida (Chapell & Shackleton, 1986). La temperatura atmosférica difirió a la actual en 1-2 °C (más caliente) (Petit et al., 1999). Durante esta etapa muy cálida los registros en zonas del océano Pacífico

indican que las aguas superficiales frente a la zona central y norte de California fueron cálidas durante la primera parte del periodo en comparación con el Holoceno (Poore et al., 1999). Mientras tanto, en el Pacífico sur, en el Sistema de la Corriente de Humboldt, la temperatura superficial del mar también fue elevada, con alrededor de 24.5°C en promedio (Salvatteci et al., 2022; Contreras et al., 2010). Estas condiciones fueron probablemente causadas debido al debilitamiento de la intensidad de los vientos alisios en el margen costero, impidiendo la mezcla de la capa superficial oceánica, y ocasionando una marcada estratificación de la columna de agua, que produjo una muy baja productividad y, por consiguiente, un escaso flujo de materia orgánica hacia el bentos (Contreras et al, 2010).

Pedroja et al. (2006) determinó que durante el MIS 5e en la parte norte del Sistema de la Corriente de Humboldt el nivel eustático del mar fue de 5+/-1 metros y con tasas de levantamiento de entre 0.10+/-0.02 a 0.21+/-0.01 m/ka. En cuanto a la TSM, la reconstrucción de estas paleotemperaturas a los 3.5°S oscilaron entre 24.6°C durante el invierno y 27.5°C en el verano (CLIMAP, 1984). Valores en el rango de +2.0 y +2.9°C por encima del promedio registrado durante las mismas estaciones en el Holoceno.

### c) Holoceno

Hablar del Holoceno es referirse a una época más actual, la cual equivale también a un periodo interglacial, pero con la diferencia de ser considerado un poco más estable, ligeramente cálido, pero con eventos de enfriamiento casi cíclicos dentro de su variabilidad climática (deMenocal, 2000). A escala global, el Holoceno temprano fue similar al del MIS 5e con niveles de CO<sub>2</sub> que se elevaron de 190 ppm hasta 260 ppm. La presión parcial de metano aumentó de 400ppv a 700ppv en poco

menos de 2000 años (Petit et al., 1999). Comparaciones de estos paleoambientes a base de registros de polen obtenidos por Hanselam et al. (2005) en el lago Titicaca indican que ambos periodos, tanto el Holoceno como el MIS 5e, fueron predominantemente cálidos y secos, siendo el MIS 5e un evento más extremo que el actual interglacial.

#### d) Sedimentos

Los núcleos de sedimentos del margen peruano tienen múltiples discontinuidades, lo que hace que la reconstrucción histórica sea más difícil que en lugares como la cuenca de Santa Bárbara (California) o la ensenada de Saanich (Canadá) (Salvatteci et al., 2014; 2019). Varios núcleos de sedimentos recolectados de 7 a 15°S del margen peruano muestran una gran pausa en la sedimentación de varios miles de años desde el Último Máximo Glacial hasta el Holoceno tardío (Skilbeck & Fink, 2006; Erdem et al., 2016). Las discontinuidades aparecen más durante el Holoceno, especialmente en el Holoceno medio y temprano (Erdem et al., 2016). La textura sedimentaria se caracteriza por secuencias laminadas de varios centímetros de largo mezcladas con depósitos homogéneos y con evidencia de mezcla (Salvatteci et al., 2014a).

Se pueden producir depósitos homogéneos mediante bioturbación o mediante la adición de material pre-depositado desde arriba (Salvatteci et al., 2014). Trabajos anteriores han demostrado que los sedimentos marinos recolectados a los ~14 y 15°S muestran la secuencia sedimentaria mucho más completa que los núcleos de sedimentos del norte de Perú (Doering et al., 2016; Erdem et al., 2016; Salvatteci et al., 2016). Sin embargo, los registros colectados en Ilo (Salvatteci et al., 2019)

presentan más secuencias laminadas en comparación con otros núcleos colectados frente a Perú.

#### e) Proxies

El número y las características de las partículas que se sedimentan en el fondo marino, tienen relación con las condiciones ambientales o climáticas de cuando se generaron, pudiendo ser usadas como indicadores o proxies de las condiciones climáticas del pasado (e.g. Brassell et al., 1986; Berger et al. 1989; Freundenthal et al., 2001). En paleoceanografía, los proxies son trazadores medibles de variables ambientales como la temperatura superficial del mar (TSM).

##### - Temperatura superficial del mar en el pasado

Existen varias técnicas para obtener la temperatura de épocas pasadas, siendo una de ellas el índice Uk37 de insaturación de alquenonas. Las alquenonas son moléculas en cuya estructura son etil- y metil-cetonas de 37 a 39 carbonos, biosintetizadas por un grupo de algas haptofitas pertenecientes al nanoplancton, estrictamente los cocolitofóridos *Emiliana huxleyi* y *Gephyrocapsa oceanica* (Brassell et al., 1986; Prahl & Wakeham, 1987). El índice se basa en la proporción de las cetonas di-(C37:2) y tri-(C37:3) insaturadas y el grado de insaturación de una serie de alquenonas está directamente relacionada con la temperatura de crecimiento (Prahl & Wakeham, 1987). De los cocolitofóridos anteriormente señalados, *E. huxleyi* es el más abundante, cosmopolita y por lo general representa el 60 al 80% del conjunto de cocolitofóridos (Herbert, 2003). Tanto esta especie como *G. oceanica* requieren de la luz solar para subsistir y es por ello que permanecen en la capa fótica (Herbert, 2003), teniendo como resultado que estos

productores de alquenonas puedan biosintetizar los lípidos en temperaturas relativas a la TSM o las de la termoclina, dependiendo de la profundidad en donde se esté realizando la productividad en relación con la capa de mezcla (Barton et al., 2013; Sachs et al., 2013).

#### - Productividad exportada

La productividad exportada es la fracción de la materia orgánica producida en la superficie del océano que se transfiere hacia el océano profundo, transportando carbono fuera de la zona fótica. La productividad exportada en los sedimentos puede ser inferida a través de diferentes proxies, por ejemplo, el análisis de sílice biogénico que refleja la productividad primaria producida por la biota de origen silíceo (diatomeas, silicoflagelados, radiolarios, esponjas silíceas, etc.) (DeMaster, 1981). Otros elementos como el Níquel (Ni), Cobre (Cu) y Cadmio (Cd) también son usados como trazadores para la productividad exportada en ambientes del pasado ya que representan el comportamiento de los nutrientes y la presencia de la materia orgánica en la columna de agua (Böning et al., 2004; Nameroff et al., 2004; Tribovillard et al., 2006). El Carbono Orgánico Total (COT) este indicador refleja la productividad exportada de la zona eufótica que escapa a la remineralización en la capa superficial de la columna de agua. Productividad generalmente compuesta por pellets fecales o nieve marina (Suess, 1980). También se utiliza el ratio Br/Ti como indicador de contenido de materia orgánica, usándose como reflejo de la bioproductividad y preservación.

#### - Desnitrificación

La desnitrificación de la columna de agua puede ser indirectamente inferida a través del análisis de  $\delta^{15}\text{N}$  en la materia orgánica sedimentaria. Este proxy es utilizado

debido a que, en aguas deficientes de oxígeno, existe un consumo de nitrógeno (pérdida) utilizado por otros microorganismos como medio oxidante, así como las bacterias quienes reducen el nitrato a  $N_2$ , dejando un área de nitrato restante en el cuerpo de agua enriquecido con  $^{15}N$ , el cual aflora a la superficie y es tomado por el fitoplancton y en última instancia transferido hacia los sedimentos (Altabet & Francois, 1994; Agnihotri et al., 2008). En resumen, la desnitrificación es un indicador indirecto para trazar la oxigenación de la columna de agua en ambientes del pasado.

#### **4.3. Dinoflagelados**

##### **a) Aspectos generales**

Los dinoflagelados son organismos eucariotas unicelulares acuáticos, pertenecientes al grupo Alveolata, el cual a su vez pertenece al supergrupo Chromalveolata (Figura 1) (Hackett et al., 2007; Leander, 2008). Su presencia es de vital importancia para la productividad de los océanos. Se pueden encontrar en todos los ecosistemas acuáticos desde ríos, lagos, lagunas, pero son mayoritarios en los ecosistemas marinos y se encuentran en todas las latitudes, desde el Ecuador hasta los polos. Las especies de dinoflagelados marinos son por lo general abundantes en ambientes neríticos (sobre la plataforma continental, cercano al litoral), incluyendo estuarios y mares interiores. Esto debido a la gran tolerancia de muchos dinoflagelados a bajas salinidades, la disponibilidad de nutrientes y a la estratificación de las masas de agua (de Vernal & Marret, 2007).

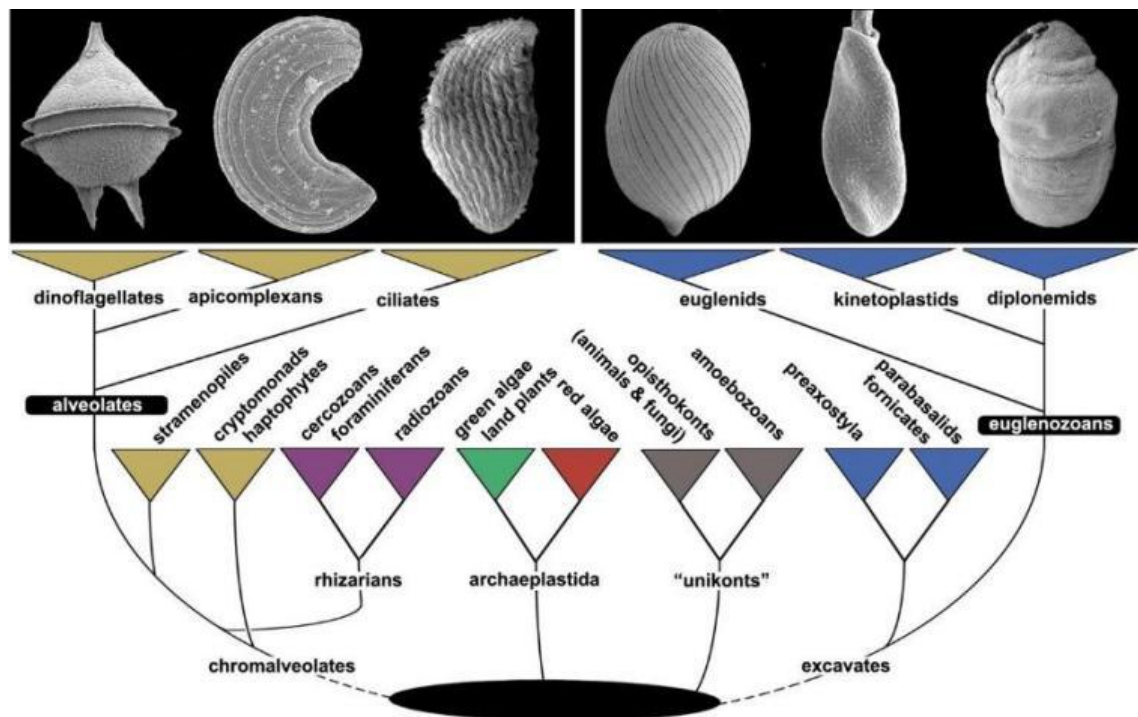


Figura 1. Árbol evolutivo de los eucariotas. Tomado de Lukeš et al. (2009).

Los dinoflagelados se caracterizan por ser uno de los grupos fitoplanctónicos con mayor movilidad dentro de la columna de agua. Durante la fase vegetativa presentan dos flagelos, uno de ellos denominado flagelo transversal que rodea la célula transversalmente (alrededor del cíngulo) y el otro denominado flagelo longitudinal, el cual se localiza ventralmente (paralelo al sulco) funcionando a manera de timón (Figura 2) permitiéndole el nado vertical en la columna de agua. Ambos flagelos les dan el característico nado giratorio o en espiral, el cual inspiró en su momento a Bütschli (1885) quien propuso el nombre de dinoflagelado, del griego *dinos*, que significa giro y del latín *flagellum*, que significa látigo pequeño.

Las especies de dinoflagelados pueden clasificarse teniendo en cuenta la estructura de la pared, las especies que poseen una cubierta celular rígida se les denomina dinoflagelados tecados y los que no la poseen, se les denomina dinoflagelados atecados o desnudos. Los dinoflagelados tecados presentan una pared cubierta por placas y también prolongaciones en la epiteca e hipoteca conocidas como cuernos. Las placas son de naturaleza celulósica y son una característica taxonómica por excelencia, puesto que el número, posición y forma es propio de cada especie. En el caso de los dinoflagelados atecados, es posible diferenciar un epicono e hipocono, aunque debido a la ausencia de tecas, su preservación es difícil, por lo que su estudio puede ser complicado. En este grupo se encuentran especies del orden de los Gymnodinales (e.g., *Karenia*, *Gymnodinium*), que están asociados a eventos FAN en diferentes partes del mundo (Stumpf et al., 2009; Pierce et al., 2003).

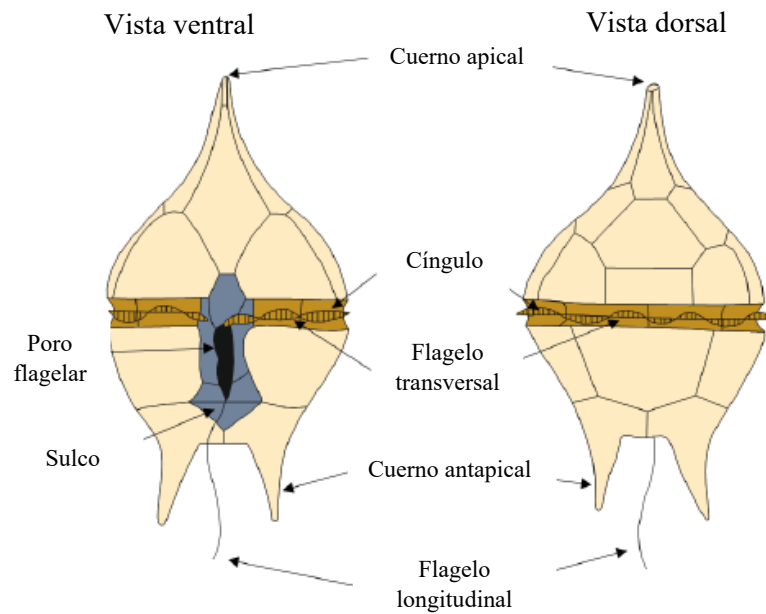


Figura 2. Morfología general externa y terminología de un dinoflagelado tecado (Boyd, 2016). Modificado de Evitt (1985) y Fensome et al. (1996)

Las especies de dinoflagelados que producen floraciones logran picos altos de crecimiento poblacional ( $10^7 - 10^8$  células  $L^{-1}$ ) en aguas calmas o en los frentes originados por la unión de aguas estratificadas de zonas oceánicas y costeras. En su mayoría estas especies son fotosintéticas (e.g., *Alexandrium* spp.). Sin embargo, algunas son heterótrofas (e.g. *Protoperdinium depressum*, *Oxyrrhis marina*). Pudiendo alcanzar altas concentraciones en ambientes estuarinos y zonas costeras (Tomas et al., 1999, Graham et al., 2009). Mientras tanto, especies como *Dinophysis* spp. son mixotrofas y, aunque no alcanzan elevadas concentraciones, sí pueden causar problemas de intoxicaciones diarreicas en humanos debido a que presentan una elevada toxicidad celular (Pizarro et al., 2008; Hackett et al., 2009).

#### b) Ciclos de vida

La principal modalidad reproductiva dentro del ciclo de vida de los dinoflagelados es la asexual, sin embargo, algunas especies también presentan reproducción sexual (Joyce, 2004). El 10% del total de especies existentes de dinoflagelados tiene la capacidad de reproducirse sexualmente (Dale, 1983), siendo capaces de generar durante este periodo, un quiste de resistencia que les da la posibilidad de habitar en hábitats planctónicos y bentónicos (Anderson, 1998) (Figura 3). Pero no solamente el quiste de resistencia es resultado de la reproducción sexual (Turpin et al., 1978; Pfiester & Anderson, 1987; Kremp & Heiskanen, 1999). Hay investigaciones en donde se han observado quistes de resistencia formados de forma asexual (Kremp & Parrow, 2006). Esta fase asexual dentro del ciclo de vida tiene fin cuando hay cambios desfavorables en las condiciones ambientales, contexto que propicia la sexualidad y la formación de gametos (Persson et al., 2008). Las células producto de la gametogénesis se fusionan formando una gran célula denominada planocigoto, la cual en un plazo corto de tiempo (pocos días) se convierte en un quiste de resistencia bentónico (hipnocigoto).

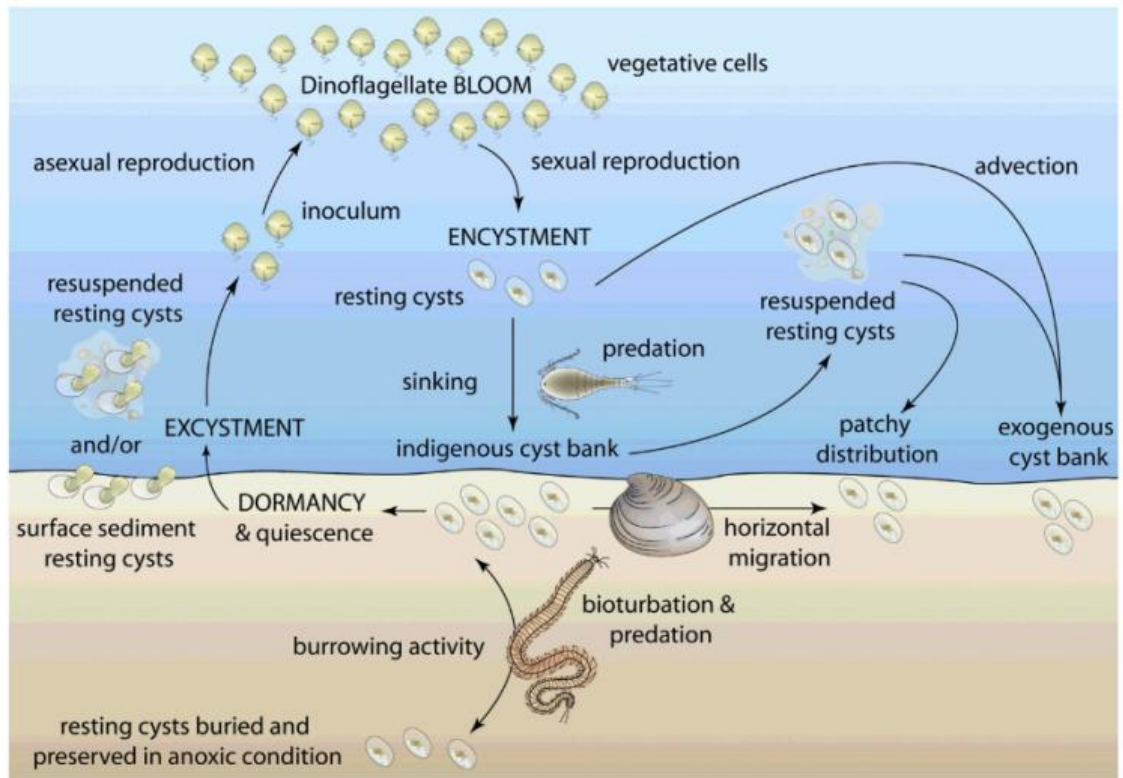


Figura 3. Ciclo de vida de un dinoflagelado, ejemplo de *Alexandrium* sp. (Tomado de Genovesi et al., 2006)

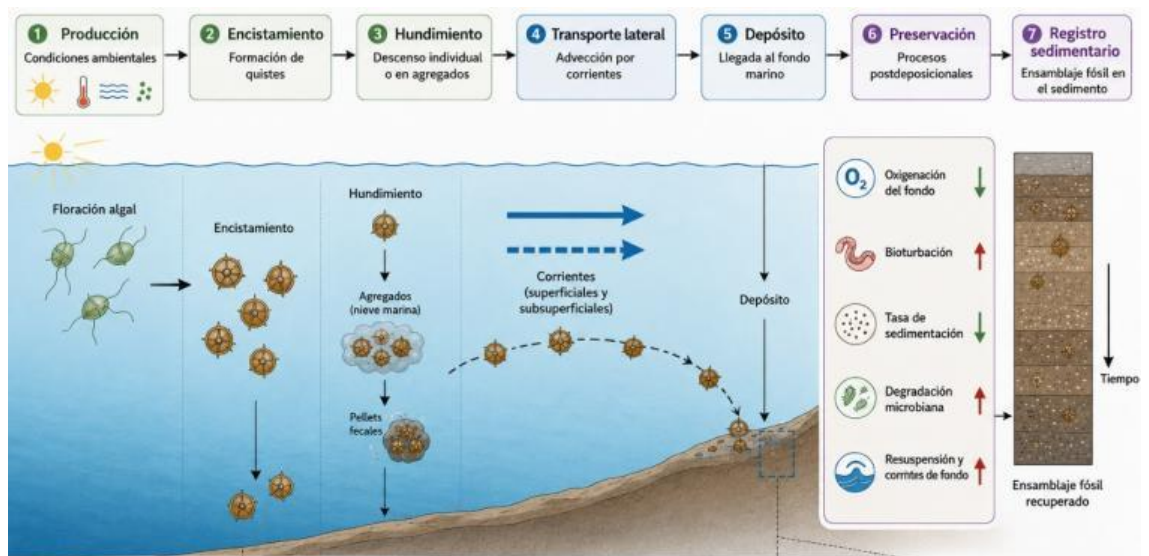


Figura 4. Modelo conceptual de los principales procesos que controlan la producción, transporte, deposición y preservación de los quistes de dinoflagelados en el registro sedimentario.

Durante las FANs el proceso de enquistamiento toma lugar en el pico máximo del crecimiento exponencial (Dale, 1983), sigue constante el flujo de enquistamiento durante los periodos de mantenimiento y declive de la floración. Después, los quistes sedimentan en ambientes más someros semi cerrados en donde tienden a acumularse y a formar bancos de quistes que servirán como semillero para posteriores floraciones. La capacidad que tienen los dinoflagelados para enquistarse en condiciones adversas (Anderson & Wall, 1978; Schmitter, 1979; Nagasaki et al., 2000), podría explicar la amplia distribución de este grupo a nivel mundial en ambientes extremadamente desfavorables (Wyatt & Jenkinson, 1997; Sellner et al., 2003).

#### c) El registro sedimentario de dinoflagelados

Los dinoflagelados pueden registrarse en el sedimento debido a los quistes de resistencia que están hechos de dinosporina, un material orgánico muy resistente a procesos diagenéticos y biológicos (Kokinos et al., 1998; Dale, 2001; Tsujino et al., 2002; Tsujino & Uchida, 2004). El enquistamiento le permite a la célula vegetativa ser viable en el sedimento por muchos años pudiendo soportar condiciones de anoxia, temperaturas bajas y oscuridad (Anderson et al., 1987; Lewis et al., 1999; Dale, 2001; McQuoid et al., 2002). Durante esta etapa la actividad metabólica se ve muy reducida (Anderson, 1980). Ocurre un engrosamiento y fortalecimiento de la pared celular, se reduce la pigmentación fotosintética y se consumen los productos de reserva debido a la disminución del contenido celular dándole a cada especie de quiste una particularidad propia, la cual va a ser de utilidad para la identificación

taxonómica de los ensambles de quistes que se preserven en el sedimento durante el tiempo (Salgado, 2011).

## **V. METODOLOGÍA**

### **5.1. Área de estudio**

Se analizaron los testigos sedimentarios M77/2-024-5 y G10 (Figura 5). El testigo M77/2-024-5 fue colectado durante la expedición Meteor frente a Huacho ( $11^{\circ}05.01'S$ ,  $78^{\circ}00.91'W$ ) en el 2008 a una profundidad de 271 metros, el análisis de este testigo corresponde al periodo MIS 5e (Salvatteci et al., 2022). El testigo G10 se colectó durante la expedición Galathea frente a Pisco ( $14^{\circ}23'S$ ,  $76^{\circ}23.9'W$ ) en el 2007 a una profundidad de 312 metros y corresponde al periodo del Holoceno (Salvatteci et al. 2016). El testigo M77/2-024-5 no presentó una secuencia completa del Holoceno (Salvatteci et al. 2022), por lo que fue necesario usar un testigo que presentara una secuencia más completa del Holoceno (Salvatteci et al., 2019).

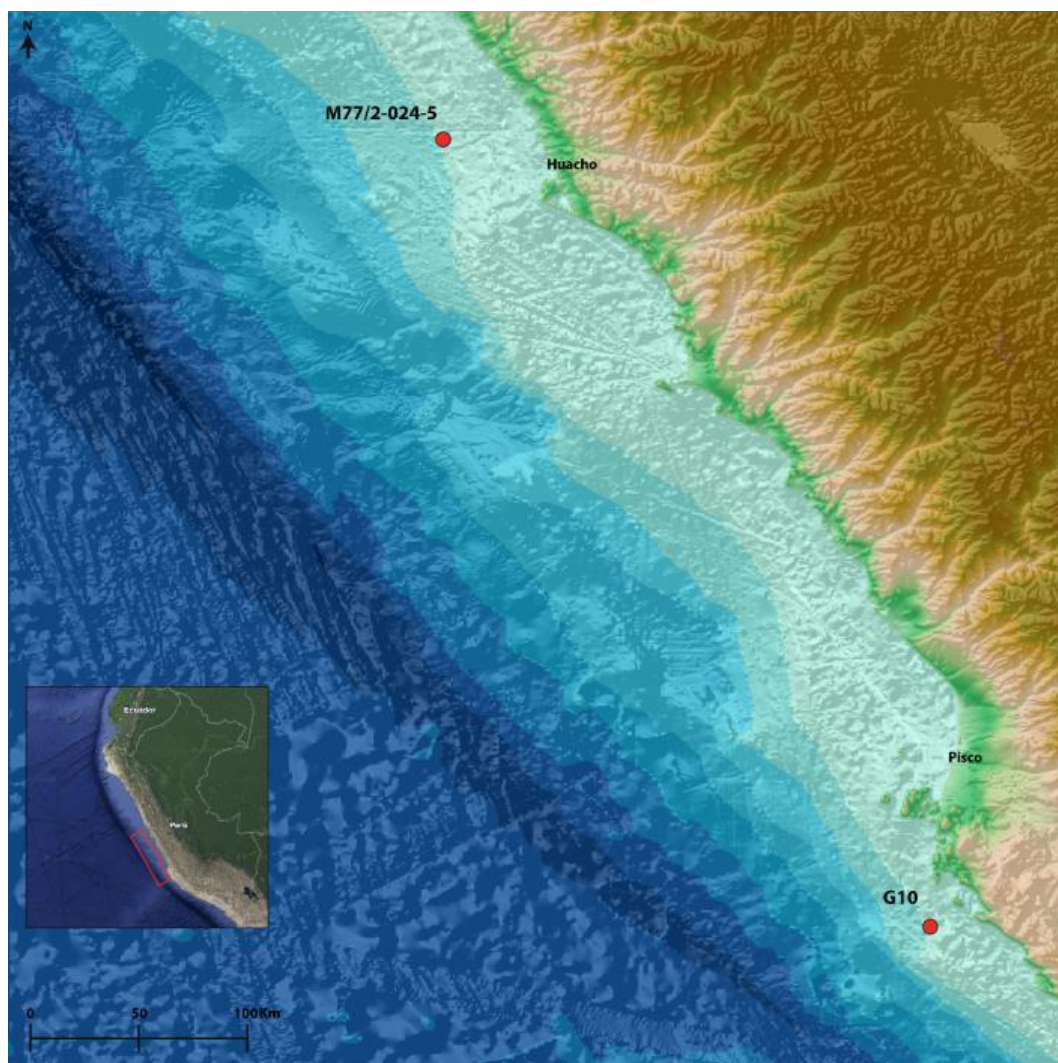


Figura 5. Localización de los núcleos sedimentarios correspondientes al MIS 5e (Testigo M77/2-024-5) y Holoceno (Testigo G-10.) Los marcadores azules indican la posición de los núcleos de sedimento utilizados en este estudio.

