



UNIVERSIDAD PERUANA
CAYETANO HEREDIA

“USO DE FORAMINÍFEROS
CALCÁREOS PARA LA
RECONSTRUCCIÓN DE CAMBIOS EN
LA ACIDEZ Y OXIGENACIÓN DEL
SISTEMA DE AFLORAMIENTO
COSTERO FRENTE A PISCO, PERÚ EN
LOS ÚLTIMOS 200 AÑOS”

TESIS PARA OPTAR EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS DEL MAR

DENNIS STEVEN ROMERO CHUQUIVAL

LIMA – PERÚ

2024

ASESOR

Dr. Dimitri Gutiérrez Aguilar

JURADO DE TESIS

DR. JORGE AQUILES CARDICH SALAZAR

PRESIDENTE

DR. BRUNO JEAN RAYMOND TURCQ

VOCAL

DR. FRANCO RENATO SALVATTECI MERINO

SECRETARIO

DEDICATORIA

Para Flora y José,
en nuestros recuerdos.

AGRADECIMIENTOS

Gracias Padre Divino por tu bondad día a día. Debo agradecer principalmente a
Dimitri Gutiérrez. Mi profunda gratitud al Laboratorio de Bentos marino de
IMARPE: Lucho, Robert, Víctor.

Mi sincero agradecimiento para Dr. Thibault de Garidel-Thoron, Abdel Sifeddine,
Bruno Turcq, Luc Beaufort, Yves Gally, Renato Salvattecí, Dr. Jan Scholten, Ing.
María Morales, Ing. Federico Velazco, Ing. Juana Solís, Félix Campusano y
Michelle Graco. Gracias Jorge Cardich por la permanente asesoría en este
fascinante mundo microscópico. Mi reconocimiento a toda la tripulación del
B.I.C. José Olaya Balandra por su cooperación durante el Crucero CALHIS en
2014.

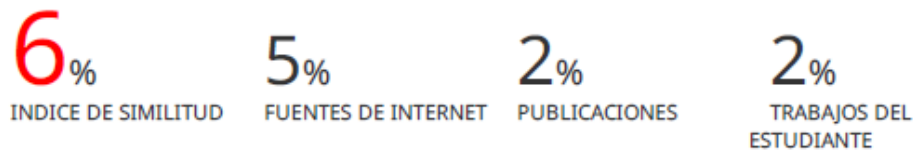
Y por supuesto a mi familia Bernardita, Pablo, Lorenca, Camila, Joaquín y a mi
felizmente alborotado hogar Analí, Gustavo y Mateo.

FUENTE DE FINANCIAMIENTO

Instituto del Mar del Perú (IMARPE), Instituto de Investigación para el Desarrollo
(IRD)

USO DE FORAMINÍFEROS CALCÁREOS PARA LA RECONSTRUCCIÓN DE CAMBIOS EN LA ACIDEZ Y OXIGENACIÓN DEL SISTEMA DE AFLORAMIENTO COSTERO FRENTE A PISCO, PERÚ EN LOS ÚLTIMOS 200 AÑOS

INFORME DE ORIGINALIDAD



FUENTES PRIMARIAS

1	Submitted to Universidad Peruana Cayetano Heredia Trabajo del estudiante	1%
2	dspace.concytec.gob.pe Fuente de Internet	1%
3	repositorio.upch.edu.pe Fuente de Internet	<1%
4	www.gipc.akita-u.ac.jp Fuente de Internet	<1%
5	hdl.handle.net Fuente de Internet	<1%
6	acikbilim.yok.gov.tr Fuente de Internet	<1%
7	repositorio.udec.cl Fuente de Internet	<1%

creativecommons.org

TABLA DE CONTENIDOS

RESUMEN
ABSTRACT

I. INTRODUCCIÓN	1
II. OBJETIVOS	6
III. HIPÓTESIS.....	8
IV. MARCO TEÓRICO.....	9
V. METODOLOGÍA	33
VI. RESULTADOS.....	49
VII. DISCUSIÓN	79
VIII.CONCLUSIONES	98
IX. RECOMENDACIONES	99
X. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	99
XI. ANEXOS	

RESUMEN

El océano moderno está experimentando cambios a causa de la pérdida de oxígeno (desoxigenación) y la disminución del pH (acidificación). Los ecosistemas de afloramiento de borde oriental como el de Humboldt frente a Perú pueden conjugar condiciones extremas en términos de estos dos parámetros. En estas regiones, algunos grupos como los foraminíferos pueden expresar diferentes características morfológicas de sus conchillas (=testas) en respuesta a dichos parámetros. Con el fin de evaluar los cambios de la oxigenación y la acidificación del agua de fondo para los últimos 200 años, se determinó el registro microfósil de foraminíferos calcáreos (FC) y otros descriptores sedimentológicos en alta resolución en un testigo de sedimentos colectado en la Zona de Mínimo Oxígeno (ZMO) frente a Pisco (14 °S). La porosidad de la testa de *Bolivina seminuda* (especie bentónica), indicadora de la disponibilidad de nitrato, el grado de calcificación de las testas de *B. seminuda* y *Globigerina bulloides* (especie planctónica), sensibles a condiciones ácidas o alcalinas, así como la composición y estructura de los ensambles de foraminíferos bentónicos (FB) fueron los proxis analizados. Tres periodos multidecenales fueron identificados: El primero (1812-1860), estuvo caracterizado por un ambiente sedimentario subóxico y menos alcalino que afectó la preservación de FC. Estas condiciones estuvieron reflejadas también en el ensamble de especies de FB, compuesto por testas resistentes a la disolución. Luego, para el siguiente periodo (1860-1950), las condiciones sedimentarias fueron más reductoras y más alcalinas favoreciendo una mejor preservación y una mayor concentración de testas calcáreas. Este patrón fue confirmado con el indicador de calcificación en ambas especies con testas más pesadas (con mayor contenido de calcita). Por su parte, para

el periodo más reciente (1950-2014), la interfase agua-sedimento presentó condiciones de mayor acidez afectando la preservación de FC. En este periodo, las testas de *B. seminuda* fueron más livianas (con menor contenido de calcita) y más porosas (condiciones más reductoras). En coherencia, las especies de FB registradas correspondieron al ensamble con mayor capacidad desnitrificadora. La señal morfológica obtenida por los indicadores en las especies seleccionadas sugiere que la (des) oxigenación y la acidificación (preservación de carbonatos) de las aguas de fondo responden al flujo de materia orgánica (MO) y a la variabilidad en las condiciones óxido-reducción asociadas a eventos de ventilación.

PALABRAS CLAVE

Foraminíferos calcáreos, peso de la testa normalizado al tamaño, poros, desoxigenación, acidificación.

ABSTRACT

The modern ocean is undergoing changes due to oxygen loss (deoxygenation) and pH decrease (acidification). The Eastern Boundary Upwelling Ecosystems such as the Humboldt off Peru can combine extreme conditions in terms of these two parameters. In these regions, some groups such as foraminifera, present both in the water column (plankton) and on the bottom (benthos) show different morphological characteristics of their shells (=tests) in response to the environment.

The microfossil record of calcareous foraminifera (CF) and other sedimentological descriptors were determined at high resolution in a sediment core collected in the Oxygen Minimum Zone (OMZ) off Pisco (14 °S). Based on proxies such as surface porosity in the shell of *Bolivina seminuda* (a benthic species) and the degree of calcification of the shell of *B. seminuda* and *Globigerina bulloides* (a planktonic species), as well as benthic foraminiferal assemblages (BF), changes in oxygenation and acidification of bottom water were evaluated for the last 200 years. Three multidecadal periods were identified: The first (1812-1860), was characterized by a less alkaline sedimentary environment that affected the preservation of BF. These conditions were also reflected in the BF species assemblage, composed of dissolution-resistant shells. Then, for the following period (1860-1950), sedimentary conditions were more alkaline favoring better preservation and a higher concentration of calcareous shells. This pattern was confirmed with the calcification proxy in both species with heavier shells (with higher calcite content). On the other hand, for the most recent period (1950-2014), the water-sediment interface presented conditions of higher acidity affecting the preservation of FC. In this period, shells of *B. seminuda* were lighter (with lower calcite content) and more

porous (more reducing conditions). In conherence, the recorded FB species correspond to the assemblage with the highest denitrifying capacity. The morphological signal obtained by the proxies in the selected species indicates that organic matter (OM) flux is not the only modulating factor and that other processes such as variability in oxide-reducing conditions may affect oxygenation and acidification (carbonate preservation) in this region.

KEYWORDS

Calcareous foraminifera, size-normalized shell weight, pores.

I. INTRODUCCIÓN

Los estudios paleoceanográficos se valen de múltiples indicadores de origen biogénico para reconstruir las condiciones del océano en el pasado. En particular, las testas (conchillas) formadas por carbonato de calcio (CaCO_3) que secretan los foraminíferos se acumulan en los sedimentos marinos a manera de microfósiles. De hecho, la calcita precipitada presente en sus testas aporta un 25% a la producción global de este mineral en los océanos pudiendo generar 1.4 billones de toneladas de calcita al año (Langer, 2008).

El patrón en la morfología de las testas, las abundancias, la distribución y/o geoquímica de las especies puede ofrecernos indicios sobre las condiciones del ambiente dependiendo del microhábitat en que se desarrollaron ya sea planctónico (Schiebel y Hemleben, 2017) o bentónico (e.g. Gooday y Rathburn, 1999; Gooday, 2003; Jorissen et al. 2007). Sin embargo, ambos tipos de vida son intrínsecamente vulnerables a los cambios en la química del carbonato (Barker y Elderfield, 2002) a causa de la disminución del pH global en el océano por acción de la captación excesiva de dióxido de carbono (CO_2) atmosférico, proceso conocido como acidificación oceánica (AO) (Caldeira y Wickett, 2003, Levin et al., 2015).

En sistemas de afloramiento de borde oriental, la presencia de una capa subsuperficial con bajo niveles de oxígeno (ZMOs, Helly y Levin, 2004) genera condiciones geoquímicas propicias para el registro de ‘archivos naturales’ de alta resolución temporal, en los cuales los foraminíferos, suelen preservarse muy bien y

en cantidades importantes. Frente a Perú, se han mostrado grandes cambios climáticos, oceanográficos y biogeoquímicos a nivel regional para el Cuaternario Tardío en base a varios *proxies* geoquímicos (Sifeddine *et al.*, 2008; Gutiérrez *et al.*, 2009; Salvattecchi *et al.*, 2014a, Salvattecchi *et al.* 2018) y al registro microfósil de foraminíferos que han complementado algunas tendencias en cuanto a la oxigenación subsuperficial (Cardich *et al.* 2019).

En este trabajo de investigación, se utilizó el registro microfósil de foraminíferos calcáreos con énfasis en los aspectos morfológicos de la testa de especies calcáreas con microhábitat en columna de agua (planctónico) *Globigerina bulloides* y de microhábitat de infauna (bentónico) *Bolivina seminuda*. Estas especies muestran un registro sostenido en testigos sedimentarios colectados en la región de Pisco (Morales *et al.* 2006) con periodos de mayor preservación, lo que garantiza evaluar cambios en la acidez asociada a la oxigenación de fondo en Perú central desde inicios del siglo XIX.

1.2. Planteamiento del problema

El océano global está experimentando drásticos cambios a causa de múltiples estresores de origen principalmente antropogénico. La desoxigenación es una de estas grandes manifestaciones, que en conjunción con la acidificación oceánica suelen ocurrir en áreas de afloramiento costero debido a la gran producción biológica y disponibilidad de nutrientes, produciendo efectos combinados que condicionan los ecosistemas marinos (Breitbart *et al.*, 2015). En ese sentido, es

esencial explorar herramientas que permitan conocer las respuestas de los organismos en su entorno natural tanto en el pasado como bajo escenarios futuros.

Los foraminíferos son organismos ideales para el estudio de estas temáticas debido a que poseen grupos ecológicos que secretan carbonato de calcio en la construcción de su testa (Gupta 1999) y su metabolismo puede o no depender del oxígeno (e.g. Risgaard-Petersen et al. 2006). Al igual que en otros organismos calcificantes, se ha planteado que el grado de calcificación de las testas depende directamente de la disponibilidad de los carbonatos (Keul et al., 2013). Desde la perspectiva de la deficiencia de oxígeno, su tolerancia a la hipoxia hace que puedan sobrevivir incluso en anoxia por largos periodos de tiempo (Moodley et al. 1998) teniendo algunos representantes que utilizan el nitrato para respirar (Woehle et al., 2018). Considerando estas características, es posible visualizar la variabilidad del oxígeno disuelto y la acidez a escalas antiguas valiéndose de las testas calcáreas preservadas en los registros sedimentarios.

A diferencia de los *proxies* clásicos basados en la composición de ensamblajes que no resuelven la complejidad de la oxigenación de fondo y el flujo de MO (Jorissen et al., 2007), existe evidencia sobre especies de bolivínidos de la ZMO frente a Perú que exhiben respuestas morfológicas en sus testas en función de las condiciones reductoras en el sedimento (Glock *et al.* 2011) debido a que usan al nitrato preferentemente en su mecanismo de respiración (Glock *et al.* 2019), pero también son susceptibles a la exposición al bajo pH (Levin *et al.*, 2015). Con una de estas aproximaciones morfométricas ha sido posible cuantificar los inventarios

de nitrato de fondo durante periodos de deglaciación para el Pacífico Sur Oriental incluyendo el Último Máximo Glacial (Glock *et al.*, 2018) aunque, ningún *proxy* de este tipo ha sido aplicado para el periodo más reciente (último siglo) en esta región.

La tendencia de enfriamiento mostrada frente a la costa de Perú desde la mitad del siglo XX, en asociación con una posible intensificación de los vientos favorables al afloramiento (Gutiérrez *et al.*, 2011), es consistente con un aumento de la productividad observada a partir de registros sedimentarios (Sifeddine *et al.*, 2008; Gutiérrez *et al.* 2009) e *in situ* (Gutiérrez *et al.*, 2011) y coincide con la superficialización de la oxiclina también evidenciada mediante datos históricos y simulaciones (Espinoza-Morriberón *et al.*, 2021). De hecho, la tendencia hacia la intensificación del afloramiento en el contexto de cambio climático para la Corriente de California ha sido vinculada con aguas advectadas más corrosivas (Gruber *et al.* 2012). En cambio, las condiciones del núcleo de la ZMO y los sedimentos superficiales de la región asociada a la principal celda de afloramiento costero peruano han mostrado una ligera ventilación y un aumento de las condiciones subóxicas, respectivamente, en las últimas décadas del siglo XX (Cardich *et al.* 2019).

Bajo este ambiente, relacionado al aumento en la productividad superficial, un mayor aporte de material orgánico exportado al sedimento constituiría el principal forzante en acentuar la deficiencia de oxígeno en el agua de fondo y la generación de condiciones anóxicas en la interfase sedimento-agua; y por el contrario, procesos

como la ventilación podrían favorecer la solubilidad de los carbonatos (mayor acidez), afectando la preservación de los mismos en el registro microfósil. Por consiguiente, la pregunta científica de esta investigación plantea: ¿cómo ha evolucionado la acidez subsuperficial relacionada a los cambios en la oxigenación de la columna de agua en los 200 años?

1.3. Justificación del estudio

Este trabajo de tesis busca caracterizar la variabilidad y tendencia de la acidificación y la desoxigenación en el sistema bentónico de la ZMO a escala multidecenal, en una las regiones del océano que combina condiciones naturales de deficiencia de oxígeno y bajos tenores de pH. La aplicación de los *proxies* mencionados se sustenta en trabajos precedentes usados en localidades con déficit de oxígeno en sus aguas, los cuales han mostrado cambios morfométricos vinculados a estos parámetros en escalas de tiempo mucho mayores (Glock *et al.* 2018) así como para el periodo más reciente (Osbourne *et al.* 2020).

En las últimas décadas, muchos de los estudios de reconstrucción del océano se han basado en la geoquímica tradicional de las testas de foraminíferos (Katz *et al.*, 2010). En esta tesis, se aplicaron dos técnicas tomando en cuenta las características morfológicas en la testa que exploran el número (porcentaje) de poros y el contenido de calcita (peso), con protocolos no invasivos ni destructivos que permiten su uso posterior para otros análisis.

El énfasis del estudio se restringió a la etapa posterior a la Pequeña Edad de Hielo (LIA), donde el registro de testas de foraminíferos calcáreos muestra una buena preservación (Morales et al., 2006; Gutiérrez et al., 2009; Cardich et al., 2019) y los resultados tienen importantes implicancias para las proyecciones de escenarios futuros, teniendo en cuenta que el núcleo de la ZMO frente a Perú, no necesariamente muestra una tendencia hacia la desoxigenación (Cardich et al. 2019). Asimismo, constituyen información disponible de proxies para la evaluación y el mejoramiento de los modelos climáticos.

II. OBJETIVOS

II.1. Objetivo general

Reconstruir los cambios en la acidez y la oxigenación de fondo en el sistema de afloramiento costero frente a la región de Pisco desde inicios del siglo XIX a través de un estudio de alta resolución en el registro microfósil de foraminíferos calcáreos (FC).

II.2. Objetivos específicos

- Determinar la composición taxonómica, abundancia relativa y diversidad de foraminíferos tanto planctónicos como bentónicos preservados en el registro sedimentario.
- Estimar el contenido de calcita (masa) en dos especies dominantes de foraminíferos calcáreos: la especie planctónica *Globigerina bulloides* d'Orbigny (1826) y la especie bentónica *Bolivina seminuda* Cushman (1911).

- Determinar dos índices de poros (la densidad de poros y la porosidad) en las testas de *B. seminuda* como *proxies* de la variabilidad de las condiciones redox en el sedimento.
- Evaluar la relación entre los parámetros obtenidos a partir del registro microfósil y otros registros de *proxies* geoquímicos.

III. HIPÓTESIS

Bajo el supuesto que el flujo de MO es el conductor de los cambios de la oxigenación y la acidificación, se espera que las características morfométricas en las testas de las especies seleccionadas reflejen dicha variabilidad, considerando que aumentó en las últimas décadas del siglo XX, por lo que se plantea que:

1. La calcificación aumenta debido a condiciones más alcalinas en el sedimento superficial, lo cual se evidencia con la presencia de testas más pesadas (con mayor contenido de calcita).
2. Los índices de poros en las testas de especies de infauna como *B. seminuda* muestran un aumento ya sea en el número de poros o a causa del tamaño de éstos como respuesta a una mayor desnitrificación en la interfase sedimento-agua.

IV. MARCO TEÓRICO

IV.1.1.El Sistema de Afloramiento frente a Perú (SAP)

El Ecosistema de Afloramiento de la Corriente de Humboldt se encuentra dentro de los sistemas de borde oriental más productivos del mundo (Pennington *et al.*, 2006; Chavez y Messié, 2009) con núcleos permanentes de surgencia en su componente más septentrional, frente a Perú (Zuta y Guillén, 1970; Graco *et al.* 2007) y está asociado a una Zona de Mínimo de Oxígeno (ZMO) muy intensa y somera (Gutiérrez *et al.*, 2008). Esta importante productividad (Figura 1a) se sostiene por el proceso de advección de aguas frías con alto contenido de nutrientes hacia la superficie (capa eufótica) creando un ambiente propicio para el desarrollo de las comunidades marinas.

El SAP experimenta, a su vez, una variabilidad de escala interanual gatillada por la forzante remota Ecuatorial, principalmente por El Niño Oscilación del Sur (ENOS) (Chavez *et al.* 2008; Gutiérrez *et al.* 2008; Graco *et al.* 2017).

La productividad y la dinámica de los vientos exhiben un desfase en el ciclo estacional, lo que lo diferencia notoriamente de otros sistemas de borde oriental (Pennington *et al.*, 2006; Chavez y Messié, 2009; Gutiérrez *et al.*, 2011).

IV.1.2.La Zona de Mínimo Oxígeno (ZMO)

La ZMO es el resultado de la intensa actividad biológica durante la remineralización de la materia orgánica (MO) y la lenta ventilación en la región que hace que el oxígeno se agote en los primeros metros de la columna de agua llegando

a interceptar el fondo marino (Wyrski, 1962; Helly y Levin, 2004; Pennington *et al.*, 2006). El mínimo valor de oxígeno disuelto en esta zona, a su vez, coincide con un máximo de carbono inorgánico disuelto (Paulmier *et al.*, 2011). Esta región se caracteriza también por un alto reciclaje de nitrógeno (Graco *et al.* 2017).

La ZMO frente a Perú central presenta una amplia extensión vertical con mínimos valores de oxígeno disuelto ($< 22.5 \mu\text{mol/kg}$) (Figura 1b), dentro de una franja de entre ~ 50 y > 400 m de profundidad (Graco *et al.* 2007, Gutiérrez *et al.* 2008) y con condiciones de bajos valores de pH en sub superficie (Figura 1c), generando fuertes gradientes biogeoquímicos en los sedimentos superficiales del margen continental (Gutiérrez *et al.* 2006b). Su origen se asocia a las Aguas Ecuatoriales Sub-superficiales (AEES) ricas en nutrientes que recorren de norte a sur (hacia el Polo) a través de la Corriente Sub-superficial Perú-Chile (PCUC; Montes *et al.* 2014; PCU; Strub *et al.*, 1998; Fuenzalida *et al.*, 2009) y al transporte de aguas pobremente ventiladas por medio de las Corrientes Sub-superficiales del Sur, primaria y secundaria, que provienen de entre las latitudes 4 y 7 °S (Montes *et al.* 2010).