Aunque ambos testigos se localizan en la plataforma externa o talud superior (271 y 312 m de profundidad), estas posiciones son apropiadas para estudios paleoceanográficos basados en quistes de dinoflagelados. Si bien muchas especies formadoras de FAN se desarrollan principalmente en ambientes costeros, los quistes producidos durante su ciclo de vida pueden ser transportados mar adentro mediante corrientes superficiales, procesos de mezcla y sedimentación antes de su depósito. Además, los sedimentos de la plataforma externa y el talud superior

presentan condiciones más favorables para la preservación de registros continuos de largo plazo, al estar menos expuestos al retrabajo sedimentario y a la erosión que los ambientes más someros.

La selección de estos testigos respondió a la disponibilidad de registros bien datados correspondientes al MIS 5e y al Holoceno en la margen peruana, ya que actualmente no existen secuencias continuas que incluyan ambos intervalos en un mismo sitio de estudio.

## **5.2. Muestreo**

### **Datación**

#### Modelo de edad para M77/2-024-5:

La datación del testigo M77/2-024-5 (Figura 6) fue realizada por Scholz et al. (2014) y refinada por Salvattecí et al. (2022). Scholz et al. (2014) correlacionaron el tamaño de grano y el registro de carbono orgánico con el registro de  $\delta^{18}\text{O}$  bentónico global. Para restringir mejor el modelo de edad de este testigo, Salvattecí et al. (2022) seleccionaron muestras de 1093 a 1388 cm de profundidad y al menos 10 ejemplares intactos y sin signos de degradación del foraminífero bentónico *Bolivina seminuda* fueron seleccionados para el registro de  $\delta^{18}\text{O}$ . Las mediciones de los isótopos de oxígeno fueron realizadas previamente en el Leibniz Labor, Christian-Albrechts-University, Kiel (Alemania). El  $\delta^{18}\text{O}$  bentónico compilado se comparó con el registro  $\delta^{18}\text{O}$  del núcleo M77/2-24 para establecer la cronología. Se emparejaron cuatro puntos de empate entre el  $\delta^{18}\text{O}$  apilado y el registro bentónico  $\delta^{18}\text{O}$  del núcleo M77/2-24. Finalmente, se realizó una regresión lineal entre la profundidad del testigo y la edad estimada ( $y = 0.107x - 7.4277$ ,  $r^2=0.99$ ) para

obtener la datación de M77/2-24. Las diferencias con la cronología publicada anteriormente están en el orden de ~2 to 3 ka (Salvatteci et al., 2022).

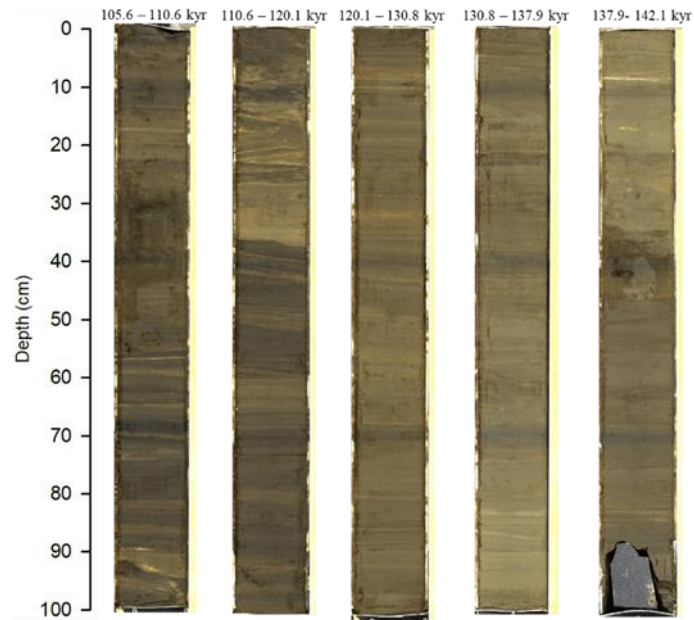


Figura 6. Imagen fotográfica correspondiente al MIS 5e del testigo M77/2-24.  
Imagen tomada de (Salvatteci et al., 2022)

#### Modelo de edad para G10:

Salvatteci et al. (2016) realizaron 31 análisis de  $^{14}\text{C}$  en materia orgánica y construyeron un modelo de edad basándose en la masa acumulada por profundidad debido a los cambios involucrados con la densidad de los sedimentos. Se llevó a cabo un análisis estratigráfico basado en imágenes obtenidas por rayos X para facilitar la identificación de secciones en bandas, laminadas, desplomadas y con bioturbación. Los respectivos análisis de  $^{14}\text{C}$  solo se realizaron en las secciones laminadas y en bandas del testigo. El G10 cubre al Holoceno desde 10.3 a 0.4 ka BP (antes del presente).

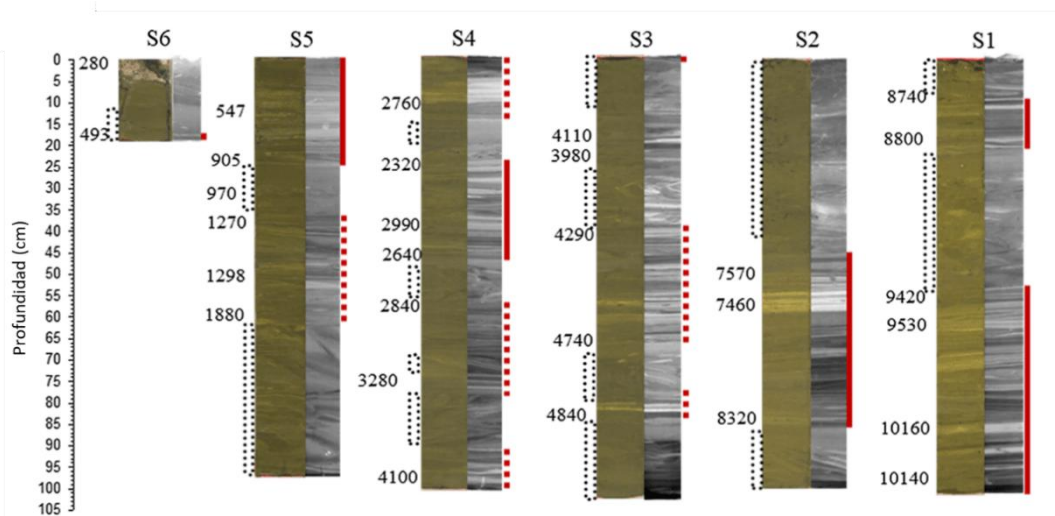


Figura 7. Imágenes fotográficas y en rayos X de los sedimentos del testigo G-10. Los números a la izquierda de cada sección (S1 a S6, donde S6 es la sección más reciente) indican las edades radiocarbono (cal BP). Los rectángulos de líneas punteadas a la izquierda de las imágenes indican la redepositación de sedimentos previamente depositados y las líneas al lado derecho de las radiografías indican si el muestreo fue regular (cada cm) o espaciado (cada 2 cm). Imagen tomada de Salvattecí et al. (2016).

### 5.3. Preparación de muestras palinológicas y microscopía

Se analizaron 29 muestras extraídas del testigo M77/2-024-5 correspondiente al periodo MIS 5e y 28 muestras del testigo G10 correspondientes al Holoceno (Tabla 1). Para el análisis de los quistes de dinoflagelados se realizó la técnica palinológica de acuerdo con la metodología basada en Mertens et al. (2009) y Fuentes et al. (2018), que se detalla brevemente a continuación. Las muestras se dejaron secar en el horno a una temperatura de  $55 \pm 5^\circ\text{C}$  durante aproximadamente 90 minutos. Posteriormente se adicionó una tableta del marcador biológico *Lycopodium clavatum* (Mertens et al., 2009), que contienen una cantidad conocida de esporas y se utilizó para estimar las concentraciones de palinomorfos en función del peso seco de los sedimentos. Luego las muestras se tamizaron a través de mallas de  $100 \mu\text{m}$  y

10  $\mu\text{m}$ . La fracción retenida en la malla de 10  $\mu\text{m}$  fue sometida a la adición sucesiva de ácidos clorhídrico y fluorhídrico. Para disolver la fracción carbonatada del sedimento se agregó HCl al 10 %. El material silíceo se eliminó con HF al 40 % dejando reposar por 24 horas, seguido de un segundo tratamiento con HCl al 10 % con el objetivo de eliminar los fluorosilicatos precipitados. Después, las muestras se enjuagaron con agua destilada y se sometieron a un baño ultrasónico por 4 minutos, para luego ser tamizadas por segunda vez a través de una malla de 10  $\mu\text{m}$ , centrifugándose entre cada adición de ácidos. Finalmente, con el material resultante se montaron láminas semipermanentes con gel de glicerina-grenetina para la observación microscópica (Figura 8).



Figura 8. Láminas portaobjetos con la muestra procesada de sedimento listas y posterior conteo en el microscopio.

Para el MIS5e los conteos totales variaron de 300 a 303 para quistes de dinoflagelados y en cuanto para el Holoceno los conteos totales variaron de 300 a 309 quistes por muestra. En el caso de las muestras del MIS 5e, se tuvieron que contar dos láminas portaobjetos por muestra para poder llegar a la cantidad mínima

de quistes de dinoflagelados. De igual manera se realizó el conteo de las esporas de *Lycopodium clavatum* (marcador biológico) observadas.

Las observaciones en el microscopio se realizaron con aumentos de 200x o 400x y la identificación se ajustó a la nomenclatura de quistes de Head (1996), Zonneveld y Pospelova (2015) y Radi et al. (2013). Los principales taxones de dinoflagelados se agruparon de acuerdo a Over y Pospelova (2022) que definieron grupos de acuerdo con su rareza, similitudes morfológicas y/o afiliación ambiental. Por ejemplo, *Brigantedinium spp.* es una agrupación de las especies *Brigantedinium* que en este estudio no se pudieron clasificar dada la orientación del arqueópilo muchas veces esto impide la identificación a nivel de especie. En cuanto a *Echinidinium spp.* este abarca a los identificados dentro del género *Echinidinium*, los cuales son quistes marrones con numerosos procesos y con una medida menor a 30  $\mu\text{m}$ .

#### **5.4. Análisis estadísticos y estimaciones cuantitativas**

Para los análisis estadísticos, se consideraron únicamente los taxones que presentaron una abundancia relativa  $\geq 1.5\%$  y una frecuencia de ocurrencia  $\geq 20\%$  en el conjunto de muestras, con el fin de minimizar el ruido asociado a especies raras. Para estimar cambios en cuanto a la diversidad de los ensambles de quistes de dinoflagelados en el MIS 5e y el Holoceno se calcularon estos índices: riqueza de especies y el índice de Shannon-Wiener (IWS). La riqueza de especies para calcular la variación del número de especies en cada intervalo de 1.5 m. El índice de Shannon-Wiener (ISW), el cual expresa la uniformidad de todas las especies de la muestra. Indica la relación entre el número de individuos y el número de especies

encontradas en un ambiente determinado. El cálculo de la diversidad es en bits/individuo y se obtienen valores de 0-5. (Moreno, 2001). La fórmula es la siguiente:

$$H' = - \sum p_i \log_2 p_i$$

$$p_i = n_i / n$$

$n_i$  = número de individuos de una especie

$n$  = total de individuos

$$\text{Adaptación: } I = \sum p_i^{3,3219} \log p_i$$

El ISW tiene en cuenta el número de especies en cada muestra y qué tan similar numéricamente es cada especie entre sí en una medida de "equidad". Cuando las abundancias de cada especie son más desiguales, el ISW se aproxima a cero.

Se realizaron análisis de conglomerados (cluster) y de correlación para evaluar los patrones de asociación entre los grupos taxonómicos de dinoflagelados en ambos periodos. Asimismo, se aplicaron análisis multivariados de componentes principales (PCA) para explorar los principales patrones de variación de los ensambles de quistes, análisis de correspondencia (CA) para evaluar las similitudes y diferencias entre los periodos de estudio, y análisis de correspondencia canónica (CCA) para determinar la relación entre los ensambles de quistes de dinoflagelados y las variables paleoambientales (SST, TOC,  $\delta^{15}\text{N}$  y H:A). Finalmente, se realizó una correlación de Spearman para evaluar la fuerza y dirección de la asociación entre las variables paleoambientales y los principales grupos de quistes de dinoflagelados.

## VI. RESULTADOS

### 6.1. Concentraciones totales de quistes de dinoflagelados.

Las concentraciones de quistes de dinoflagelados fueron mayores durante el Holoceno en comparación con el MIS 5e. La concentración total de quistes de dinoflagelados para el MIS5e fue de 3487 a 25414 quistes g-1, con un promedio de 10556 g-1. Por el contrario, para el Holoceno, las concentraciones totales variaron de 6308 a 417761 quistes g-1, con un promedio de 153163 g-1 (Figura 9). Esto representa incrementos de hasta aproximadamente dos órdenes de magnitud en las concentraciones de quistes de dinoflagelados durante el Holoceno.

Se encontraron los mismos grupos en ambos periodos estudiados. En el MIS5e las especies más abundantes fueron: *Brigantedinium* spp. y *Selenopemphix nephroides*. Mientras tanto en el Holoceno las especies más abundantes fueron *Echinidinium* spp. y *Brigantedinium* spp. Se observó en el MIS 5e presencia de *Lingulodinium machaerophorum* y nula presencia de este en el Holoceno. Por su parte en el Holoceno se encontraron concentraciones de *Operculodinium centrocarpum* mientras que en el MIS 5e la concentración fue baja. Las especies de *Spiniferites* fueron más abundantes en el MIS 5e que en el Holoceno, destacando *S. delicatus*, *S. belerius*, *S. mirabilis*, *S. belerius*, *S. mirabilis* y *S. ramosus* (Figura 9).

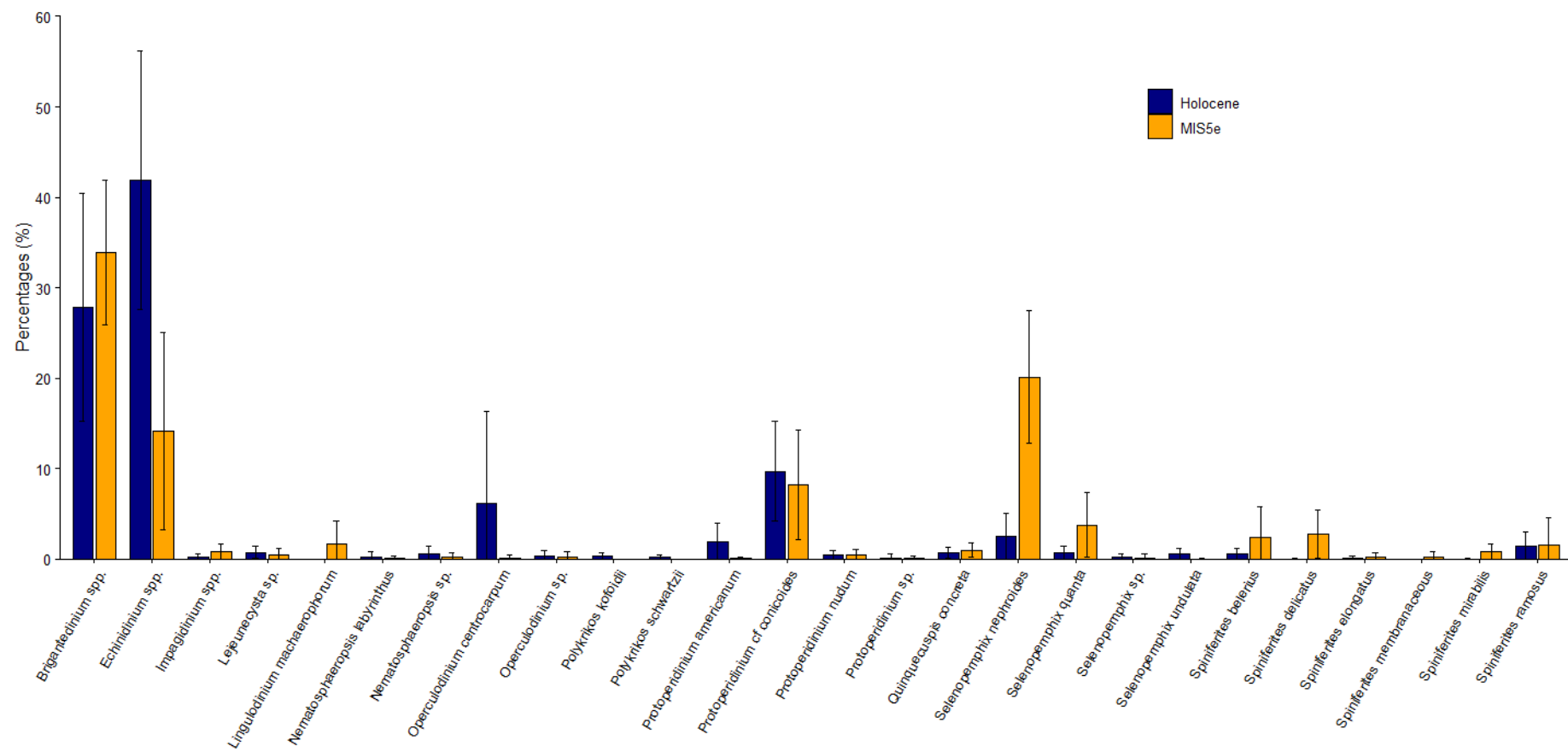


Figura 9. Abundancia relativa (%) y desviación estándar de los principales taxones de quistes de dinoflagelados durante el MIS5e y el Holoceno.

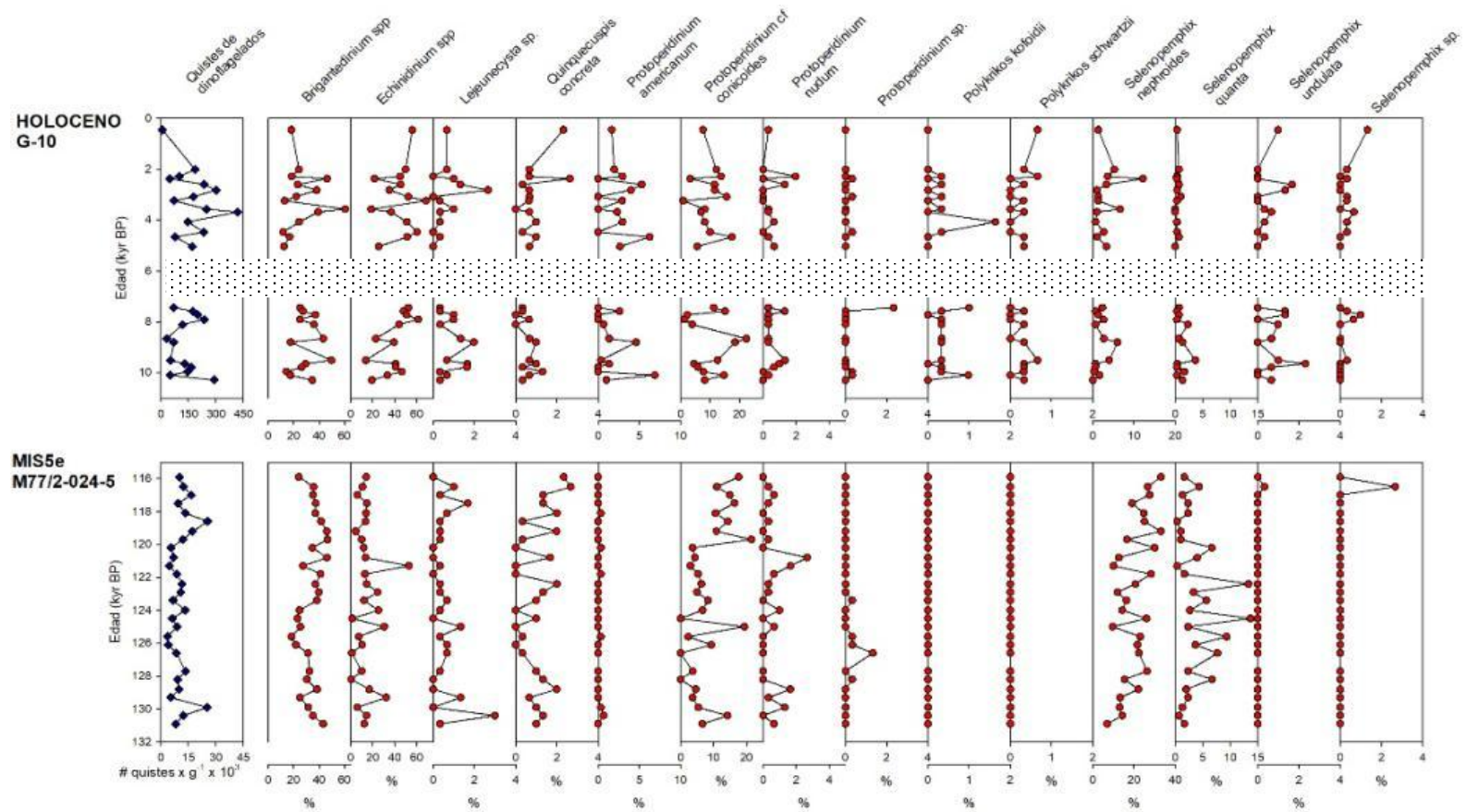


Figura 10. Abundancia relativa de quistes de dinoflagelados, y los principales grupos de quistes de dinoflagelados heterótrofos (abundancia relativa  $\geq 1.5\%$  y frecuencia de ocurrencia  $\geq 20\%$ ). Los puntos dispersos de color negro en el testigo G-10 representan el hiato (ausencia de datos) presente en este testigo.

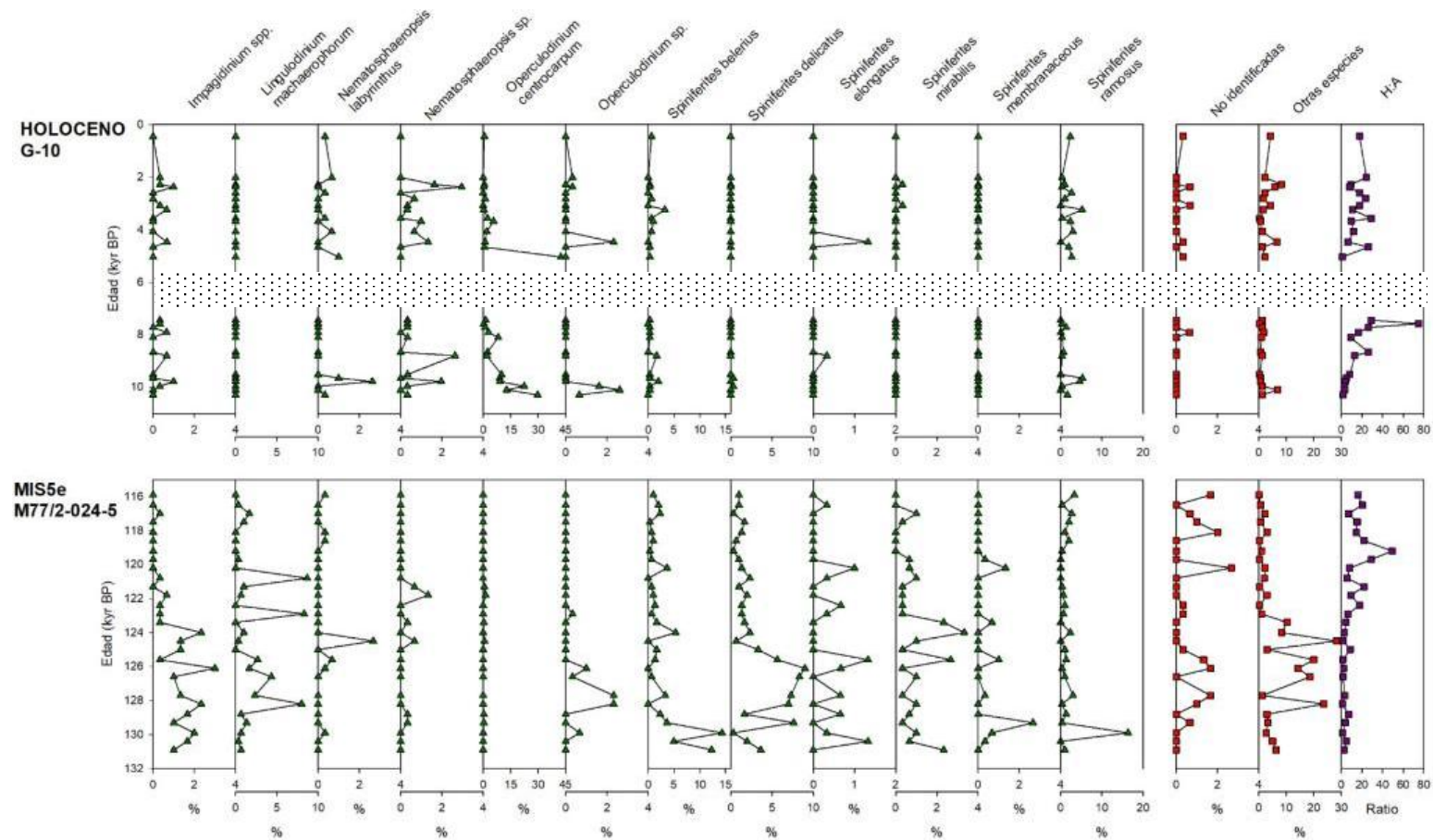


Figura 11. Abundancia relativa de los principales grupos de quistes de dinoflagelados autótrofos (abundancia relativa  $\geq 1.5\%$  y frecuencia de ocurrencia  $\geq 20\%$ ) y el ratio Heterótrofos/autótrofos. Los puntos dispersos de color negro en el testigo G-10 representan el hiato (ausencia de datos) presente en este testigo.