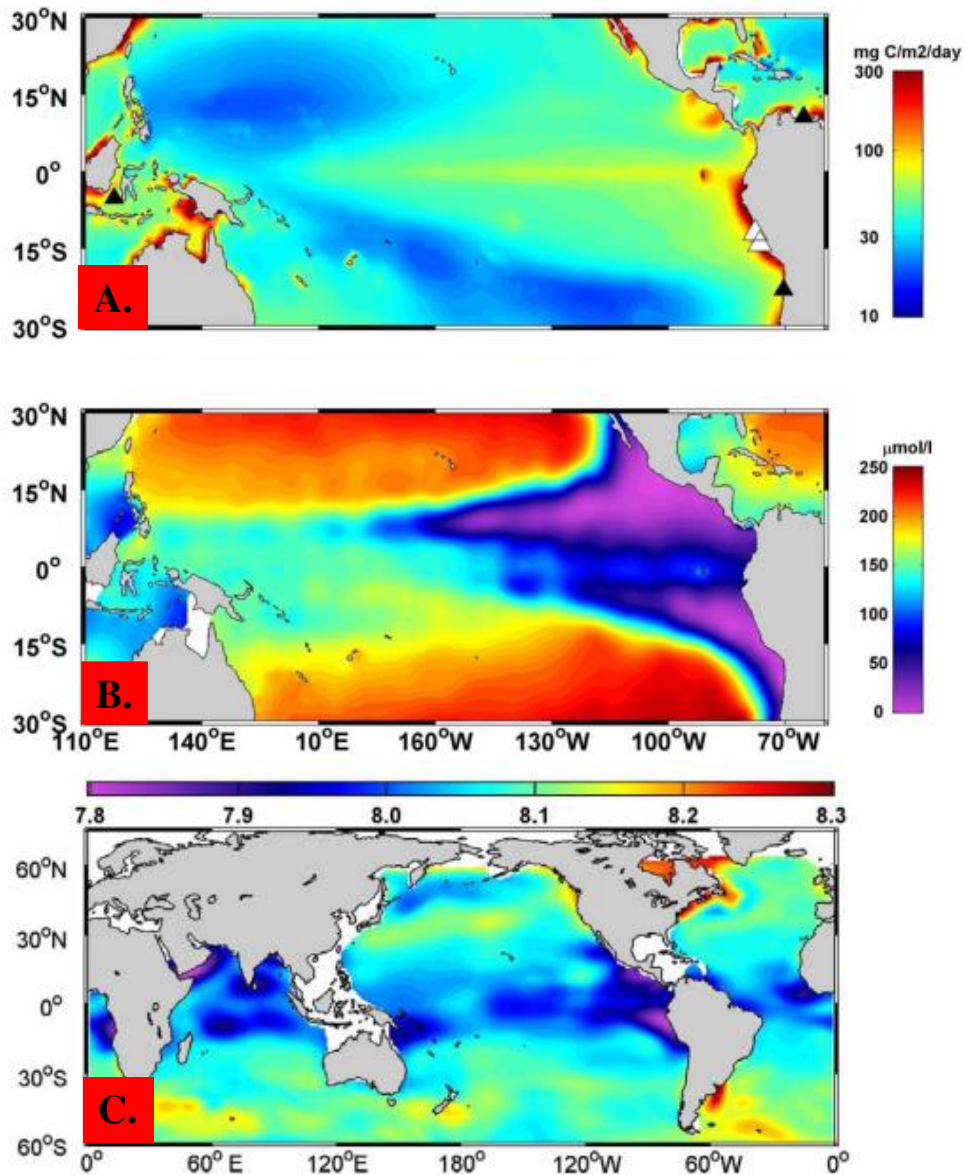


Figura 1. Distribución global de A) el flujo promedio del Carbono Orgánico Particulado ($\text{gC}/\text{m}^2/\text{año}$) en la capa eufótica; B) la climatología del oxígeno disuelto a 150 m de profundidad ($\mu\text{mol}/\text{L}$) (tomadas de Gutiérrez et al. 2009) y C) el pH a 50 m en columna de agua (tomada de Chavez et al. 2008) con particular énfasis para la parte norte del Sistema de la Corriente de Humboldt en el Pacífico Tropical Este.

La variabilidad de la ZMO en términos de alcance batimétrico e intensidad se asocia directamente a los ciclos biogeoquímicos de elementos como el carbono (Friederich et al., 2008) y el nitrógeno (e.g. Kock et al. 2016, Dale et al. 2017), al ser el oxígeno un factor clave dentro de estos procesos. Así también, los cambios

en la ZMO tienen impactos en la producción primaria y secundaria denotado por la razón N:P (razón de Redfield). Finalmente, crea una “barrera ecológica” que modula la distribución de los organismos (e.g. Bertrand et al. 2010; Levin et al., 2002; Gutiérrez et al., 2008). En este sentido, la presencia de la fauna bioperturbadora se ve limitada en los sedimentos de la ZMO, permitiendo una adecuada preservación del sustrato con laminaciones a escala milimétrica, útiles para las reconstrucciones paleoceanográficas de esta región a una resolución temporal de cientos de años (Gutiérrez et al., 2006a).

En las últimas décadas, se ha documentado la amplificación del espesor de la capa subsuperficial en varias regiones del océano, incluyendo las ZMOs (Stramma *et al.*, 2008; Bograd *et al.*, 2008; Keeling *et al.*, 2010), con consecuencias negativas sobre la biodiversidad y las pesquerías (Stramma et al., 2010).

IV.1.3. Ecología de foraminíferos calcáreos

Los foraminíferos se encuentran dentro del grupo protozoario más abundante de la meiofauna. Estos organismos se distinguen por la presencia de un protoplasma del cual se despliegan extensiones a manera de pseudópodos (Phylum Granuloreticulosa, Gupta, 1999; Lee et al. 2000) y aunque se distribuyen en un amplio rango de ecosistemas acuáticos, la mayoría de especies marinas, tanto los de hábitat planctónico (columna de agua) como los bentónicos (sedimento), secretan una conchilla (=testa) de carbonato de calcio (CaCO₃). Esta cubierta llega a convertirse en un componente masivamente sustancial del registro microfósil en los sedimentos marinos. El alto grado de sensibilidad de estos organismos a los

cambios en el ambiente moderno y buena preservación en grandes números en los sedimentos ofrece ventajas para su uso en los estudios paleoceanográficos (Gooday 2003).

Los foraminíferos en el plancton tienen una distribución latitudinal que oscila desde los polos hasta el Ecuador (Schiebel y Hemleben 2017). Por lo general, las especies que habitan en superficie (asociadas a simbiontes) presentan cámaras globosas y espinosas dispuestas en trocoespiral (*Globigerina bulloides* d'Orbigny (1826)) mientras que las que habitan en estratos más profundos de la columna de agua poseen cámaras alargadas, finamente perforadas y carenadas *Globorotalia menardii* (Boersma 1998). La estacionalidad es el principal factor que controla la ecología (migración) en este grupo (Hemleben et al. 1989). Frente a Perú, se ha reconocido a *G. bulloides* y *Neogloboquadrina dutertrei* como las especies más importantes en la fauna moderna (Thiede 1975b, 1983), siendo la primera la más abundante durante primavera verano (Hemleben et al. 1989).

Dentro de los foraminíferos bentónicos (FB), los de testa calcárea demuestran ser altamente tolerantes a condiciones extremas de déficit de oxígeno (Phleger y Soutar, 1973; Moodley *et al.*, 1997, 1998), por lo que llegan a ser abundantes en los sedimentos de las ZMOs (Phleger y Soutar, 1973; Bernhard *et al.*, 1997; Gooday *et al.*, 2000; Kurbjewit *et al.*, 2000; Levin *et al.*, 2002; Shepherd *et al.*, 2007; Schumacher *et al.*, 2007; Tapia *et al.*, 2008; Cardich *et al.* 2012, 2015). Los taxones reportados en ese tipo de ambientes corresponden al orden Rotaliida (Bernhard y Gupta 1999, Koho y Piña-Ochoa 2012). Se caracterizan por tener testas

de pared delgada, comprimidas, de morfología biserial y triserial elongada (*Bolivina*, *Bulimina*, *Globobulimina*, *Uvigerina*) o planiespiral/lenticular (*Cassidulina*, *Epistominella*, *Nonionella*). En los sedimentos de la ZMO frente a Perú, los bolivínidos dominan la fauna calcárea reciente de este grupo (Mallon *et al.* 2012, Cardich *et al.* 2012; 2015).

A pequeña escala, los foraminíferos bentónicos exhiben zonaciones (microhábitat) en el perfil sedimentario que están moduladas por la dinámica de los frentes de óxido-reducción (redox) y la disponibilidad del alimento (Figura 2) y que en principio fue conceptualizada por Jorissen *et al.* (1995). El microhábitat de epifauna refiere a aquellos que habitan estrictamente sobre la interfase agua-sedimento o adheridos a sustratos sólidos (Lutze y Thiel 1989, Corliss 1991, Burkett *et al.* 2016). El microhábitat de infauna, por su parte, ocurre dentro de los primeros 10 cm (Corliss 1985, Koho y Piña-Ochoa 2012).

De acuerdo con la Figura 2, el taxón de infauna somera se sitúa en la capa más óxica del sedimento; el taxón de infauna intermedia prefiere estratos donde la disponibilidad del oxígeno es escasa pero el nitrato es abundante y el taxón de infauna profunda ocupa intervalos de mayor penetración en el sedimento con condiciones más hostiles (anoxia). El éxito de algunas especies en estratos de sedimento más profundos es explicado por ciertos mecanismos y estrategias de vida (Koho y Piña-Ochoa, 2012).

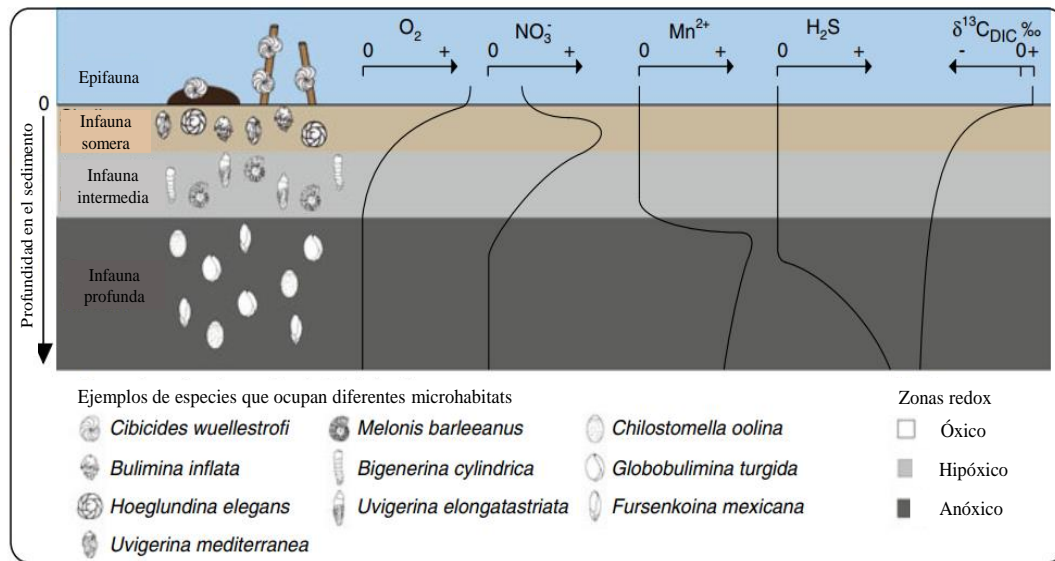


Figura 2. Esquema idealizado de las cuatro categorías de microhábitat para foraminíferos bentónicos en relación a los frentes redox (O_2 , NO_3^- , Mn^{2+} , H_2S) y el alimento (perfil isotópico de $\delta^{13}C_{DIC}\text{‰}$) sedimentos de ZMOs (adaptado de Koho y Piña-Ochoa, 2012).

Corliss y colegas (Corliss 1985, Corliss y Emerson 1990, Roshoff y Corliss 1992, Rathburn y Corliss 1994) plantearon que el microhábitat de epifauna es preferido por morfotipos de testa plano- o biconvexo y con poros de gran tamaño en un solo lado de la testa, a diferencia de los morfotipos encontrados en el microhábitat de infauna, caracterizados por testas con alta razón superficie-volumen y con poros en ambos lados de la testa (Corliss, 1991). De acuerdo con la presencia de especies de infauna-epifauna, aquellas que habitan en zonas con deficiencia de oxígeno tienen proporciones superficie-volumen mucho menor comparada con las de ambientes más oxigenados (Keating-Bitonti y Payne 2016, 2018; Venturelli et al., 2018, Belanger 2022).

IV.1.4. Aspectos morfológicos en las testas de foraminíferos calcáreos como respuesta al ambiente

Los ensambles de foraminíferos calcáreos de ambientes modernos pobres en oxígeno (condiciones disóxicas) se caracterizan por tener testas muy pequeñas, perforadas, poco ornamentadas y con paredes poco engrosadas (e.g., Hendrix, 1958; Bradshaw, 1961; Harman, 1964; Phleger y Soutar, 1973; Perez-Cruz y Machain-Castillo, 1990; Gupta y Machain-Castillo, 1993; Gooday *et al.*, 2000), por lo que se considera una adaptación donde el oxígeno es escaso (e.g. Bernhard, 1986; Perez-Cruz y Machain-Castillo, 1990; Gupta y Machain-Castillo, 1993). En general, bajo un espectro completo de condiciones de oxígeno, los FB calcáreos muestran una tendencia de disminución de la razón superficie-volumen a medida que disminuye la concentración del oxígeno (Bernhard, 1986).

La proporción de foraminíferos de tamaño pequeño (63 – 150 μ m) constituyen más de 70% de la fauna total en sedimentos de ZMOs (Cardich et al. 2012; Caille et al. 2014). Al respecto, se ha hipotetizado que las testas en ZMOs alcanzan tamaños pequeños con la finalidad de disminuir su demanda metabólica total, por lo que al disminuir la razón de su superficie-volumen les facilita la difusión de gases como el oxígeno (Bradshaw, 1961; Geslin et al., 2011). Sin embargo, esta relación no se cumple para algunas especies del margen de California (Keating-Bitonti y Payne, 2016; 2017; Rathburn et al., 2018) y más bien se ha visto que la disponibilidad del oxígeno disuelto tiene mayor control en la razón superficie-volumen en las fases adultas de algunas otras especies (Keating-Bitonti y Payne, 2018).

Otro aspecto importante desde el punto de vista metabólico es la secreción de carbonato de calcio que se dificulta bajo estas condiciones (Rhoads y Morse, 1971).

Poros

Las primeras observaciones sobre la función de los poros en foraminíferos plantearon un rol clave en facilitar procesos fisiológicos de osmoregulación (Hottinger y Dreher, 1974) y de intercambio gaseoso (Berthold, 1976; Leutenegger y Hansen, 1979). Los poros se originan durante las etapas más tempranas de la formación de las cámaras (Banner y Williams 1973). Décadas más tarde, la detección de una gran cantidad de mitocondrias cerca a las aberturas de los poros fortaleció la hipótesis sobre su papel en la captación del oxígeno (Bernhard et al., 2010).

Bé (1968) se basó en la morfometría del poro para foraminíferos planctónicos (FP) con fines taxonómicos encontrando patrones entre la porosidad de las testas y las zonas de cinturones climáticos. Esta variabilidad había sido notada previamente en eras de distinto tiempo geológico, con una alta plasticidad en cuanto a formas y a la porosidad de homomorfos de *Bolivina spissa* en sedimentos depositados de la Cuenca de Santa Barbara (Harman 1964).

Posteriormente, se han documentado diferencias en las características morfométricas del poro (DP, P, θP) de foraminíferos bentónicos en función al contenido de oxigenación (Corliss, 1985; Perez-Cruz y Machain-Castillo, 1990) y más recientemente en la fauna moderna ('viva'), principalmente en bolivínidos de forma cónico-aplanada (Corliss y Emerson 1990, Glock et al. 2011; Kuhnt et al. 2013). Estas observaciones también han sido encontradas en cultivos experimentales con poros más grandes en *Ammonia beccarii* bajo condiciones de déficit de oxígeno (Moodley y Hess 1992). Petersen et al. (2016) detallan las terminologías usadas en la medición del poro (Tabla 1).

Tabla 1. Terminologías usadas en las mediciones de poros en las testas de foraminíferos bentónicos (adaptado de Petersen et al. 2016).

Parámetro	Abreviatura	Unidad	Definición
Número de poros	#p	[]	Número total de poros (#p) contados manualmente en un área asignada de medición, sin distinguir modificaciones en los poros (e.g. poros parciales, doble poro, poros muy pequeños).
Densidad de poros	DP	[#poros/ μm^2]	Número de poros por la superficie de área asignada de medición (el área asignada varía según el estudio)
Porosidad	P	[%]	Porcentaje de superficie cubierto por poros en el área asignada de medición

Para el margen continental frente a Perú, especímenes de *Bolivina spissa* mostraron una variabilidad morfométrica en cuanto a la densidad de poros (Figura 3) aunque dicha variabilidad fue relacionada con la concentración de NO_3^- de fondo (Glock et al., 2011), por lo que fueron propuestos como potenciales indicadores de las condiciones redox en el sedimento Glock et al. (2012). Posteriormente, se ha comprobado que esta especie puede respirar nitrato en condiciones de ausencia de oxígeno (Glock et al. 2019).

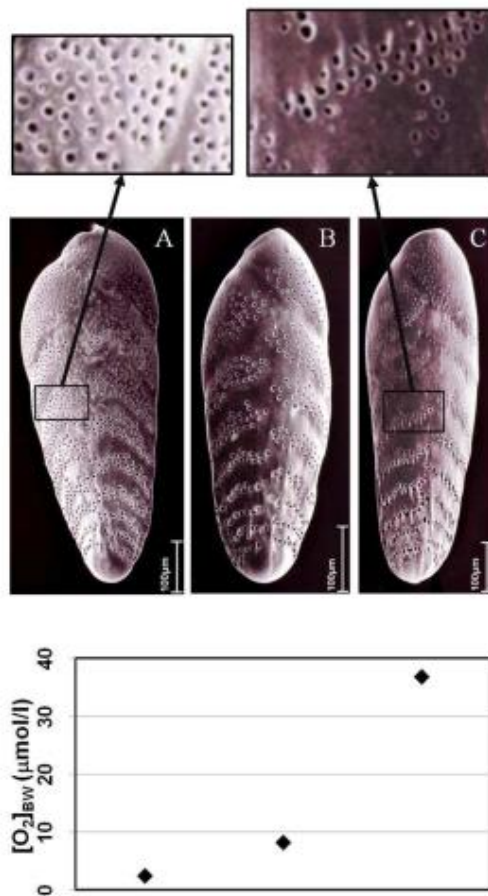


Figura 3. Microfotografías de la especie calcárea de infauna *Bolivina spissa* del margen continental frente a Perú a tres profundidades diferentes (A. 465m; B. 640m y C. 928m) con distintos niveles de oxigenación de fondo (Glock et al. 2011).

De esta manera, algunas especies de bolivínidos de infauna mostraron un cambio en el número de poros (DP) en sus testas en ambientes poco oxigenados (Gary et al. 1988), *B. spissa* (Glock et al., 2011), *Bolivina pacifica* y *Fursenkoina mexicana* (Kuhnt et al. 2013), mientras que otras adaptaron su porosidad en función al tamaño del poro (Petersen *et al.*, 2016).

Rathburn et al. (2018) encontraron que la señal de los poros en especies de la epifauna (e.g. *Cibicidoides wuellerstorfi*) brinda una mejor aproximación de las condiciones de oxigenación fondo a diferencia de las especies de infauna (Kuhnt et

al. 2013; 2014), que muestran las condiciones del agua intersticial y la respiración del nitrato en el sedimento, respectivamente. Estudios más recientes se han enfocado en optimizar los protocolos para la estimación de poros (Tetard et al. 2017b; Giordano et al. 2019).

Contenido de calcita en la testa

Muchas especies de foraminíferos precipitan carbonato de calcio (CaCO_3) en forma de cristales de calcita. La cantidad de calcita producida por un foraminífero, entendida como la masa, depende del tamaño y el espesor de la testa. Este concepto fue introducido inicialmente por Lohmann (1995) estableciendo un índice de disolución en FP.

La literatura sugiere que la calcificación en este grupo (planctónicos y bentónicos) bajo condiciones experimentales está mediada por la concentración del ión carbonato ($[\text{CO}_3^{2-}]$) con respuestas diferenciadas a nivel de especie (Spero et al., 1997; Bijma et al., 1999, 2002; Kuroyanagi et al., 2009; Lombard et al. 2010; Dissard et al. 2010; Manno et al. 2012; Keul et al. 2013; Marshall et al., 2013; Weinkauff et al. 2013). Esto ha sido evidenciado también en el registro fósil (Barker y Elderfield, 2002; de Moel et al. 2009) y a partir de trampas de sedimento (Moy et al. 2009; Marshall et al. 2013). No obstante, la solubilidad del carbonato (Ω) no es el único forzante y se han propuesto otros factores como la temperatura (Spero et al., 1997), la concentración de nutrientes (Aldridge et al., 2012) o la generación de condiciones óptimas para el crecimiento (de Villiers, 2004). Esta última hipótesis

no ha logrado explicarse en posteriores estudios ni por los picos de abundancia de aquellas especies ni por la intensidad de calcificación (Beer et al., 2010a; Weinkauff et al., 2013, 2016).

La intensidad en la calcificación puede cuantificarse en relación a la morfometría de la testa, lo cual ilustra tanto la eficiencia (esfuerzo al precipitar la calcita bajo diferentes condiciones ambientales) como la tasa (cuánta calcita es incorporada en el tiempo) de calcificación durante el ciclo de vida del organismo (Weinkauff et al., 2016). Para efectos del uso como *proxy* de intensidad en la calcificación, la masa debe ser o bien normalizada por el tamaño o determinada a partir de tamaños semejantes. Tradicionalmente, este *proxy* ha sido cuantificado mediante un parámetro conocido como la masa normalizada por el tamaño (MNT) (*size-normalized weight, SNW*).

La estrategia más simple para determinar la MNT se basa en la obtención de la masa promedio de varias testas en un determinado espectro de tamaño (*sieve-based weight, SBW*) (Broecker y Clark 2001; de Villiers, 2004; Naik et al., 2010; Pak et al. 2018). Un método más efectivo considera la masa promedio en un espectro dado, la cual se normaliza por la métrica (área de la silueta, diámetro) de las testas (*Measurement-based weight, MBW*) (Barker y Elderfield, 2002; Beer et al., 2010a; Aldridge et al. 2012). La normalización permite reducir la influencia del tamaño en las mediciones de masa (Beer et al., 2010b) de tal modo que aísla la contribución individual del espesor de la testa. Si el procedimiento es realizado a

nivel individual, no está restringido por el espectro de tamaño y es posible normalizar directamente por el tamaño de cada testa aproximando su área de sección transversal (densidad de área, Marshall et al., 2013).

La respuesta morfológica en las testas de FB no solamente se expresa en una calcita más liviana sino también en una mayor reducción del tamaño a consecuencia de la solubilidad del CaCO_3 (Boltovskoy et al. 1991) o por exposición a concentraciones muy bajas de oxígeno (Kuroyanagi et al., 2013). Davis et al. (2016) han sugerido que la variación en la cantidad de poros de la testa puede potencialmente influir en la masa. Al respecto, en un reciente estudio usando una especie planctónica *Orbulina universa*, no encontraron una influencia significativa de la porosidad en la testa sobre la IC (Weinkauff et al., 2020).

IV.1.5. Procesos diagenéticos en las testas calcáreas

Existen dos procesos biogeoquímicos que pueden alterar la composición (registro microfósil) y textura de los carbonatos, además de su señal isotópica. Uno de ellos es la precipitación de la calcita inorgánica en las testas (Reuning et al. 2005) que puede ocurrir durante la diagénesis temprana (DT); y el otro es la disolución de las capas de calcita (Berger y Killingley, 1977), que puede darse ya sea durante la DT o durante el almacenamiento del testigo, posterior a la colecta del mismo. De acuerdo a las observaciones de Blanchet et al. (2012), la precipitación de la calcita autigénica fue el proceso más frecuente que afectó los carbonatos (foraminíferos) presentes en un testigo sedimentario colectado en la ZMO del Golfo de Tehuantepec.

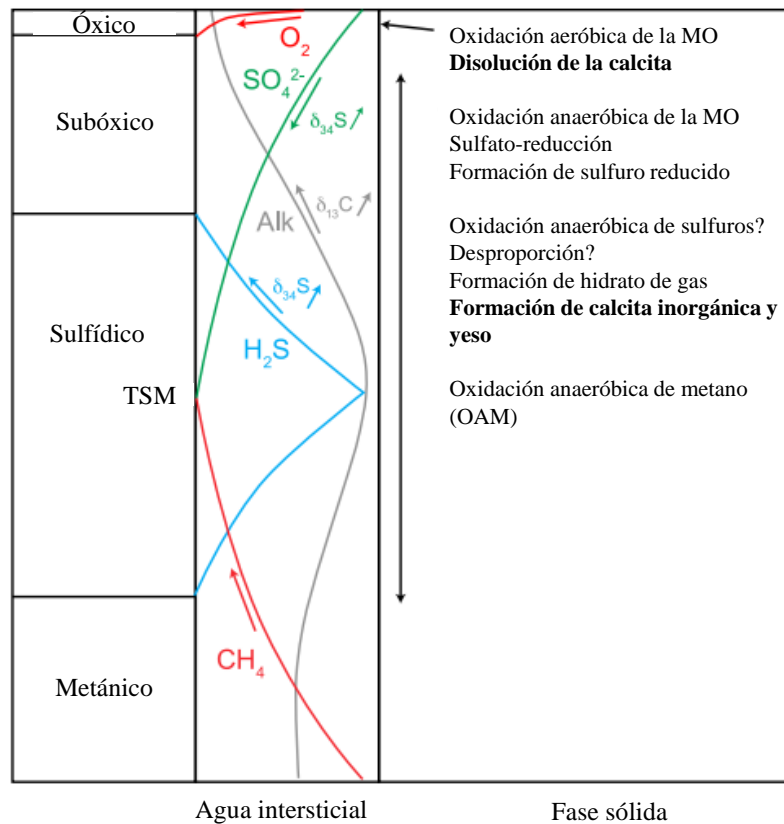


Figura 4. Principales transformaciones durante la diagénesis temprana (adaptado de Blanchet et al., 2012).

Durante la DT, puede darse tanto la precipitación de la calcita inorgánica como la disolución de los carbonatos biogénicos (Reimers *et al.*, 1996; Jahnke *et al.*, 1997). Por lo general, la oxidación aeróbica de la MO induce a la disolución de la calcita debido a la producción de CO₂ (Jahnke *et al.*, 1997; Pfeifer *et al.*, 2002; Volbers y Henrich, 2002). Este proceso *in situ* es común en sedimentos laminados de la ZMO del Pacífico Oriental, donde el oxígeno sólo penetra unos pocos centímetros (en algunos casos milímetros) dentro del sedimento (Reimers *et al.* 1996) generando una fina capa óxica (Figura 4). Bajo condiciones sulfídicas (anóxicas), la precipitación de iones monosulfuros de hierro produce iones H⁺ que decrecen el pH intersticial desencadenando la disolución de los carbonatos biogénicos. Incluso, eventos por pulsos de oxigenación pueden producir una alteración considerable de la composición original del registro microfósil calcáreo (Bernhard y Gupta, 1999; Berkeley *et al.*, 2007). Otro proceso diagenético *in situ* que conduce a la disolución de carbonatos biogénicos es la oxidación anaeróbica del metano (OAM) (Jorgensen y Kasten, 2006).

La precipitación de la calcita autigénica (precipitación secundaria) se manifiesta como un crecimiento excesivo sobre la superficie externa o interna de la testa. Esta transformación se intensifica en sedimentos marinos ricos en MO con gran cantidad de óxidos de hierro (Reimers *et al.* 1996) como en la Cuenca de Santa Barbara y/o bajo una intensa sulfato reducción (Froelich *et al.*, 1988), liberando iones carbonatos en el agua intersticial los cuales al acumularse crean un medio más alcalino (Reimers *et al.*, 1996) en zonas subóxicas o sulfídicas (Figura 4).

Esta precipitación secundaria puede darse también durante etapas más tardías de la diagénesis como la transición metano-sulfato (TSM), donde la sulfato-reducción originada esta vez por el metano incrementa la alcalinidad al sobresaturarse el agua intersticial de calcita (Treude et al. 2005). Las testas planctónicas microfósiles toman una apariencia escarchada (Pearson *et al.*, 2001) mientras que las bentónicas tienen una textura gredosa (tiza) (Morales et al. 2006; Almeida 2013). Asimismo, la precipitación de la calcita autigénica puede modificar drásticamente las señales isotópicas (Reuning *et al.*, 2005). Por lo general, este proceso afecta más a los planctónicos que a los bentónicos, debido a las diferencias en los microhábitat y a la mayor porosidad en los FP los que disponen de un área mucho mayor para la precipitación (Pearson *et al.*, 2001).

La disolución de los carbonatos también puede darse de manera *ex situ*, aún después de colectado y almacenado el testigo de sedimento, bajo una prolongada exposición al oxígeno. La disminución del pH intersticial es promovida, esta vez, por la oxidación de especies reducidas de azufre (H_2S y sulfuros de hierro en fase sólida: FeS , FeS_2), en conjunto con la oxidación de la MO preservada (Schnitker et al. 1980, Self-Trail y Seefelt, 2005; Sperling et al., 2002). Estas especies de azufre se presentan en grandes cantidades en sedimentos laminados de la ZMO del Pacífico Oriental (Reimers et al., 1996) y pueden gradualmente reducirse a sulfato disuelto (SO_4^{2-}) o a azufre elemental generando iones H^+ . Incluso, pueden conducir a la precipitación de minerales de sulfato sólidos como yeso (*gypsum*) ($CaSO_4 \cdot 2H_2O$) como se ha visto en testigos post muestreo (Schnitker et al. 1980, SelfTrail y Seefelt, 2005; Jones y Brown, 2007).

IV.1.6. Variabilidad multidecenal en la intensidad de la ZMO frente a Perú desde el siglo XIX

Las reconstrucciones a partir de sedimentos marinos colectados en localidades situadas en el núcleo actual de la ZMO frente a Perú central han mostrado un cambio abrupto del régimen biogeoquímico a escala centenal desde principios del siglo XIX, de mayor intensidad y duración que la variabilidad multidecenal de la época moderna (Sifeddine *et al.* 2008; Gutiérrez *et al.* 2009).

Estos estudios basados en registros multi *proxies* (Figura 5) documentaron una rápida transición de condiciones más oxigenadas (subóxicas) y de baja productividad exportada que caracterizó la etapa final de la Pequeña Edad de Hielo (PEH) (principios del siglo XIX); a condiciones más reducidas en sub superficie y de mayor productividad, es decir, una ZMO más débil comparada con los últimos ~ 100 años (Sifeddine *et al.*, 2008; Gutiérrez *et al.*, 2009). Este cambio puede observarse en el registro litológico (*DBD*, nivel de grises) a un nivel de profundidad similar en los testigos sedimentarios a pesar de las diferencias en la locación (Figura 5a, j). Diferencias en la preservación de los carbonatos (foraminíferos) también respaldaron el desarrollo de un periodo con condiciones reductoras menos intensas a finales del PEH (Morales *et al.*, 2006; Gutiérrez *et al.* 2009).

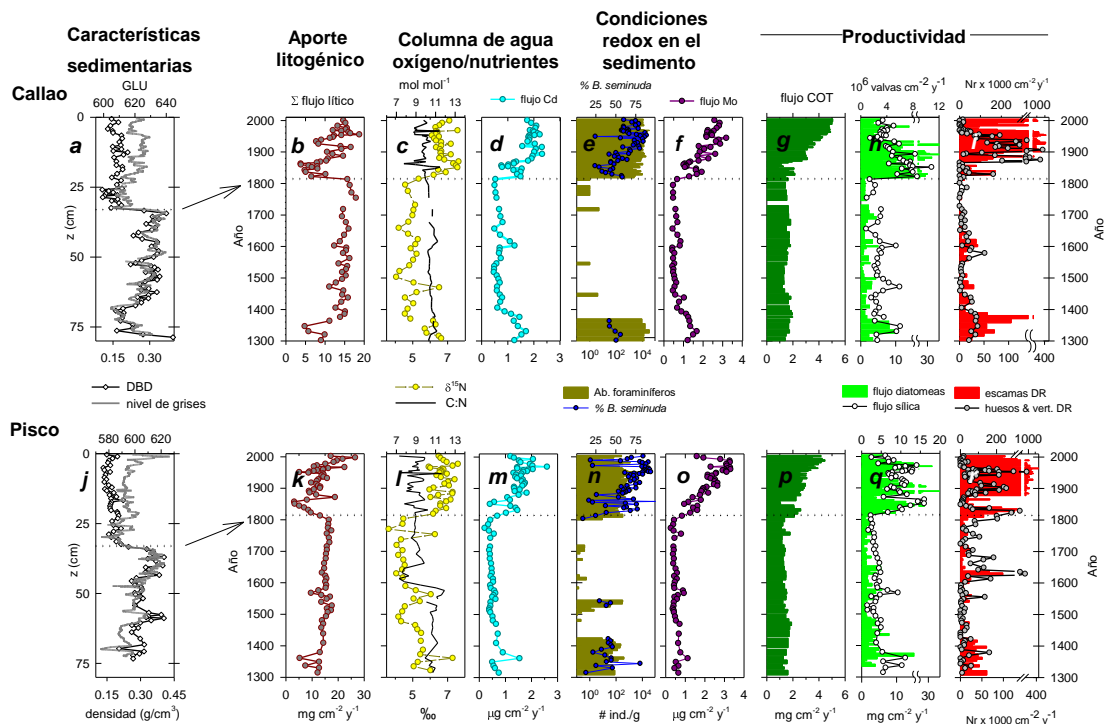


Figura 5. Registros multi *proxies* (metales traza, carbono orgánico, $\delta^{15}\text{N}$) en dos testigos mostrando la variabilidad biogeoquímica durante los últimos ~ 700 años en el Pacífico Tropical Este (Gutiérrez et al. 2009).

Posterior a la PEH, la integración de *proxies* geoquímicos a lo largo de los testigos (Gutiérrez et al., 2009; Salvattecchi et al., 2014a), diferencia tres periodos después de ca. 1835:

- (i) Desde ca. 1835 a ca. 1875, en el cual los picos grandes de sílica biogénica denotan una alta productividad exportada, además de una intensa desnitrificación en la columna de agua (altos valores de $\delta^{15}\text{N}$) y con sedimentos sulfídicos (alto enriquecimiento en Molibdeno y bajos valores en la razón Mo/U).
- (ii) Entre ca. 1875 y ca. 1960, incrementa la productividad exportada pero hay un descenso de la desnitrificación en la columna de agua y

además de una relajación de las condiciones reductoras en el sedimento.

- (iii) Desde ca. 1960 a ca. 2005, se mantiene una tendencia ascendente de la productividad exportada pero con diferencias locales en las condiciones reductoras del sedimento y la desnitrificación en la columna de agua.

La transición hacia condiciones más reducidas (sulfídicas) posterior al PEH también ha sido respaldada por la presencia de foraminíferos calcáreos, principalmente por las asociaciones bentónicas (Morales et al. 2006; Gutiérrez et al., 2009; Cardich et al., 2019) o en particular con la abundancia relativa de las testas de *Bolivina seminuda* (Figura 5 e, n), considerando que es una de las especies más conspicuas en condiciones de disoxia severa (Resig, 1981). Esta especie mostró un continuo registro tanto en la PEH como después de siglo XIX, con oscilaciones decadales desde 1950 AD hacia el presente. Este patrón en su variabilidad fue comparable con el comportamiento del enriquecimiento de molibdeno (Mo) (Sifeddine et al., 2008) reforzando la hipótesis de una rápida expansión de la capa anóxica en los sedimentos superficiales posterior a la PEH. Así también, el incremento en la dominancia de taxa tolerante a la anoxia en la asociación de FB reportada para Pisco (Morales et al. 2006) coincidió con el comportamiento ascendente del flujo de Carbono Orgánico Total (COT) (Sifeddine et al., 2008), tras una transitoria disminución dos décadas atrás (1845-1865 AD).

A diferencia de lo que muestran algunos registros en las últimas décadas para la región, Cardich et al. (2019) mostraron una ligera tendencia a la oxigenación para Perú central en base a registros instrumentales y paleoceanográficos. Estos autores atribuyen a la intensidad de la Corriente Subsuperficial Ecuatorial (EUC) como mecanismo que regula este patrón.

En muchos de los testigos colectados frente a Pisco, se pueden observar bandas prominentes de diatomeas justo después del periodo de transición biogeoquímico ($\sim 1820 \pm 15$ años AD), originadas probablemente por eventos masivos de floraciones algales a escala regional (Salvatteci *et al.*, 2014b). La presencia de bandas similares en otros testigos colectados en la misma región como frente a Callao ($\sim 12^\circ$ S; Gutiérrez *et al.*, 2009) o frente a Mejillones ($\sim 23^\circ$ S; $\sim 70^\circ$ 25'W; Díaz-Ochoa *et al.*, 2011) evidencian que tuvieron una gran extensión geográfica.

La actual deficiencia de oxígeno que se conoce en la ZMO moderna frente a Perú se estableció tras una larga reorganización climática en el Pacífico Sur Tropical que involucró mecanismos de la interacción atmósfera-océano a escala regional como la Zona de Convergencia Intertropical, el Anticiclón Subtropical del Pacífico Sur y la Circulación de Walker (Sifeddine et al., 2008; Gutiérrez et al., 2009; Salvatteci et al., 2014a).

IV.1.7. Paleo *proxies* no geoquímicos

Proxies de paleo oxigenación

Previo a detallar los *proxies* basados en la composición faunal para explorar la oxigenación de fondo, es necesario definir algunos términos utilizados para describir aquellos microhábitats bentónicos en donde el agua de fondo o los intersticios se encuentran poco saturados con oxígeno. En este documento se han considerado las terminologías usadas por Bernhard y Gupta (1999) y Cardich et al. (2015). Así, la principal diferenciación entre condiciones de hipoxia y anoxia refiere a ambientes con condiciones de déficit crónico de oxígeno (e.g. disoxia, suboxia) y a aquellos donde el oxígeno no es detectable con o sin generación de sulfuros (e.g. postoxia), respectivamente.

La capacidad de preservación de los foraminíferos calcáreos y su uso potencial para operar como *proxies* de acuerdo a la abundancia de cierta especie o a las asociaciones le permitió predecir a la geoquímica tradicional. La búsqueda de indicadores ha llevado a proponer índices (semi) cuantitativos basado en la proporción de especies disóxicas (BFOI; Kaiho 1991, 1994a, 1999) o especies (taxa) oxifílicas (van der Zwaan et al. 2001) considerando principalmente la variabilidad de la morfología y la porosidad en las testas de los morfotipos (Kaiho 1994a). Algunos de estos indicadores en combinación con la diversidad parece funcionar bien en formaciones sapropélicas del Meditaerráneo donde se reportaron drásticas sucesiones faunales (Schmiedl et al. 2003).

La principal limitación en la mayoría de índices desarrollados es que carecen de calibraciones confiables respecto al conjunto de datos de la fauna reciente (Jorissen et al. 2007) debido a que la respuesta depende simultáneamente del flujo de MO y de la disponibilidad del oxígeno de fondo. Para el margen continental de Perú, la validación de las observaciones respecto a la fauna reciente parece funcionar bien reconociéndose especies adaptadas a condiciones geoquímicas contrastantes (Cardich et al. 2015, 2019).

La densidad de poros en las testas de FB constituye un potencial *proxy* alternativo de paleo-redox (Glock *et al.* 2011). Mediciones en la especie infaunal *B. spissa* han permitido cuantificar los inventarios pasados de nitrato (Glock et al. 2018), el cual en conjunción con registros $\delta^{13}\text{C}$ de aguas intermedias del Pacífico Tropical Oriental mostraron un aumento (>10%) en el balance de nitrato durante el Último Máximo Glacial respecto al Holoceno.

Proxies de paleo acidez (pH)

Muchos de los estudios a escalas de tiempo de décadas a millones de años han coincidido que la intensidad en la calcificación de la testa en foraminíferos plantónicos depende de la saturación del carbonato ($[\text{CO}_3^{2-}]$) en superficie (Barker y Elderfield, 2002; Marshall et al. 2013, Osborne et al. 2016, 2020). Además, la variabilidad de la masa en *G. bulloides* asemejó la trayectoria de la presión parcial

de CO₂ (*p*CO₂) (Barker y Elderfield, 2002; Gonzalez-Mora et al., 2008; Moy et al. 2009) aunque para algunas especies como *N. pachyderma* se considera que las condiciones óptimas para el crecimiento son el factor que controla la tasa de calcificación durante los estadios isotópicos 6 y 7 (Gonzalez-Mora et al., 2008). No obstante, para sedimentos del Plioceno se ha identificado a la temperatura como un potencial factor en la variación de la calcificación de la calcita (Davis et al., 2013). Asumiendo que la disminución del pH sea una respuesta al incremento en el Carbono Inorgánico Disuelto (CID) relativo a la alcalinidad, los cambios en la masa de especies bentónicas no parecen estar ligados a la variabilidad oceanográfica en la Cuenca de Santa Barbara durante la más reciente deglaciación (Davis et al. 2016).

La masa de testas de *G. bulloides* con tamaño similar han mostrado oscilaciones importantes en ciclos glaciales-interglaciales (Figura 6), evidenciando que variabilidad en la calcificación es controlada por la química del carbonato con testas de mayor grosor durante el Último Máximo Glacial y testas más livianas en el Holoceno temprano (Barker y Elderfield, 2002). Estudios recientes señalan una reducción del 35% en la concentración del ión carbonato a partir de estimaciones en esta especie para el periodo moderno en la zona de California (Osborne et al. 2020).