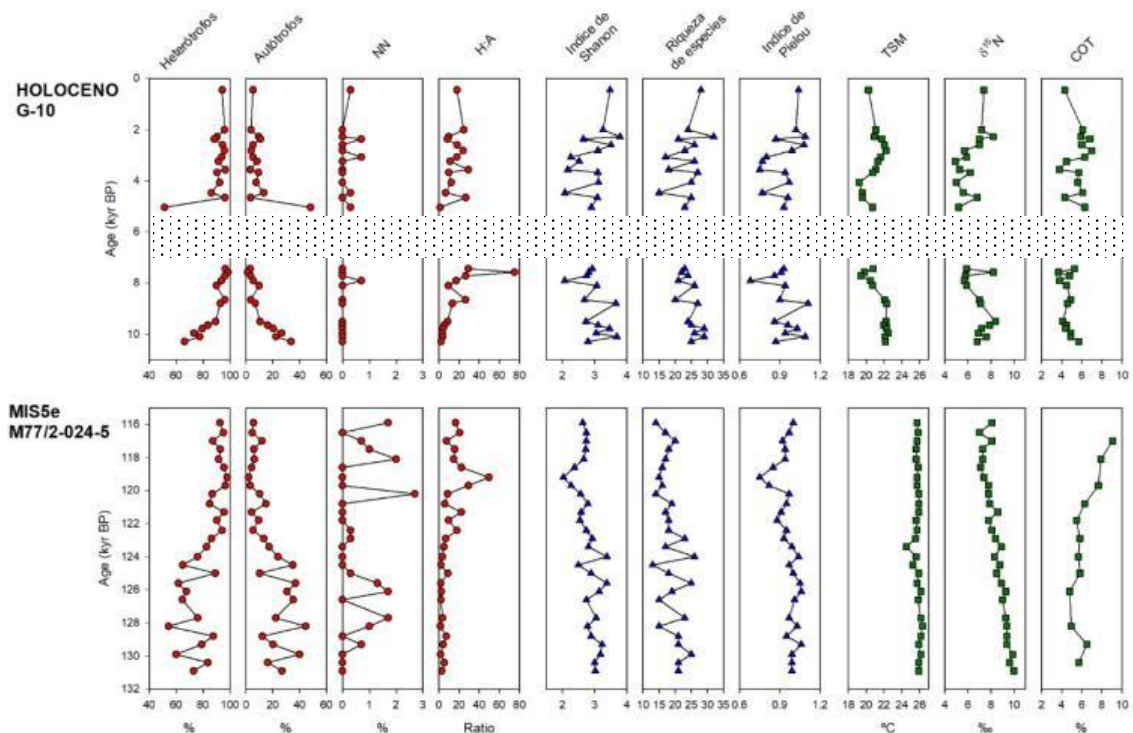


Figura 12. Concentración total de Heterótrofos (H), Autótrofos (A), No Identificados (NN), Ratio de Heterótrofos-Autótrofos (H:A), Índice de Shannon Weiner (ISW), riqueza de especies, reconstrucción cuantitativa de la Temperatura Superficial del Mar (TSM), desnitrificación de la columna de agua ( $\delta^{15}\text{N}$ ), porcentaje de Carbono Orgánico Total (%COT) del Holoceno y MIS 5e.

## 6.2. Composición taxonómica de quistes de dinoflagelados

En los dos testigos se identificaron un total de 70 taxa (Tabla 1), pero solo la abundancia de 26 tuvo una abundancia relativa  $\geq 1.5\%$  y una frecuencia de ocurrencia  $\geq 20\%$  (Figura 9 y 10) las cuales fueron *Brigantedinium* spp., *Echinidinium* spp., *Lejeunecysta* sp., *Quinquecuspidata concreta*, *Protoperidinium americanum*, *Protoperidinium cf. conicoides*, *P. nudum*, *Protoperidinium* sp., *Polykrikos kofoidii*, *P. schwartzii*, *Selenopemphix nephroides*, *S. quanta*, *S. nudum*, *Impagidinium* spp., *Lingulodinium machaerophorum*, *Nematosphaeropsis*

*labyrinthus*, *Nematosphaeropsis* sp., *Operculodinium centrocarpum*, *Operculodinium* sp., *Spiniferites belerius*, *S. delicatus*, *S. elongatus*, *S. mirabilis*, *S. membranaceous* y *S. ramosus*. El porcentaje promedio de quistes no identificados fue de 0.11% para el Holoceno y 0.45% para el MIS 5e.

Tabla 1. Citación taxonómica de los quistes de dinoflagelados utilizados en este estudio.

| Especie (nombre palinológico)         | Afinidad biológica                               |
|---------------------------------------|--------------------------------------------------|
| <b>Autótrofos</b>                     |                                                  |
| <i>Ataxiodinium choane</i>            | <i>Gonyaulax</i> spp.                            |
| <i>Ataxiodinium</i> sp.               | <i>Gonyaulax</i> spp.                            |
| <i>Impagidinium</i> sp1.              | Incierto                                         |
| <i>Impagidinium</i> sp2.              | Incierto                                         |
| <i>Impagidinium</i> sp3.              | Incierto                                         |
| <i>Impagidinium</i> sp4.              | Incierto                                         |
| <i>Impagidinium patulum</i>           | Incierto                                         |
| <i>Impagidinium paradoxum</i>         | Incierto                                         |
| <i>Impagidinium sphaericum</i>        | Incierto                                         |
| <i>Impagidinium velorum</i>           | Incierto                                         |
| <i>Lingulodinium machaerophorum</i>   | <i>Lingulaulax polyedra</i>                      |
| <i>Nematosphaeropsis labyrinthus</i>  | <i>Gonyaulax spinifera</i>                       |
| <i>Nematosphaeropsis</i> sp.          | <i>Gonyaulax</i> spp.                            |
| <i>Operculodinium centrocarpum</i>    | <i>Protoceratium reticulatum</i>                 |
| <i>Operculodinium israelianum</i>     | Posiblemente <i>Protoceratium</i>                |
| <i>Operculodinium longispiniperum</i> | Incierto                                         |
| <i>Operculodinium</i> sp.             | Incierto                                         |
| <i>Pentapahrsodinium dalei</i>        | <i>Pentapahrsodinium dalei</i>                   |
| <i>Polysphaeridinium</i> sp1.         | Incierto                                         |
| <i>Polysphaeridium</i> sp2.           | Incierto                                         |
| <i>Pyxidinopsis</i> sp1.              | Incierto                                         |
| <i>Pyxidinopsis</i> sp2.              | Incierto                                         |
| <i>Pyxidinopsis</i> sp3.              | Incierto                                         |
| <i>Spiniferites belerius</i>          | Incierto                                         |
| <i>Spiniferites bentori</i>           | <i>Gonyaulax nezaniae</i>                        |
| <i>Spiniferites delicatus</i>         | Probablemente un quiste de <i>Gonyaulax</i> spp. |
| <i>Spiniferites elongatus</i>         | Probablemente un quiste de <i>Gonyaulax</i> spp. |

|                                                                |                                                          |
|----------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|
| <i>Spiniferites mirabilis</i>                                  | Probablemente un quiste de <i>Gonyaulax</i> spp.         |
| <i>Spiniferites membranaceous</i>                              | <i>Gonyaulax membranacea</i>                             |
| <i>Spiniferites pachydermus</i>                                | <i>Gonyaulax ellegaardiae</i>                            |
| <i>Spiniferites pacificus</i>                                  | <i>Gonyaulax spinifera</i>                               |
| <i>Spiniferites ramosus</i>                                    | Probablemente un quiste de <i>Gonyaulax</i> spp.         |
| <i>Spiniferites</i> sp.                                        | Probablemente un quiste de <i>Gonyaulax</i> spp.         |
| <i>Spiniferites</i> sp1.                                       | Probablemente un quiste de <i>Gonyaulax</i> spp.         |
| <i>Spiniferites</i> sp2.                                       | Probablemente un quiste de <i>Gonyaulax</i> spp.         |
| <b>Heterótrofos</b>                                            |                                                          |
| <i>Brigantedinium</i> spp.                                     | Numerosas especies heterótrofas                          |
| <i>Echinidium aculeatum</i>                                    | Incierto                                                 |
| <i>Echinidinium delicatum</i>                                  | Incierto                                                 |
| <i>Echinidinium granulatum</i>                                 | Incierto                                                 |
| <i>Echinidinium sleipnerensis</i>                              | Incierto                                                 |
| <i>Echinidinium transparantum</i>                              | Incierto                                                 |
| <i>Echinidinium</i> sp1.                                       | Incierto                                                 |
| <i>Echinidinium</i> sp2 (cf. <i>Islandinium brevispinum</i> ?) | Incierto                                                 |
| <i>Echinidinium</i> sp3.                                       | Incierto                                                 |
| <i>Echinidinium</i> sp4.                                       | Incierto                                                 |
| <i>Echinidinium</i> sp5.                                       | Incierto                                                 |
| <i>Echinidinium</i> sp6. (cf. <i>Islandinium minutum</i> ?)    | Incierto                                                 |
| <i>Echinidinium</i> sp7 (cf. <i>Transparantum</i> )            | Incierto                                                 |
| <i>Echinidinium</i> spA? (Radi et al., 2013)                   | Incierto                                                 |
| <i>Lejeunecysta</i> sp1.                                       | Incierto                                                 |
| <i>Lejeunecysta</i> sp2.                                       | Probablemente un quiste de <i>Protoperidinium</i>        |
| <i>Polykrikos kofoidii</i>                                     | <i>Polykrikos kofoidii</i>                               |
| <i>Polykrikos schwartzii</i>                                   | <i>Polykrikos schwartzii</i>                             |
| <i>Polykrikos</i> sp1.                                         | Probablemente un quiste de <i>Polykrikos</i>             |
| <i>Polykrikos</i> sp2.                                         | Probablemente un quiste de <i>Polykrikos</i>             |
| <i>Protoperidinium americanum</i>                              | <i>Protoperidinium americanum</i>                        |
| <i>Protoperidinium</i> cf. <i>conicoides</i>                   | <i>Protoperidinium conicoides</i>                        |
| <i>Protoperidinium nudum</i>                                   | <i>Protoperidinium nudum</i>                             |
| <i>Protoperidinium</i> sp.                                     | Probablemente un quiste de <i>Protoperidinium</i>        |
| <i>Quinquecuspis concreta</i>                                  | Probablemente un quiste de <i>Protoperidinium leonis</i> |

|                                    |                                                      |
|------------------------------------|------------------------------------------------------|
| <i>Selenopemphix brevispinosum</i> | Incierto                                             |
| <i>Selenopemphix nephroides</i>    | <i>Protoperidinium subinerme</i>                     |
| <i>Selenopemphix quanta</i>        | <i>Protoperidinium conicum</i>                       |
| <i>Selenopemphix undulata</i>      | Incierto                                             |
| <i>Selenopemphix</i> sp.           | Incierto                                             |
| <i>Stelladinium stellatum</i>      | Probablemente un quiste de<br><i>Protoperidinium</i> |
| <i>Stelladinium</i> sp.            | Probablemente un quiste de<br><i>Protoperidinium</i> |
| <i>Trinovantedinium applanatum</i> | <i>Protoperidinium compressum</i>                    |
| <i>Trinovantedinium</i> spp.       | Probablemente un quiste de<br><i>Protoperidinium</i> |
| <i>Votadinium calvum</i>           | <i>Protoperidinium oblongum</i>                      |
| <i>Votadinium</i> sp.              | Probablemente un quiste de<br><i>Protoperidinium</i> |

\*La relación teca-quiste fueron sacadas de Ellegaard et al. (2003), Gu et al. (2021), Mertens et al. (2015), Zonneveld & Pospelova (2015).

El Índice de Shannon-Wiener fue mayor a 2 tanto en el Holoceno como en el MIS 5e (Figura 11). Los valores más altos (~3) se observaron en el Holoceno temprano (3.2 a 0.5 ka) y tardío (10.29 a 7.91 ka), mientras que los valores más bajos se observaron entre 3.6 a 7.9 ka (holoceno medio). Se observó un incremento en la diversidad de especies durante el Holoceno desde 3.5 ka hasta años recientes. En el MIS 5e los valores de diversidad disminuyeron desde el inicio de este periodo hacia los últimos años de este. Se observó una oscilación entre descensos y aumentos de diversidad entre 128.8 y 122.9 ka A partir de 119.2 ka los valores de diversidad se incrementaron hasta el 115.9 ka (Figura 12).

El porcentaje de quistes de dinoflagelados autótrofos fue de 16% para el MIS 5e y 11.7% para el Holoceno (Figura 11). Las especies más abundantes en el MIS 5e fueron *Lingulodinium machaerophorum* (1.4%), *Spiniferites belerius* (3%), *Spiniferites delicatus* (2.2%) y *Spiniferites ramosus* (1.5%), abundancias relativas

promedio que varían entre 1.4 a 3%. En el Holoceno la especie más abundante fue *Operculodinium centrocarpum* con 7% (Figura 9).

En general la razón de H:A fue mayor durante el Holoceno (16.17) que durante el MIS5e (10.49). Durante el MIS 5e, se registró un máximo en el año 119.2 para luego disminuir hacia la superficie del testigo. Mientras tanto en el Holoceno, los valores tendieron a incrementarse desde la base del testigo (10.29 ka) hasta un valor máximo de 75 a 7.58 ka, posteriormente los valores disminuyeron hacia la superficie del testigo (Figura 11).

Durante el MIS 5e, las abundancias de *Brigantedinium* spp. a lo largo del testigo se mantuvieron casi constantes y en el caso de *Echinidinium* spp. se observó un valor máximo a los 121.5 ka. Mientras tanto *S. nephroides* registró un aumento en abundancia desde la base del testigo hasta la superficie. En cuanto a *S. quanta* las menores abundancias se observaron en la base y en la sección superficial del testigo, los mayores valores se observaron desde los 120 a 128 ka. Las abundancias de *P. americanum* tendieron a incrementarse a partir de 120 a 116 ka (Figura 10). En el caso de los quistes de dinoflagelados autótrofos como *Lingulodinium machaerophorum*, sus abundancias se incrementaron desde 128.2 ka para luego disminuir progresivamente hasta 126 ka, además se observaron picos de abundancia en los años 120.8 y 122.9. En cuanto al género *Spiniferites*, las especies *S. belerius*, *S. delicatus*, *S. mirabilis*, *S. membranaceous* *S. ramosus* presentaron un patrón similar de bajas abundancias en la mayor parte del testigo con los mayores valores en la base. *S. delicatus* fue la especie que mantuvo mayores abundancias por más tiempo desde 125.6 hasta 128.2 ka (Figura 10). *S. mirabilis* tuvo un pico de

abundancia en el año 124 ka disminuyendo progresivamente hacia el tope del testigo.

Durante el Holoceno, se observan patrones temporales en la especie *Brigantedinium* spp. aproximadamente en los años 2 a 4 ka hay un aumento significativo que disminuye para luego volver a subir entre los 8 a 9ka. Casi la misma variabilidad temporal se observó a lo largo del testigo con dos aumentos significativos para *Echinidinium* spp. y *Protoperidinium americanum* en el mismo rango de años. En cuanto a *S. nephroides* y *S. quanta* tuvieron valores mucho más bajos que en el MIS 5e, sin patrones temporales (Figura 10).

### **6.3. Análisis de componentes principales (PCA)**

Se observaron asociaciones de especies en dos grandes grupos: Holoceno y MIS 5e (Figura 13 y 14). En el primer componente principal (PC1), el cual explicó el 65.93% de la varianza, *Echinidinium* spp. tuvo mayor peso en la parte positiva de la distribución de los casos en este componente. Por el contrario, *Selenopemphix nephroides*. tuvo el mayor peso de la distribución en la parte negativa del componente presentado una débil asociación con *Brigantedinium* spp. En cuanto al segundo componente principal, el cual explicó el 12.51% de la varianza (PC2), *Brigantedinium* spp. tuvo el mayor peso de la distribución en la parte positiva del componente y forma opuesta *Selenopemphix nephroides* tuvo el mayor peso en la parte negativa de la distribución de los casos. Finalmente, en el tercer componente principal (PC3) y con el 10.01% de los datos explicados, *Operculodinium centrocarpum* tuvo el mayor peso de la distribución de los datos en este componente. Nuevamente, *Selenopemphix nephroides*, fue la especie con mayor peso en la parte negativa de la distribución seguido de *Echinidinium* spp.

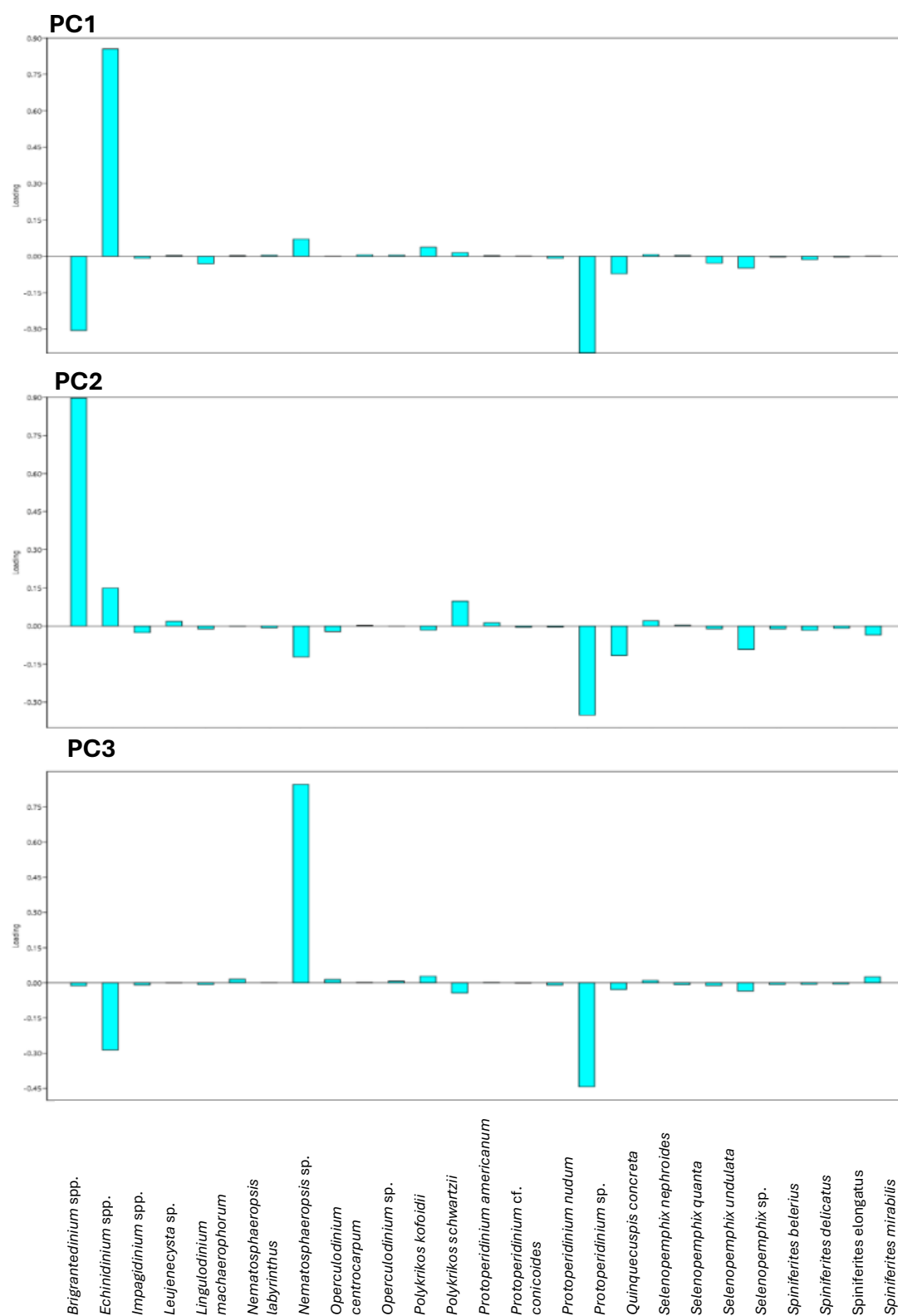


Figura 13. Correlaciones de los 3 primeros componentes principales de las 26 variables seleccionadas durante el MIS 5e y Holoceno. El PC1, PC2 y PC3 explican el 88.52% de la varianza del set de datos.

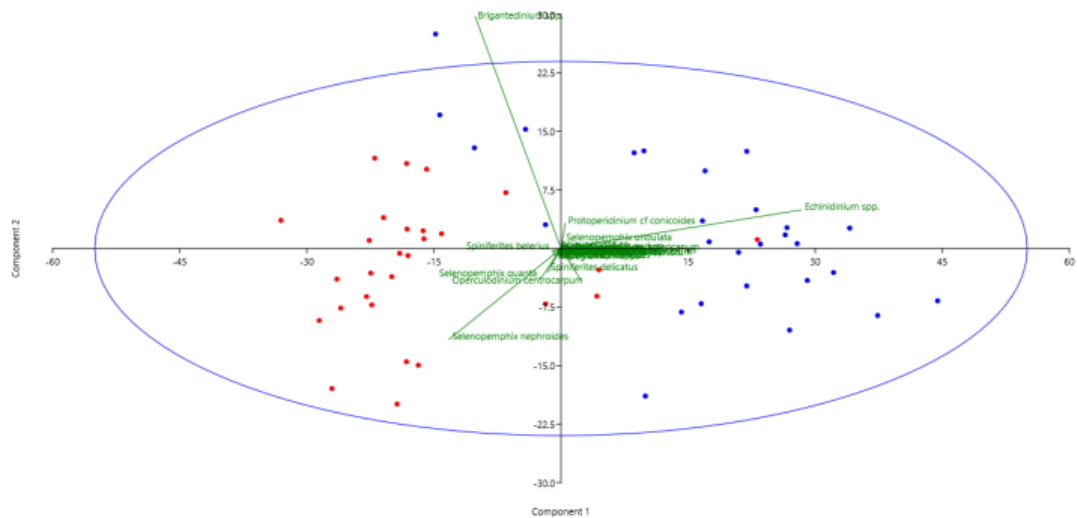


Figura 14. Biplot con los 2 primeros componentes principales de las 26 variables seleccionadas durante el MIS 5e y Holoceno.

#### 6.4. Correlación de Spearman

Se realizó Correlación de Spearman entre las principales especies presentes en el MIS 5e y el Holoceno, así también la correlación con las variables paleoambientales y ratio H:A. Se observaron correlaciones significativas entre especies (Tabla 2) el heterótrofo *Brigantedinium* spp. tuvo una correlación significativa con *Echinidinium* spp. quien a su vez tuvo fuerte una correlación con los autótrofos *Lingulodinium machaerophorum*, *Operculodinium centrocarpum* y *Spiniferites delicatus* con los heterótrofos *Selenopemphix nephroides*, *Selenopemphix quanta*. *Lingulodinium machaerophorum* estuvo correlacionado con *Spiniferites delicatus* y *Spiniferites mirabilis*. *Operculodinium centrocarpum* tuvo una fuerte correlación con *Selenopemphix quanta*. *Spiniferites delicatus* a su vez estuvo fuertemente

correlacionado con *S. nephroides* y *S. quanta*. Mientras tanto *S. mirabilis* tuvo una fuerte correlación con *Lingulodinium machaerophorum* y *Selenopemphix quanta*.

En cuanto a la relación con las variables paleoambientales, *Echinidinium* spp. y la cual presentó una fuerte correlación con TSM,  $\delta^{15}\text{N}$  y ratio H:A. De la misma forma *Lingulodinium machaerophorum* también estuvo fuertemente correlacionada con las mismas variables. Mientras tanto *Operculodinium centrocarpum* solamente tuvo una fuerte correlación con TSM. De la misma forma el heterótrofo *Selenopemphix nephroides* presentó una fuerte correlación con la variable TSM, pero también con COT y  $\delta^{15}\text{N}$ . Cabe destacar que los autótrofos *Spiniferites delicatus* y *S. mirabilis* fueron los que tuvieron los más altos valores de correlación con TSM y  $\delta^{15}\text{N}$  (Tabla 2).

Tabla 2. Correlación de Spearman aplicado a las especies agrupadas de quistes de dinoflagelados durante el Holoceno y MIS 5e, reconstrucción cuantitativa de la Temperatura Superficial del Mar (TSM), desnitrificación de la columna de agua ( $\delta^{15}\text{N}$ ), Carbono Orgánico Total (COT), ratio de Heterótrofos-Autótrofos (H:A) del Holoceno y MIS 5e. La abundancia relativa (%) fue utilizada para estos resultados.