En esa misma línea, las testas de *G. bulloides* en sedimento modernos también han mostrado un reciente adelgazamiento en comparación con las del Holoceno en la región del suroeste del océano Pacífico (Moy et al. 2009) con estimaciones, en promedio, del 20% menos engrosadas en relación con los de inicio

de siglo XX para los sedimentos de la Cuenca de Santa Barbara (Osborne et al. 2020). De acuerdo a este último estudio, la reducción en el engrosamiento de las testas ocurre en aparente sincronía con eventos El Niño de magnitud fuerte (e.g. 1982-1983, 1987-1988, 1997-1998) modulados por las fases de la Oscilación Decadal del Pacífico Norte (PDO), en los que se intensifica la frecuencia de eventos con baja concentración $[\text{CO}_3^{2-}]$ calculados para la etapa más reciente del testigo.

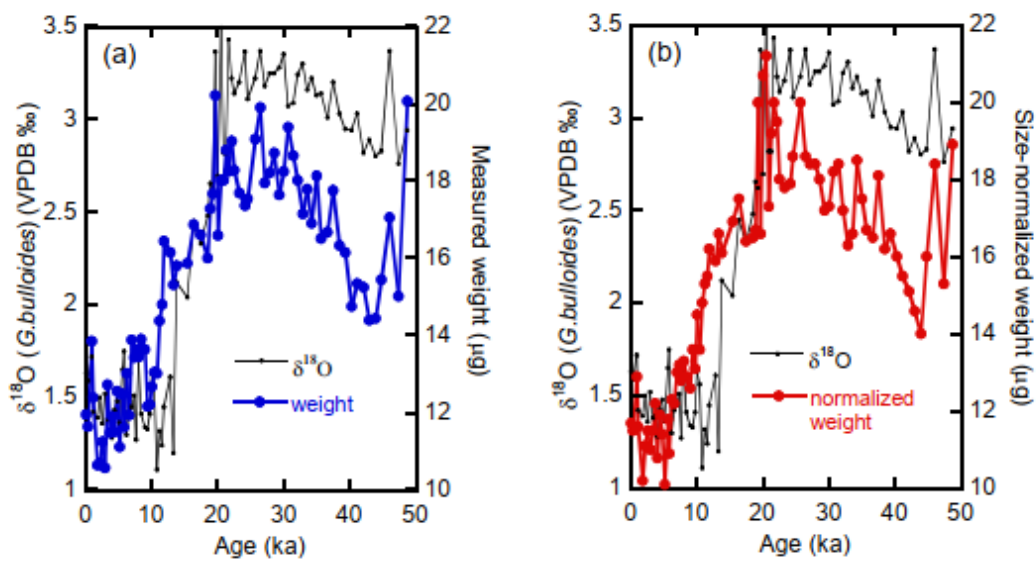


Figura 6. Masa normalizada (SNW) de la testa de *G. bulloides* a escalas geológicas (tomado de Barker y Elderfield, 2002).

V. METODOLOGÍA

V.1. Diseño de estudio

Para abordar las hipótesis planteadas en esta tesis, se seleccionó un núcleo (testigo) de sedimento colectado frente a la localidad de Pisco (Tabla 2, Figura 7), cuya locación tiene la ventaja de estar en una zona que ha sido exhaustivamente explorada con testigos de similar profundidad y que han sido previamente datados

para la reconstrucción de las condiciones oceanográficas a escala multidecenal (e.g. B0405-06 (B06), B0405-14 (B14)), los cuales son mostrados en la Figura 7.

V.1.1. Población

El testigo B1404-11 fue la población de estudio, situado en el talud continental superior dentro del núcleo de la ZMO frente a Perú central (Tabla 2).

Tabla 2. Detalles relacionados a la colecta de los testigos de sedimento durante el Crucero CRIO 1404 en abril 2014.

Testigo	Expedición	Longitud (W)	Latitud (S)	Profundidad (m)	Código	Referencias
BX-1	CRIO 1404	76°30.253	14°07.755	296	B1404-11	
B0506-14	Paleo 2005	76°26	14°16	301	B14	Salvatteci et al. 2014a, b
B0406-06	Paleo 2004	76°30	14°07	299	B06	Gutiérrez et al. 2009; Cardich et al. 2019

V.1.2. Muestra

Se estableció un muestreo sistemático y continuo con intervalos cada 0.5 centímetros para la obtención de submuestras en el que se evaluó el registro microfósil de foraminíferos calcáreos, de tal manera que el nivel de resolución de corte permitió comparar y relacionar con la información de parámetros de otros testigos.

V.2. Definición de las variables de estudio

Las variables, con sus respectivas unidades, consideradas en esta tesis son presentadas en la tabla 3.

Tabla 3. Variables dependientes e independientes utilizadas en esta tesis.

Variables Dependientes	Variables Independientes
Abundancia relativa de testas (%)	Concentración de nitrato intersticial (μM)
Riqueza de especies, índice de diversidad de Shannon-Wiener e índice de equidad de Pielou	Serie cronológica (años)
Índices derivados de la composición	Densidad aparente (g/cm^3)
Proporción de testas planctónicas en relación a las bentónicas (P/B)	
Proporción de especies dominantes (Bt/(Bs+Bt))	
Proporción de especies postóxicas (Psp/(Asp+Psp))	
Contenido de calcita (masa) en la testa (μg)	
Masa normalizada al tamaño de la testa ($\mu\text{g}/\mu\text{m}^2$)	
Densidad de poros en la testa de <i>B. seminuda</i> (# de poros/ μm^2)	
Porosidad en la testa (%)	

V.3. Procedimientos y técnicas

V.3.1. Obtención y selección del material de estudio

Cada testigo de sedimento fue extraído con un Sacatestigos de Caja tipo Soutar (140 x 19.6 x 19.6 cm) a bordo del B.I.C. José Olaya Balandra en abril de 2014 durante el Crucero Intensivo Oceanográfico (CRIO) 1404 (CalHis). Para recibir el material sedimentario en cubierta, la parte basal del sacatestigo fue colocada encima de un envase acondicionado con hielo seco. Una vez estabilizado, se introdujo un tubo cilíndrico de PVC en el interior del Sacatestigos el cual fue inmediatamente sellado y llevado a una cámara frigorífica con temperaturas entre 3 y 4 °C durante un periodo prolongado (no mayor a 60 días).

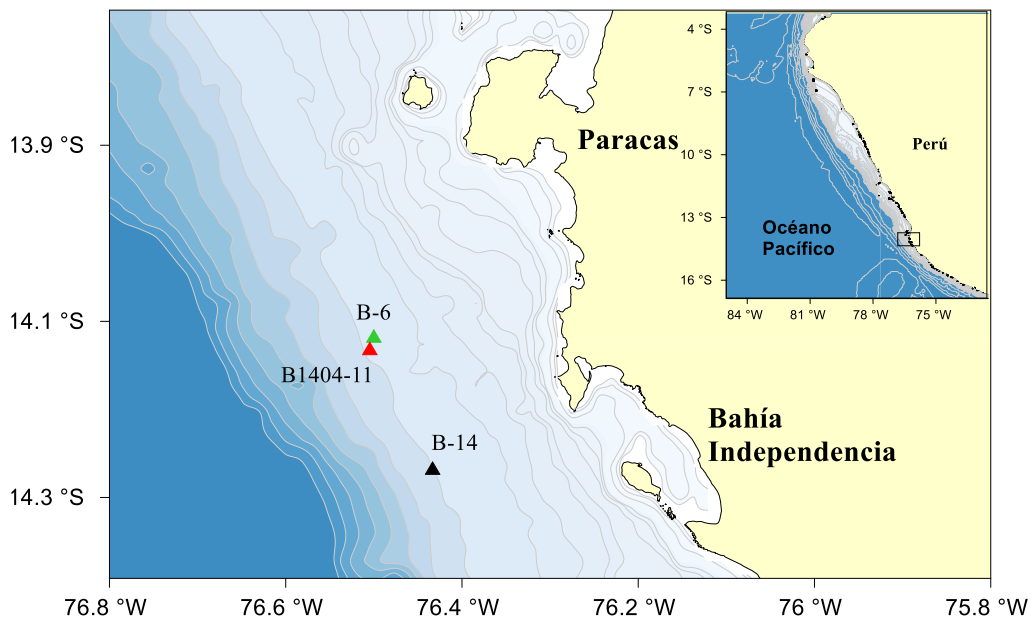


Figura 7. Ubicación de los puntos de colecta de los testigos de caja (Box-core) obtenidos durante el Crucero CRIO 1404, destacando el testigo B1404-11 e incluyendo la posición de B-14 y B-6.

V.3.2. Material de estudio

El testigo B1404-11 contenido en un tubo de PVC fue cortado longitudinalmente en dos mitades. Una de las mitades se guardó como archivo en la cámara fría mientras que la otra mitad fue la que se procesó. Con la ayuda de una canaleta de aluminio se obtuvo una losa de sedimento, la cual fue radiografiada con un equipo médico convencional de rayos X. Las radiografías consistieron en la captura de imágenes con focos distintos, a 0 cm del tope, a 20, 40, 60 y 80 cm de la base.

Los mejores enfoques fueron compilados y se elaboró una sola imagen compuesta con la finalidad de aproximar una primera cronología correlacionando secuencias sedimentarias comunes entre testigos (Salvatteci *et al.* 2014b) que en combinación con los perfiles de la densidad aparente (*Dry Bulk Density, DBD*) y la

tonalidad de las láminas permiten ubicar la fecha del cambio sedimentológico (*shift*, Gutiérrez *et al.*, 2009) y/o la presencia de bandas de diatomeas, lo que contribuye a establecer una estrategia adecuada para el submuestreo de otros marcadores estatigráficos como ^{210}Pb y ^{14}C .

V.3.2.1. Resolución temporal de estudio

El testigo B1404-11 fue submuestreado seccionando bloques de 7 cm^3 (6 x 2.5 x 0.5 cm) para foraminíferos y de 1 cm^3 (1x1x1 cm) para el DBD, obteniéndose un total de 156 y 78 submuestras, respectivamente. Estas submuestras de sedimento fueron procesadas en el Laboratorio de Bentos Marino y de Geología Marina del Instituto del Mar del Perú (IMARPE). Para el *DBD* (g/cm^3) se determinó el volumen y los pesos húmedos y pesos secos. Para el procesamiento de foraminíferos se siguió el protocolo de Morales *et al.* (2006) con algunas modificaciones (Figura 8). El material retenido en las mallas de 63 y 125 μm fue observado en el microscopio estereoscópico para la identificación y conteo de las testas de foraminíferos.

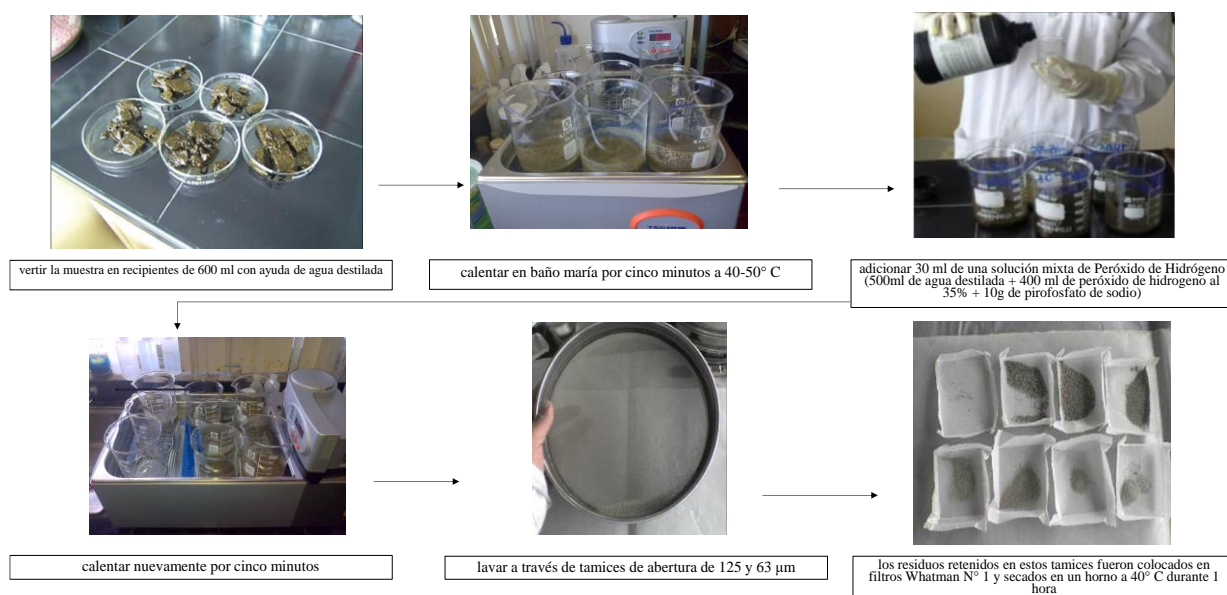


Figura 8. Procesamiento de submuestras para foraminíferos en el testigo B1404-11. Algunas imágenes tomadas de Morales et al. (2020).

V.3.2.2. Submuestras e instrumentos para la datación del testigo

Para las mediciones con los trazadores radioactivos ^{210}Pb y ^{241}Am , se realizó un submuestreo hasta la profundidad de 36 cm en intervalos de 1 cm (20 submuestras). Estas submuestras fueron pesadas y secadas a 50°C obteniendo sedimento seco (5-11 g) y enviadas al Laboratorio de la Universidad de Kiel (Alemania) para su análisis mediante espectrometría gamma. La actividad de ^{210}Pb puede medirse por espectrometría alfa y gamma (Appleby, 2001; Sanchez-Cabeza y Ruiz-Fernández, 2012). A través de esta técnica, se determinó la cronología para la parte más reciente del testigo (~ 70 últimos años). El ^{210}Pb no sustentado o en exceso ($^{210}\text{Pb}_{\text{xs}}$) y ^{231}Am fueron obtenidos en Bq/kg y posteriormente convertidos a dpm/g.

V.3.3. Método de estudio

V.3.3.1. Descripción del testigo

La descripción fue realizada de manera visual examinando las estructuras sedimentarias y el matiz de coloración del sedimento a lo largo de todo testigo de acuerdo con la tabla de colores estándares de Munsell (*Munsell Soil Color Charts*, Mazzullo y Graham, 1988).

V.3.3.2. Modelo de edad

La tasa de acumulación de sedimento fue calculada a partir de la actividad en exceso ($^{210}\text{Pb}_{xs}$) de acuerdo a la siguiente ecuación (Turekian et al. 1980):

$$A_z = A_0 e^{-\lambda/W * z};$$

Donde A_0 y A_z es la actividad en exceso en superficie y a profundidades másicas o masa acumulada Z_m (g/cm^2), respectivamente, en tanto que λ es la constante de decaimiento y W es la tasa de acumulación de sedimento. Además, se consideró la edad media de 22.3 años para este radionucleido (^{210}Pb). Estos datos sirvieron para trabajar el perfil considerando el modelo geocronológico CFCS (*Constant Flux Constant Sedimentation*). Este modelo fue complementado usando el intervalo en el cual la actividad del ^{241}Am desaparece, asumiendo un fechado de 1953 de acuerdo con el inicio de la precipitación radioactiva en la época reciente, asociada a los ensayos nucleares (Gutiérrez et al., 2009).

Se determinaron las edades convencionales de radiocarbono en la componente húmica de la MO sedimentaria. Para ello, se separaron de 10 a 13 mg de sedimento seco de las submuestras para DBD de 6 horizontes diferentes (17-18, 23-24, 37-38, 46-47, 60-61 y 76-77 cm) y enviadas al Laboratorio de medición de ^{14}C (LMC14, Gif-sur Yvette, Francia) para ser analizadas mediante “Espectrometría de masas con acelerador (AMS). Para la calibración de las edades convencionales en la sección del testigo más allá del dominio datado a partir del $^{210}\text{Pb}_{\text{xs}}$ se estimó inicialmente el valor de la edad reservorio local (ΔR), siguiendo el procedimiento descrito por Gutiérrez et al. (2009), excluyendo *slumps* en base a la correlación estratigráfica con otros testigos de la zona (Salvatteci et al. 2014b). Posteriormente, las edades convencionales se calibraron con el programa Calib 8.20 usando el método de la curva de calibración Marine20 (Heaton et al., 2020) con el valor del ΔR estimado. Finalmente, se realizó una regresión lineal entre las edades ^{14}C calibradas y la masa acumulada corregida lo que permitió estimar las tasas de acumulación de masa para la sección más profunda del testigo; y con ello completar el modelo de edad hasta su base.

V.3.3.3. Foraminíferos

Las submuestras fueron esparcidas homogéneamente en una placa grillada, para su observación al microscopio estereoscopio. Se contabilizaron un mínimo de 300 individuos en cada muestra siempre que fue posible (Cardich *et al.* 2019). Finalmente, los individuos fueron colocados en láminas microfósiles. Este procedimiento se realizó tanto para las submuestras de la fracción más grande ($>125\ \mu\text{m}$) como para las de la fracción más pequeña (63 - 125 μm).

La identificación taxonómica fue realizada hasta nivel específico utilizando literatura especializada de trabajos como Loeblich y Tappan (1988), Resig (1981, 1990), Morales et al. (2006), Cardich et al. (2015), Saito et al. (1983), y Schiebel y Hemleben (2017).

V.3.3.4. Morfometría y determinación de la masa promedio de las testas

La cantidad de calcita en las testas de foraminíferos puede estar sujeta a la influencia del tamaño (Barker y Elderfield, 2002; Aldridge et al., 2012; Beer et al., 2010a; Marshall et al., 2013; Osborne et al. 2020), por lo que debe de ajustarse a través de mediciones morfométricas. Para ello, se seleccionaron las testas (n=1- 30) de los tamaños >125 μm tanto para *G. bulloides* como para *B. seminuda*, considerando los intervalos en los primeros 40 centímetros del testigo. Las testas fueron dispuestas para ser observadas en un microscopio estereoscópico Leica MZ 16A, de manera que se efectuaron capturas de imágenes de los mismos para la cuantificación de sus dimensiones mediante el programa NI Vision Assistant. El fundamento técnico que usa este programa es la generación de un polígono de forma semi automática a través de un comando (*script*) preestablecido obteniendo el contorno y la superficie (área) del objeto y por consiguiente parámetros como el diámetro máximo de Feret (μm) y el área calibrada (μm^2).

Como parte del procesamiento, fue necesario convertir las imágenes a 8 bits a través del programa Image J. La secuencia de comandos fue:

original image → (1) *image calibration* → (2) *threshold 1* → (2) *basic morphology* → (2) *filtros* → (2) *adv morpho 1* → (3) *left.top filter* → (3) *right bottom filter* → (4) *particle filter 1* → (5) *particle analysis*.

Estos pasos corresponden a las siguientes funciones:

- (1) transforma el número de píxeles de la imagen en micrómetros. Por lo tanto, depende completamente de la magnificación del objeto en observación.
- (2) permite ajustar la saturación de la imagen para que sólo se consideren los elementos de interés, pero también para que la forma de los objetos se ubique con la mayor precisión posible.
- (3) se borran todas las partes externas de la imagen como el marco de la placa.
- (4) permite eliminar pequeñas partículas de polvo, efectos u otros objetos no deseados en las mediciones.
- (5) tabla de doble entrada con el número de los elementos medidos y las diversas mediciones realizadas.

Para la calibración de las dos imágenes, la magnificación utilizada para los foraminíferos fue 20. Finalmente, para el filtro de partículas se usó 70 μm ($\pm 10 \mu\text{m}$) para *G. bulloides*. Se consideró al diámetro máximo de Feret como la longitud máxima de la testa (μm).

Las mismas testas fueron pesadas en grupos en pequeñas cápsulas de aluminio con una ultra microbalanza Mettler Toledo XP2U (0.1 μg), obteniendo la

masa promedio por muestra (intervalo), similar a lo realizado a trabajos previos (Lohmann, 1995; Broecker y Clark, 2001; Gonzalez-Mora et al. 2008; Moy et al. 2009; de Moel 2009; Naik et al. 2010, Pak et al. 2018).

Este procedimiento también se ejecutó para otras especies bentónicas como *Bolivina costata* y *Bolivina plicata* en algunos intervalos donde la cantidad de testas lo permitió.

V.3.3.5. Cuantificación de los poros en las testas

Para este análisis se seleccionaron las testas (n=10) de *B. seminuda* de la fracción mayor (>125 μm) ya que esta especie se caracteriza por su alta porosidad (Glock et al. 2011) y frecuencia a lo largo de todo el testigo. Este procedimiento se realizó para cada intervalo con una resolución aproximada de 1 cm. Las testas fueron acondicionadas para un montaje y fotografiado en Microscopio de Barrido Electrónico (MEB). Este procesamiento fue realizado en principio en el Laboratorio de Microscopía Electrónica de CEREGE y posteriormente completado en el Laboratorio de Equipamiento Especializado de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos.