|                                      | Briganted | Echinidin | Impagidin | Lejeunec | Lingulodil | Nematos | Nematos | Operculod | Operculod | Polykriko | Polykriko | Protoperi | Protoperi | Protoperi | Protoperi | Quinquec | Selenope | Selenope | Selenope | Selenope | Spiniferit | Spiniferit | Spiniferit | Spiniferit | Spiniferit | Spiniferit | Spiniferit | SST  | TOC | d15N |
|--------------------------------------|-----------|-----------|-----------|----------|------------|---------|---------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|----------|----------|----------|----------|----------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------|-----|------|
| <i>Brigantedinium</i> spp.           |           |           |           |          |            |         |         |           |           |           |           |           |           |           |           |          |          |          |          |          |            |            |            |            |            |            |            |      |     |      |
| <i>Echinidinium</i> spp.             | -0.47***  |           |           |          |            |         |         |           |           |           |           |           |           |           |           |          |          |          |          |          |            |            |            |            |            |            |            |      |     |      |
| <i>Impagidinium</i> spp.             | -0.15     | -0.25     |           |          |            |         |         |           |           |           |           |           |           |           |           |          |          |          |          |          |            |            |            |            |            |            |            |      |     |      |
| <i>Lejeunecysta</i> sp.              | 0.18      | 0.08      | -0.08     |          |            |         |         |           |           |           |           |           |           |           |           |          |          |          |          |          |            |            |            |            |            |            |            |      |     |      |
| <i>Lingulodinium machaerophorum</i>  | 0.16      | -0.56***  | 0.51***   | -0.09    |            |         |         |           |           |           |           |           |           |           |           |          |          |          |          |          |            |            |            |            |            |            |            |      |     |      |
| <i>Nematosphaeropsis labyrinthus</i> | -0.1      | 0.09      | -0.15     | 0.01     | -0.08      |         |         |           |           |           |           |           |           |           |           |          |          |          |          |          |            |            |            |            |            |            |            |      |     |      |
| <i>Nematosphaeropsis</i> sp.         | -0.21     | 0.15      | 0.05      | -0.12    | -0.3*      | -0.08   |         |           |           |           |           |           |           |           |           |          |          |          |          |          |            |            |            |            |            |            |            |      |     |      |
| <i>Operculodinium centrocarpum</i>   | -0.16     | 0.49***   | -0.31*    | 0.04     | -0.5***    | 0.17    | 0.24    |           |           |           |           |           |           |           |           |          |          |          |          |          |            |            |            |            |            |            |            |      |     |      |
| <i>Operculodinium</i> sp.            | -0.19     | -0.14     | 0.31*     | -0.16    | 0.23       | 0       | 0.05    | -0.03     |           |           |           |           |           |           |           |          |          |          |          |          |            |            |            |            |            |            |            |      |     |      |
| <i>Polykrikos kofoidii</i>           | -0.23     | 0.48***   | -0.17     | 0.03     | -0.46***   | 0.06    | 0.29*   | 0.49***   | 0         |           |           |           |           |           |           |          |          |          |          |          |            |            |            |            |            |            |            |      |     |      |
| <i>Polykrikos schwartzii</i>         | -0.32*    | 0.43***   | -0.32*    | -0.02    | -0.46***   | 0.35**  | 0.17    | 0.48***   | -0.1      | 0.22      |           |           |           |           |           |          |          |          |          |          |            |            |            |            |            |            |            |      |     |      |
| <i>Protoperidinium americanum</i>    | -0.33*    | 0.36**    | -0.39**   | 0.02     | -0.43**    | 0.23    | 0.14    | 0.35**    | -0.1      | 0.24      | 0.61***   |           |           |           |           |          |          |          |          |          |            |            |            |            |            |            |            |      |     |      |
| <i>Protoperidinium cf conicoides</i> | 0         | 0.1       | -0.33*    | 0.2      | -0.36**    | -0.03   | 0.04    | -0.07     | -0.18     | 0.32*     | 0.13      | 0.24      |           |           |           |          |          |          |          |          |            |            |            |            |            |            |            |      |     |      |
| <i>Protoperidinium nudum</i>         | 0.18      | 0.12      | -0.07     | 0        | 0.12       | 0.33*   | -0.21   | 0.09      | -0.39**   | 0.13      | 0.21      | 0.06      | 0.11      |           |           |          |          |          |          |          |            |            |            |            |            |            |            |      |     |      |
| <i>Protoperidinium</i> sp.           | -0.26     | -0.07     | 0.31*     | -0.08    | 0.1        | -0.26   | 0.2     | -0.03     | 0.5***    | 0.21      | -0.25     | -0.25     | -0.11     | -0.46***  |           |          |          |          |          |          |            |            |            |            |            |            |            |      |     |      |
| <i>Quinquecupis concreta</i>         | 0.14      | -0.27*    | 0.03      | -0.05    | 0.13       | 0.03    | -0.07   | -0.25     | 0.05      | -0.26     | -0.11     | -0.11     | 0.05      | -0.1      | -0.03     |          |          |          |          |          |            |            |            |            |            |            |            |      |     |      |
| <i>Selenopemphix nephroides</i>      | 0.3*      | -0.78***  | 0.27*     | -0.08    | 0.53***    | -0.26   | -0.24   | -0.67***  | -0.03     | -0.52***  | -0.59***  | -0.48***  | -0.07     | -0.1      | 0         | 0.28*    |          |          |          |          |            |            |            |            |            |            |            |      |     |      |
| <i>Selenopemphix quanta</i>          | 0.18      | -0.65***  | 0.35**    | -0.08    | 0.56***    | -0.32*  | -0.18   | -0.51***  | 0.1       | -0.37**   | -0.4**    | -0.45***  | -0.18     | -0.14     | 0.18      | 0.21     | 0.61***  |          |          |          |            |            |            |            |            |            |            |      |     |      |
| <i>Selenopemphix undulata</i>        | 0.13      | 0.33*     | -0.53***  | 0.32*    | -0.41**    | 0.29*   | 0.1     | 0.45***   | -0.25     | 0.27*     | 0.51***   | 0.43***   | 0.11      | 0.21      | -0.31*    | -0.19    | -0.59*** | -0.33*   |          |          |            |            |            |            |            |            |            |      |     |      |
| <i>Selenopemphix</i> sp.             | -0.1      | 0.45***   | -0.15     | 0.01     | -0.32*     | -0.01   | 0.23    | 0.15      | -0.03     | 0.21      | 0.2       | 0.09      | -0.04     | -0.08     | 0.03      | 0.04     | -0.34*   | -0.34**  | 0.33*    |          |            |            |            |            |            |            |            |      |     |      |
| <i>Spiniferites belerius</i>         | 0.17      | -0.29*    | 0.25      | 0.15     | 0.27*      | -0.07   | -0.16   | -0.3*     | -0.27     | -0.41**   | -0.25     | -0.15     | -0.12     | 0.15      | -0.28*    | 0.1      | 0.41**   | 0.2      | -0.26    | -0.21    |            |            |            |            |            |            |            |      |     |      |
| <i>Spiniferites delicatus</i>        | 0.2       | -0.67***  | 0.51***   | 0.01     | 0.77***    | -0.28*  | -0.37** | -0.63***  | 0.11      | -0.6***   | -0.56***  | -0.52***  | -0.26     | -0.03     | 0.12      | 0.15     | 0.71***  | 0.74***  | -0.53*** | -0.47*** | 0.44***    |            |            |            |            |            |            |      |     |      |
| <i>Spiniferites elongatus</i>        | -0.03     | -0.28*    | 0.36**    | -0.09    | 0.37**     | -0.11   | 0.01    | -0.35**   | 0.23      | -0.15     | -0.27*    | -0.12     | -0.15     | -0.09     | 0.1       | 0.17     | 0.36**   | 0.4**    | -0.28*   | -0.08    | 0.27*      | 0.38**     |            |            |            |            |            |      |     |      |
| <i>Spiniferites mirabilis</i>        | 0.13      | -0.58***  | 0.59***   | -0.19    | 0.74***    | -0.14   | -0.27*  | -0.57***  | 0.03      | -0.44**   | -0.49**   | -0.42**   | -0.26     | 0.07      | 0.18      | 0.05     | 0.55***  | 0.65***  | -0.54*** | -0.41**  | 0.36**     | 0.77***    | 0.34*      |            |            |            |            |      |     |      |
| <i>Spiniferites membranaceus</i>     | 0.06      | -0.36**   | 0.21      | 0.02     | 0.28*      | -0.09   | -0.13   | -0.28*    | 0.03      | -0.26     | -0.26     | -0.05     | -0.15     | -0.2      | 0.06      | -0.02    | 0.33*    | 0.29*    | -0.26    | -0.23    | 0.47***    | 0.41**     | 0.41**     | 0.46***    |            |            |            |      |     |      |
| <i>Spiniferites ramosus</i>          | -0.13     | 0.01      | -0.08     | 0.04     | 0.06       | 0.41**  | 0.03    | -0.08     | -0.09     | -0.3*     | 0.22      | 0.2       | -0.09     | 0.28*     | -0.36**   | 0.08     | -0.04    | -0.17    | 0.23     | -0.11    | 0.37**     | 0.04       | -0.1       | -0.09      | -0.11      |            |            |      |     |      |
| SST                                  | 0.29*     | -0.73***  | 0.45***   | 0        | 0.69***    | -0.18   | -0.29*  | -0.61***  | 0.16      | -0.53***  | -0.51***  | -0.47***  | -0.14     | 0.03      | 0.01      | 0.21     | 0.72***  | 0.65***  | -0.51*** | -0.53*** | 0.49***    | 0.85***    | 0.42**     | 0.68***    | 0.4**      | 0.03       |            |      |     |      |
| TOC                                  | 0.23      | -0.34*    | -0.07     | -0.09    | 0.24       | -0.04   | -0.03   | -0.5***   | -0.05     | -0.39**   | -0.39**   | -0.26     | 0.22      | -0.03     | -0.1      | 0.37**   | 0.53***  | 0.23     | -0.37**  | -0.16    | 0.14       | 0.28*      | 0.17       | 0.2        | 0.13       | -0.01      | 0.36**     |      |     |      |
| d15N                                 | 0.13      | -0.59***  | 0.56***   | -0.01    | 0.66***    | -0.18   | -0.25   | -0.5***   | 0.15      | -0.43**   | -0.27*    | -0.3*     | -0.16     | 0.16      | 0.06      | 0.19     | 0.55***  | 0.59***  | -0.38**  | -0.42**  | 0.37**     | 0.77***    | 0.32*      | 0.75***    | 0.44***    | -0.01      | 0.76***    | 0.07 |     |      |

#### 6.4.1. Correlación de Spearman aplicado a Componentes Principales

El primer componente principal (PC1) mostró correlaciones significativas con las tres variables paleoambientales evaluadas (Tabla 3). PC1 se correlacionó fuertemente con la temperatura superficial del mar (TSM;  $r = -0.73$ ,  $**p < 0.001$ ), con el contenido de carbono orgánico total (COT;  $r = -0.42$ ,  $*p > 0.01$ ) y con  $\delta^{15}\text{N}$  ( $r = -0.54$ ,  $**p < 0.001$ ), pero de manera baja con el ratio heterótrofos/autótrofos (H:A;  $r = 0.27$ ,  $p < 0.05$ ). El segundo componente principal (PC2) mostró una correlación significativa con el ratio H:A ( $r = 0.497$ ,  $p = 0.50$ ,  $p < 0.001$ ), y correlaciones negativas débiles con TSM ( $r = -0.24$ ,  $p > 0.05$ ) y  $\delta^{15}\text{N}$  ( $r = -0.26$ ,  $p < 0.05$ ) (Tabla 3). El tercer componente principal (PC3) mostró una correlación débil con TSM ( $r = -0.21$ ,  $p > 0.05$ ) y una correlación más moderada con el ratio H:A ( $r = -0.31$ ). En cambio, no presentó correlaciones significativas con COT ( $r = 0.49$ ,  $p > 0.001$ ) ni con  $\delta^{15}\text{N}$  ( $r = -0.14$ ) (Tabla 3).

Tabla 3. Correlación de Spearman aplicado a los tres primeros componentes principales de las 26 variables seleccionadas durante el MIS 5e y Holoceno con la reconstrucción cuantitativa de la Temperatura Superficial del Mar (TSM), desnitrificación de la columna de agua ( $\delta^{15}\text{N}$ ), Carbono Orgánico Total (COT), ratio de Heterótrofos-Autótrofos (H:A) del Holoceno y MIS 5e. La abundancia relativa (%) fue utilizada para estos resultados.

| Variable              | PC1      | PC2     | PC3    |
|-----------------------|----------|---------|--------|
| SST                   | -0.73*** | -0.24   | -0.21  |
| $\delta^{15}\text{N}$ | -0.54*** | -0.26   | -0.14  |
| COT                   | -0.42**  | -0.04   | -0.18  |
| H:A                   | 0.27*    | 0.50*** | -0.31* |

### 6.5. Análisis de Correspondencia (CA)

El análisis de correspondencia (CA) permitió explorar la estructura de los ensambles de quistes de dinoflagelados a partir de sus abundancias relativas. Los dos primeros ejes explicaron el 52.3 % de la inercia total, correspondiendo el 33.8 % al eje CA1 y el 18.5 % al eje CA2 (Tabla 4).

El diagrama de ordenación mostró una diferenciación parcial entre las muestras del Holoceno y del MIS 5e (Figura 16). Las muestras del Holoceno tendieron a agruparse principalmente hacia los valores negativos del eje CA1 y positivos del eje CA2, mientras que las muestras del MIS 5e presentaron una distribución más amplia, concentrándose principalmente hacia los valores positivos del eje CA1 y negativos del eje CA2, aunque con un solapamiento parcial entre ambos periodos alrededor del origen de la ordenación.

En cuanto a las especies, *Lingulodinium machaerophorum*, *Spiniferites mirabilis*, *Spiniferites delicatus* y *Spiniferites membranaceous* se ubicaron principalmente hacia los valores positivos del eje CA1. Por el contrario, *Operculodinium centrocarpum*, *Polykrikos kofoidii*, *Polykrikos schwartzii* y *Nematosphaeropsis labyrinthus* se situaron hacia los valores negativos de este eje. Otras especies, como *Brigantedinium spp.*, *Echinidinium spp.* y *Selenopemphix nephroides*, ubicándose próximas al origen de la ordenación y mostrando una menor contribución a la diferenciación observada entre las muestras en los dos primeros ejes.

Tabla 4. Eigenvalues, porcentaje de la inercia total explicada y porcentaje acumulado de los ejes obtenidos mediante el Análisis de Correspondencia (CA) aplicado a los ensambles de quistes de dinoflagelados.

| Eje | Eigenvalue | % explicado | % acumulado |
|-----|------------|-------------|-------------|
| CA1 | 0.309      | 33.8        | 33.8        |
| CA2 | 0.169      | 18.5        | 52.3        |
| CA3 | 0.080      | 8.8         | 61.2        |

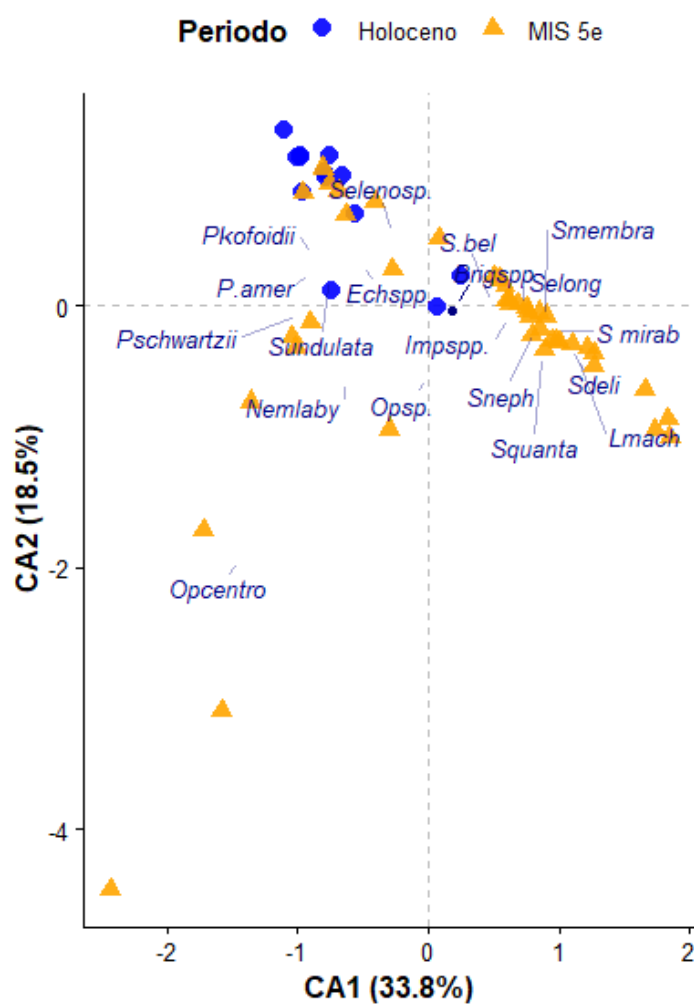


Figura 15. Diagrama de ordenación del Análisis de Correspondencia (CA) basado en las abundancias relativas de los ensambles de quistes de dinoflagelados.

### **6.6. Análisis de Correspondencia Canónica (CCA)**

El análisis de correspondencia canónica (CCA) mostró que las variables ambientales incluidas (TSM, COT y  $\delta^{15}\text{N}$ ) explicaron el 28.7 % de la variación total en la composición de los ensambles de quistes de dinoflagelados (inercia restringida = 0.261; inercia total = 0.912). El modelo global fue estadísticamente significativo (prueba de permutación,  $F = 6.83$ ,  $p = 0.001$ ) (Tabla 5).

El primer eje canónico (CCA1) explicó el 87.4 % de la variación restringida y fue el único eje significativo ( $F = 17.91$ ,  $p = 0.001$ ), mientras que los ejes CCA2 y CCA3 explicaron el 8.8 % y 3.8 %, respectivamente, sin alcanzar significancia estadística (CCA2:  $p = 0.183$ ; CCA3:  $p = 0.580$ ) (Tabla 5).

El análisis por términos indicó que la temperatura superficial del mar (TSM) fue la única variable ambiental con una contribución significativa a la ordenación de los ensambles ( $F = 17.82$ ,  $p = 0.001$ ). En contraste, el carbono orgánico total (COT) mostró una contribución marginal ( $F = 1.73$ ,  $p = 0.091$ ), mientras que  $\delta^{15}\text{N}$  no presentó un efecto significativo ( $F = 0.94$ ,  $p = 0.434$ ) (Tabla 6).

La ordenación de las muestras y especies sobre el plano formado por CCA1 y CCA2 se presenta en la Figura 16, donde las flechas representan el gradiente y la dirección de las variables ambientales.

Tabla 5. Valores de inercia total e inercia restringida, porcentaje de variación explicada por las variables ambientales, valores propios (eigenvalues) y porcentaje de variación explicado por cada eje canónico.

| Componente          | Valor                  |
|---------------------|------------------------|
| Inercia total       | 0.9119                 |
| Inercia restringida | 0.2613                 |
| Variación explicada | 28.7 %                 |
| Modelo global       | $p = 0.001$            |
| CCA1                | 87.4 % ( $p = 0.001$ ) |
| CCA2                | 8.8 % ( $p = 0.183$ )  |
| CCA3                | 3.8 % ( $p = 0.580$ )  |

Tabla 6. Resultados de las pruebas de significancia mediante permutaciones (999 permutaciones) para el modelo global, los ejes canónicos y las variables ambientales (TSM, COT y  $\delta^{15}\text{N}$ ).

| Variable              | F     | p            |
|-----------------------|-------|--------------|
| TSM                   | 17.82 | <b>0.001</b> |
| COT                   | 1.73  | 0.091        |
| $\delta^{15}\text{N}$ | 0.94  | 0.434        |



En este mismo grupo, *Selenopemphix nephroides* y *Operculodinium centrocarpum* también presentaron incrementos relativos, aunque de menor intensidad. El Cluster III incluyó especies con abundancias generalmente bajas y distribuciones más restringidas entre las muestras, mientras que el Cluster IV estuvo conformado por taxones de baja frecuencia y presencia esporádica a lo largo del registro.

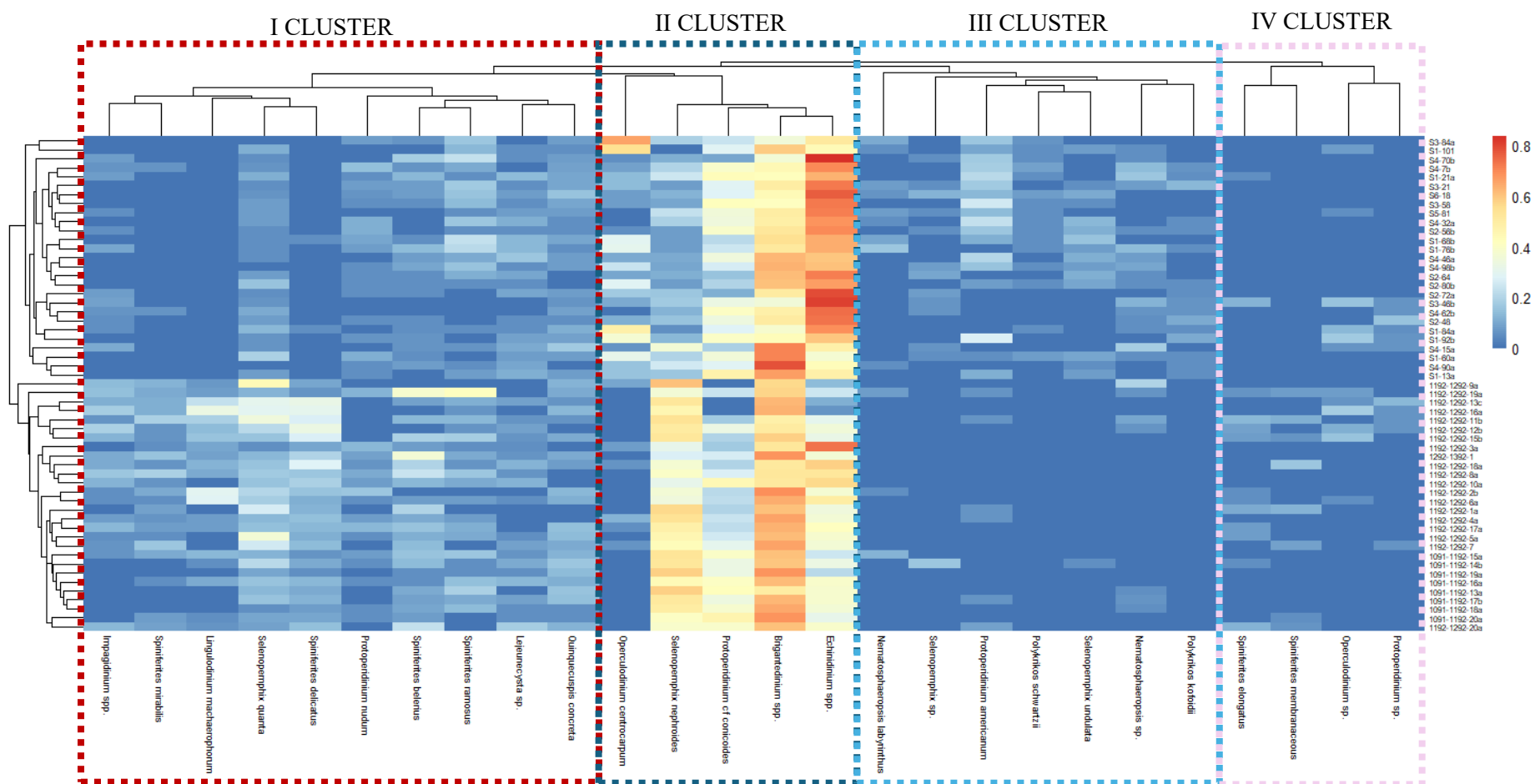


Figura 17. Análisis de clusters (heatmap) para los periodos MIS 5e y Holoceno.

## VII. DISCUSIÓN

### 7.1. Quistes de dinoflagelados en el MIS 5e

Los ensambles de quistes de dinoflagelados parecen haber respondido a diferencias significativas en las condiciones paleoceanográficas, como sugiere el análisis de heatmap (Figura 17). Las especies más abundantes fueron *Brigantedinium* spp. y *Selenopemphix nephroides* (Lewis et al., 1990; Zonneveld et al., 2013) lo cual indica que en este periodo cálido el afloramiento estuvo activo y en condiciones para las floraciones de especies heterótrofas. Mientras tanto, la presencia de las especies autótrofas como *Lingulodinium machaerophorum* y *Spiniferites delicatus* en este periodo indican relajamiento de las condiciones de afloramiento e incremento de la TSM y estratificación (Over J., 2019; Bringué et al., 2013). Por último, se observó presencia de especies propias de aguas cálidas, pero vinculadas también a condiciones de afloramiento y estas fueron *Protoperidinium americanum* y *Quinquecuspis concreta* (Zonneveld et al., 2013).

La abundancia de quistes de dinoflagelados en general se asocia a incremento de variables paleoambientales durante MIS 5e. El incremento de quistes en el año 119.2 ka coincide con niveles altos en TSM,  $\delta^{15}\text{N}$  y COT (%) (Figura 9). *Brigantedinium* spp. se mantuvo constante en valores durante todo el testigo al igual que la TSM. *Selenopemphix nephroides* se comportó de forma muy variable a lo largo del testigo y sus valores van aumentando hasta los últimos años del MIS 5e ligado al comportamiento del COT (%). *Lingulodinium machaerophorum* tuvo picos de abundancia durante 128.2, 122.9 y 120.8 ka en donde las TSM alcanzaron 26.3, 25.5 y 25.9 °C, valores máximos de TSM alcanzados en este periodo. En

cuanto a *Spiniferites delicatus* su abundancia alcanzó el máximo durante la primera parte del periodo en donde las TSM estuvieron en un rango de 25.8 a 26.3 °C.

La coexistencia de especies indicadoras de aguas frías, como *Brigantedinium* spp. y de aguas cálidas en zonas tropicales como *Selenopemphix nephroides*, y *L. machaerophorum*, *Spiniferites delicatus* y *S. mirabilis* sugiere que el último interglacial estuvo caracterizado por una alta variabilidad ambiental en la zona costera peruana. Esto podría explicarse por una compleja interacción entre el afloramiento costero y la presencia de aguas cálidas superficiales. Coexistencia que indica que el sistema de afloramiento fue capaz de mantener productividades altas, incluso cuando masas de agua cálida incursionaban la plataforma. Reconstrucciones de TSM a partir de restos de otros organismos (e.g. foraminíferos planctónicos) pueden ayudar a resolver la compleja interacción entre el afloramiento costero y la presencia de aguas cálidas. Las alkenonas registran las temperaturas durante la primavera y verano, mas no durante el invierno. Es probable que durante el invierno haya habido presencia de upwelling, generando una mayor productividad reflejada en la abundancia de dinoflagelados heterótrofos como *Brigantedinium* spp.

La presencia constante de *Brigantedinium* spp. junto con *Selenopemphix nephroides* a lo largo del testigo sugiere que el afloramiento peruano permaneció activo durante el último interglacial probablemente durante los meses de invierno, pero probablemente con una intensidad reducida en comparación con el Holoceno. Eso concuerda con Contreras et al. (2010) en donde se observó que incluso bajo condiciones cálidas, la surgencia frente a Perú no colapsó completamente, sino que experimentó una modulación menor en su fuerza y estacionalidad, lo mismo que es

respaldado con la presencia de diatomeas propias de surgencia encontradas en Salvattecí et al. (2022). Tanto *Brigantedinium* spp. y *S. nephroides* están comúnmente asociadas a condiciones eutróficas y subóxicas que reflejan condiciones de afloramiento. Aunque, *S. nephroides* ha sido descrita como un indicador de aguas frías en latitudes altas (Pospelova et al., 2008), en sistemas de afloramiento tropicales y subtropicales ha sido asociada con aguas cálidas y estratificadas (Zonneveld et al., 2013). Su alta abundancia durante este periodo favorece la persistencia de condiciones de condiciones muy cálidas junto a eventos débiles de afloramiento. Mientras tanto, la aparición esporádica, pero significativa de *L. machaerophorum*, proporciona evidencia clara de incursiones de masas de agua más cálidas y estratificadas. Este último, cuya forma vegetativa es *Lingulaulax polyedra*, mostró una correlación positiva con los picos de TSM ( $\sim 26^{\circ}\text{C}$ ), de forma particular en los años 128.2, 122.9 y 120.8 ka (Figura 10). Otra mención destacada es la aparición del autótrofo *Spiniferites mirabilis*, especie propia de aguas cálidas (Marret & Zonneveld, 2003) durante este periodo con un pico en el año 125.6 ka (Figura 10). Tanto *Lingulodinium machaerophorum*, *S. nephroides* y *S. mirabilis* pudieron haber aflorado durante el verano, mientras que *Brigantedinium* spp. durante el invierno.

Existió una variación secular dentro del MIS 5, con episodios de aumento en la abundancia de especies asociadas a masas de agua cálida. *Selenopemphix nephroides* muestra picos de abundancia durante todo el MIS 5e al igual que *Spiniferites mirabilis*. Mientras tanto, los aumentos de *L. machaerophorum* mencionados anteriormente coinciden no solo con aumentos de TSM, sino también con incrementos en valores de  $\delta^{15}\text{N}$  (hasta  $\sim 9\%$ ) y COT ( $\sim 7\%$ ), lo que sugiere que

estos eventos cálidos estuvieron asociados a una mayor productividad superficial y con procesos de desnitrificación en la columna de agua (Figura 12). Esta asociación podría explicarse por un debilitamiento temporal pero significativo del afloramiento, el cual favoreció la incursión de *L. machaerophorum*, así como también la remineralización de materia orgánica en condiciones subóxicas. Un análogo moderno de este suceso puede encontrarse en los eventos de El Niño extremos de 1997-1998, cuando las aguas costeras experimentaron un calentamiento superficial de +3-4°C y un aumento en la frecuencia de dinoflagelados mixótrofos (Ochoa & Gómez, 1987). Con la salvedad de que durante El Niño, las aguas subsuperficiales se oxigenan y la ZMO se profundiza a más de 250 metros, A pesar de que la resolución temporal del registro en MIS 5e no establece si los picos de *L. machaerophorum* representan eventos análogos a El Niño, su constancia a lo largo del testigo refuerza la hipótesis de que los quistes de dinoflagelados pueden servir como indicadores sensibles para identificar episodios de calentamiento en sistemas de afloramiento durante el pasado.

## **7.2. Quistes de dinoflagelados en el Holoceno**

Mientras tanto, en el Holoceno las especies características de ambientes de afloramiento, como *Echinidinium* spp. y *Brigantedinium* spp. (Zonneveld et al., 2013), fueron las más abundantes, lo que concuerda con un período relativamente más frío que el MIS 5e y con condiciones de surgencia más persistentes. Durante el Holoceno temprano, *Echinidinium* spp. presentó bajas abundancias, asociadas a una TSM cercana a 22 °C y valores de  $\delta^{15}\text{N}$  y COT de 8.36‰ y 4.14 %, respectivamente (Figuras 10 y 12). En contraste, durante el Holoceno medio (4.47 y 7.91 ka) y tardío (3.24 ka) esta especie alcanzó sus mayores abundancias coincidiendo con un

descenso de la TSM (19.53–21.31 °C), lo que sugiere un fortalecimiento del afloramiento costero y una mayor influencia de aguas frías ricas en nutrientes. Este escenario habría favorecido una mayor productividad fitoplanctónica y, en consecuencia, el desarrollo de dinoflagelados heterótrofos como *Echinidinium* spp., cuya ecología está estrechamente ligada a ambientes altamente productivos. Asimismo, la disminución de la temperatura superficial refuerza la interpretación de una intensificación de la surgencia durante el Holoceno tardío, consistente con el incremento de taxones indicadores de alta productividad observado en el ensamble. (Marret & Zonneveld, 2003; Zonneveld et al., 2013).