La metodología desarrollada en esta tesis siguió los criterios empleados por Glock *et al.* (2011), Kuhnt et al. (2013) y Petersen et al. (2016) mediante la observación de campos sobre las imágenes en MEB tomadas con una magnificación constante. Conforme a ello, se determinaron 2 índices: la densidad de poros, la cual se calculó de dos formas, en base a la última cámara (Kuhnt et al. 2013) y para las 10 primeras cámaras (Glock *et al.* 2011) que en adelante aparecen como método 1

y método 2, respectivamente; y la porosidad de la testa, determinada sólo para las 10 primeras cámaras (Glock *et al.* 2011). De acuerdo a Kuhnt *et al.* (2013), la última cámara refleja las condiciones ambientales en las que se desarrolló durante la última etapa de su ciclo de vida.

Para ambos parámetros, la cuantificación de poros se realizó manualmente utilizando el programa ImageJ (Figura 9). Para los conteos, los campos de observación consideraron un área de 10000 μm^2 debido a la homogeneidad en la morfología de la testa de *B. seminuda* (Glock *et al.* 2011).

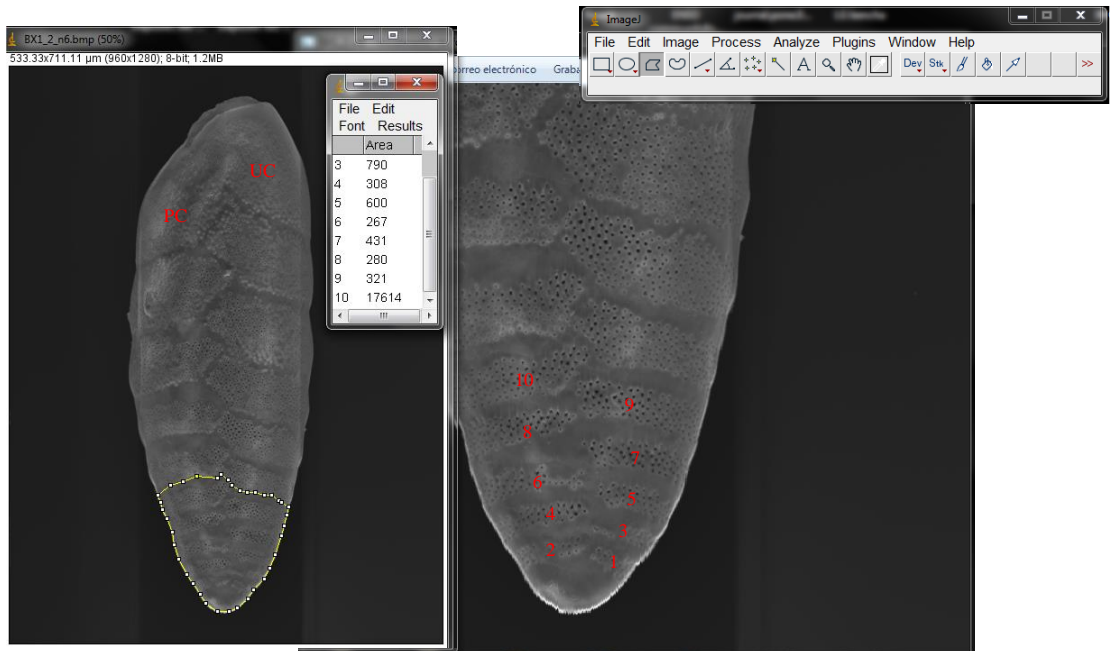


Figura 9. Secuencia de procesamiento de imágenes para el conteo manual de poros. A) en el extremo inferior de las testas, los números en rojo indican la posición referencial de cada cámara para el cálculo de la densidad de poros y la porosidad de acuerdo con Glock *et al.* (2011). B) área de superficie que cubierta con poros las diez primeras cámaras. En el extremo superior, se indica la última cámara (UC) y penúltima cámara (PC).

V.3.3.6. Índices de porosidad en muestras de sedimento recientes

Basado en los procedimientos de la anterior sección (4.3.3.5), se compararon los índices obtenidos en testas de individuos ‘vivos’ de *B. seminuda* de

material colectado en un gradiente batimétrico frente a Callao (12°S) expuesto a diferente concentración de nitrato intersticial (Tabla 4).

Tabla 4. Número de testas (teñidas con Rosa de Bengala) de *B. seminuda* incluidas en la calibración de los índices de porosidad (DP y P) con la concentración de nitrato intersticial (datos no publicados), a partir de material obtenido durante el Crucero M92 (enero 2013). Los puntos de colecta pueden ser consultados en Sommer et al. (2016).

Profundidad (m)	Intervalo en el sedimento (cm)	NO ₃ intersticial [μM]	Número de testas usadas		
			<i>B. seminuda</i>		<i>B. tenuata</i>
			DP	P	DP
~80	[0 - 0.5]	0	7		1
~150	[0 - 0.5]	7.1	9	2	
	[0.5 - 1.0]	10.0	7	2	
~250	[0 - 0.5]	20.3	5	1	1
	[1.5 - 2.0]	0.36	6		
~400	[0 - 0.5]	35.47	6		

V.4. Procesamiento de datos

V.4.1. Registro fósil de foraminíferos

Los conteos se expresaron en número de testas por gramo de sedimento seco (#testas/g). La contribución de cada taxón para este parámetro se expresó en términos relativos (%). La riqueza de especies (S) y los índices de diversidad de Shannon (H') y el índice de equidad de Pielou (J) se estimaron a partir de los datos crudos a través del paquete estadístico PRIMER 6 +PERMANOVA 1.0.3.

V.4.2. Índices complementarios

Se calcularon los índices en base a la composición de especies, la morfología y la preservación de testas. Debido a que *B. seminuda* (Bs) y *B. tenuata* (Bt) fueron las especies bentónicas más frecuentes y con alta dominancia, se calculó la razón Bt/(Bt+Bs) definida como la proporción de testas de *B. tenuata* y *B. seminuda*; y la

razón $P_{sp}/(P_{sp}+A_{sp})$ basada en la proporción entre especies postóxicas (P_{sp}) en relación a la contribución de especies anóxicas (A_{sp}), de acuerdo a los índices propuestos por Cardich et al. (2019). Finalmente, la razón entre testas planctónicas y bentónicas (P/B) se utilizó como indicador de preservación de calcita en el sedimento (Morales et al. 2006; Cardich et al. 2019).

V.4.3. Estimación del contenido de calcita

La estimación de este parámetro consistió en el cociente de la masa promedio (μg) entre el área calibrada promedio (μm^2) de cada intervalo, desestimando los pesajes unitarios. Este método difiere de otros estudios en los que se consideró el área individual (Marshall et al., 2013; Osborne et al. 2016, 2020).

V.4.4. Densidad de poros y porosidad en la testa

La densidad de poros fue expresada como el número de poros por área ($\#\text{poros}/\mu\text{m}^2$) para ambos métodos (1 y 2), en tanto que la porosidad fue definida como la proporción del área de poros en relación al área total analizada tomando como referencia las 10 primeras cámaras de la testa (Glock et al. 2011).

V.5. Plan de análisis

Con los datos estandarizados del registro microfósil, se generaron matrices de abundancia relativa tanto para especies bentónicas como planctónicas. Se graficaron las diez especies más representativas de acuerdo a su orden jerárquico en abundancia relativa promedio, considerando dataciones posteriores a 1812 (total

de 96 muestras), que contiene los intervalos con variable preservación de foraminíferos. Asimismo, para este procedimiento fue necesario establecer un límite de frecuencia por encima de 30 muestras con presencia de testas, debido principalmente a las bajas concentraciones en FP.

Los análisis estadísticos sólo se centraron en FB, retirándose aquellas muestras con abundancia promedio por debajo del 5% con presencia en al menos 10% del total de muestras. A partir de una matriz de similitud considerando 19 especies de FB dominantes, se obtuvo un dendrograma para modo R empleando el índice de Bray-Curtis para identificar los ensamblajes más importantes.

Se evaluó la normalidad de los datos obtenidos de la tafocenosis de foraminíferos calcáreos y los *proxies* no geoquímicos para determinar la técnica paramétrica adecuada. Adicionalmente, se ejecutó un Análisis de Componentes Principales (ACP) para determinar la importancia de cada especie que explica la variabilidad en el registro microfósil, graficándose los escalados de las dos primeras componentes.

Los *proxies* generados fueron comparados entre al menos tres periodos de tiempo a través de un análisis de varianza paramétrico (ANOVA). Por último, se llevaron a cabo correlaciones paramétricas de Pearson entre las variables disponibles (registro microfósil e índices derivados). Estas pruebas estadísticas se realizaron con el programa Rstudio v 3.1.2. El comando utilizado para correlaciones incluye la corrección del nivel de probabilidad α ($p < 0.05$) para las comparaciones

múltiples y la corrección de Bonferroni, que es el cociente del nivel de probabilidad α ($p < 0.05$) entre el número de pruebas realizadas (Glantz, 2002).

VI. RESULTADOS

VI.1. Descripción y datación del testigo sedimentario B1404-11

5.5.1. Estratigrafía del testigo

El testigo B1404-11 tuvo una longitud total de 78 cm y estuvo generalmente caracterizado por matices de color verde olivo y gris, sin evidenciar características de bioperturbación o retrabajo (Figura 10a, b). Se diferenciaron principalmente dos secciones: la primera sección, situada desde el tope del testigo hasta cerca a los 30 cm, que comprendió horizontes con intervalos más homogéneos con algunas laminaciones irregularmente discontinuadas, a excepción de los primeros centímetros en los cuales estuvo finamente laminado hasta el nivel de los 5 cm (Figura 10b). La otra sección, desde los 30 cm hasta la base del testigo, presentó secuencias mejor diferenciadas con laminaciones bien definidas. Inmediatamente al inicio de este horizonte, se identificaron hasta tres capas de diatomeas que coinciden con el rango de valores más bajos de *DBD*. Este patrón se confirma con las fotografías y radiografías de rayos X del testigo (Figura 10b, c).

Los valores del *DBD* en todo el testigo variaron entre 0.141 a 0.497 g/cm³, registrándose un cambio a 43 cm (Figura 10d). El valor promedio desde el tope hasta este punto fue de 0.229 g/cm³ en tanto que fue más alto (0.381 g/cm³) desde éste hasta la base del testigo. Al comparar con la imagen compuesta de rayos X, se constató el cambio sedimentológico (*shift*) a ese nivel (43 cm de profundidad).

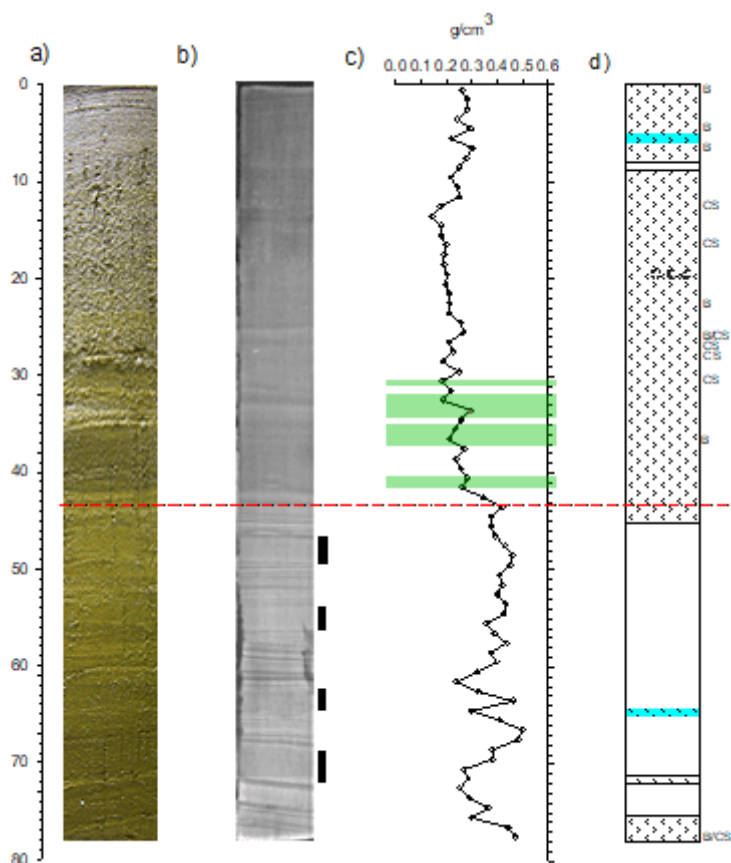


Figura 10. Testigo de sedimento B1404-11. a) imagen digital, b) radiografía, c) perfil de la densidad aparente DBD (g/cm^3) y d) representación gráfica sobre la preservación de los carbonatos (relleno), con intervalos de muy baja preservación en color celeste; y otras características asociadas a las estructuras biogénicas como B: bioerosión, CS: calcificación secundaria.

La preservación de carbonatos fue baja por encima de los 10 cm con mayor prevalencia de testas fracturadas. En estos intervalos, la bioerosión fue una característica muy frecuente manifestándose principalmente en bolívínidos. Por debajo de este nivel, la mayoría de los intervalos estuvo generalmente dominado por testas con calcificación secundaria hasta el nivel de la capa de diatomeas más superficial (Figura 10e). Además, en este tramo se observó mayor incidencia de otros microfósiles con buena preservación como radiolarios, bivalvos y pterópodos. Finalmente, hacia los estratos más profundos del testigo, los carbonatos

desaparecieron con algunos intervalos de baja preservación. En todos los intervalos se observó restos de escamas y vértebras de peces.

De acuerdo con la correlación estratigráfica por debajo del *shift* (Figura 11), se identificaron al menos cuatro discordancias (*slumps* II, III, IV y V). Estos segmentos en el testigo no fueron considerados en el recálculo de la masa acumulada para la estimación del modelo de edad.

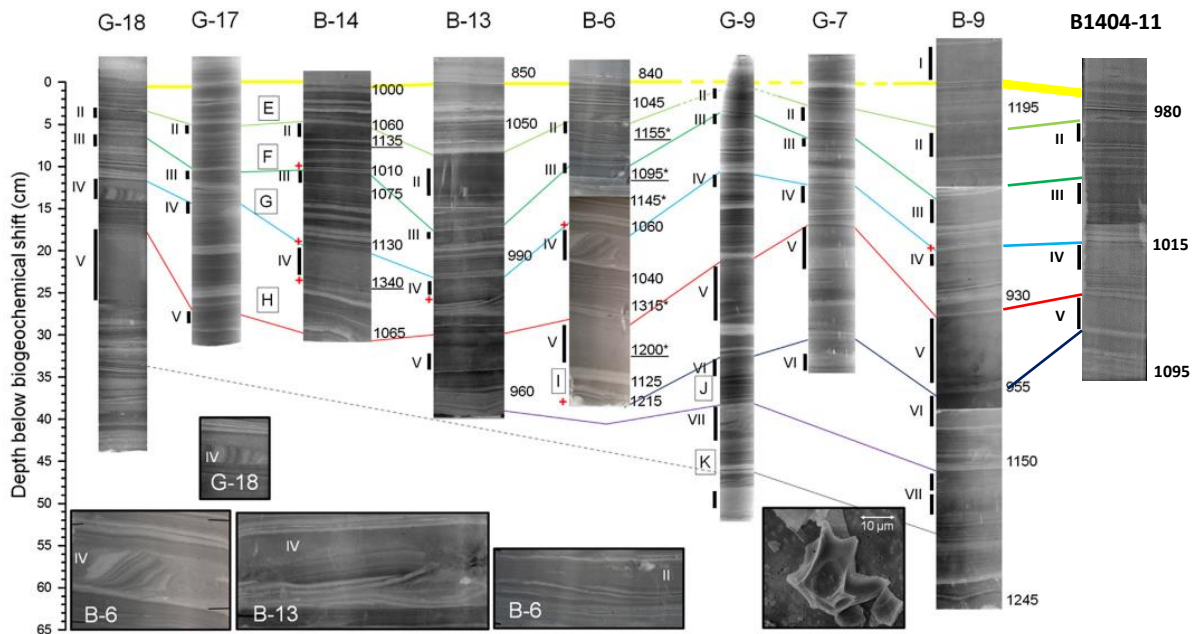


Figura 11. Cronoestratigrafía para la sección pre-*shift* en el testigo B1404-11 (adaptado de Salvattecchi et al. 2014b). Los números romanos demarcan la presencia de *slumps*. Las líneas de colores representan a los marcadores estratigráficos. En la imagen radiografiada, los colores fueron invertidos, de manera que las laminaciones más oscuras (más claras) representan sedimentos más densos (menos densos).

5.5.2. Datación basada en $^{210}\text{Pb}_{\text{xs}}$ y radionucleidos artificiales (^{241}Am)

El perfil de actividad de $^{210}\text{Pb}_{\text{xs}}$ (en exceso) del testigo mostró valores de mezcla en los 7.5 cm de la capa superior cercana al tope del testigo (Figura 12a). La distribución mezclada de la actividad de $^{210}\text{Pb}_{\text{xs}}$ en este intervalo coincidió con un abrupto incremento en el perfil de actividad del ^{241}Am obteniendo su pico máximo en 7-8 cm y luego una disminución hasta desaparecer en el intervalo 12-13 cm. Por debajo de los 8 cm, la actividad de $^{210}\text{Pb}_{\text{xs}}$ presentó un decaimiento en función de la profundidad (Figura 12a).

La tasa de acumulación estimada con el modelo mixto CFCS+ ^{241}Am fue de $0.064 \text{ g/cm}^2/\text{a}$, en tanto que la tasa de acumulación (W_1) estimada a partir del ^{241}Am fue de $0.054 \text{ g/cm}^2/\text{a}$. De acuerdo con este modelo, el último punto de $^{210}\text{Pb}_{\text{xs}}$ tuvo un fechado de 1954 por lo cual las fechas previas al año 1955 se estimaron en base a una tasa de acumulación (W_2) de $0.069 \text{ g/cm}^2/\text{a}$ (Figura 12b). En base a estos resultados se estimó que el *shift* tiene una edad convencional aproximada de 93 ± 15 años BP (1857 ± 15 AD).

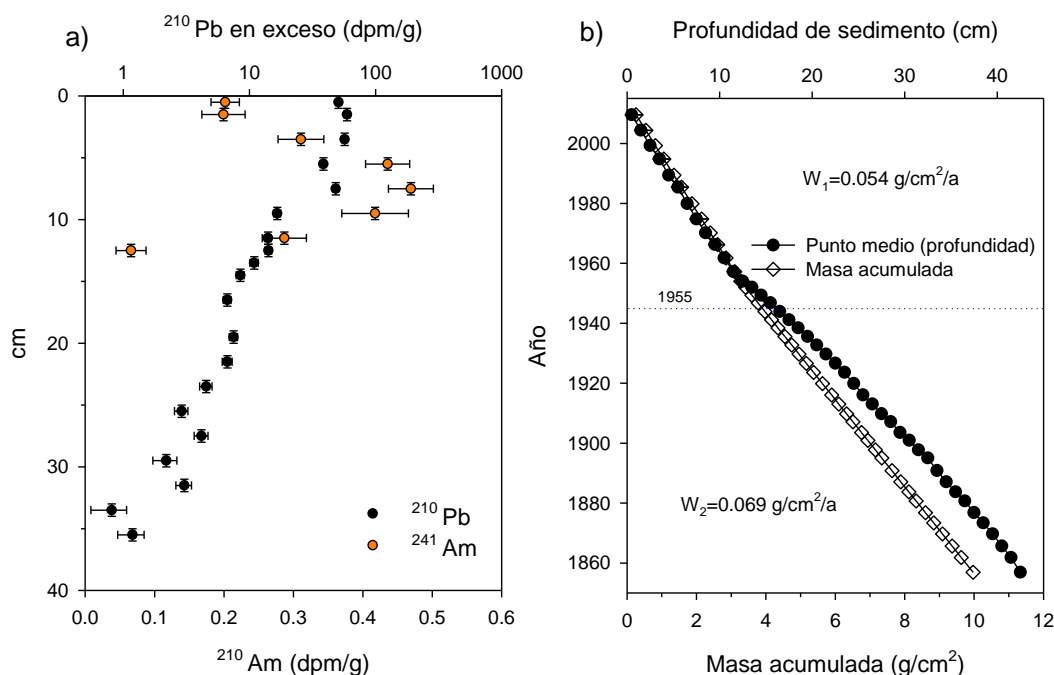


Figura 12. a) Perfiles de actividad $^{210}\text{Pb}_{\text{xs}}$ en exceso (dpm/g en escala logarítmica) y del radionucleido artificial ^{241}Am en el testigo B1404-11. a) modelo de edad CFCS+ ^{241}Am , basado en la tasa de acumulación (W) para el testigo B1404-11 por encima del *shift* (1857 AD). La profundidad en el sedimento (cm) y la masa acumulada (g/cm^2) son mostradas en el eje horizontal superior e inferior, respectivamente.

5.5.3. Fechados de radiocarbono

Las edades radiocarbono convencionales en los niveles seleccionados se detallan en la tabla 5. La estimación del efecto reservorio (ΔR) para la sección de dominio de ^{210}Pb (por encima del *shift*) basada en la curva de calibración Marine20 (Heaton et al., 2020) resultó con valores que oscilaron entre 131 y 278 con un error estándar de 71 años. Las edades calibradas variaron entre 734 ± 30 años BP (en 18 cm) y 914 ± 30 años BP (en 38 cm).

Tabla 5. Edades radiocarbono (^{14}C) convencionales, efecto reservorio (ΔR) y edades radiocarbono calibradas del testigo B1404-11. La estimación de ΔR antes del dominio de ^{210}Pb (por debajo del *shift*) fue calculada con el modelo de regresión (ver 5.5.4). Todas las edades son mostradas en años antes del presente (BP).

Código de muestra	Profundidad en el sedimento (cm)	Profundidad másica (g/cm^2)	Edad ^{14}C (media \pm 1S)	ΔR (media \pm 1S)	Edad ^{14}C cal. (media \pm 1S)	Edad a partir de la datación con ^{210}Pb	Comentarios
B1404-18	17-18	4.164	635 \pm 30	131 \pm 71		6 \pm 2	ΔR inferido de la datación con ^{210}Pb
B1404-24	23-24	5.374	730 \pm 30	240 \pm 71		26 \pm 5	ΔR inferido de la datación con ^{210}Pb
B1404-38	37-38	8.600	790 \pm 30	278 \pm 71		73 \pm 15	ΔR inferido de la datación con ^{210}Pb
B1404-47	46-47	11.533	980 \pm 30	285 \pm 68	155 \pm 94		
B1404-61	60-61	17.219	1015 \pm 30	285 \pm 68	184 \pm 98		
B1404-77	76-77	22.875	1095 \pm 30	285 \pm 68	265 \pm 107		

5.5.4. Modelo de edad combinado del testigo

En el testigo B1404-11, el modelo de ajuste de la función calculada a partir de la relación entre las edades convencionales (años BP) y la masa acumulada (Z_m) debajo del *shift* resultó significativo ($R^2= 0.87$, $p= 0.01$), así como los parámetros y errores asociados (Figura 13). La función general calculada se muestra en la Figura 13, resultando en una estimación del ΔR en 285 ± 68 . Al calibrar las edades convencionales con el ΔR estimado se obtuvo un rango cronológico desde los 265 ± 107 años BP (en la base del testigo) hasta los 155 ± 94 años BP (*shift*, que es el punto de intercepto en el modelo de ajuste de la función) (Tabla 5).

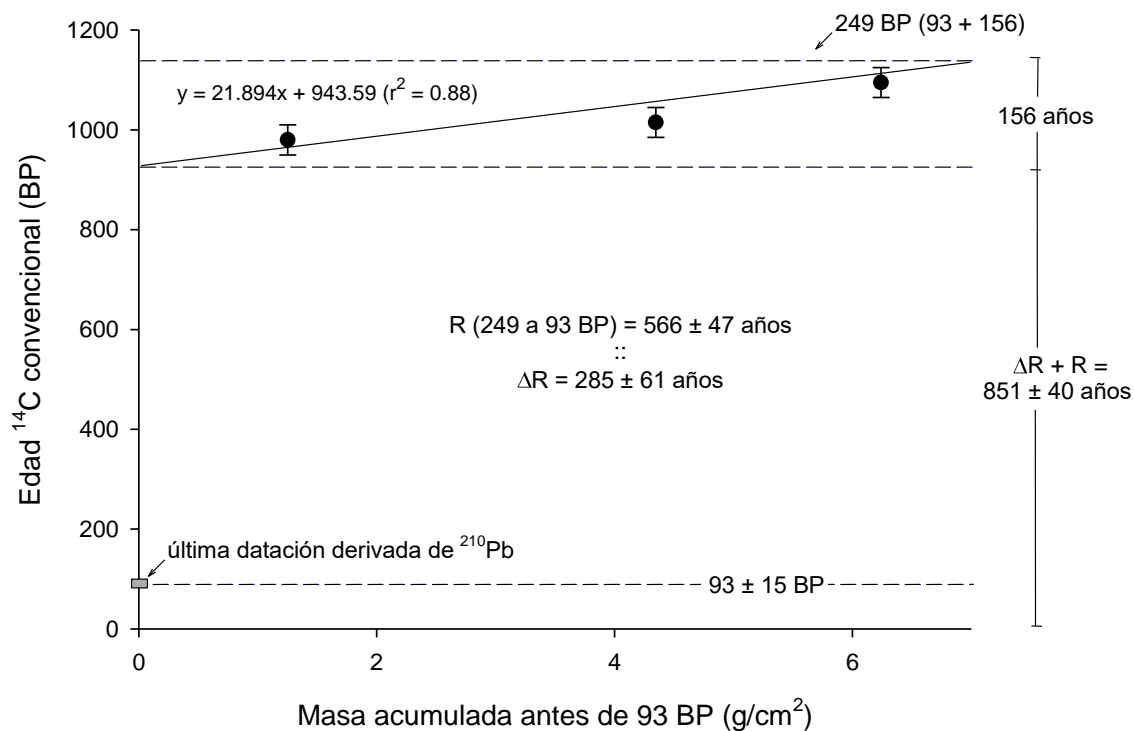


Figura 13. Estimación del ΔR en función de la masa acumulada de sedimento para el periodo debajo del *shift*.

El modelo de edad integrado a la resolución del submuestreo para foraminíferos fue obtenido a través de las tasas de acumulación W_1 (0.054 ± 0.0014 $\text{g}/\text{cm}^2/\text{a}$) desde el tope hasta el último valor referenciado de ^{241}Am y W_2 (0.069 ± 0.011 $\text{g}/\text{cm}^2/\text{a}$) para la sección por encima del *shift*. La estimación de la tasa de acumulación por debajo del *shift* en base a las edades calibradas (W_3) fue de 0.048 ± 0.001 $\text{g}/\text{cm}^2/\text{a}$, obteniendo una edad total del testigo de 268 años BP que abarca hasta 1708 AD (Figura 14). Las tasas de sedimentación promedio correspondientes fueron $S_1 = 2.2 \pm 0.06$ mm/a , $S_2 = 3.1 \pm 0.5$ mm/a y $S_3 = 1.3 \pm 0.03$ mm/a .

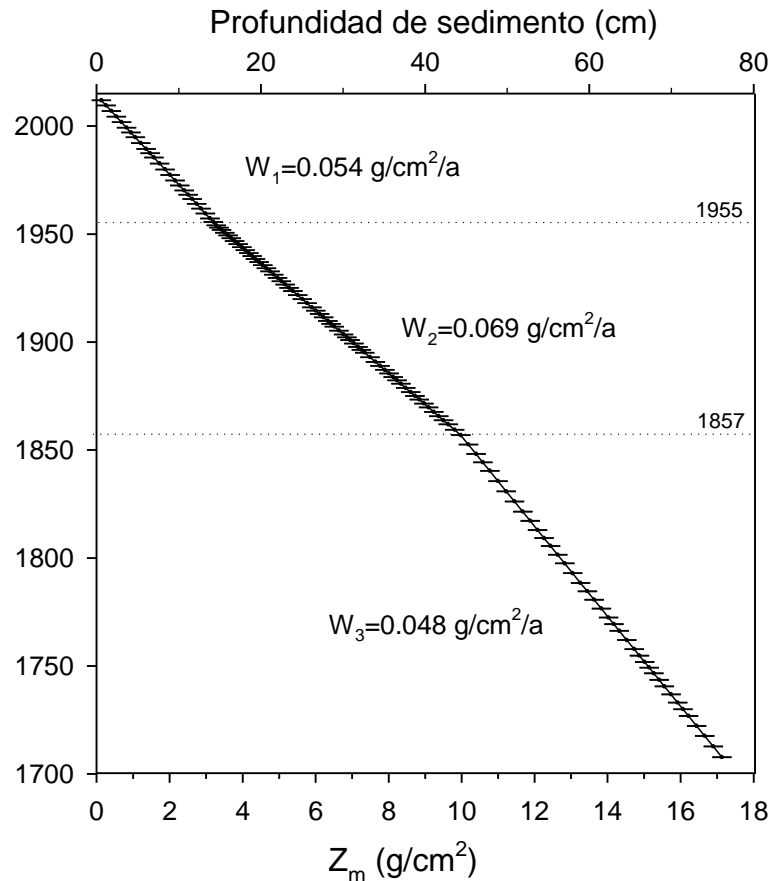


Figura 14. Modelo de edad integrado del testigo B1404-11.

VI.2. Abundancia de foraminíferos

La mayor concentración de testas predominantemente calcáreas ocurre después del *shift* y la mitad de la década de 1960. Previo y posterior a este intervalo, la cantidad de testas de foraminíferos fue considerablemente menor o nula, siendo más crítico en los planctónicos (Figura 15a, b), con mayor frecuencia de fragmentos de FB. Al comparar ambos grupos, la concentración de testas bentónicas superó hasta en dos órdenes de magnitud tanto en la fracción gruesa (>125 μm) como en la fracción fina (63-125 μm). En relación a esto último, los planctónicos estuvieron compuestos por testas de menor tamaño (63-125 μm) a diferencia de los bentónicos

en los cuales las testas de mayor tamaño fueron tan importantes como las más pequeñas.

La riqueza de FB presentó cerca del doble de especies en comparación a los planctónicos (Figura 15c, h). A diferencia de los planctónicos, tanto el índice de Shannon (H') como el de Equidad (J) en los bentónicos mostraron una ligera tendencia decreciente desde finales del siglo XIX hasta poco más de 1950 (Figura 15 d, e, i, j). Durante este periodo, las métricas de diversidad en ambos grupos presentaron menor variabilidad. En general, el índice de Shannon exhibió los máximos valores asociados a los picos de mayor concentración de testas en la fracción gruesa (Figura 15a, d). Los valores más bajos en todas las métricas correspondieron con la menor cantidad o ausencia de testas de foraminíferos.

De acuerdo a la preservación de las testas (carbonatos) y en combinación con las características sedimentológicas del testigo, se caracterizaron hasta 3 periodos para los últimos 200 años: el primero (I: 1812-1860), con muy baja preservación de carbonatos y altos valores de DBD (mayor sedimentación terrígena) hasta la transición del *shift* que a su vez coincide con las laminaciones finas (Figura 10); el segundo (II: 1860-1950), con alta preservación de carbonatos y con poca variabilidad del DBD destacando dos tipos de sedimentación según la coloración y textura, una de aporte diatomeico (1860 – 1900) y otra de aporte de MO; y el tercero (III:1950-2014), con menor preservación de carbonatos y concentraciones relativamente mayores de MO.

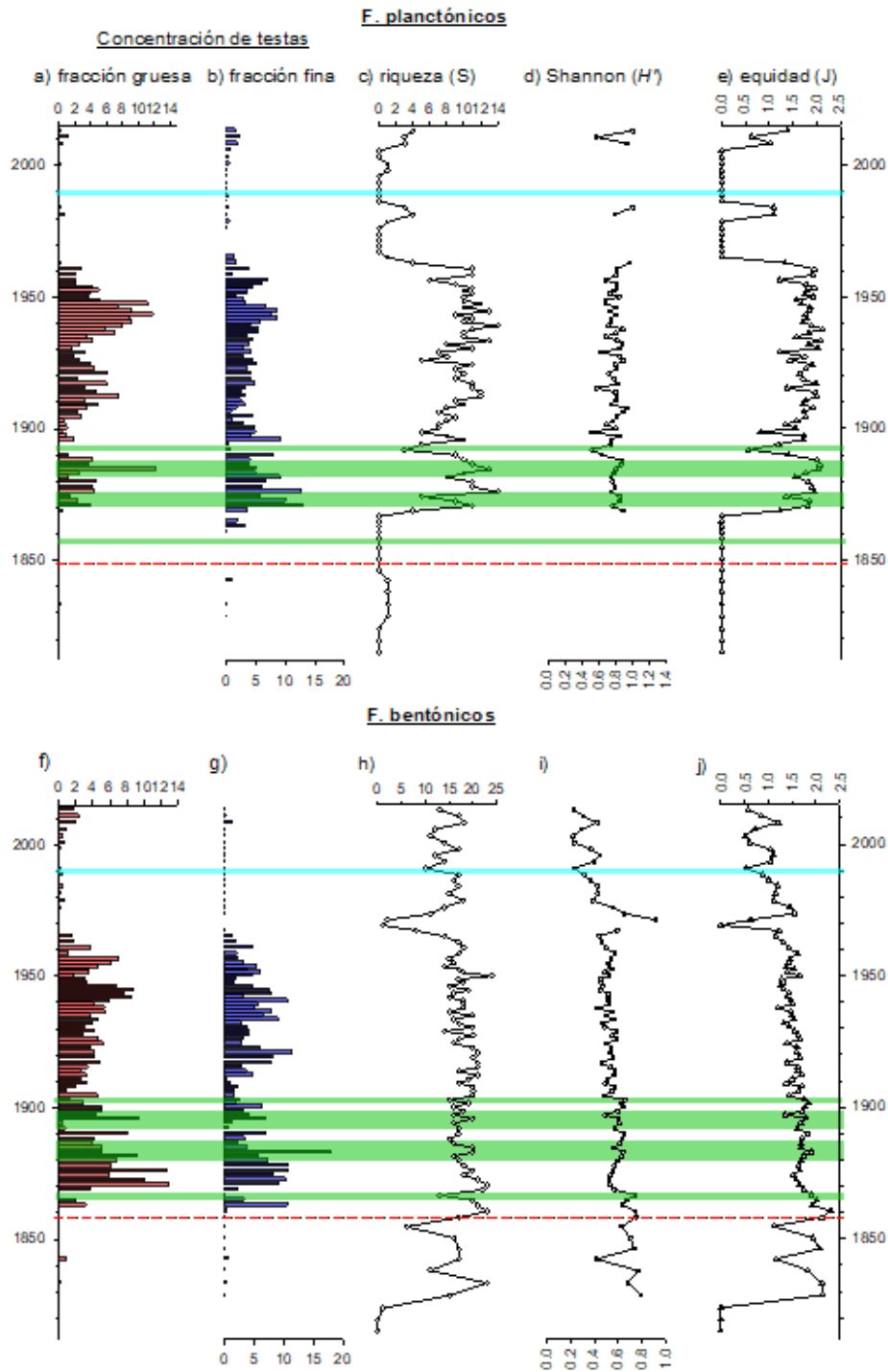


Figura 15. Descriptores univariados del registro microfósil de foraminíferos planctónicos (a-e) y bentónicos (f-j). Concentración de testas ($\times 10^3$ testas/g) de la fracción de tamaño gruesa ($>125 \mu\text{m}$ en rojo, excepto para planctónicos $\times 10$ testas/g) y fina ($63\text{-}125 \mu\text{m}$ en azulino). La línea roja discontinua indica el *shift*. Además, se muestran las principales bandas de diatomeas en color verde y el segmento de baja preservación de carbonatos en celeste.

VI.2.1. Foraminíferos planctónicos (FP)

Se identificaron 20 especies de FP considerando ambas fracciones de tamaño ($>125\ \mu\text{m}$ y $63\text{-}125\ \mu\text{m}$) en tanto que un taxón fue resuelto en género. Los datos de abundancia relativa para el integrado ($> 63\ \mu\text{m}$) se detallan en el Anexo 2. Del total de especies encontradas, las 10 más abundantes en orden jerárquico fueron: *G. bulloides*, *Globigerinita uvula*, *Neogloboquadrina dutertrei*, *Neogloboquadrina incompta*, seguidas de *Neogloboquadrina pachyderma* (sinistral) y *Globoquadrina hexagona*, en tanto que el resto de especies estuvo por debajo de 10%, *Globigerina quinqueloba*, *Globigerina falconensis*, *Neogloboquadrina pachyderma* (dextral) y *Globigerinita glutinata* (Tabla 6).

Las testas de estas especies fueron muy escasas durante el primer periodo, mostrando gran variabilidad en el periodo II y la primera década del tercer en el cual sólo las testas de *G. bulloides* fueron más frecuentes en comparación al resto (Figura 16). Esta última especie mostró valores sostenidos en la última parte del periodo II e inicios del tercero (Figura 16a). Asimismo, algunas especies presentaron patrones asociados a las bandas principales de diatomeas: *G. uvula*, mostró un incremento importante durante periodo de mayor sedimentación diatomeica (Figura 16b) mientras que *G. quinqueloba* exhibió picos máximos de abundancia relativa que coincidieron con las bandas más antiguas de diatomeas (Figura 16g). Mas bien, *N. dutertrei*, disminuyó gradualmente durante este último evento estando casi ausente en las bandas más recientes (Figura 16c) al igual que para *N. pachyderma* en su forma sinistral (Figura 16e). En otros casos como *N. pachyderma* en su forma dextral y *G. glutinata* sólo mostraron picos máximos

asociados a la banda más antigua, aunque en menor grado (Figura 16i, j). *N. dutertrei*, en cambio, mostró un valle de corta duración con valores bajos hacia finales del segundo periodo e inclusive hasta después de 1950 (Figura 16c). Este patrón también fue similar en *N. incompta* (Figura 16d) y *G. falconensis* (Figura 16h) y opuesto en *G. hexagona* mostrando más de un pico máximo con altos valores (Figura 16f).

Tabla 6. Abundancia relativa (%) y frecuencia relativa (%) de las especies de foraminíferos planctónicos más importantes para los últimos 200 años del registro.

Especie	Abundancia relativa (%)	f (%)
<i>Globigerina bulloides</i> d'Orbigny 1826	24.5	70.8
<i>Globigerinita uvula</i> Ehrenberg 1861	24.0	52.1
<i>Neogloboquadrina pachyderma</i> (sinistral) Ehrenberg 1861	18.5	52.1
<i>Neogloboquadrina dutertrei</i> d'Orbigny 1839	18.2	61.5
<i>Neogloboquadrina incompta</i> Cifelli 1961	10.9	51
<i>Globoquadrina hexagona</i> Natland 1938	8.7	54.2
<i>Globigerina quinqueloba</i> Natland 1962	8.3	61.5
<i>Globigerina falconensis</i> Blow 1962	6.0	36.5
<i>Neogloboquadrina pachyderma</i> (dextral) Ehrenberg 1861	5.5	52.1
<i>Globigerinita glutinata</i> Egger 1893	5.1	38.5

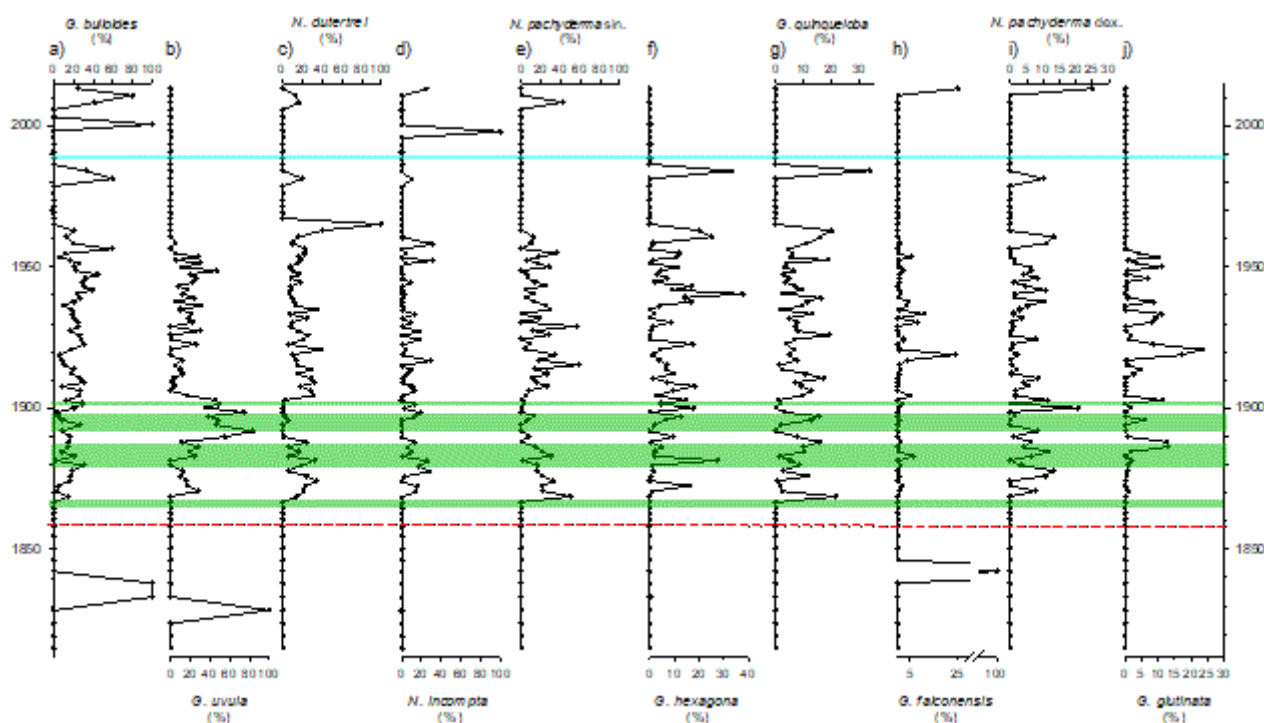


Figura 16. Perfiles de abundancia relativa de las diez especies planctónicas más importantes (>63 μ m).