Otra especie propia de ecosistemas de afloramiento es *Brigantedinium* spp. la cual durante la etapa entre 8 y 4 ka (Holoceno temprano y medio), los valores de abundancia fueron menores, en donde Salvattecí et al. (2019) reportaron un enfriamiento y relativa baja productividad. En contraste los picos de abundancia se presentaron durante el Holoceno Tardío, coincidiendo con una disminución de la TSM en un rango de 20.06 a 21.76 °C y con valores de  $\delta^{15}\text{N}$  (5.72‰) y COT (6.25%), patrón que sugiere un escenario de enfriamiento superficial relativamente moderado el cual podría tener relación con una intensificación del afloramiento costero y por ende al aporte de nutrientes (Figura 10 y 12). Esto fortalece la asociación de *Brigantedinium* spp. con aguas frías, ricas en nutrientes y con presencia de materia orgánica (Zonneveld et al., 2013) respaldando que la condiciones del Holoceno tardío favorecieron la proliferación de esta especie en la zona costera de Perú.

En cuanto a los autótrofos, el porcentaje de quistes de dinoflagelados fue menor en comparación a los heterótrofos. La especie *Operculodinium centrocarpum* fue la

más abundante en este periodo, especialmente durante el Holoceno temprano. Esta especie es cosmopolita, oportunista, oceánica, indicadora de baja productividad, aguas templadas y condiciones de masas de agua superficiales relativamente estables a inestables (Wall et al., 1977; Pospelova, 2008; Zonneveld et al., 2013; Over & Pospelova, 2022), evidenciando una alta tolerancia ecológica.

Durante el Holoceno en la costa peruana, el patrón observado – mayores abundancias en el Holoceno temprano y un pico en el Holoceno medio, junto con una variabilidad creciente en la TSM,  $\delta^{15}\text{N}$  y COT – sugiere que *O.centrocarpum* pudo prosperar bajo escenarios de productividad y temperatura moderadas, pero que su presencia también refleja la capacidad de la especie para persistir en condiciones más inestables, posiblemente durante fases de afloramiento intermitente y mayor variabilidad ambiental, en las que otras especies más tolerantes a cambios rápidos pudieron haberla reemplazado.

Los patrones observados en los ensambles de quistes de dinoflagelados durante el Holoceno son consistentes con otros registros de productividad en el margen peruano. En este estudio, el incremento en la abundancia de taxones heterótrofos asociados a surgencia, como *Echinidinium* spp. y *Brigantedinium* spp., particularmente durante el Holoceno tardío, coincide con valores elevados de  $\delta^{15}\text{N}$  y COT, lo que indica una mayor productividad y un aporte significativo de materia orgánica. De manera concordante, los registros de diatomeas muestran que los periodos de mayor productividad están directamente vinculados a una intensificación de la surgencia y al suministro de nutrientes hacia la capa eufótica, reflejados en aumentos de sílice biogénica y cambios en los ensambles de diatomeas (Doering et al., 2016). Asimismo, estudios basados en restos de peces indican que

durante el Holoceno el sistema estuvo dominado por una comunidad típica de surgencia altamente productiva, caracterizada por la abundancia de anchoveta y condiciones favorables de ventilación relativa en comparación con estados más estratificados (Salvatteci et al., 2022). En conjunto, la coherencia entre estos proxies respalda la interpretación de que el Holoceno, especialmente en su fase tardía, estuvo marcado por una intensificación del afloramiento costero y una mayor disponibilidad de nutrientes, condiciones que favorecieron la proliferación de dinoflagelados heterótrofos en la costa peruana.

### **7.3. Comparación del MIS 5e con el Holoceno**

Contrario a lo esperado, se observó una menor abundancia total de quistes de dinoflagelados en el MIS 5e (promedio: 10556 quistes  $\text{g}^{-1}$ ) comparado con el Holoceno (promedio: 153163 quistes  $\text{g}^{-1}$ ). Esto sugiere que las condiciones cálidas no necesariamente promovieron floraciones algales más intensas, sino cambios en la composición de especies. Durante el MIS 5e dominaron especies asociadas a aguas frías y eventos de afloramientos, lo que evidencia que el sistema de surgencia estuvo activo. Sin embargo, la presencia de *Lingulodinium machaerophorum*, especie indicadora de aguas cálidas (Zonneveld et al., 2013) y asociada a FAN, sugiere la ocurrencia de intervalos más cálidos y estratificados, ausentes en el Holoceno.

Este patrón aparentemente contradictorio puede explicarse por una mayor variabilidad estacional durante el MIS 5e. Es probable que durante el verano predominaran condiciones cálidas y estratificadas, mientras que en invierno persistieran eventos de surgencia. La coexistencia de estas señales indica un sistema dinámico donde estratificación y afloramiento actuaron de forma

alternante. Esta interpretación es consistente con registros de diatomeas (Salvatteci et al., 2022), los cuales muestran la persistencia de taxones costeros y asociados a surgencias durante el MIS 5e, indicando que el afloramiento permaneció activo pese a las condiciones más cálidas (Figura 18). Asimismo, los registros de restos de peces sugieren que, aunque la productividad durante el MIS 5e fue comparable a la del Holoceno, el sistema estuvo caracterizado por una mayor estratificación y con menor oxigenación (Salvatteci et al., 2022). En conjunto esto sugiere que el MIS 5e no implicó una mayor productividad, sino una reorganización del ecosistema.

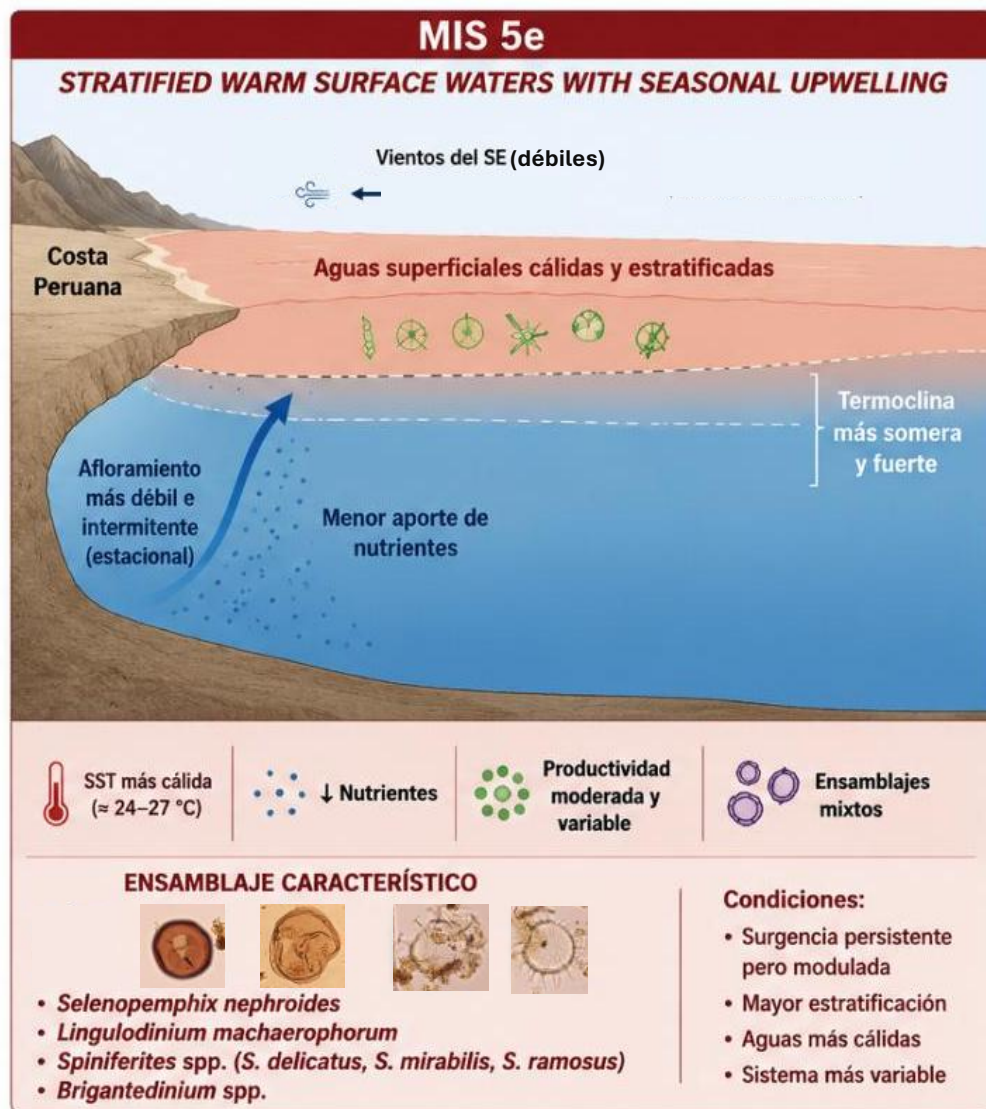


Figura 18. Modelo conceptual del MIS 5e creado por ChatGPT.

En cuanto a *Brigantedinium* spp. refuerza la persistencia del afloramiento intenso (Zonneveld et al. 2013; Zonneveld & Pospelova, 2015; Over & Pospelova, 2022). Mostró un patrón coherente con la TSM (Figura 10 y 12). Su alta abundancia respalda que, a pesar de las condiciones cálidas del MIS 5e, el afloramiento estuvo vigente. *Echinidinium* spp., también asociada a zonas de afloramiento, presentó alta abundancia durante este periodo. en el Análisis de Componentes Principales, PC1 (Figura 13) extrae gran parte de la variabilidad positiva de *Echinidinium* spp.

Por otro lado, *Selenopemphix nephroides*, indicadora de aguas cálidas (Pospelova et al, 2008) fue una de las especies más abundantes junto con otros taxones heterótrofos. Este patrón puede explicarse por un contraste estacional en la TSM. Durante el verano predominaron condiciones más cálidas y estratificadas, reflejadas en las alkenonas. En invierno, en cambio, persistieron eventos de surgencia con temperaturas más bajas. Estas condiciones no siempre quedan registradas en la señal de alkenonas debido a su carácter integrado y su sesgo hacia periodos de mayor producción. Sin embargo, sí se evidencian en la presencia de especies propias de afloramiento.

En cuanto a las especies autótrofas (gonyaulacales) como *Lingulodinium machaerophorum*, *Spiniferites delicatus* y *S. mirabilis* indican la presencia de aguas cálidas con enriquecimiento de nutrientes (Pospelova, 2006). La ausencia de *L. machaerophorum* en el Holoceno contrasta con su presencia en el MIS 5e. Esto refuerza su utilidad como indicador de condiciones cálidas. Además, apoya la evidencia de que las aguas costeras durante el Holoceno fueron más frías, más

productivas y menos estratificadas (Salvatteci et al., 2019). Estas condiciones que se alejan del nicho ecológico de esta especie (Pospelova et al., 2008).

La razón entre quistes heterótrofos y autótrofos (H:A) durante el MIS 5e (~10) indica un evidente predominio de dinoflagelados heterótrofos. Este patrón es típico de sistemas de surgencia, donde las diatomeas sustentan redes tróficas complejas (Bringué et al., 2013). Sin embargo, este valor es menor que el observado en el Holoceno (~16). Esto sugiere diferencias en la eficiencia del transporte vertical de nutrientes entre ambos periodos.

En el Holoceno, el afloramiento intenso y persistente favoreció una mayor productividad (Figura 19). Esto generó una mayor disponibilidad de alimento para los dinoflagelados. En contraste, durante el MIS 5e, las condiciones más estratificadas en verano pudieron limitar el flujo de nutrientes hacia la superficie. Esto habría reducido la productividad y producción exportada (sílice biogénico, COT) (Doering et al., 2016). Además, la correlación positiva entre *Protoperidinium americanum* (especie heterótrofa) y el COT (Tabla 2) sugiere que esta especie prosperó durante eventos de mayor exportación de materia orgánica. Estos eventos

probablemente estuvieron asociados a pulsos de surgencia dentro de condiciones cálidas de la columna de agua.

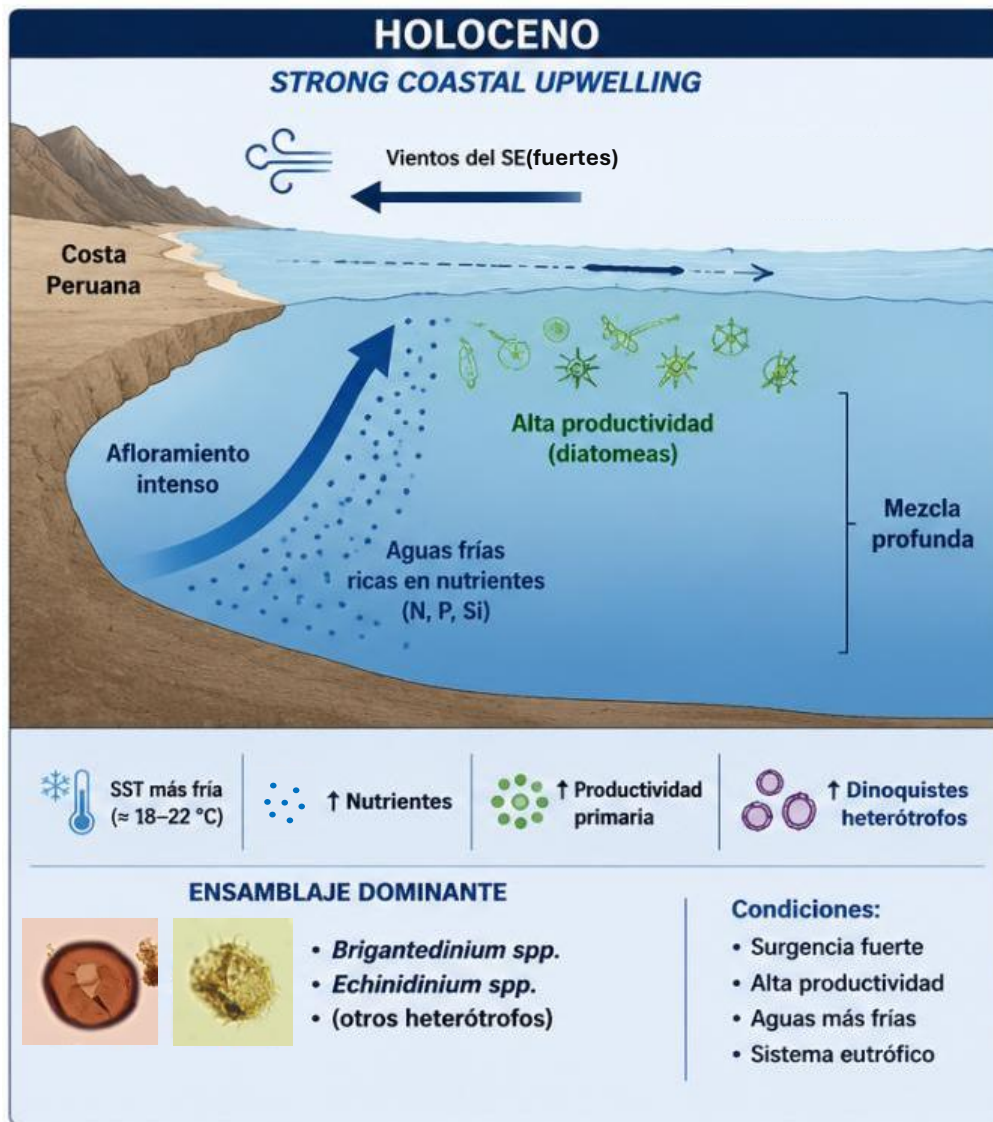


Figura 19. Modelo conceptual del Holoceno creado por ChatGPT.

En cuanto a los análisis multivariados respaldan la existencia de diferencias en la composición de los ensambles entre el MIS 5e y el Holoceno. PC1 refleja principalmente la variabilidad de forma negativa. Entre las especies con mayor carga negativa, destaca *S. nephroides*, característica de aguas cálidas (Pospelova et al., 2006; Zonneveld, 2013). Esto evidencia la contribución de temperaturas elevadas en este componente. Por otro lado, PC2 y PC3 se explican principalmente por el ratio H:A. PC2 está más asociado a la variabilidad de los autótrofos, mientras que PC3 refleja la de los heterótrofos (Figura 13).

El análisis de correspondencia (CA) mostró una diferenciación parcial entre ambos periodos, con un solapamiento alrededor del origen, pero con una tendencia de las muestras del MIS 5e a distribuirse hacia valores positivos del eje CA1, mientras que las muestras del Holoceno se concentraron principalmente hacia valores negativos de este eje (Figura 15). Esta distribución indica una reorganización gradual de la composición específica entre ambos intervalos, más que una sustitución abrupta de los ensambles.

El análisis de heatmap (Figura 17) muestra una separación clara entre ambos intervalos. Esto indica que los ensambles de quistes de dinoflagelados respondieron a diferencias reales en las condiciones paleoceanográficas. Las muestras dominadas por *Brigantedinium* spp., *Echinidinium* spp. y *Protoperidinium cf. conicoides*, indican una mayor productividad y una influencia más intensa del afloramiento. Estos taxones heterótrofos alcanzan altas abundancias en ambientes mesotróficos a eutróficos, incluidos sistemas de surgencia. Además, algunos representantes de *Echinidinium* se asocian también con condiciones hipóxicas o con alta carga de materia orgánica (Zonneveld & Pospelova, 2015). En contraste, las muestras

enriquecidas en *Lingulodinium machaerophorum*, *Selenopemphix nephroides* y algunas especies de *Spiniferites* reflejan, condiciones relativamente más cálidas, estratificadas o mayor influencia oceánica. *L. machaerophorum* se concentra en ambientes templado-cálidos y puede ser abundante cerca de celdas activas de afloramiento o desembocaduras. Por su parte, *Spiniferites* spp. suelen caracterizar ambientes plenamente marinos, con menor productividad relativa o mayor influencia oceánica. En conjunto, este patrón respalda la interpretación de que el contraste Holoceno–MIS 5e no refleja solo cambios taxonómicos puntuales, sino una reorganización comunitaria.

El agrupamiento jerárquico representado en el heatmap permitió reconocer cuatro clusters principales de especies con patrones de abundancia similares. Uno de estos grupos estuvo dominado por *Brigantedinium* spp., *Echinidinium* spp., *Selenopemphix nephroides* y *Operculodinium centrocarpum*, taxones característicos de ambientes altamente productivos influenciados por el afloramiento. En contraste, otro cluster reunió especies como *Lingulodinium machaerophorum*, *Spiniferites mirabilis* y *S. delicatus*, asociadas a condiciones relativamente más cálidas y estratificadas. La coexistencia de ambos grupos dentro del MIS 5e refuerza la hipótesis de un sistema altamente dinámico, caracterizado por la alternancia entre periodos de intensa surgencia y episodios de mayor estratificación de la columna de agua. Esta reorganización está vinculada a variaciones en la intensidad del afloramiento, la disponibilidad de nutrientes, la productividad superficial y, posiblemente, la ventilación u oxigenación de fondo, factores que influyen sobre la distribución de quistes de dinoflagelados (Pospelova et al., 2008; Zonneveld et al., 2013).

El análisis de correspondencia canónica (CCA) confirmó que la temperatura superficial del mar (TSM) fue el principal factor ambiental asociado a la estructura de los ensambles de quistes de dinoflagelados. La prueba de permutación mostró que únicamente la TSM explicó una fracción significativa de la variabilidad observada, mientras que el COT presentó una influencia menor sobre la ordenación y el  $\delta^{15}\text{N}$  no resultó significativo (Figura 16). La disposición de las especies en el espacio canónico mostró que *Lingulodinium machaerophorum*, *Spiniferites mirabilis* y *S. delicatus* se asociaron con el gradiente de temperaturas más elevadas, mientras que *Brigantedinium* spp., *Echinidinium* spp. y otros taxones heterótrofos permanecieron próximos al origen del gradiente, evidenciando una respuesta menos dependiente de la temperatura y más relacionada con la persistencia del afloramiento y la disponibilidad de alimento. Estos resultados apoyan la interpretación de que, durante el MIS 5e, la temperatura constituyó el principal factor de reorganización de la comunidad, sin implicar el colapso del sistema de surgencia.

En conjunto, el heatmap, el análisis de correspondencia (CA) y el análisis de correspondencia canónica (CCA) muestran resultados consistentes. Mientras el heatmap evidenció la existencia de grupos de especies con patrones de abundancia diferenciados, el CA mostró una reorganización parcial de los ensambles entre el Holoceno y el MIS 5e, y el CCA identificó a la temperatura superficial del mar como el principal gradiente ambiental asociado a dicha reorganización. En consecuencia, las diferencias observadas entre ambos intervalos reflejan principalmente un cambio en la composición de la comunidad y en la importancia

relativa de determinados grupos ecológicos, más que un incremento generalizado de la productividad durante el MIS 5e.

Por último, cabe señalar que la comparación entre ambos intervalos se realizó utilizando testigos obtenidos en diferentes sectores de la costa peruana (Huacho para el MIS 5e y Pisco para el Holoceno), por lo que parte de las diferencias observadas podría estar influenciada por la variabilidad espacial propia del sistema de surgencia, además de los cambios temporales asociados al clima. Pisco constituye uno de los principales núcleos de afloramiento del Sistema de la Corriente de Humboldt, caracterizado por una elevada productividad y una intensa Zona de Mínimo Oxígeno, mientras que Huacho presenta una dinámica oceanográfica diferente. Sin embargo, la concordancia entre los distintos análisis multivariados y la relación significativa entre la temperatura superficial del mar y la composición de los ensamblajes sugieren que las diferencias observadas reflejan principalmente cambios paleoambientales entre el MIS 5e y el Holoceno. No obstante, futuros estudios que comparen ambos intervalos en un mismo sitio permitirán discriminar con mayor precisión los efectos de la variabilidad espacial y temporal.

#### **7.4. Comparación con otras ecosistemas de afloramiento**

La comparación con otras regiones costeras durante el MIS 5e sugiere que, aunque la productividad experimentó cambios regionales, las condiciones de afloramiento persistieron en distintos sistemas de margen oriental, aunque moduladas en intensidad, estacionalidad y composición comunitaria. En la cuenca de Santa Bárbara (California), Over & Pospelova (2022), registraron en alta resolución quistes de dinoflagelados y encontraron un alto dominio de *Brigantedinium* spp. a

lo largo de Termination II y MIS 5e, resaltando una influencia sostenida de surgencia costera pese al calentamiento del interglacial. En el margen sudeste de Brasil, una reconstrucción paleohidrográfica estima una expansión oceánica de las zonas de afloramiento durante el MIS 5e por caracterizaciones oceánicas-atmosféricas favorables (Lessa et al., 2017). Mientras tanto, en el margen ibérico-atlántico, los quistes del MIS 5e documentaron un régimen superficial de aguas cálidas con estacionalidad equiparable a datos modernos y picos de abundancia en taxones termófilos (eg. *Lingulodinium/Spiniferites*), en donde más que desaparecer estuvieron consistente en surgencias y tuvieron un desplazamiento del nicho ecológico (Datema et al., 2019). En conjunto, estos casos enfatizan que los ecosistemas de afloramiento fueron resilientes bajo condiciones cálidas, pero con modulación de su intensidad, estacionalidad y estructura comunitaria.

La menor abundancia de quistes de dinoflagelados registrada en el MIS 5e, en comparación con el Holoceno, podría estar relacionada con factores ecológicos asociados a la disponibilidad de nutrientes en la zona fótica. El mayor calentamiento superficial característico del MIS 5e pudo intensificar la estratificación de la columna de agua, limitando el transporte vertical de nutrientes desde las profundidades y reduciendo la productividad fitoplanctónica (Beaugrand et al., 2008; Zonneveld et al., 2013). Este patrón no solo se refleja en los dinoflagelados, sino también en otros proxies independientes. Los registros de diatomeas muestran que intervalos con menor aporte de nutrientes están asociados a una reducción en la abundancia de diatomeas y en la producción de sílice biogénico, evidenciando una disminución en la productividad ligada a una menor intensidad o persistencia de la surgencia (Doering et al., 2016). La presencia de diatomeas indicadoras de

afloramiento en ambos periodos fortalece la interpretación de que el sistema de surgencia permaneció activo durante el MIS 5e, aunque con una intensidad menor que durante el Holoceno. Asimismo, la ocurrencia de diatomeas de afinidad salobre podría indicar una mayor influencia de aportes continentales, posiblemente asociados a un incremento de la escorrentía durante episodios de mayor precipitación favorecidos por las condiciones más cálidas del MIS 5e (Salvatteci et al., 2022). Mientras tanto, los registros basados en restos de peces indican cambios en la estructura del ecosistema durante el MIS 5e, con condiciones más cálidas, estratificadas y con menor oxigenación, lo que afectó la dinámica trófica y la exportación de materia orgánica (Figura 20) (Salvatteci et al., 2022).

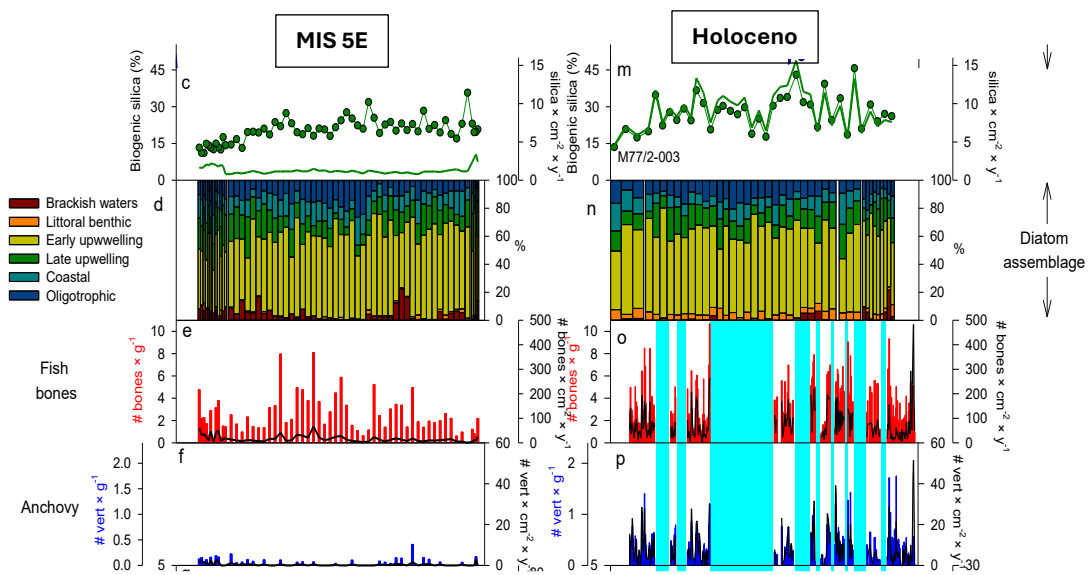


Figura 20. Variación temporal de la sílice biogénica, composición de los ensambles de diatomeas, abundancia de restos de peces y abundancia de vértebras de anchoveta durante el MIS 5e (izquierda) y el Holoceno (derecha) en la margen peruana. Las diatomeas se agrupan según su afinidad ecológica (aguas salobres, bentónicas litorales, afloramiento temprano, afloramiento tardío, costeras y oligotróficas). Fuente: Salvatteci et al. (2022).

En conjunto, estos resultados sugieren que, bajo escenarios cálidos y estratificados, los dinoflagelados productores de quistes no necesariamente son favorecidos frente a otros grupos fitoplanctónicos, como cianobacterias o nanoplancton calcáreo, los cuales prosperan mejor en condiciones oligotróficas (Smayda, 1997). Esto refuerza la interpretación de que la menor abundancia de quistes de dinoflagelados durante el MIS 5e no responde a únicamente cambios taxonómicos, sino a una reducción en la productividad y a una reorganización de la comunidad pelágica.