VI.2.2. Foraminíferos bentónicos (FB)

Considerando el integrado de ambas fracciones de tamaño (>63 μ m), se identificaron 41 taxa, de las cuales 30 fueron a nivel de especie y un total de 11 fueron resueltos en género, e incluyen formas aglutinadas de escasa preservación como *Bathysipon* spp., *Leptohalysis* sp. y *Trochammina* spp. (Anexo 3). Del total,

las diez especies calcáreas de mayor abundancia relativa fueron *Bolivina seminuda*, *Buliminella tenuata*, *Suggrunda eckisi*, *Bolivina plicata*, *Bolivina pacifica*, *Pseudoparrella subperuviana*, *Buliminella elegantissima*, *Stainforthia* sp., *Bolivina costata* y *Nonionella stella* (Tabla 7).

Durante el primer periodo, las especies más representativas con picos elevados fueron *B. seminuda*, *B. plicata*, *B. pacifica*, *Stainforthia* sp. (Figura 17a, d-f, h), siendo la primera la de mayor contribución (>40%) en todo el registro microfósil estudiado. Durante el segundo periodo, se observó una mayor variabilidad mostrando que por encima de las bandas de diatomeas, *B. seminuda* incrementó progresivamente sus porcentajes hasta el periodo actual (Figura 17a). Por el contrario, los picos máximos de *B. tenuata* coincidieron con las bandas de masiva sedimentación de diatomeas (Figura 17b), al igual que *Stainforthia* sp. y *N. stella* (Figura 17h, j). El pico máximo de *S. eckisi* en el registro microfósil estudiado ocurrió en la transición del *shift* con porcentajes diferenciados entre 1880 y 1910 (Figura 17c). *Bolivina pacifica*, con porcentajes menores a 10, mostró una variabilidad interdecenal con intervalos de tendencia negativa principalmente en el periodo II (Figura 17e). Este patrón, aunque con una mayor variabilidad, lo presentaron las testas espirales de *Pseudoparrella subperuviana* con un ligero incremento a inicios del siglo XXI (Figura 17f).

La especie *Buliminella elegantissima* exhibió mayores porcentajes por encima de las bandas de diatomeas disminuyendo abruptamente a finales del periodo II y alcanzando pequeños picos esporádicos durante el periodo III (Figura

17g). En el caso de *B. costata*, presentó hasta tres etapas con tendencia al aumento durante el periodo II e inicios del periodo III, el primero con un pico entre las dos bandas más antiguas de diatomeas; la segunda después de la banda de diatomea más reciente hasta 1920 AD en el cual decrece; y una tercera en la cual nuevamente incrementa hasta mediados de 1970 para posteriormente disminuir hasta la época reciente (Figura 17i).

Tabla 7. Abundancia relativa (%) y frecuencia relativa (%) de las especies de foraminíferos bentónicos más importantes de los últimos 200 años.

Especie	Abundancia relativa (%)	f (%)
<i>Bolivina seminuda</i> Cushman 1911	51.4	93.8
<i>Buliminella tenuata</i> Cushman 1927	19.5	89.6
<i>Suggrunda eckisi</i> Natland 1950	4.8	84.4
<i>Bolivina plicata</i> d'Orbigny 1839	4.8	91.7
<i>Bolivina pacifica</i> Cushman & McCulloch 1942	4.6	90.6
<i>Pseudoparrella subperuviana</i> Cushman 1926	4.0	85.4
<i>Buliminella elegantissima</i> d'Orbigny 1839	2.7	84.4
<i>Stainforthia</i> sp.	1.8	68.8
<i>Bolivina costata</i> d'Orbigny 1839	1.7	90.6
<i>Nonionella stella</i> Cushman & Moyer 1930	1.5	66.7
<i>Nonionella</i> cf. <i>N. auris</i> d'Orbigny 1839	1.4	70.8
<i>Bolivina seminuda</i> var. <i>humilis</i> Cushman & McCulloch 1942	1.4	56.3
<i>Epistominella afueraensis</i> McCulloch 1977	1.2	78.1
<i>Cassidulina limbata</i> Cushman & Hughes 1925	0.9	58.3
<i>Buliminella curta</i> Cushman 1925	0.8	84.4
<i>Brizalina pseudobeyrichi</i> Cushman, 1926	0.8	76.0
<i>Ehilohedra vitrea</i> Parker, 1953	0.7	31.3
<i>Globobulimina auriculata</i> Bailey 1851	0.6	20.8
<i>Fursenkoina</i> sp.	0.6	44.8

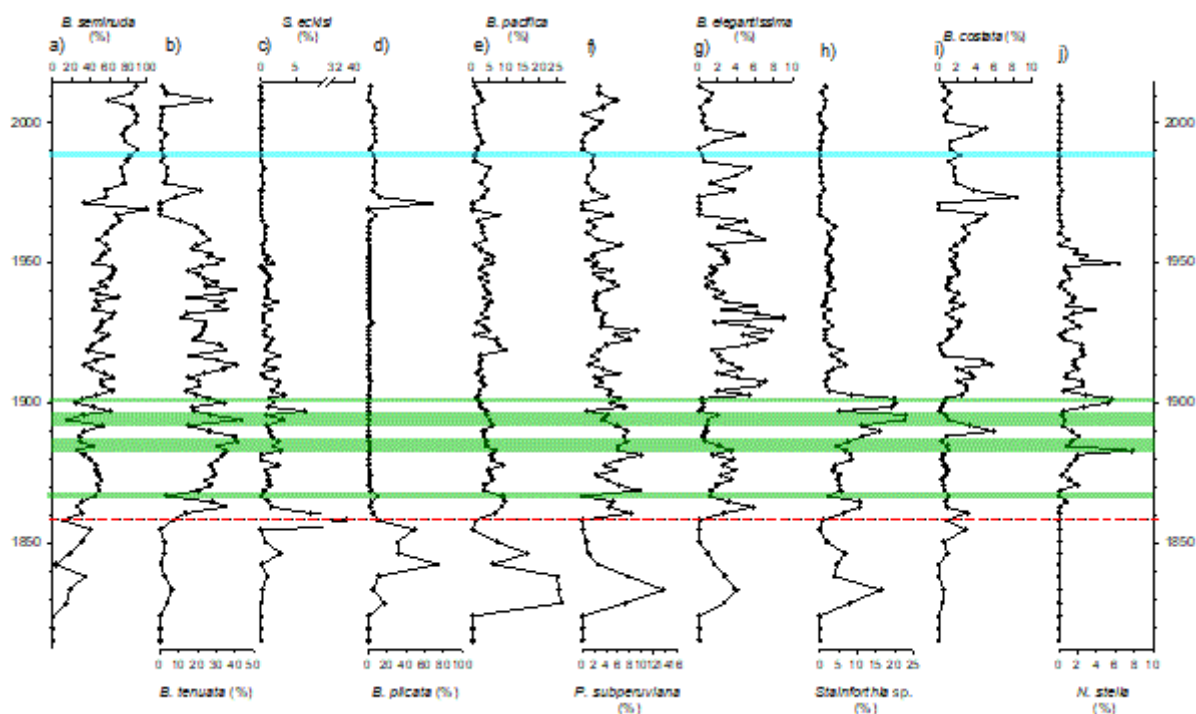


Figura 17. Perfiles de abundancia relativa de las diez especies de foraminíferos bentónicos más importantes (>63 μm).

VI.2.3. Análisis de clasificación y ordenación de las asociaciones de especies calcáreas

El dendrograma elaborado en base al coeficiente de Bray-Curtis para las especies de FP dominantes obtuvo tres ensambles con similitud mayor al 50% (Figura 18). El primer agrupamiento (A) abarcó las especies más frecuentes en los intervalos del periodo de estudio como *G. uvula*, *G. hexagona*, *N. pachyderma* (sinistral), *G. bulloides*, *G. quinqueloba* y *N. dutertrei*. La segunda asociación (B) estuvo compuesta por *N. pachyderma* (dextral) y *N. incompta* y finalmente una tercera agrupación (C) de menor similitud al resto con dos especies *G. falconensis* y *G. glutinata*.

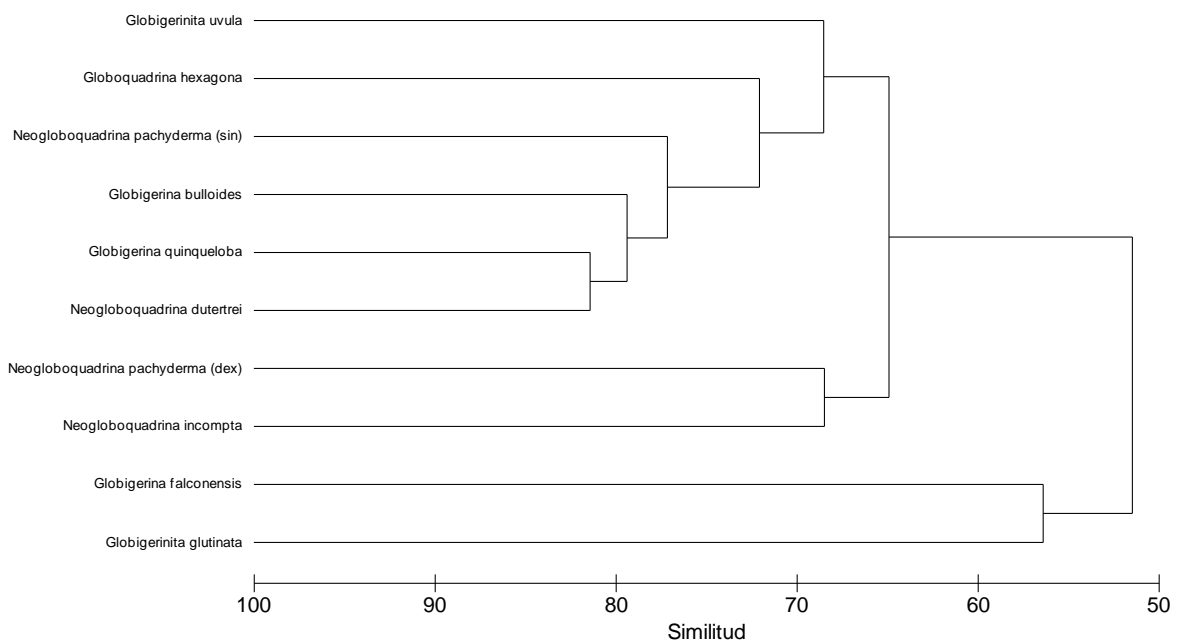


Figura 18. Dendrograma de similitud en base al coeficiente de Bray Curtis de las especies de foraminíferos planctónicos dominantes para los últimos 200 años.

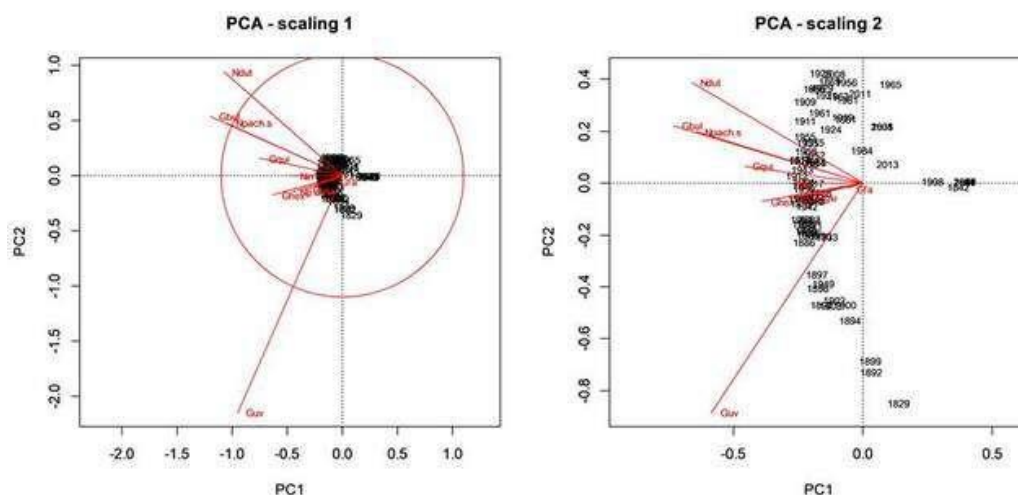


Figura 19. Escalados 1 y 2 del análisis de componentes principales (ACP) de las especies de foraminíferos planctónicos dominantes para los últimos 200 años. Gbu = *Globigerina bulloides*; Gfal = *Globigerina falconensis*; Gglu = *Globigerinita glutinata*; Gqui = *Globigerina quinqueloba*; Guvu = *Globigerinita uvula*; Ghex = *Globoquadrina hexagona*; Npa-d = *Neogloboquadrina pachyderma* (dextral); Npa-s = *Neogloboquadrina pachyderma* (sinistral); Nin = *Neogloboquadrina incompta*; Ndu = *Neogloboquadrina dutertrei*.

En cuanto a los FB, los ensambles de especies con mayor similitud formaron hasta tres asociaciones (Figura 20). La primera asociación estuvo conformada por cuatro subgrupos con similitud superior al 60%. Uno de ellos constituido por las especies dominantes del testigo *B. seminuda* y *B. tenuata* largamente diferenciadas del resto de subgrupos. Un segundo subgrupo estuvo conformado por las especies *B. costata*, *B. elegantissima*, *S. eckisi*, *B. pacifica* y *P. subperuviana*, que a su vez con mayor similitud a un tercer subgrupo de especies *N. stella*, *N. cf. auris*, *Stainforthia* sp.; además de un cuarto subgrupo compuesto por *E. afueraensis*, *B. plicata*, *B. pseudobeyrichi* y *B. curta*, que en conjunto se asocian a una sola especie *C. limbata*. Una segunda y tercera asociación con menor grado de similitud estuvo compuesta por las especies *B. seminuda* var. *humilis* y *Fursenkoina* sp. y *E. vitrea* y *G. auriculata*, respectivamente.

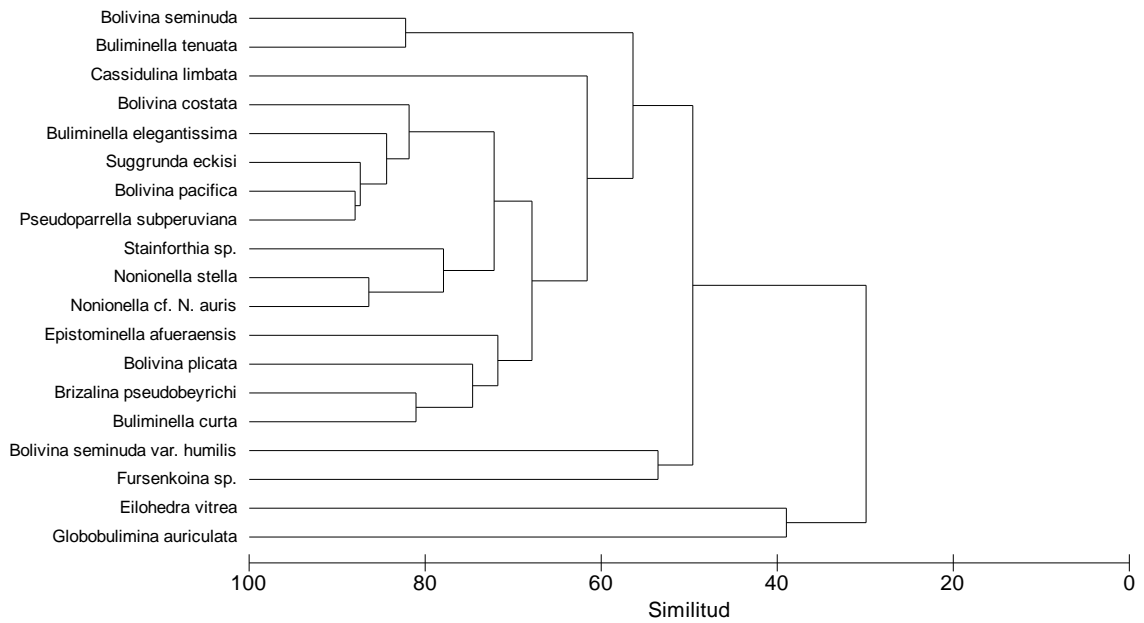


Figura 20. Dendrograma de similitud en base al coeficiente de Bray Curtis de las especies de foraminíferos bentónicos dominantes para los últimos 200 años.

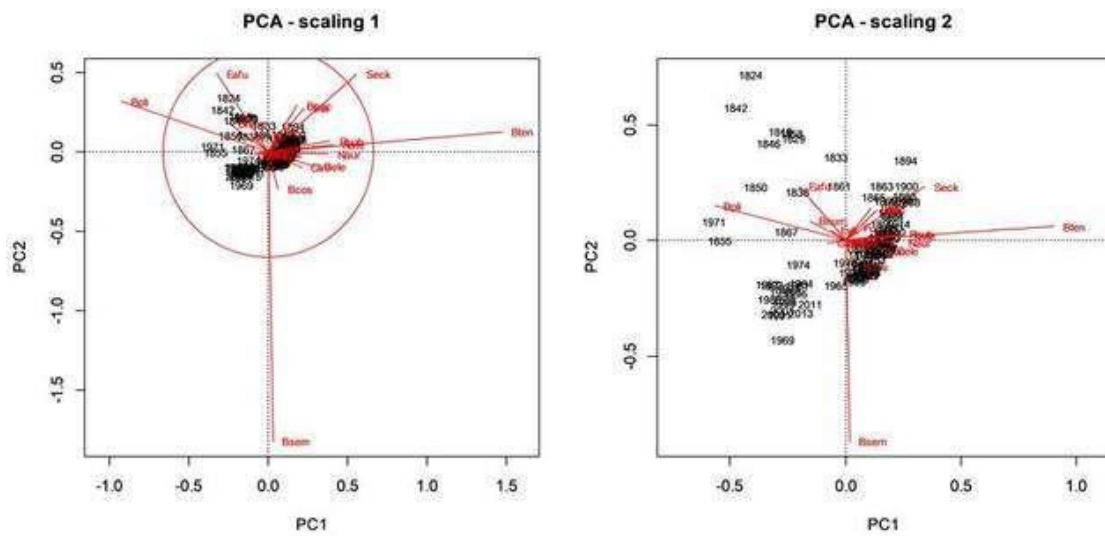


Figura 21. Escalados 1 y 2 del análisis de componentes principales (ACP) para las especies de foraminíferos bentónicos dominantes para los últimos 200 años. Bcos = *Bolivina costata*; Bpac = *Bolivina pacifica*; Bpli = *Bolivina plicata*; Bhum = *Bolivina seminuda* var. *humilis*; Bsem = *Bolivina seminuda*; Pps = *Brizalina pseudobeyrichi*; Bcu = *Buliminella curta*; Bele = *Buliminella elegantissima*; Bten = *Buliminella tenuata*; Clim = *Cassidulina limbata*; Eafu = *Epistominella afueraensis*; Evit = *Eilohedra vitrea*; Gaur = *Globobulimina auriculata*; Nste = *Nonionella stella*; Naur = *Nonionella auris*; Seck = *Suggrunda eckisi*; Psub = *Pseudoparrella subperuviana*; Sta = *Stainforthia* sp.; Fur = *Fursenkoina* sp.

De acuerdo al análisis de componentes principales (ACP) para el periodo de estudio en este testigo, los dos primeros componentes explicaron el 38% y el 17% de la varianza total para los ensambles de FP siendo el primer componente el de mayor peso, en tanto que para los ensambles de FB los dos primeros componentes explicaron el 37% y el 23% de la varianza total.

Para los ensambles de FP, este análisis mostró una alta contribución por parte de las especies *G. bulloides*, *N. dutertrei* y *N. pachyderma* (sinistral) las cuales estuvieron fuertemente asociadas al cuadrante negativo del CP1 y de forma análoga *G. uvula* asociada al cuadrante negativo del CP2 durante el periodo I y primera mitad del siglo XX correspondiente al periodo II (Figura 19).

En el caso de los ensambles de FB, el componente uno (CP1) estuvo principalmente explicado por *B. tenuata* seguido de *B. plicata* la cual contribuyó con carga opuesta (Figura 21). El componente dos (CP2) estuvo mayoritariamente explicado por *B. seminuda*. Las especies *B. plicata* y *E. afueraensis* aparecen asociados al cuadrante que contiene los años correspondientes al periodo I (Figura 21).

VI.3. Calibración del número de poros en la testa de *B. seminuda*

La estación más profunda con mayor contenido de nitrato intersticial mostró el valor más bajo de DP en testas teñidas de *B. seminuda* de (Figura 22). Los valores de DP calculados en las 10 primeras cámaras de la testa fueron relativamente más bajos comparados con los valores de DP calculados en la última cámara (Figura 22,

Tabla 8). Las testas de esta especie calcárea de mayor profundidad estuvieron caracterizadas por presentar poros de mayor tamaño (Figura 22).