Desde el punto de vista oceanográfico, pese a que la evidencia sugiere que el afloramiento se mantuvo activo durante el MIS 5e, este pudo haber sido menos persistente o más estacional que en el Holoceno, disminuyendo así la producción anual de dinoflagelados en el área de estudio (Marret & Zonneveld, 2003). Cambios en la zona de surgencia o una mayor influencia de masas de agua oceánica con bajo nivel de nutrientes también podrían haber reducido el aporte de especies costeras productoras de quistes hacia la zona de sedimentación. Este tipo de variabilidad espacial y temporal en la dinámica del afloramiento ha sido documentado en otros márgenes de surgencia durante periodo cálidos interglaciares, como en el margen de Namibia (Dale et al., 1994) donde se han observado desplazamientos en la localización de las zonas de máxima productividad y cambios en la estacionalidad de surgencias asociadas a modificaciones en la circulación atmosférica y oceánica.

#### **7.5. Dinámica futura de las FAN**

La comparación de quistes de dinoflagelados asociados a FAN entre el MIS 5e y el Holoceno muestra diferencias en la composición de las comunidades más que en la abundancia total. En términos absolutos, la abundancia total de quistes fue menor durante el MIS 5e. Sin embargo, algunas especies asociadas a condiciones cálidas

y estratificadas e indirectamente a FAN presentan una mayor representación relativa en este periodo.

Durante el MIS 5e se registró la presencia de *Lingulodinium machaerophorum*, una especie ligada estrictamente a aguas cálidas, estratificadas (Zonneveld et al., 2013), la cual estuvo ausente durante el Holoceno. Esta especie no constituye un indicador directo de FAN en el registro sedimentario, pero su presencia refleja condiciones oceanográficas favorables para el desarrollo de floraciones algales, particularmente bajo escenarios de estratificación estacional (Figura 21).

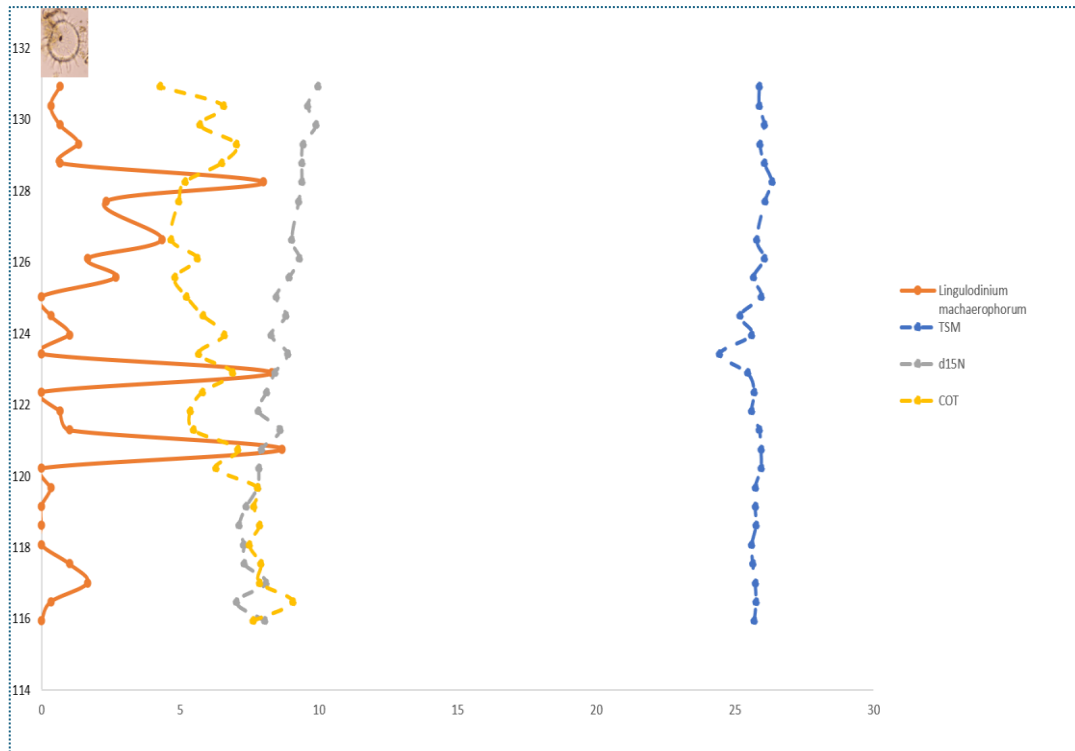


Figura 21. Variación de la abundancia relativa (%) de *Lingulodinium machaerophorum* en comparación con la temperatura superficial del mar (TSM), el carbono orgánico total (COT) y los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  a lo largo del testigo M77/2-024-5 correspondiente al MIS 5e.

En contraste, el Holoceno Temprano estuvo caracterizado por la presencia de *Operculodinium centrocarpum*, aunque en número limitado de muestras. El quiste le corresponde a la especie vegetativa *Protoceratium reticulatum*, un dinoflagelado potencialmente productor de yessotoxinas. No obstante, *O. centrocarpum* no es considerado un indicador directo de FAN, sino una especie cosmopolita, oportunista y asociada a condiciones oceánicas de productividad moderada y mayor variabilidad ambiental (Over & Pospelova; 2022; Zonneveld et al., 2013). En ese sentido, su presencia refleja condiciones más generalistas e inestables, en contraste con las condiciones más cálidas y estratificadas inferidas para el MIS 5e.

Esta interpretación es consistente con los registros de restos de peces de Salvatelli et al. (2019), quienes muestran que durante el Holoceno temprano hubo una mayor contribución relativa de especies oceánicas, incluyendo sardina, jurel, caballa y agujilla, junto con anchoveta y peces mesopelágicos. Aunque la anchoveta dominó el registro a escala del Holoceno, el aumento relativo de especies oceánicas durante el Holoceno temprano sugiere condiciones más variables o transicionales dentro del sistema de surgencia. Esto coincide con la presencia de *Operculodinium centrocarpum* en este intervalo, una especie cosmopolita y oportunista asociada a condiciones oceánicas, de productividad moderada y mayor variabilidad ambiental (García-Moreiras et al., 2021; Radi & de Vernal, 2004).

A nivel global, la presencia de *Lingulodinium machaerophorum* en regiones costeras de afloramiento y columna de agua estratificadas no es exclusiva del Pacífico, su afinidad vegetativa, *Lingulaulax polyedra*, asociada a eventos tóxicos de yessotoxinas, ha sido documentada durante periodos de relajación del afloramiento en verano y principios de otoño (García-Moreiras et al., 2021)

Asimismo, esta especie presenta altas abundancia en regiones de surgencia como el margen noroccidental africano y la península Ibérica, así como en ambientes estratificados influenciados por descargas fluviales (Zonneveld et al., 2013; Zonneveld & Pospelova, 2015). Estos patrones refuerzan su valor como indicador de condiciones potencialmente favorables para FAN más que como un proxy directo de toxicidad.

Considerando escenarios futuros de calentamiento, como los proyectados bajo el escenario RCP8.5 para la costa peruana (incrementos de TSM de +2.5-3.5°C (Echevin et al., 2020), los resultados sugieren una posible reducción en la abundancia total de quistes junto con un aumento relativo de especies asociadas a condiciones cálidas y estratificadas como *Lingulodinium machaerophorum*. Esto implica que, más que un incremento en la productividad total, podrían producirse cambios en la estructura de las comunidades planctónicas, favoreciendo condiciones propicias para el desarrollo de FAN.

Desde una perspectiva aplicada, la presencia de especies como *L. machaerophorum*, cuya fase vegetativa es conocida por producir yessotoxinas, representa un riesgo potencial para la acuicultura en zonas de alta importancia económica en Perú. En donde, las principales áreas acuícolas, como la Bahía de Sechura y la Bahía de Pisco, ya presentan recurrencia de FAN asociadas a géneros como *Akashiwo*, *Prorocentrum* y *Cochlodinium* (Orozco et al., 2017). En este contexto, el incremento de condiciones cálidas y estratificadas podría intensificar la frecuencia o extensión de estos eventos, por ello, es fundamental fortalecer los sistemas de monitoreo en estas regiones. En particular, *Lingulodinium machaerophorum* podría ser considerado un indicador temprano de cambios hacia

condiciones más estratificadas y potencialmente favorables para FAN, más que un indicador directo de toxicidad. Su seguimiento permitiría anticipar cambios en la dinámica del ecosistema y contribuir a la gestión de riesgos para la acuicultura y la salud pública.

## VIII. CONCLUSIONES

Los resultados muestran que la abundancia total de quistes de dinoflagelados fue menor durante el MIS 5e en comparación con el Holoceno, lo que sugiere una productividad reducida en el último interglacial. Sin embargo, las condiciones más cálidas favorecieron la presencia de especies asociadas a floraciones algales nocivas (FAN), como *Lingulodinium machaeorophorum*, evidenciando una respuesta diferencial de la comunidad a la temperatura y la estratificación

Durante el MIS 5e se observa una coexistencia de especies indicadoras de afloramiento invernal (*Brigantedinium* spp., *Echinidinium* spp.) y de especies propias de aguas cálidas y estratificadas en verano (*Selenopemphix nephroides*, *L. machaeorophorum*, *Spiniferites delicatus* y *S. mirabilis*), lo que sugiere un sistema de afloramiento activo pero modulado por una mayor estacionalidad y estratificación superficial.

En contraste, el Holoceno estuvo dominado por quistes de dinoflagelados asociadas a afloramiento, particularmente durante el Holoceno tardío, indicando una intensificación de la productividad bajo condiciones más frías. Sin embargo, la mayor abundancia de *Operculodinium centrocarpum* en este periodo sugiere condiciones más variables y de productividad intermedia.

Los análisis multivariados (PCA, CA y CCA) respaldan estas interpretaciones. El PCA y el CA evidenciaron una diferenciación en la composición de los ensambles de quistes de dinoflagelados entre el MIS 5e y el Holoceno, mientras que el CCA mostró que la distribución de las especies estuvo principalmente asociada a la temperatura superficial del mar (TSM),  $\delta^{15}\text{N}$  y, en menor medida, al contenido de carbono orgánico total (COT). En este contexto, los taxones heterótrofos se relacionaron con condiciones de mayor productividad y surgencia, reflejadas por valores elevados de  $\delta^{15}\text{N}$  y COT, mientras que especies como *Lingulodinium machaerophorum* y el complejo *Spiniferites* spp. se asociaron con condiciones más cálidas y estratificadas.

Asimismo, el heatmap y el análisis de conglomerados evidenciaron una separación clara entre el MIS 5e y el Holoceno, con una mayor homogeneidad en los ensambles del MIS 5e y una mayor heterogeneidad en el Holoceno. Estos resultados indican que, aunque el sistema de surgencia permaneció activo durante ambos periodos, las diferencias en la intensidad de la surgencia, la estacionalidad y la estratificación de la columna de agua favorecieron el establecimiento de ensambles de quistes de dinoflagelados con estructuras comunitarias distintas.

La comparación con otros sistemas de surgencia durante el MIS 5e muestra que, pese a una disminución general de la productividad, el afloramiento se mantuvo como un rasgo persistente, lo que sugiere una cierta resiliencia de estos sistemas bajo condiciones cálidas, aunque con cambios en intensidad, estacionalidad y composición biológica.

Finalmente, la presencia exclusiva de *Lingulodinium machaerophorum* en el MIS 5e y la mayor abundancia de especies cálidas en este periodo indican que escenarios futuros de calentamiento podrían favorecer comunidades asociadas a FAN. Este resultado destaca el valor de los registros paleoceanográficos para anticipar cambios ecológicos y posibles implicancias para los ecosistemas y las pesquerías en un océano más cálido y estratificado.

## IX. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Agnihotri, R., Kurian, S., Fernandes, M., Reshma, K., DeSouza, W., & Naqvi, S.W.A. (2008). Variability of subsurface denitrification and surface productivity in the coastal eastern Arabian Sea over the past seven centuries. *The Holocene*, 18. <https://doi.org/10.1177/0959683608091795>.

Altabet, M. A., & Francois, R. (1994). Sedimentary nitrogen isotopic ratio as a recorder for surface ocean nitrate utilization. *Global biogeochemical cycles*, 8(1), 103-116.

Anderson, D. M., & Wall, D. (1978). Potential importance of benthic cysts of *Gonyaulax tamarensis* and *G. excavata* in initiating toxic dinoflagellate blooms 1, 2, 3. *Journal of phycology*, 14(2), 224-234.

Anderson, D. M. (1980). Effects of temperature conditioning on development and germination of *Gonyaulax tamarensis* (Dinophyceae) hypnozygotes. *Journal of Phycology*, 16, 166-172. <https://doi.org/10.1007/s10295-003-0074-9>

Anderson, D. M., Taylor, C. D., & Armbrust, E. V. (1987). The effects of darkness and anaerobiosis on dinoflagellate cyst germination 1, 2. *Limnology and Oceanography*, 32(2), 340-351.

Anderson, D.M., Jacobson, D.M., Bravo, 1., Wrenn, J.H. (1988). The Unique, microreticulate cyst of the naked dinoflagellate *Gymnodinium catenatum*. *Journal of Phycology* 24, 255-262.

Anderson, D., Cemballa, A., & Hallegraeff, G. (1998). *Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms* Scientific Committee on Oceanic Research (SCOR)

Anderson, D. M., Hoagland, P., Kaoru, Y., & White, A. W. (2000). *Estimated annual economic impacts from harmful algal blooms (HABs) in the United States*. Woods Hole Oceanographic Institution Technical Report WHOI-2000-11.

Anderson, D. M., Cembella, A. D., & Hallegraeff, G. M. (2012). *Progress in understanding harmful algal blooms: Paradigm shifts and new technologies for research, monitoring, and management*. *Annual Review of Marine Science*, 4, 143–176. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120308-081121>

Ashok, K., Behera, S. K., Rao, S. A., Weng, H., & Yamagata, T. (2007). El Niño Modoki and its possible teleconnection. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 112(C11).

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>

- Bakun, A., Field, D. B., Redondo-Rodriguez, A. N. A., & Weeks, S. J. (2010). Greenhouse gas, upwelling-favorable winds, and the future of coastal ocean upwelling ecosystems. *Global Change Biology*, 16(4), 1213-1228.
- Barber, R. T., & Chavez, F. P. (1983). Biological consequences of El Niño. *Science*, 222, 1203–1210. doi:10.1126/science.222.4629.1203
- Bartoli, G.; Sarnthein, M.; Weinelt, M.; Erlenkeuser, H.; Garbe-Schönberg, D.Y.; Lea, D. (2005). Final closure of Panama and the onset of northern hemisphere glaciations. *Earth and Planetary Science Letters*, 237, 33–44. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2005.06.020>
- Barton, A. D., Pershing, A. J., Litchman, E., Record, N. R., Edwards, K. F., Finkel, Z. V., & Ward, B. A. (2013). The biogeography of marine plankton traits. *Ecology letters*, 16(4), 522-534.
- Berger, W. H., Smetacek, V. S., & Wefer, G. (1989). Ocean productivity and paleoproductivity—an overview. *Productivity of the ocean: present and past*, 44, 1-34.
- Beaugrand, G., Edwards, M., Brander, K., Luczak, C., & Ibanez, F. (2008). Causes and projections of abrupt climate-driven ecosystem shifts in the North Atlantic. *Ecology letters*, 11(11), 1157-1168.
- Bolch, C.J., Hallegraeff, G.M., (1990). Dinoflagellate cysts in recent marine sediments from Tasmania, Australia. *Botanica Marina* 33, 173-192.

- Böning, P., Brumsack, H. J., Böttcher, M. E., Schnetger, B., Kriete, C., Kallmeyer, J., & Borchers, S. L. (2004). Geochemistry of Peruvian near-surface sediments. *Geochimica et cosmochimica acta*, 68(21), 4429-4451.
- Bouchón, M., Cahuín, S., Díaz, E., Ñiquen, M., (2000). Captura y esfuerzo pesquero de la pesquería de anchoveta peruana (*Engraulis ringens*). Boletín del Instituto del Mar del Perú 19, 109–115 (in Spanish, with English abstract).
- Boyd, J. L. (2016). Global and regional assessment of Neogene climate and palaeoceanography using dinoflagellate cysts (Doctoral dissertation, University of Leeds).
- Brassell, S. C., Eglinton, G., Marlowe, I. T., Pflaumann, U., & Sarnthein, M. (1986). Molecular stratigraphy: A new tool for climatic assessment. *Nature*, 320, 129-133.
- Bravo, I., & Figueroa, R. (2014). Towards an Ecological Understanding of Dinoflagellate Cyst Functions. *Microorganisms*, 2(1), 11–32. doi:10.3390/microorganisms2010011.
- Bringué, Manuel; Pospelova, Vera; Pak, Dorothy (2013). Seasonal production of organic-walled dinoflagellate cysts in an upwelling system: A sediment trap study from the Santa Barbara Basin, California. *Marine Micropaleontology*, 100(), 34–51. doi:10.1016/j.marmicro.2013.03.007.
- Bujak, J.P. & G.L.Williams. (1981). The evolution of dinoflagellates. *Canadian Journal of Botany* 59: 2077-2087. DOI: <https://doi.org/10.1139/b81-270>.

Bütschli, O. (1885). *Protozoa*. In H. G. Bronn (Ed.), *Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs* (Vol. 1, pp. 865–1088). C. F. Winter.

Cárdenas, S. (2021). Mécanismes de coexistence de deux espèces sympatriques d'otaries, *Arctocephalus australis* et *Otaria byronia*, à Punta San Juan, au Pérou.

Carr, M.E., (2002). Estimation of potential productivity in Eastern Boundary Currents using remote sensing. *Deep-Sea Research II* 49, 59–80.

Carr, M.-E., Strub, P. T., Thomas, A. C., & Blanco, J. L. (2002). Evolution of 1996–1999 La Niña and El Niño conditions off the western coast of South America: A remote sensing perspective. *J. Geophys. Res.*, 107(C12), 3236.

Chappell, J., & Shackleton, N. (1986). Oxygen isotopes and sea level. *Nature*, 324(6093), 137-140.

Chavez, F. P., & Messié, M. (2009). A comparison of eastern boundary upwelling ecosystems. *Progress in Oceanography*, 83(1-4), 80-96.

Chavez, F. P., Messié, M., & Pennington, J. T. (2011). Marine primary production in relation to climate variability and change. *Annual Review of Marine Science*, 3, 227-260. doi:10.1146/annurev.marine.010908.163917

Cho, H.J., Matsuoka, K., (2001). Distribution of dinoflagellate cysts in Surface sediments from the Yellow Sea and East China Sea. *Marine Micropaleontology* 42, 103-123.

CLIMAP Project Members. (1984). Seasonal Reconstructions of the Earth's Surface at the Last Glacial Maximum. Geological Data Center, Columbia University.

Contreras, S., Lange, C. B., Pantoja, S., Lavik, G., Rincón-Martínez, D., & Kuypers, M. M. M. (2010). A rainy northern Atacama Desert during the last interglacial. *Geophysical Research Letters*, 37(23), n/a–n/a. doi:10.1029/2010gl045728.

Dale, B. (1983). Dinoflagellate resting cysts: benthic plankton. En G.A. Fryxell (Ed.), *Survival strategies of the algae* (pp. 69-136). Cambridge University Press.

Dale, B., & Fjellså, A. (1994). Dinoflagellate cysts as paleoproductivity indicators: state of the art, potential, and limits. *Carbon Cycling in the Glacial Ocean: Constraints on the Ocean's Role in Global Change: Quantitative Approaches in Paleoceanography*, 521-537.

Dale, B. (2001). The sedimentary record of dinoflagellate cysts: looking back into the future of phytoplankton blooms. *Scientia Marina*, 65(S2), 257-272.

Datema, M., Sangiorgi, F., De Vernal, A., Reichert, G. J., Lourens, L. J., & Sluijs, A. (2019). Millennial-scale climate variability and dinoflagellate-cyst-based seasonality changes over the last~ 150 kyrs at “Shackleton Site” U1385. *Paleoceanography and paleoclimatology*, 34(7), 1139-1156.

Davey, R. J. (1971). Palynology and palaeo-environmental studies with special reference to the continental shelf sediments of South Africa. In: FARINACCI, A. (ed.) *Proceedings of the Second Planktonic Conference*, Roma, 1970. Tecnoscienza, Rome, 1,331-347.

Davey, R. J. & Rogers, J. (1975). Palynomorph distribution in Recent offshore sediments along two traverses off South West Africa. *Marine Geology*, 18, 213-225.

- deMenocal, P. (2000). Coherent High- and Low-Latitude Climate Variability During the Holocene Warm Period. *Science*, 288(5474), 2198–2202. doi:10.1126/science.288.5474.2198
- de Vernal, A., & F. Marret. (2007). Organic-Walled Dinoflagellate Cysts: Tracers of Sea- Surface Conditions. *Developments in Marine Geology* 1: 371–408.
- Dewitte, B., Takahashi, K., Montecinos, A., & Goubanova, K. (2011). ENSO regimes: Reinterpreting the canonical and Modoki El Niño. *Geophysical Research Letters*, 38, L10704. doi:10.1029/2011GL047364
- DeMaster, D. J. (1981). The supply and accumulation of silica in the marine environment. *Geochimica et Cosmochimica acta*, 45(10), 1715-1732.
- 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.
- Echevin, V., Aumont, O., Ledesma, J., & Flores, G. (2008). The seasonal cycle of surface chlorophyll in the Peruvian upwelling system: A modelling studyProgress in Oceanography, 79, 167-176
- Echevin, V., Gévaudan, M., Espinoza-Morriberón, D., Tam, J., Aumont, O., Gutiérrez, D., & Colas, F. (2020). Physical and biogeochemical impacts of RCP8.5 scenario in the Peru upwelling system. *Biogeosciences*, 17(12), 3317–3341. <https://doi.org/10.5194/bg-17-3317-2020>

Ellegaard M., Daugbjerg N., Rochon A., Lewis J. & Harding I. (2003). Morphological and LSU rDNA sequence variation within the *Gonyaulax spinifera*-*Spiniferites* group (Dinophyceae) and proposal of *G. elongata* comb. nov. and *G. membranacea* comb. nov. *Phycologia* 42: 151–164. DOI: 10.2216/i0031-8884-42-2-151.1

Ellegaard M., Ribeiro S., Lundholm N., Andersen T.J. y Berge T. (2013). Using the sediment archive of living dinoflagellate cysts and other protist resting stages to study temporal population dynamics, The Micropalaeontological Society, Special Publications. Geological Society. Pp. 149–153.

Erdem, Z., Schönfeld, J. (2016). Pleistocene to Holocene benthic foraminiferal assemblages from the Peruvian continental margin *Palaeontologia Electronica*, 20.2.35A

Evitt, W.R., (1961). Observation on the morphology of fossil dinoflagellates. *Micropaleontology* 7(4), 385-420.

Espinoza-Morriberón, D., Echevin, V., Colas, F., Tam, J., Gutierrez, D., Graco, M., Ledesma, J., & Quispe-Ccalluari, C. (2019). Oxygen variability during ENSO in the tropical South Eastern Pacific. *Frontiers in Marine Science*, 5, 526. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00526>.

Evitt, W.R., Davidson, S.E. (1964). Dinoflagellate studies I. Dinoflagellate cysts and thecae. Stanford University Publications. Geological Sciences 10(1), 1-12.

Evitt, W.R. (1985). Sporopollenin dinoflagellate cysts: their morphology and interpretation. Am. Assoc. Stratigr. Palynol., Austin, 333 pp.

Fensome, R. A.; MacRae, R. A.; Moldowan, J. M.; Taylor, F. J. R.; Williams, G. L. (1996). The early Mesozoic radiation of dinoflagellates. *Paleobiology*, 22(3), 329–338. doi:10.1017/s0094837300016316.

Freudenthal, T., Wagner, T., Wenzhöfer, F., Zabel, M., & Wefer, G. (2001). Early diagenesis of organic matter from sediments of the eastern subtropical Atlantic: evidence from stable nitrogen and carbon isotopes. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 65(11), 1795-1808.

Fuentes, A. P., Cuellar, T. y Alonso, R. (2018). Palynological technique for the analysis of dinoflagellate cysts. *Intern Manual*. Laboratorio de Biotoxinas Marinas, Unidad Académica Mazatlán, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. 23 pp.

García-Moreiras, I., Oliveira, A., Santos, A. I., Oliveira, P. B., & Amorim, A. (2021). Environmental factors affecting spatial dinoflagellate cyst distribution in surface sediments off aveiro-figueira da foz (atlantic iberian margin). *Frontiers in Marine Science*, 8, 699483.

Genovesi-Giunti, B., Laabir, M., & Vaquer, A. (2006). THE BENTHIC RESTING CYST: A KEY FACTOR IN HARMFUL DINOFLLAGELLATE BLOOMS—A REVIEW. *Vie et Milieu/Life & Environment*, 327-337.

Gobler, C. J. (2020). Climate Change and Harmful Algal Blooms: Insights and perspective. *Harmful Algae*, 91, 101731. doi:10.1016/j.hal.2019.101731 10.1016

Gómez, F., Y. Nagahama, H. Takayama & K. Furuya. (2005). Is *Karenia* a synonym of *Asterodinium-Brachidinium*l (Gymnodiniales, Dinophyceae). *Acta Botanica Croatica* 64 (2): 263-274.

Goñi, M. S., Eynaud, F., Turon, J. L., & Shackleton, N. J. (1999). High resolution palynological record off the Iberian margin: direct land-sea correlation for the Last Interglacial complex. *Earth and Planetary Science Letters*, 171(1), 123-137.

Graham, L., J. Graham, and L. Wilcox. 2009. *Algae*. Editions Benjamin Cumming, Second edition. 616 pp.

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>

Gu, H., Huo, K., Krock, B., Bilien, G., Pospelova, V., Li, Z., ... Mertens, K. N. (2021). Cyst-theca relationships of *Spiniferites bentorii*, *S. hyperacanthus*, *S. ramosus*, *S. scabratus* and molecular phylogenetics of *Spiniferites* and *Tectatodinium* (Gonyaulacales, Dinophyceae). *Phycologia*, 60(4), 332–353.  
<https://doi.org/10.1080/00318884.2021.1930796>

Gulev, S. K., Thorne, P. W., Ahn, J., Dentener, F. J., Domingues, C. M., Gerland, S., Gong, D., Kaufman, D. S., Nnamchi, H. C., Quaas, J., Rivera, J. A., Sathyendranath, S., Smith, S. L., Trewin, B., von Schuckmann, K., & Vose, R. S. (2021). Changing state of the climate system. In V. Masson-Delmotte, P. Zhai, A. Pirani, S. L. Connors, C. Péan, S. Berger, N. Caud, Y. Chen, L. Goldfarb, M. I. Gomis, M. Huang, K. Leitzell, E. Lonnoy, J. B. R. Matthews, T. K. Maycock, T.

Waterfield, O. Yelekçi, R. Yu, & B. Zhou (Eds.), *Climate change 2021: The physical science basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (pp. 287–422). Cambridge University Press.

Gutiérrez, D., L. Quipúzcoa & E. Enríquez. (2006). Oxygen deficiency and benthic communities in the Peruvian upper continental margin. *Gayana, Supl.*, 70:29-36

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.

Hackett, J.D., Yoon, H.S., Li, S., Reyes-Prieto, A., Rümmele, S.E. and Bhattacharya, D. (2007) - Phylogenomic analysis supports the monophyly of cryptophytes and haptophytes and the association of rhizaria with chromalveolates. *Molecular Biology and Evolution*, 24 (8): 1702– 1713, PMID: 17488740.

Hallegraeff, G. M. (1993). A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycology*, 32(2), 79–99.

Hallegraeff, G. M. (2003). Harmful algal blooms: a global overview. *Manual on harmful marine microalgae*, 33, 1-22.

Hanselman, J. A., Gosling, W. D., Paduano, G. M., & Bush, M. B. (2005). Contrasting pollen histories of MIS 5e and the Holocene from Lake Titicaca (Bolivia/Peru). *Journal of Quaternary Science*, 20(7-8), 663–670. doi:10.1002/jqs.979

Hackett, J. D., Tong, M., Kulis, D. M., Fux, E., Hess, P., Bire, R., & Anderson, D. M. (2009). DSP toxin production de novo in cultures of *Dinophysis acuminata* (Dinophyceae) from North America. *Harmful Algae*, 8(6), 873-879.

Helly, J., & Levin, L. (2004). Global distribution of naturally occurring marine hypoxia on continental margins. *Deep-Sea Research Part I*, 51, 1159-1168.

Head, M.J. (1996). Modern dinoflagellate cysts and their biological affinities. *Palynology: principles and applications*, 3, pp.1197-1248.

Herbert, T. (2003). Alkenone Paleotemperature Determinations. *Treatise on Geochemistry*, 6. doi:10.1016/B0-08-043751-6/06115-6.

Hoffman, J. S., Clark, P. U., Parnell, A. C., & He, F. (2017). Regional and global sea-surface temperatures during the last interglaciation. *Science*, 355(6322), 276–279. doi:10.1126/science.aai8464.

Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). (2022). *The Ocean and Cryosphere in a Changing Climate: Special Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press.

Jeong, H. J., Y. D. Yoo, J. S. Kim, T. H. Kim, J. H. Kim, N. S. Kang, & W. Yih. (2004). Mixotrophy in the Phototrophic Harmful Alga *Cochlodinium polykrikoides* (Dinophyceae): Prey Species, the Effects of Prey Concentration, and Grazing Impact. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 51(5): 563–569.

Jeong, H. J., Y. D. Yoo, J. Y. Park, J. Y. Song, S. T. Kim, S. H. Lee, K. Y. Kim, & W. H. Yih. (2005). Feeding by phototrophic red-tide dinoflagellates: five species

newly revealed and six species previously known to be mixotrophic. *Aquatic Microbial Ecology* 40:133–150.

Jeong, H. J., Y. D. Yoo, J. S. Kim, K. A. Seong, N. S. Kang, & T. H. Kim. (2010). Growth, Feeding and Ecological Roles of the Mixotrophic and Heterotrophic Dinoflagellates in Marine Planktonic Food Webs. *Ocean Science Journal* 45(2): 65–91.

Joyce, L. B., & Pitcher, G. C. (2004). Encystment of *Zygabikodinium lenticulatum* (Dinophyceae) during a summer bloom of dinoflagellates in the southern Benguela upwelling system. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 59(1), 1-11.

Kamykowski, D., & Zentara, S. J. (1990). Hypoxia in the world ocean as recorded in the historical data set. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 37(12), 1861-1874.

Kao, H. Y., & Yu, J. Y. (2009). Contrasting eastern-Pacific and central-Pacific types of ENSO. *Journal of Climate*, 22(3), 615-632.

Karstensen, J., & Ulloa, O. (2009). Peru-Chile current system. En J. H. Steele, S. A. Thorpe, & K. K. Turekian (Eds.), *Ocean currents* (pp. páginas). London: Academic Press.

Kaufman, D., McKay, N., Routson, C., Erb, M., Dätwyler, C., Sommer, P. S., Heiri, O., & Davis, B. (2020). Holocene global mean surface temperature, a multi-method reconstruction approach. *Scientific Data*, 7, 201. <https://doi.org/10.1038/s41597-020-0530-7>.

Kemp, A. E. (1996). Laminated sediments as palaeo-indicators. Geological Society, London, Special Publications, 116(1), vii-xii.

Kessler, W. S (2006). The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. , 69(2-4), 181–217. doi:10.1016/j.pocean.2006.03.009

Kokinos, J. P., Eglinton, T. I., Goñi, M. A., Boon, J. J., Martoglio, P. A., & Anderson, D. M. (1998). Characterization of a highly resistant biomacromolecular material in the cell wall of a marine dinoflagellate resting cyst. *Organic Geochemistry*, 28(5), 265-288.

Kremp, A., & Heiskanen, A. S. (1999). Sexuality and cyst formation of the spring-bloom dinoflagellate *Scrippsiella hangoei* in the coastal northern Baltic Sea. *Marine Biology*, 134, 771-777.

Kremp, A., & Parrow, M. W. (2006). Evidence for asexual resting cysts in the life cycle of the marine peridinioid dinoflagellate, *scrippsiella hangoei*. *Journal of Phycology*, 42(2), 400-409.

Leander, B. S. (2008). Alveolates (Alveolata). In The Tree of Life Web Project. <http://tolweb.org/Alveolates/2379/2008.09.16>

Lessa, D. V., Santos, T. P., Venancio, I. M., & Albuquerque, A. L. S. (2017). Offshore expansion of the Brazilian coastal upwelling zones during Marine Isotope Stage 5. *Global and Planetary Change*, 158, 13-20.

Levin, L.A., Gutiérrez, D., Rathburn, A., Neira, C., Sellanes, J., Muñoz, P., Gallardo, V.A., Salamanca, M. (2002). Benthic processes on the Peru Margin: A

transect across the oxygen minimum zone during the 1997-98 El Niño. *Progress in Oceanography*, 53:1-27.

Levin, L.A. (2003). Oxygen minimum zone benthos: adaptation and community response to hypoxia. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 41: 1-45.

Lewis, J., Dodge, J.D., Powell, A.J., (1990). Quaternary dinoflagellate cysts from the upwelling system offshore Peru, hole 686B, ODP Leg 112. *Proc. ODP Sci. Results* 112, 323-327.

Lewis, J., Harris, A. S. D., Jones, K. J., & Edmonds, R. L. (1999). Long-term survival of marine planktonic diatoms and dinoflagellates in stored sediment samples. *Journal of plankton research*, 21(2).

Lyell, C. G. (1837). *Principles of Geology: Being an Inquiry how Far the Former Changes of the Earth's Surface are Referable to Causes Now in Operation*; In 4 Volumes (Vol. 1). Murray.

Lowe, J. J., & Walker, M. J. (2014). *Reconstructing quaternary environments*. Routledge.

Lukeš, J., Leander, B. S., & Keeling, P. J. (2009). Cascades of convergent evolution: the corresponding evolutionary histories of euglenozoans and dinoflagellates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(supplement\_1), 9963-9970.

Maldonado Cruzado, L. E. (2021). Caracterización de la comunidad de foraminíferos planctónicos y su asociación a masas de agua en el norte del mar

peruano [Tesis de maestría, Universidad Peruana Cayetano Heredia]. Repositorio Institucional UPCH.

Marret, F., & Karin A. F. Zonneveld (2003). Atlas of modern organic-walled dinoflagellate cyst distribution. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 125(1–2), 1–200. [https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(02\)00229-4](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(02)00229-4).

Mateus, M., Fernandes, J., Revilla, M., Ferrer, L., Ruiz Villarreal, M., Miller, P., Schmidt, W., Maguire, J., Silva, A. & Pinto, L. (2019). Early Warning Systems for Shellfish Safety: The Pivotal Role of Computational Science. En J. M. F. Rodrigues, P. J. S. Cardoso, J. Monteiro, R. Lam, V. V. Krzhizhanovskaya, M. H. Lees, J. J. Dongarra & P. M. A. Sloot (Eds.), *Computational Science – ICCS 2019: 19th International Conference, Faro, Portugal, June 12–14, 2019, Proceedings, Part IV* (pp. 361–375). *Lecture Notes in Computer Science (LNCS, volumen 11539)*. *Theoretical Computer Science and General Issues (LNTCS)*. Springer.

Mertens K.N., Aydin H., Uzar S., Takano Y., Yamaguchi A. & Matsuoka K. (2015). Relationship between the dinoflagellate cyst *Spiniferites pachydermus* and *Gonyaulax ellegaardiae* sp. nov. from Izmir Bay, Turkey, and molecular characterization. *Journal of Phycology* 51: 560–573. DOI: 10.1111/jpy.12304.

McQuoid, M. R., Godhe, A., & Nordberg, K. (2002). Viability of phytoplankton resting stages in the sediments of a coastal Swedish fjord. *European journal of phycology*, 37(2), 191-201.

Meng, F., Zhou, C., Yin, L., Chen, Z., & Yuan, X. (2005). The oldest known dinoflagellates: Morphological and molecular evidence from Mesoproterozoic

rocks at Yongji, Shanxi Province. Chinese Science Bulletin, 50(12), 1230–1234.  
doi:10.1007/bf03183698

Mertens K., K. Verhoeven, T. Verleye, S. Louwye, A. Amorim, S. Ribeiro, S. de Schepper, C. Gonzales, M. Kondrans, A. De Vernal, M. Henry, T. Radi, K. Dybkjaer, N. Poulsen, S. Feist, J. Chitolie, C. Heilmann, L. Londeix, J. Turon, F. Marret, J. Matthiessen, F. McCarthy, V. Prasad, V. Pospelova, J. Kyffin, J. Riding, A. Rochon, F. Sangiorgi, N. Welters, N. Sinclair, C. Thun, A. Soliman, N. Van Nieuwenhove y M. Young. (2009). Determining the absolute abundance of dinoflagellate cysts in recent marine sediments: The Lycopodium marker-grain method put to the test. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 157 pp. 238-252.

Moreno, C. E. (2001). Métodos para medir la biodiversidad. M&T–Manuales y Tesis SEA, vol. 1. *Zaragoza*, 84(922495), 2.

Mudadu AG, Lorenzoni G, Bazzoni AM, Bazzardi R, Tedde G, Arras I, Sanna G, Santucciu C, Marongiu E, Virgilio S. Yessotoxin detection in bivalve molluscs: A case study from coastal mussel farms (Sardinia, Italy). *Ital J Food Saf.* 2018 Feb 26;6(4):7015. doi: 10.4081/ijfs.2017.7015. PMID: 29564241; PMCID: PMC5850047.

Nameroff, T. J., Calvert, S. E., & Murray, J. W. (2004). Glacial-interglacial variability in the eastern tropical North Pacific oxygen minimum zone recorded by redox-sensitive trace metals. *Paleoceanography*, 19(1).

Nagasaki, K., Yamaguchi, M., & Imai, I. (2000). Algicidal Activity of a Killer Bacterium against the Harmful Red Tide Dinoflagellate *Heterocapsa*

*circularisquama* Isolated from Ago Bay, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 66(4), 666-673. doi:10.2331/suisan.66.666

Ochoa, N. y Gómez, O. (1987). Dinoflagellates as indicators of water masses during El Niño, 1982–1983. *Journal of Geophysical Research*, 92(C13), 14355–. doi:10.1029/jc092ic13p14355.

Orozco, R., Quispe, Y., Lorenzo, A. & Zamudio, M. L. (2017). Asociación de floraciones de algas nocivas y *Vibrio* spp. en áreas de pesca y acuicultura de bivalvos de moluscos en las bahías de Sechura y Pisco, Perú. *Revista peruana de biología*, 24(1), 111-116.

Over, J.S., & Pospelova, V. (2022). Last Interglacial (MIS 5e) sea surface hydrographic conditions in coastal southern California based on dinoflagellate cysts. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 591, 20 pp., 110875.

Paz, B., Riobó, P., Fernández, M. L., Fraga, S., & Franco, J. M. (2004). Production and release of yessotoxins by the dinoflagellates *Protoceratium reticulatum* and *Lingulaulax polyedrum* in culture. *Toxicon*, 44(3), 251-258.

Pedoja, K., Ortlieb, L., Dumont, J. F., Lamothe, M., Ghaleb, B., Auclair, M., & Labrousse, B. (2006). Quaternary coastal uplift along the Talara Arc (Ecuador, Northern Peru) from new marine terrace data. *Marine Geology*, 228, 73–91

Penaud, A., Hardy, W., Lambert, C., Marret, F., Masure, E., Servais, T., ... Mertens, K. N. (2018). Dinoflagellate fossils: Geological and biological applications. *Revue de Micropaléontologie*. doi:10.1016/j.revmic.2018.09.003

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.

Persson, A., Smith, B. C., Wikfors, G. H., & Alix, J. H. (2008). Dinoflagellate gamete formation and environmental cues: Observations, theory, and synthesis. *Harmful Algae*, 7(6), 798-801.

Petit, J.R., Jouzel, J., Raynaud, D., Barkov, N.I., Barnola, J-M., Basile, I., Chappellaz, J., Davis, M., Delaygue, G., Melmotte, M., Kotlyakov, V.M., Legrand, M., Lipenkov, V.Y., Lorius, C., Pepin, L., Ritz, C., Saltzman, E., Stievenard, M. (1999). Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature* 399:429–436.

Pfiester, L. A., & Anderson, D. (1987). En F. J. R. Taylor (Ed.), *Biology of Dinoflagellates* (pp. 611-648). Blackwell, Oxford.

Pierce, R. H., Henry, M. S., Blum, P. C., Lyons, J., Cheng, Y. S., Yazzie, D., & Zhou, Y. (2003). *Brevetoxin concentrations in marine aerosol: Human exposure levels during a Karenia brevis harmful algal bloom*. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 70, 161–165. <https://doi.org/10.1007/s00128-002-0170-y>

Pillans, B., & Naish, T. (2004). Defining the Quaternary. *Quaternary Science Reviews* 23: 2271–2282.

Pizarro, G., Escalera, L., González-Gil, S., Franco, J. M., & Reguera, B. (2008). Growth, behaviour and cell toxin quota of *Dinophysis acuta* during a daily cycle. *Marine Ecology Progress Series*, 353, 89-105.

Prahl, F. G., & Wakeham, S. G. (1987). Calibration of unsaturation patterns in long-chain ketone compositions for palaeotemperature assessment. *Nature*, 330(6146), 367-369.

Price, A. M., Pospelova, V., Coffin, M. R., Latimer, J. S., & Chmura, G. L. (2016). Biogeography of dinoflagellate cysts in northwest Atlantic estuaries. *Ecology and Evolution*, 6(16), 5648-5662.

Poore, R., Dowsett, H., Barron, J., Heusser, L., Ravelo, C., Mix, A., and McHahon, A. (1999). "Microfossil and Stable Isotope Data from the Last Interglacial Records of Ocean Drilling Program (ODP) Sites 1018 and 1020." U.S. Geological Survey Open File Report 99-397.

Pospelova, V., Pedersen, T. F., & de Vernal, A. (2006). Dinoflagellate cysts as indicators of climatic and oceanographic changes during the past 40 kyr in the Santa Barbara Basin, southern California. *Paleoceanography*, 21(2).

Pospelova, V., de Vernal, A., & Pedersen, T. F. (2008). Distribution of dinoflagellate cysts in surface sediments from the northeastern Pacific Ocean (43–25 N) in relation to sea-surface temperature, salinity, productivity and coastal upwelling. *Marine Micropaleontology*, 68(1-2), 21-48.

Prahl, F. G., & Wakeham, S. G. (1987). Calibration of unsaturation patterns in long-chain ketone compositions for palaeotemperature assessment. *Nature*, 330(6146), 367-369.

Radi, T., & de Vernal, A. (2004). Dinocyst distribution in surface sediments from the northeastern Pacific margin (40–60 N) in relation to hydrographic conditions,

productivity and upwelling. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 128(1-2), 169-193.

Radi, Taoufik; Bonnet, Sophie; Cormier, Marc-André; de Vernal, Anne; Durantou, Lise; Faubert, Étienne; Head, Martin J.; Henry, Maryse; Pospelova, Vera; Rochon, André; Van Nieuwenhove, Nicolas (2013). Operational taxonomy and (paleo) autecology of round, brown, spiny dinoflagellate cysts from the Quaternary of high northern latitudes. *Marine Micropaleontology*, 98(), 41–57. doi:10.1016/j.marmicro.2012.11.001

Reynolds, C. S. (2006). The ecology of phytoplankton. Cambridge University Press.

Riebesell, U. (2004). Effects of CO<sub>2</sub> Enrichment on Marine Phytoplankton. *Journal of Oceanography*, 60(4), 719–729. doi:10.1007/s10872-004-5764-z

Sachs, J., Pahnke, K., Smittenberg, R., & Zhang, Z. (2013). Biomarker Indicators of Past Climate.

Salgado, Pablo. (2011). Distribución espacio-temporal de ensambles de quistes de dinoflagelados productores de floraciones algales nocivas en sedimentos costeros del sur de Chile (región de Los Lagos) durante los últimos ~150 años. 10.13140/RG.2.1.4824.6887.

Salvatteci, R. (2008). Flujos y preservación de escamas y restos óseos de peces en la zona de mínimo de oxígeno frente a Pisco, Perú en los últimos 400 años. Universidad de Baja California.

Salvatteci, R., Field, D. B., Baumgartner, T., Ferreira, V., & Gutierrez, D. (2012). Evaluating fish scale preservation in sediment records from the oxygen minimum zone off Peru. *Paleobiology*, 38(1), 52-78.

Salvatteci, R. (2013). Multi-decadal to millennial scale variability in oxygen minimum zone intensity, export production and pelagic fish abundance from marine laminated sediments off Pisco, Peru during the last 25 000 years.

Salvatteci, R., Gutiérrez, D., Field, D., Sifeddine, A., Ortlieb, L., Bouloubassi, I., ... & Cetin, F. (2014). The response of the Peruvian Upwelling Ecosystem to centennial-scale global change during the last two millennia. *Climate of the Past*, 10(2), 715-731.

Salvatteci, R., Gutiérrez, D., Sifeddine, A., Ortlieb, L., Druffel, E., Boussafir, M., & Schneider, R. (2016). Centennial to millennial-scale changes in oxygenation and productivity in the Eastern Tropical South Pacific during the last 25,000 years. *Quaternary Science Reviews*, 131, 102-117.

Salvatteci, R., Gutierrez, D., Field, D., Sifeddine, A., Ortlieb, L., Caquineau, S., ... & Bertrand, A. (2019). Fish debris in sediments from the last 25 kyr in the Humboldt Current reveal the role of productivity and oxygen on small pelagic fishes. *Progress in Oceanography*, 176, 102114.

Salvatteci, R., Schneider, R. R., Galbraith, E., Field, D., Blanz, T., Bauersachs, T., ... & Bertrand, A. (2022). Smaller fish species in a warm and oxygen-poor Humboldt Current system. *Science*, 375(6576), 101-104.

Sánchez, G., Calienes, R., & Zuta, S. (2000). The 1997-98 El Niño and its effects on the coastal marine ecosystem off Peru. *CALCOFI Report*, 41, 62-86.

Sanseverino, I., Conduto, D., Pozzoli, L., Dobricic, S., & Lettieri, T. (2016). Algal bloom and its economic impact. European Commission, Joint Research Centre Institute for Environment and Sustainability.

Sarjeant, W. A. S., Lacalli, T., & Gaines, G. (1987). The Cysts and Skeletal Elements of Dinoflagellates: Speculations on the Ecological Causes for Their Morphology and Development. *Micropaleontology*, 33(1), 1. doi:10.2307/1485525.

Schmitter, R. (1979). Temporary cysts of *Gonyaulax excavata*: effects of temperature and light. Pages 123-126 in D. L. Taylor and H. H. Seliger, eds. *Toxic Dinoflagellate Blooms* Elsevier-North Holland, New York.

Schnepf, E., & M. Elbrächter. (1999). Dinophyte chloroplasts and phylogeny-a review. *Grana* 38: 81–97.

Scholz, F., McManus, J., Sommer, S., Hensen, C., & Noffke, A. (2014). The impact of ocean deoxygenation on iron release from continental margin sediments. *Nature Geoscience*, 7(6), 433–437. <https://doi.org/10.1038/ngeo2162>.

Sellner, K.G., Doucette, G.J., & Kirkpatrick, G.J. (2003). Harmful algal blooms: causes, impacts and detection. *Journal of Industrial Microbiology & Biotechnology*, 30, 383-406. <https://doi.org/10.1007/s10295-003-0074-9>

Silva Barroso, P. G., Bardají, T., Roquero García-Casal, E., Baena Preysler, J., Cearreta, A., Rodríguez Pascua, M. Á., ... & Goy, J. L. (2017). El periodo cuaternario: La historia geológica de la Prehistoria.

Skilbeck, G., & Fink, D. (2006). Radiocarbon dating and sedimentation rates for holocene-upper pleistocene sediments, eastern equatorial pacific and Peru

continental margin. In Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific results. Texas A&M University.

Smayda, T. J. (1997). Harmful algal blooms: their ecophysiology and general relevance to phytoplankton blooms in the sea. *Limnology and oceanography*, 42(5part2), 1137-1153.

Soutar, A. (1967). The accumulation of fish debris in certain California coastal sediments. California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports, 11, 136-139.

Stover, L. E., Brinkhuis, H., Damassa, S. P., de Verteuil, L., Helby, R. J., Monteil, E., Partridge, A. D., Powell, A. J., Riding, J. B., Smelror, M., & Williams, G. L. (1996). Mesozoic–Tertiary dinoflagellates, acritarchs and prasinophytes. In J. Jansonius & D. C. McGregor (Eds.), *Palynology: Principles and Applications* (Vol. 2, pp. 641–750). American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation.

Strub, P. & Mesias, Jorge & Montecino, Vivian & Rutllant, Jose & Salinas, Sergio. (1998). Coastal ocean circulation off western South America. Coastal segment. *The Sea*. 273-313.

Strub, P. T., & James, C. (2002). The 1997–1998 oceanic El Niño signal along the southeast and northeast Pacific boundaries—An altimetric view. *Progress in Oceanography*, 54(1-4), 439-458.

Stumpf, R. P., Tomlinson, M. C., Calkins, J. A., Kirkpatrick, B., Fisher, K., Nierenberg, K., ... & Wynne, T. T. (2009). Skill assessment for an operational algal bloom forecast system. *Journal of Marine Systems*, 76(1-2), 151-161.

Suess, E. (1980). Particulate organic carbon flux in the oceans—surface productivity and oxygen utilization. *Nature*, 288(5788), 260-263.

- Takahashi, Ken (2005). The Annual Cycle of Heat Content in the Peru Current Region\*. *Journal of Climate*, 18(23), 4937–4954. doi:10.1175/JCLI3572.1
- Takahashi, K., Mosquera, K. y 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, 1 (2), 8-9.
- Tribovillard, N., Algeo, T. J., Lyons, T., & Riboulleau, A. (2006). Trace metals as paleoredox and paleoproductivity proxies: an update. *Chemical geology*, 232(1-2), 12-32.
- Tsujino, M., Kamiyama, T., Uchida, T., Yamaguchi, M., & Itakura, S. (2002). Abundance and germination capability of resting cysts of *Alexandrium* spp.(Dinophyceae) from faecal pellets of macrobenthic organisms. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 271(1), 1-7.
- Tsujino, M., & Uchida, T. (2004). Fate of resting cysts of *Alexandrium* spp. ingested by *Perinereis nuntia* (Polychaeta) and *Theola fragilis* (Mollusca). *Journal of experimental marine biology and ecology*, 303(1), 1-10.
- Turney, C. S. M., Jones, R. T., Thomas, Z. A., Palmer, J., Hogg, A., Kershaw, A. P., Fogwill, C. J., et al. (2020). A global mean sea surface temperature dataset for the Last Interglacial. *Earth System Science Data*, 12, 3341–3356. <https://doi.org/10.5194/essd-12-3341-2020>
- Turpin, D. H., & Harrison, P. J. (1978). Fluctuations in free amino acid pools of *Gymnodinium simplex* (dinophyceae) in response to ammonia perturbation: Evidence for glutamine synthetase pathway1, 2. *Journal of Phycology*, 14(4), 461-464.

Tyson, R. V., & Pearson, T. H. (1991). Modern and ancient continental shelf anoxia: an overview. Geological Society, London, Special Publications, 58(1), 1-24.

Verlecar, X. N., & Desai, S. R. (2004). Phytoplankton identification manual.

Versteegh, G. J., & Zonneveld, K. A. (2002). Use of selective degradation to separate preservation from productivity. *Geology*, 30(7), 615-618.

Vink, A., Zonneveld, K.A.F., Willems, H., 2000. Organic walled dinoflagellate cysts in western equatorial Atlantic surface sediments: distributions and their relation to environment. *Review of Palaeobotany and Palynology* 112, 247-286.

Wall, D., Dale, B., Lohmann, G. P. & Smith, W. K. (1977). The environmental and climatic distribution of dinoflagellate cysts in modern sediments from regions in the North and South Atlantic oceans and adjacent sea. *Marine Micropaleontology*, 2, 121-200.

Wall, D. & B. Dale. 1968. Modern Dinoflagellates Cysts and Evolution of the Peridiniales. *Micropaleontology* 14(3): 265-304. DOI: 10.2307/1484690.

Wang, Z.H., Matsuoka, K., Qi, Y.Z., Chen, J.F., 2004. Dinoflagellate cysts in recent sediments from Chinese coastal waters. *Marine Ecology Pubblicazioni Della Stazione Zoologica DiNapoli* I 25, 289-311.

Wells, M. L., Trainer, V. L., Smayda, T. J., Karlson, B. S. O., Trick, C. G., Kudela, R. M., ... Cochlan, W. P. (2015). Harmful algal blooms and climate change: Learning from the past and present to forecast the future. *Harmful Algae*, 49, 68–93. doi:10.1016/j.hal.2015.07.009.

Wolf, J.H.D.(1995). El Análisis Multivariable de las Comunidades Vegetales. ECOSUR (El Colegio de la Frontera Sur). 27 pp.

Wyatt, T., & Jenkinson, I. R. (1997). Notes on Alexandrium population dynamics. *Journal of Plankton Research*, 19(5), 551-575.

Zonneveld, K. A., Versteegh, G. J., & de Lange, G. J. (1997). Preservation of organic-walled dinoflagellate cysts in different oxygen regimes: a 10,000 year natural experiment. *Marine micropaleontology*, 29(3-4), 393-405.

Zonneveld, K.A.F., Brune, A., Willems, H., (2000). Spatial distribution of calcareous dinoflagellate cysts in surface sediments of the Atlantic Ocean between 13 degrees N and 36 degrees S. *Review of Palaeobotany and Palynology* 111, 197-223.

Zonneveld, Karin A F; Marret, Fabienne; Versteegh, Gerard J M; Bogus, Kara A; Bonnet, Sophie; Bouimetarhan, Ilham; Crouch, Erica; de Vernal, Anne; Elshanawany, Rehab; Edwards, Lucy; Esper, Oliver; Forke, Sven; Grøsfjeld, Kari; Henry, Maryse; Holzwarth, Ulrike; Kieft, Jean-Francois; Kim, So-Young; Ladouceur, Stéphanie; Ledu, David; Chen, Liang; Limoges, Audrey; Londeix, Laurent; Lu, S-H; Mahmoud, Magdy S; Marino, Gianluca; Matsouka, Kazumi; Matthiessen, Jens; Mildenhall, D C; Mudie, Peta J; Neil, Helen L; Pospelova, Vera; Qi, Yuzao; Radi, Taoufik; Richerol, Thomas; Rochon, André; Sangiorgi, Francesca; Solignac, Sandrine; Turon, Jean-Louis; Verleye, Thomas; Wang, Yan; Wang, Zhaohui; Young, Marty (2013): Geographic distribution of dinoflagellate cysts in surface sediments [dataset]. PANGAEA, <https://doi.org/10.1594/PANGAEA.818280>

Zonneveld, K. A. F., & Pospelova, V. (2015). A determination key for modern dinoflagellate cysts. *Palynology*, 39(3), 387–409.

<http://www.jstor.org/stable/24741976>

Zuta, S., Rivera, T., & Bustamante, A. (1978). Hydrologic aspects of the main upwelling areas off Peru. In *Upwelling ecosystems* (pp. 235-257). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.

Zuta, S., & Guillén, O. (1970). *Oceanografía de las aguas costeras del Perú. Boletín del Instituto del Mar del Perú (IMARPE)*, 2(5), 157–324. Callao, Perú: Instituto del Mar del Perú.

## ANEXOS

### Quistes de dinoflagelados

Descripción de las principales especies encontradas

*Brigantedinium spp.* (Placa 1.1 Figura A)

Grupo de quistes de forma esférica con contorno circular desde una vista dorsal. Color marrón, pared delgada y con una superficie suave hasta microgranulada. Arqueópilo intercalar. Son especies cosmopolitas. Estuvo presente en todas las muestras analizadas tanto del MIS 5e como del Holoceno.

*Lingulodinium machaerophorum* (Placa 1.1 Figura A)

Quiste circular. Transparente. Pared con superficie microgranulada a granulada. Distribución aleatoria de procesos huecos. Dichos procesos están estriados en la base y distalmente cerrados. Estuvo presente solamente en el MIS 5e. La forma vegetativa se le atribuye a *Lingulaulax polyedra*, una especie potencialmente tóxica cuyo incremento de quistes en el registro fósil generalmente se asocian al ingreso de nutrientes de origen antrópico. En general los blooms de *L. polyedra* se observan en periodos en donde las condiciones cálidas del mar y una columna de agua estratificada (Lewis & Hallett, 1977).

*Operculodinium centrocarpum* (Placa 1.1 Figura A)

Quiste esférico a subesférico transparente con pared celular con procesos huecos distribuidos de manera radial en la superficie. Los procesos son capitados, aunque también pueden ser furcados o acuminados según la literatura. Se diferencia con *O. Israelianum* en la base de los procesos, este último presenta base *estriada* mientras que *O. centrocarpum*, no presenta estrías en su base. Es una especie cosmopolita y puede formarse en una gran variedad de ambientes. Se le asocia a temperaturas frías como a temperaturas cálidas. Su forma vegetativa es el dinoflagelado tóxico *Protoceratium reticulatum*, especie asociada a la producción de yesotoxinas las cuales pertenecen al grupo de las toxinas lipofílicas (VDM), pero en referencia a esta especie su efecto es cardiotoxico (Fernández et al., 2002).

*Protoperidinium americanum* (Placa 1.1 Figura A)

Quistes esféricos sin procesos o espinas. La pared comprende de dos capas, una interna de superficie suave superpuesta a una externa granular. Arqueópilo apical. Es un quiste abundante en áreas de afloramiento costero. Así mismo, altas abundancias de esta especie se han observado en regiones con concentraciones de aguas profundas anóxicas e hipóxicas.

*Selenopemphix nephroides* (Placa 1.1 Figura A)

Quiste peridinal comprimido en los polos, de forma ovoidal parecido a un riñón. Pared lisa, de color marrón claro. Cíngulo indicado por un borde marrón oscuro mostrando una marcada indentación sulcal. Arqueópilo no claramente observable.

Es una especie considerada de regiones templadas a tropicales presente mayormente en ambientes costeros.

*Selenopemphix quanta* (Placa 1.1 Figura A)

Quiste con cuerpo subesférico comprimido en los polos. De color marrón y con numerosos procesos de terminaciones afiladas o romas. Emergen del episoma e hiposoma, pero no del sulcus. Arqueópilo intercalar. Esta especie está asociada a ambientes fríos y tropicales. Se ha reportado altas abundancias en regiones de afloramiento.

*Spiniferites belerius*

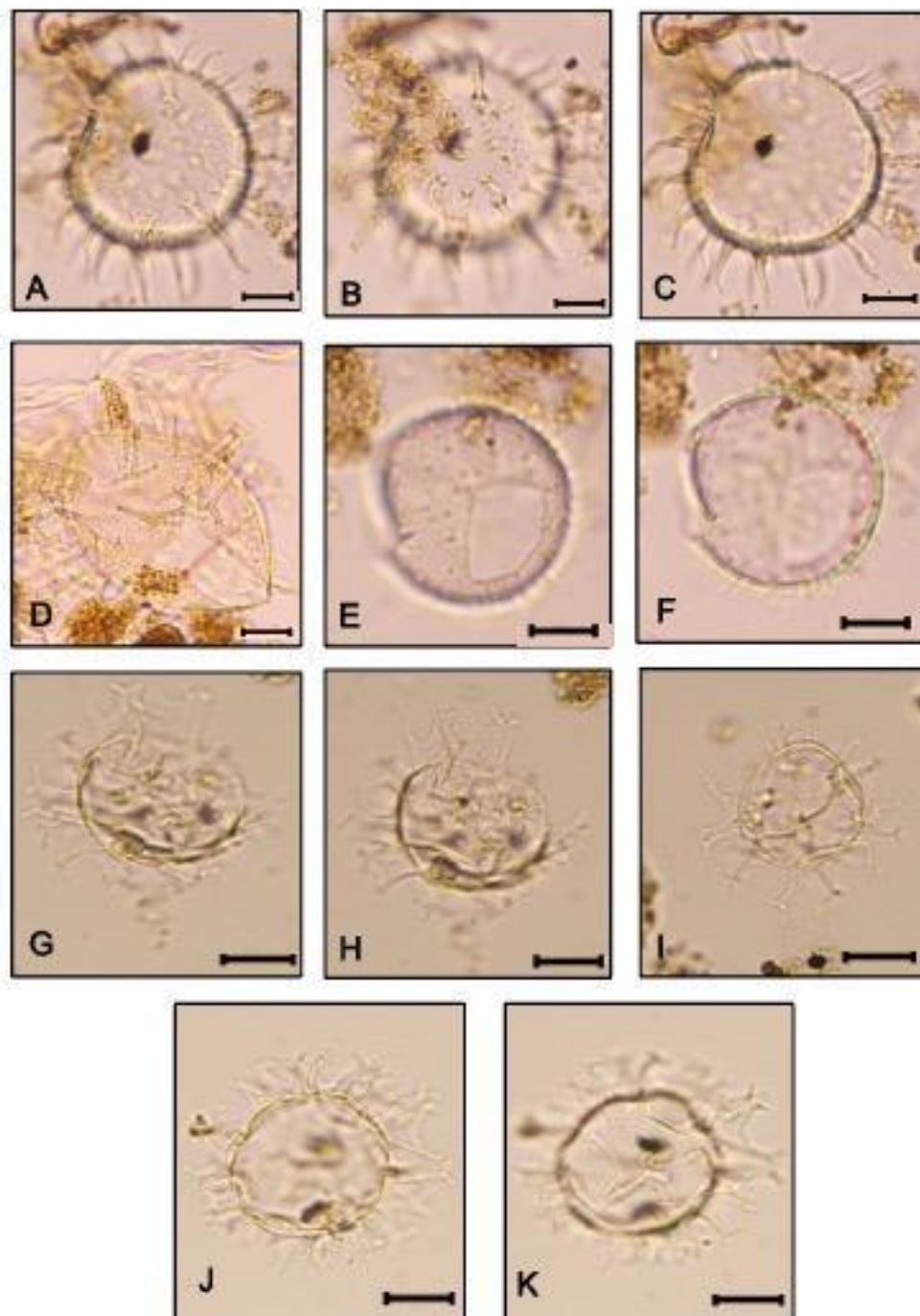
Quiste transparente con pared celular suave a microrreticulada. Presenta forma de pera con una protuberancia apical. Diámetro menor a 45  $\mu\text{m}$

*Spiniferites delicatus*

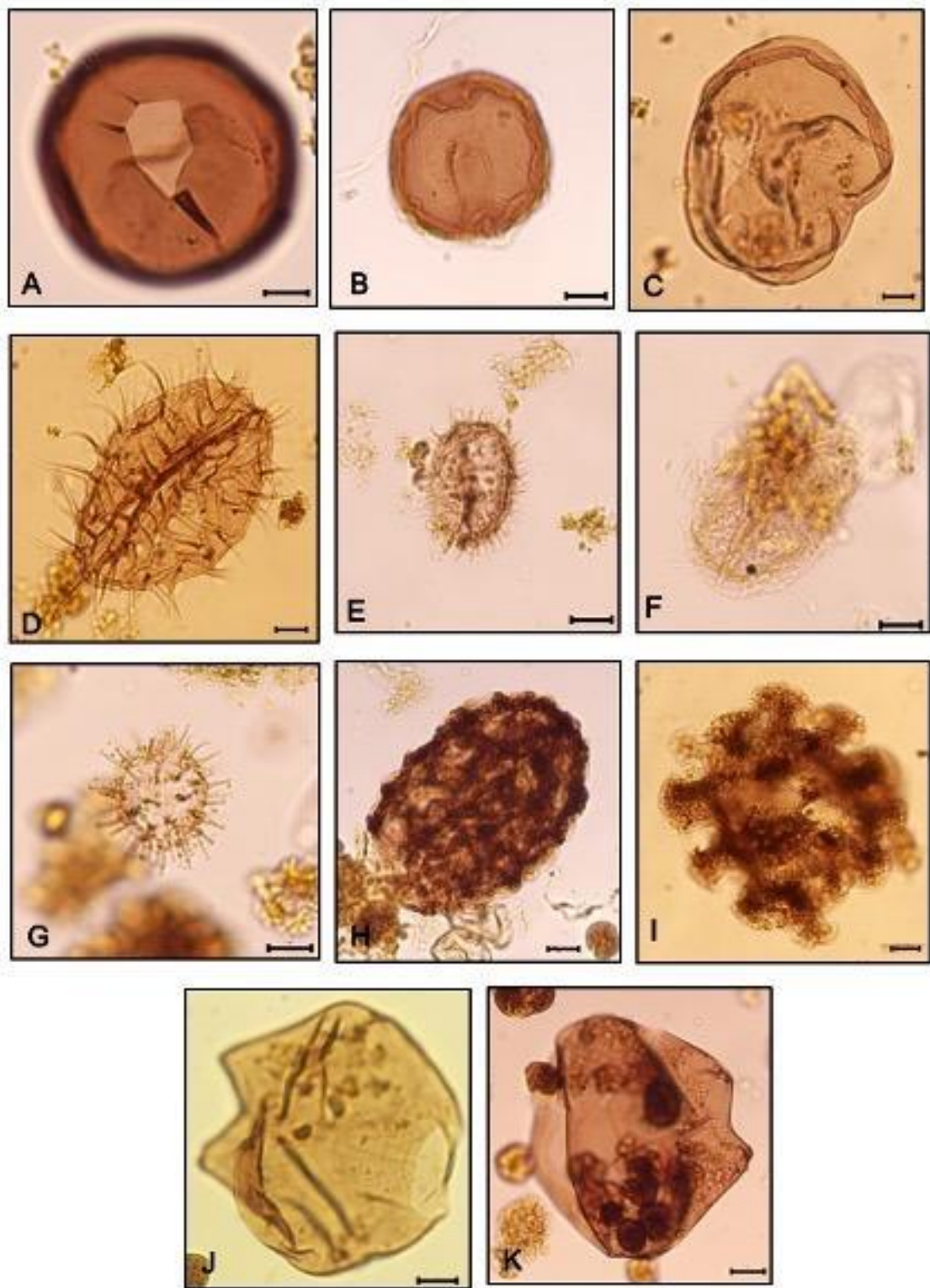
Quistes subesféricos con pared microgranulada a microrreticulada. Los procesos presentan una varilla central. Se ha observado en regiones subtropicales a ecuatoriales con condiciones oligotróficas a mesotróficas. Es típico de zonas costeras en donde la salinidad se ve reducida ligeramente por la entrada de agua dulce de los ríos.

*Spiniferites ramosus*

Quiste transparente. Ovalada en vista ecuatorial y circular a semicircular en otras vistas. Algunos pueden llegar a tener la medida de los procesos 2/3 en proporción a la medida del cuerpo. Especie cosmopolita.

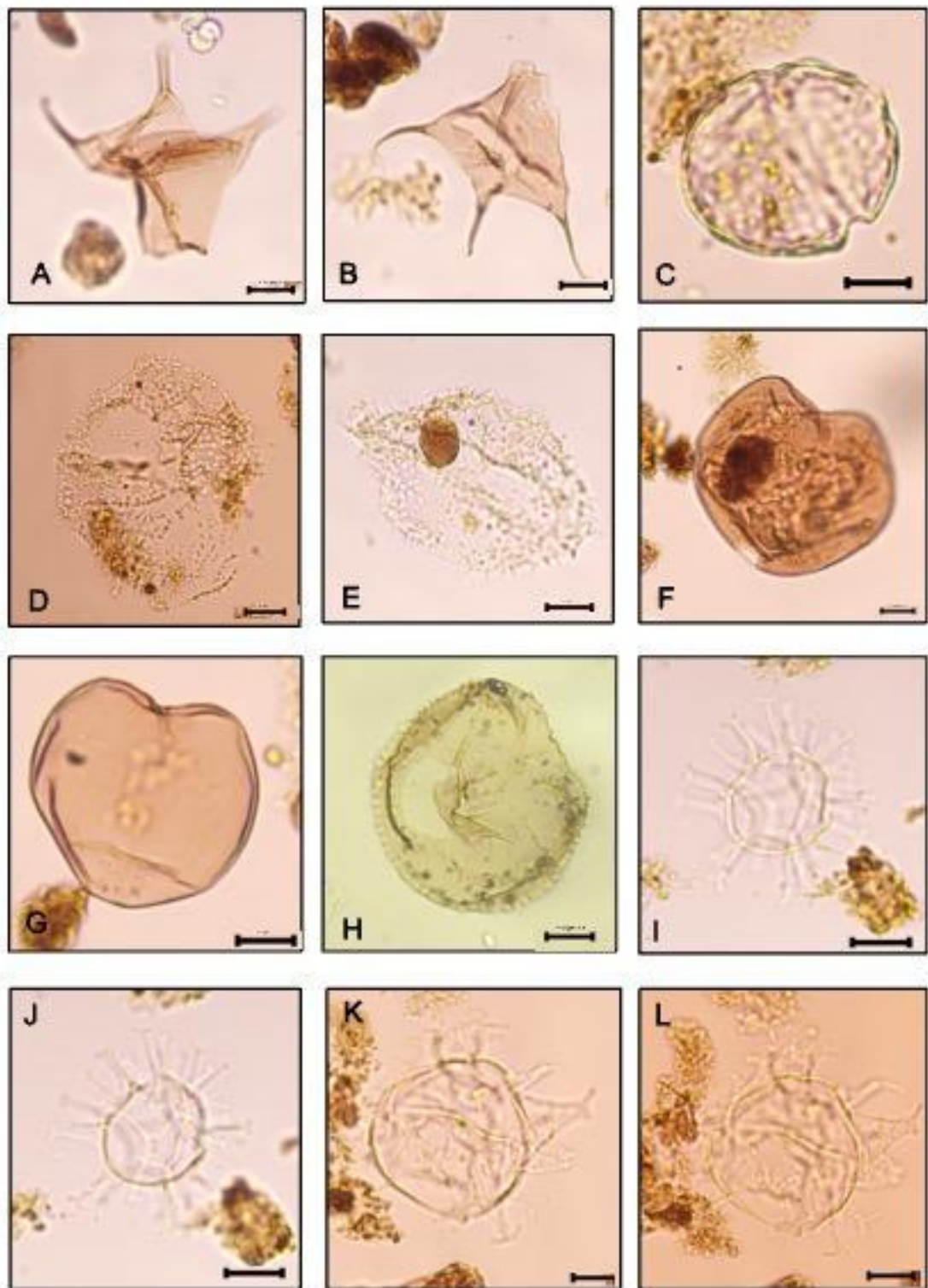


**Placa 1.** Microfotografías de quistes de dinoflagelados autótrofos seleccionados. **A-D**, *Lingulodinium machaerophorum*, lámina 1192-1292-16a (MIS 5e). **E-F**, *Operculodinium centrocarpum*, lámina 1192-1292-16a (MIS 5e). **G-H**, *Spiniferites mirabilis*, lámina 1192-1292-7b (MIS 5e). **I**, *Spiniferites belerius*, lámina 1192-1292-7b (MIS 5e). **J-K**, *Spiniferites membranaceus*, lámina 1192-1292-7b (MIS 5e). La escala de la barra es de 10 $\mu$ m.



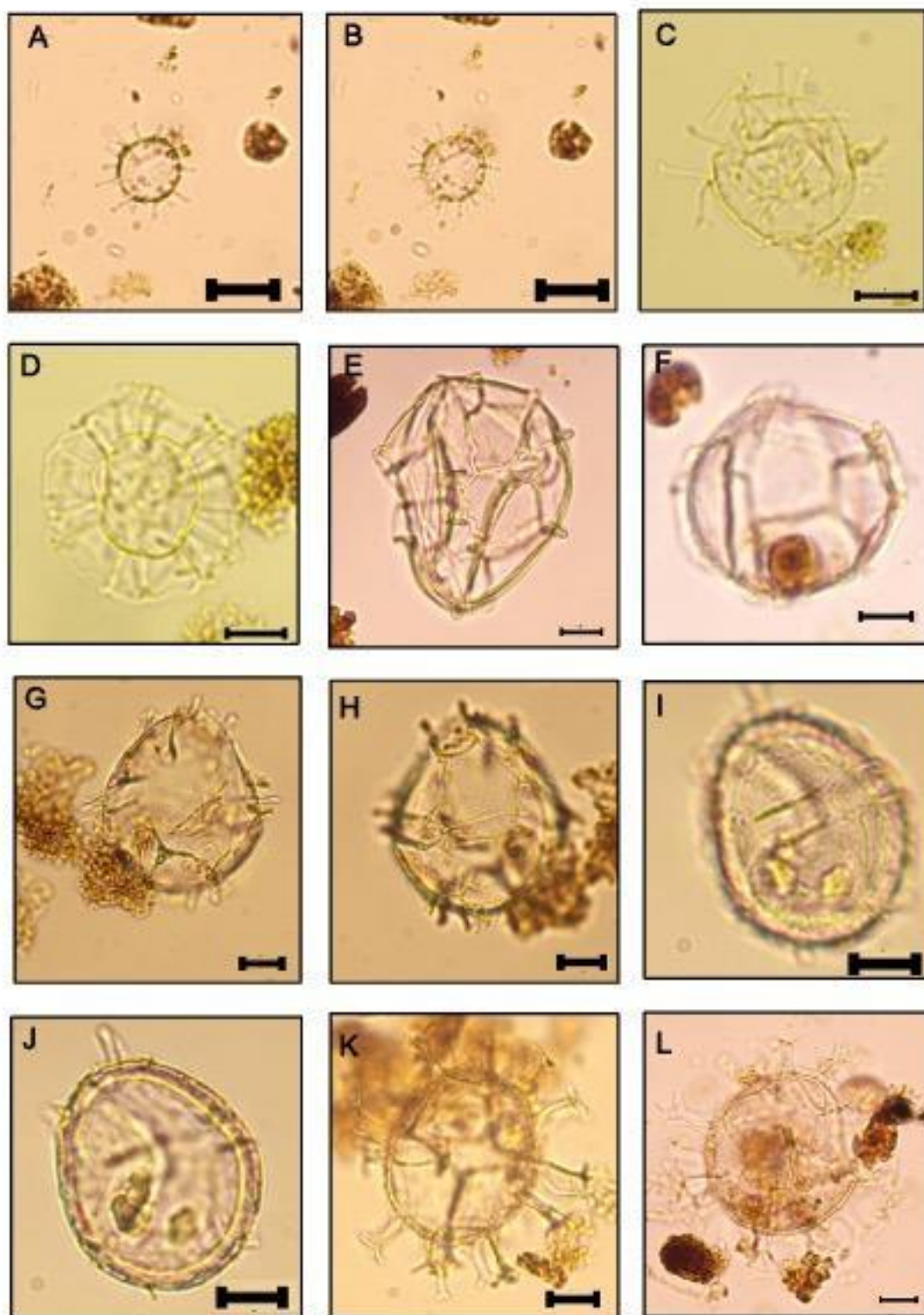
**Placa 2.** Microfotografías de quistes de dinoflagelados heterótrofos seleccionados. **A**, *Brigantedinium* spp, lámina 1192-1292-8a (MIS 5e). **B**, *Protoperidinium americanum*, lámina G10-S4-7b (Holoceno). **C**, *Selenopemphix nephroides*, lámina 1192-1292-12b (MIS 5e), **D**, *Selenopemphix quanta*, lámina G10-S1-21a. **E**,

*Echinidinium transparantum*, lámina G10-S1-84a. **F**, *Echinidinium* sp., lámina G10-S1-92b (Holoceno). **G**, *Echinidinium aculeatum*, lámina G10-S1-92b (Holoceno). **H**, *Polykrikos kofoidii*, lámina G10-S4-7b (Holoceno). **I**, *Polykrikos schwartzii* G-10-S4-70b (Holoceno). **J**, *Leujenecysta* sp., lámina G10-S1-21a (Holoceno) **K**. *Quinquecuspis concreta*, lámina G10-S5-81a (Holoceno). La escala de la barra es de 10µm.



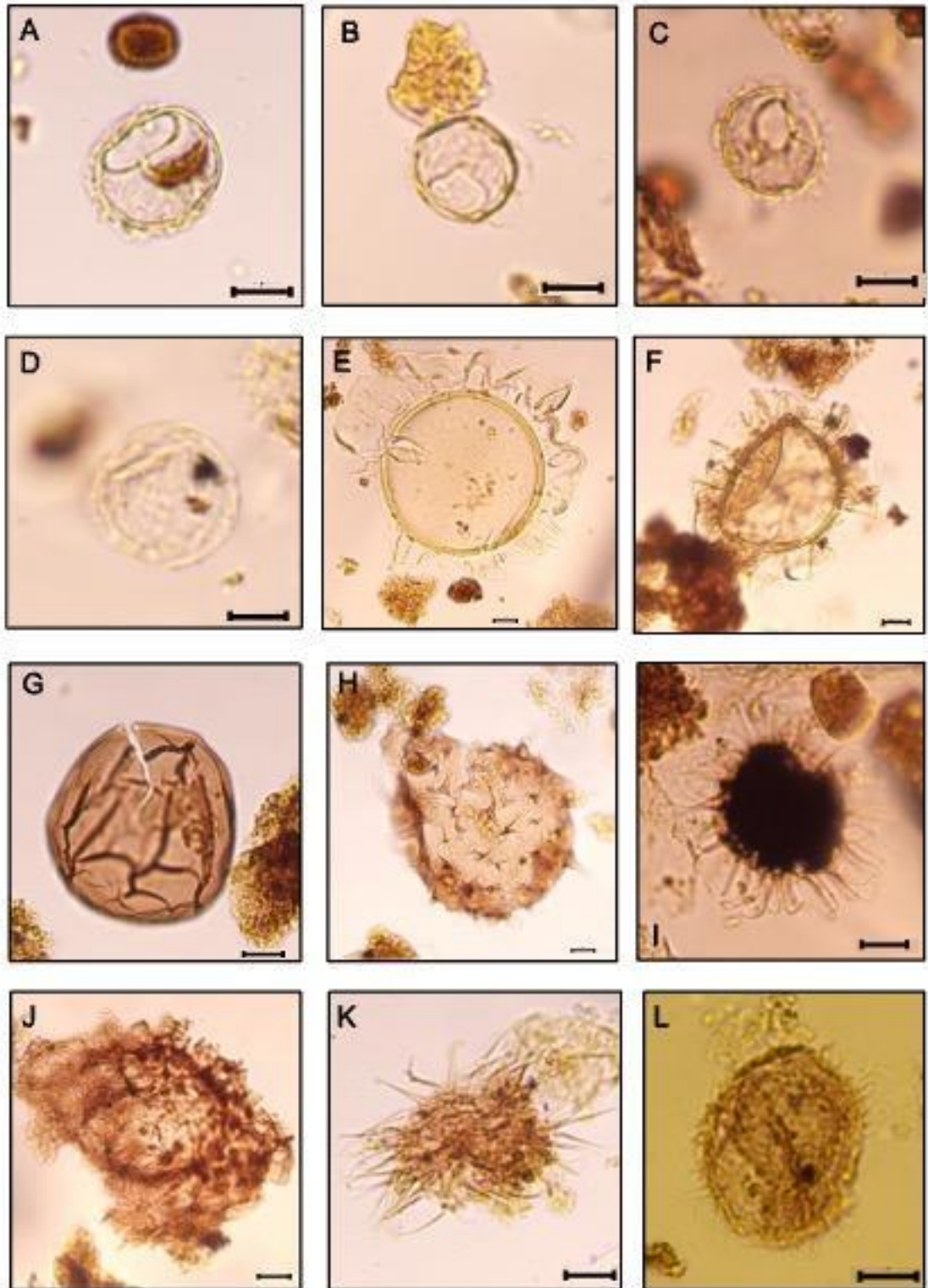
**Placa 3.** Microfotografías de quistes de dinoflagelados varios seleccionados. **A-B**, *Stelladinium stellatum*, lámina G-10-S1-76b/ S1-68b (Holoceno). **C**, *Protoperidinium* sp., lámina G10-S1-84a (Holoceno). **D**, *Trinovantedinium applanatum*, lámina G-10-S4-7b (Holoceno). **E**, *Trinovantedinium* sp., lámina G-

10-S4-7b (Holoceno). **F**, *Votadinium calvum*, lámina 1192-1292-8a (MIS 5e). **G**, *Votadinium* sp., lámina G-10-S4-7b (Holoceno). **H**, *Selenopemphix brevispinosum*, lámina G10-S1-21a (Holoceno). **I-J**, *Spiniferites ramosus*, lámina G-10-S4-7b (Holoceno). **K-L**, *Spiniferites pacificus*, lámina 1192-1292-8a (MIS 5e). La escala de la barra es de 10µm.



**Placa 4.** Microfotografías de quistes de dinoflagelados varios seleccionados. **A-B**, *Pentaparsodinium dalei*, lámina 1192-1292-12c (MIS 5e). **C**, *Spiniferites* sp., lámina G-10-S1-21a (Holoceno). **D**, *Nemosphaeropsis labyrinthus*, lámina G-10-S1-21a (Holoceno). **E**, *Impagidinium paradoxum*, lámina G-10-S5-81a (Holoceno).

**F**, *Impagidinium patulum*, lámina G-10-S2-56b (Holoceno). **G-J**, *Impagidinium* sp., lámina 1192-1292-12a (MIS 5e). **K**, *Spiniferites delicatus*, lámina 1192-1292-12b (MIS 5e). **L**, *Spiniferites pachydermus*, lámina G-10-S2-72a (Holoceno).



**Placa 5.** Microfotografías de quistes de dinoflagelados varios seleccionados. **A-C**, *Ataxiodinium choane?*, lámina G-10-S1-92b (Holoceno). **D**, Palinomorfo no identificado, lámina G-10-S1-92b (Holoceno). **E**, Palinomorfo no identificado, lámina G-10-S1-10a (Holoceno). **F**, *Impagidinium velorum?*, lámina 1192-1292-5a (MIS 5e). **G**, Palinomorfo no identificado, lámina 1192-1292-1a (MIS 5e). **H**, Palinomorfo no identificado, lámina G-10-S3-58a (Holoceno). **I**, Palinomorfo no identificado, lámina G-10-S3-58a (Holoceno). **J**, *Polykrikos* sp., lámina 1292-1392-1a (MIS 5e). **K**, *Echinidinium* sp1, lámina G-10-S4-7b (Holoceno). **L**, *Echinidinium* sp.A lámina G-10-S1-21a (Holoceno).