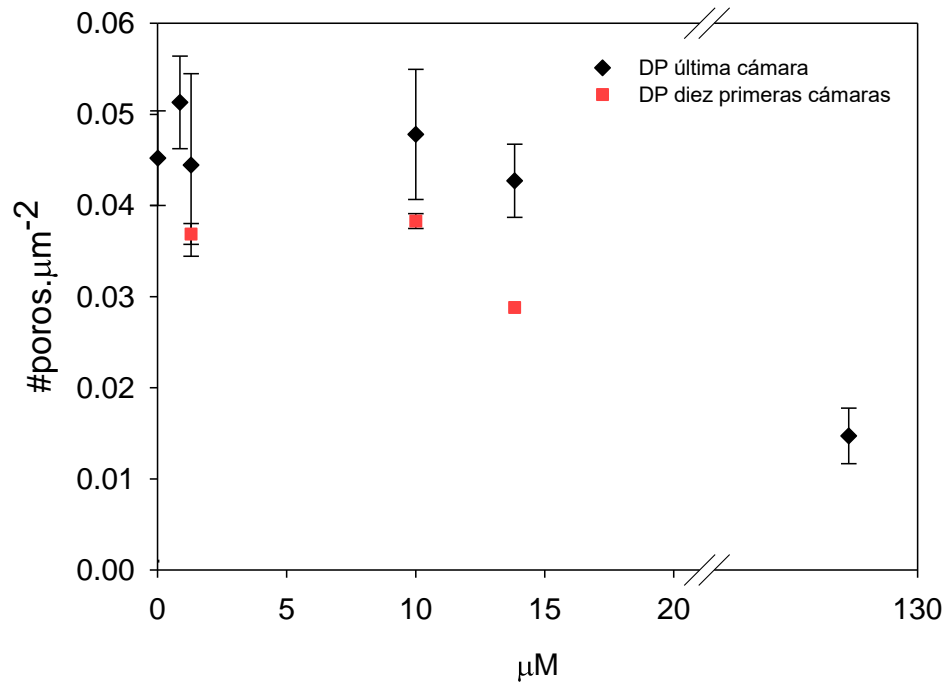


Figura 22. Concentración de nitrato intersticial (μM) vs. Cuantificación de poros en testas de individuos ‘vivos’ (teñidos) de *B. seminuda*.

Tabla 8. Índices de poros (densidad de poros: DP; porosidad: P) calculados en testas de individuos ‘vivos’ de *B. seminuda* y *B. tenuata*, de material obtenido durante el Crucero M92 en enero de 2013 frente a Callao, con conteos en la última cámara (método 1) y en las primeras diez cámaras (método 2).

Profundidad (m)	<i>B. seminuda</i>					<i>B. tenuata</i>		Observaciones
	Método 1		Método 2			Método 1		
	# poros	DP \pm ds (#poros/ μm^2)	# poros	DP \pm ds (#poros/ μm^2)	P (%)	# poros	DP (#poros/ μm^2)	
-80	113 \pm 13	0.045 \pm 0.01	-	-	-	228	0.455	
-150	120 \pm 18	0.048 \pm 0.01	463 \pm 32	0.038 \pm 0.001	0.57	204	0.408	
-250	111 \pm 25	0.044 \pm 0.01	357 \pm 182	0.037 \pm 0.001	0.65	-	-	
-250	107 \pm 13	0.043 \pm 0.004	187	0.029	0.54	244	0.481	testas con calcificación secundaria (no consideradas)
-250	128 \pm 13	0.051 \pm 0.01	-	-	-	-	-	testas con calcificación secundaria (no consideradas), se incluyó un conteo en la penúltima cámara
-400	74 \pm 15	0.015 \pm 0.003	-	-	-	-	-	testas con poros parcialmente fusionados

VI.4. Características morfométricas y preservación de las testas de foraminíferos calcáreos seleccionados

VI.4.1.G. *bulloides*

La concentración de testas de *G. bulloides* fluctuó entre 1 y 169 por gramo de sedimento (Figura 23a). La descripción de los patrones de cada parámetro morfométrico se detalla principalmente en referencia al periodo II, debido a las escasas mediciones en los periodos I y III, como consecuencia de la ausencia de testas de foraminíferos planctónicos preservados. El pico máximo de preservación de testas en *G. bulloides* a mitad del siglo XX. Previo a este pico, se distinguieron 2 picos de similar magnitud: uno a finales del siglo XIX y otro a comienzos de 1920 (Figura 23a). En cuanto al diámetro máximo, el cual osciló de 184.93 a 371.51 μm , no presentó mayor variabilidad (Figura 23b). La masa promedio de la testa de *G. bulloides* fluctuó entre 0.87 y 4.49 μg , mostrando un patrón interdecenal con un pico máximo en la década de 1930, el cual decayó progresivamente hasta finales del periodo II (Figura 23c). Análogamente, el patrón interdecenal en la masa normalizada asemejó a la masa promedio, aunque con ligeros contrastes en la última década del periodo II (Figura 23d). Ambos parámetros presentaron gran variabilidad en el periodo III a comparación del primer periodo (Figura 23d).

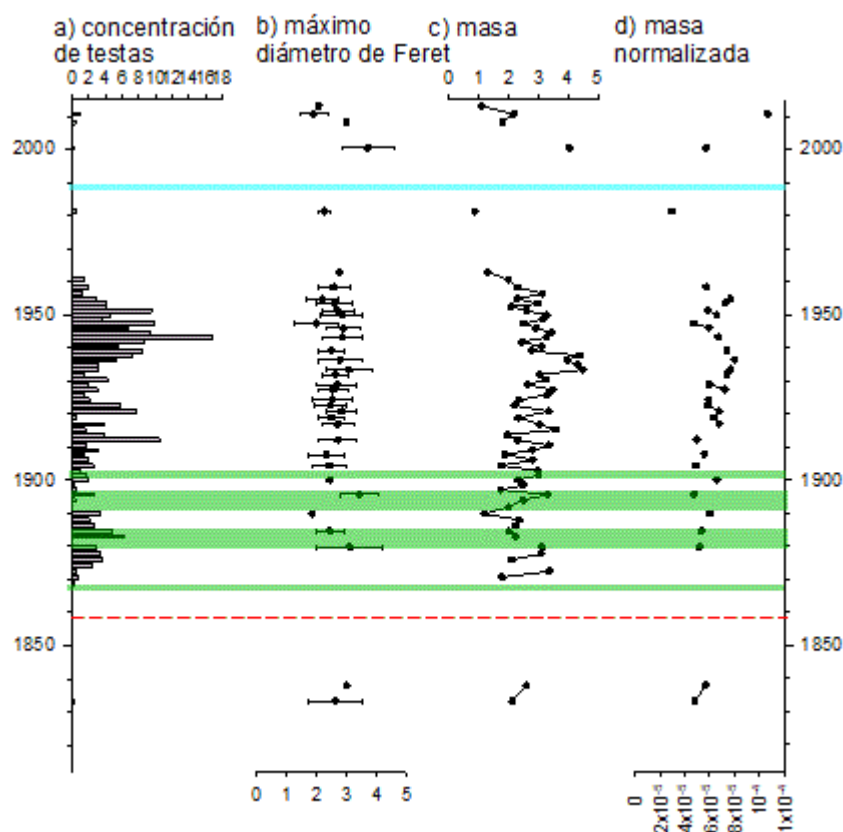


Figura 23. Parámetros morfométricos evaluados en la especie planctónica *G. bulloides*. a) concentración de testas ($\times 10$ testas/g), b) diámetro máximo de Feret ($\times 10^2 \mu\text{m}$), c) masa promedio (μg) y d) masa normalizada ($\mu\text{g}/\mu\text{m}^2$).

VI.4.2.B. *seminuda*

El diámetro máximo presentó valores de entre 377.6 y 689.9 μm . El valor mínimo coincidió con una caída abrupta a inicios de 1960, presentando valores ligeramente más bajos durante el periodo III respecto a los periodos I y II (Figura 24a). La masa de la testa en *B. seminuda* fluctuó entre 1.74 y 5.57 μg , siguiendo el mismo patrón que el diámetro máximo (Figura 24b). Al normalizar la masa, las testas fueron más livianas (con menor contenido de calcita) desde mediados de 1860 hasta finales del siglo XX, con un rápido incremento hacia el reciente (Figura 24c). Los valores de densidad de poros obtenidos en las diez primeras cámaras fueron

menores comparado con lo obtenido con la última cámara (Figura 24e). En cambio, la porosidad en la testa de esta especie presentó valores bajos en los niveles asociados a las bandas de diatomeas, un ligero incremento desde principios del siglo XX hacia el presente (Figura 24e).

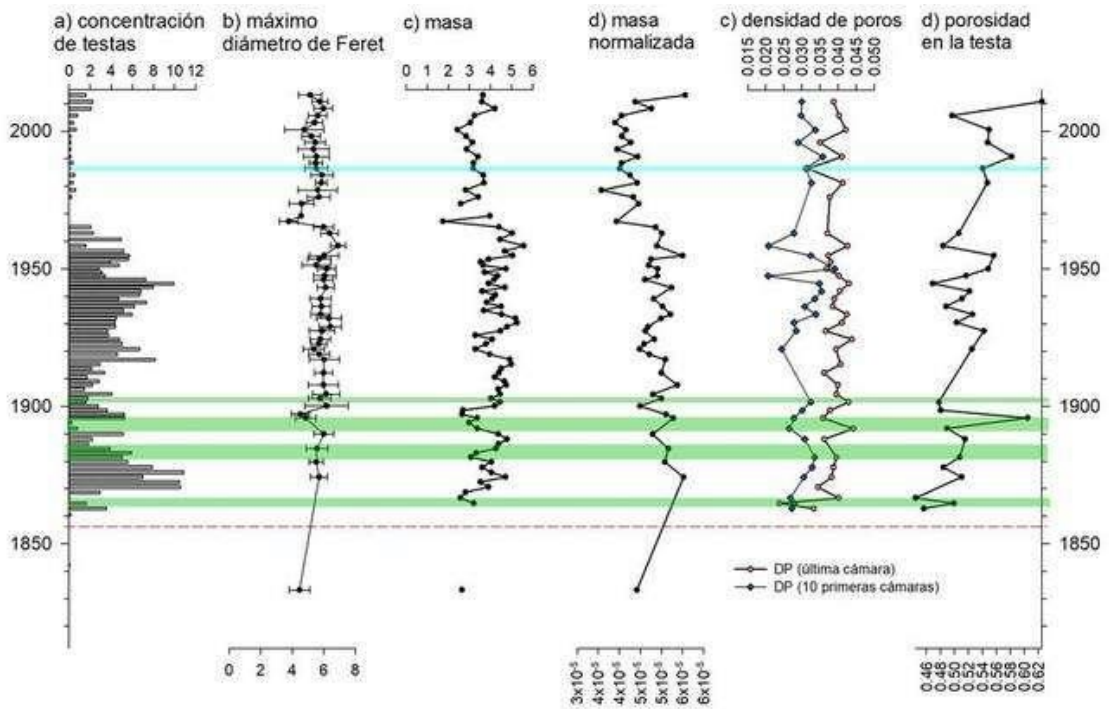


Figura 24. Atributos morfométricos del foraminífero bentónico calcáreo *B. seminuda*. a) concentración de testas ($\times 10^3$ testas/g), b) diámetro máximo de Feret ($\times 10^2 \mu\text{m}$), c) masa (μg), d) masa normalizada ($\mu\text{g}/\mu\text{m}^2$) e) densidad de poros ($\#\text{poros}/\mu\text{m}^2$) empleando la última cámara (rojo) y las primeras 10 cámaras (azul); y f) porosidad (%).

VI.4.3. Otras especies bentónicas

Las mediciones en especies menos frecuentes como *B. costata*, *B. tenuata* y *B. plicata* en algunos intervalos donde la cantidad de testas lo permitió (Anexo 3). La normalización de la testa se ejecutó para otras especies bentónicas como *Bolivina costata* y *Bolivina plicata* (Anexo 4).

VI.5. Índices derivados de los ensambles y la morfometría

El perfil de CP 1 presentó valores relativamente estables durante el periodo II a diferencia del periodo I y con un pequeño valle en el periodo III (Figura 25 b). Más bien, el CP 2 mostró una disminución durante todo el periodo de estudio hacia el tope del testigo (Figura 25c). Del mismo modo, tanto la razón $Bt/(Bt+Bs)$ como la razón $Psp/(Psp+Asp)$ mostraron una alta variabilidad interdecenal principalmente durante el periodo II, diferenciándose durante el periodo III (Figura 25d y e). Por otro lado, la razón (P/B) se mantuvo variable hasta la primera mitad del siglo XX por encima de las bandas de diatomeas (Figura 25f).

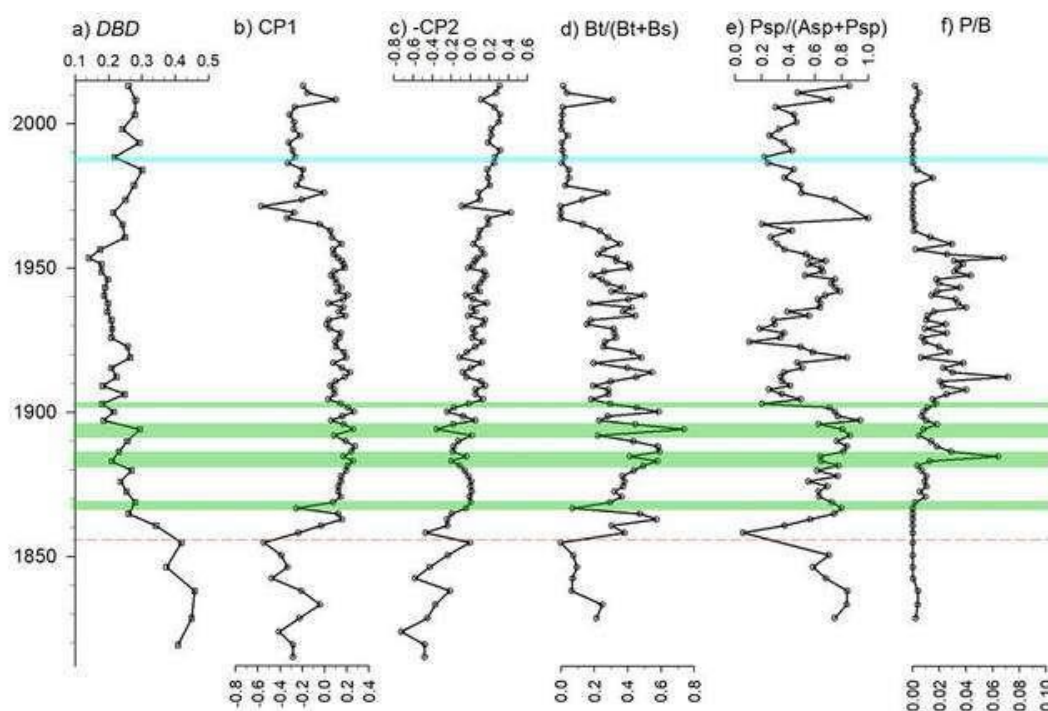


Figura 25. Perfiles de índices derivados de los ensambles y la morfoestructura de foraminíferos bentónicos para los últimos 200 años. a) DBD (g/cm^3), b) ponderado de componente principal 1, c) ponderado de componente principal 2, d) proporción y e) razón de testas planctónicas/bentónicas (P/B).

VI.6. Correlación entre variables

La densidad aparente (*DBD*) estuvo inversamente correlacionada con la mayoría de índices calculados (Tabla 9). Por su parte, los índices de masa normalizada de las especies seleccionadas estuvieron fuertemente correlacionados con la porosidad (Tabla 9). El componente principal 1 (cp1) mostró mejores asociaciones con los índices derivados de los ensambles como la razón de especies dominantes o la proporción de especies postóxicas $Bt/(Bs+Bt)$. Sin embargo, mientras que el cp1 mostró un patrón opuesto a la razón de especies dominantes como *B. seminuda* y *B. tenuata* (sp_dom), esta razón estuvo inversamente correlacionada con el cp2.

El análisis de componentes principales con el método de rotación Varimax fue coherente con las correlaciones obtenidas (Figura 26). Esta gráfica mostró al *DBD* en oposición a los parámetros morfoestructurales como la masa y la masa normalizada de ambas especies. Más bien, los índices derivados del ensamble de FB se agrupan diferenciadamente de los índices morfométricos.

Tabla 9. Correlaciones entre los parámetros obtenidos en el registro B1404-11. Las correlaciones estadísticamente significativas: $p < 0.01$ en rojo. dbd: densidad aparente del testigo, cp1 y cp2: componente principal 1 y 2, p.b: proporción de testas planctónicas y bentónicas, sp_dom: especies dominantes (*B. seminuda* y *B. tenuata*), sp_pos: especies postóxicas, Bsen: masa normalizada de *B. seminuda*, Gbun: masa normalizada de *G. bulloides*, p: porosidad, fb: proporción de concentración de testas en la fracción fina respecto a la fracción gruesa, Bco: masa normalizada de *B. costata*, Bpl: masa normalizada de *B. plicata*.

	dbd	cp1	cp2	p.b	sp_dom	sp_pos	Bsen	Gbun	p	fb	Bco
cp1	-0.64										
cp2	-0.56	-0.01									
p.b	-0.51	0.53	0.12								
sp_dom	-0.42	0.88	-0.32	0.40							
sp_pos	-0.10	0.35	-0.07	0.06	0.39						
Bsen	-0.76	0.61	0.58	0.37	0.50	0.57					
Gbun	-0.66	0.60	0.70	0.27	0.45	0.53	0.79				
p	-0.81	0.44	0.80	0.30	0.34	0.59	0.95	0.85			
fb	-0.04	0.38	-0.38	0.17	0.57	0.10	0.44	0.44	0.28		
Bco	-0.17	-0.02	0.06	0.24	0.02	-0.03	-0.22	0.66	0.23	-0.07	
Bpl	-0.30	0.41	-0.16	0.37	0.38	0.31	0.33	0.16	-0.27	0.24	0.36

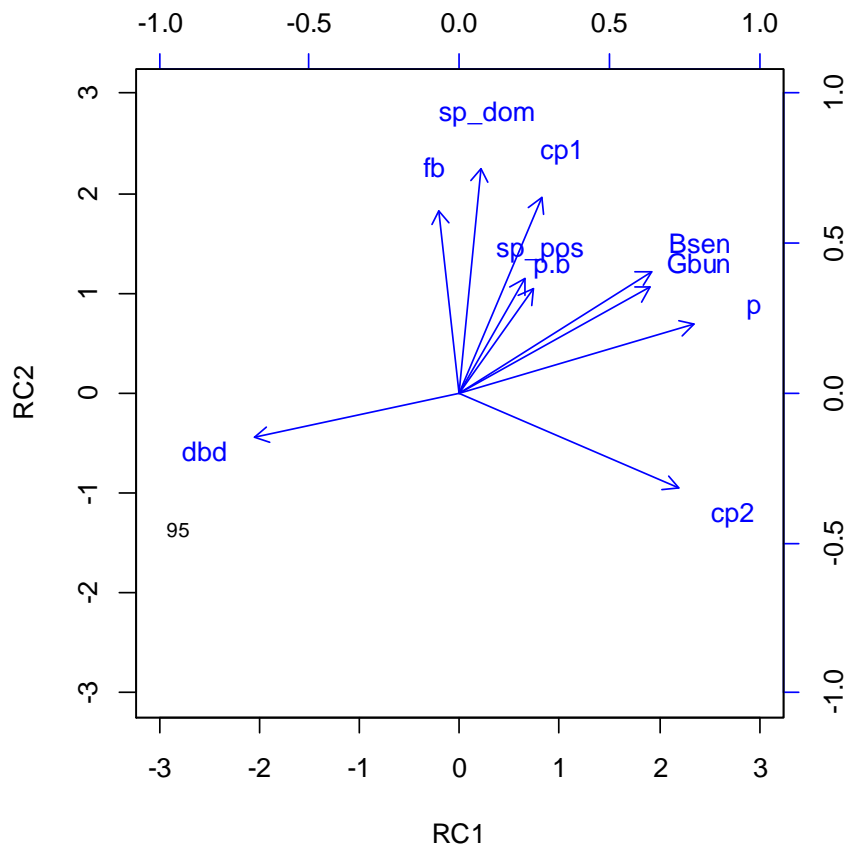


Figura 26. Análisis de componentes principales con rotación Varimax (CP1 – RC1, CP2 – RC2) de los índices derivados de los ensambles y la morfoestructura de foraminíferos bentónicos para los últimos 200 años. dbd: DBD (g/cm^3), fb: proporción de concentración de testas en la fracción fina respecto a la fracción gruesa, cp1: componente principal 1, sp_dom: razón $B_t/(B_t+B_s)$, sp_pos: razón $P_{sp}/(P_{sp}+A_{sp})$, cp2: componente principal 2, Bse: masa de *B. seminuda*, Bsen: masa normalizada de *B. seminuda*, Gbu: masa de *G. bulloides*, Gbun: masa normalizada de *G. bulloides*, p: porosidad y p_b: razón de testas planctónicas/bentónicas (P/B).

VI.7. Comparación entre períodos

Al comparar los parámetros morfoestructurales de las especies *G. bulloides* y *B. seminuda* entre los tres períodos, no mostraron cambios significativos en el diámetro de Feret y la masa en ambas especies. Sin embargo, la masa normalizada en ambas especies mostró cambios significativos entre los periodos II y III (Tabla 10). Estos cambios ocurrieron marcadamente en *B. seminuda* (Figura 27e) con testas más ligeras en el periodo más reciente.

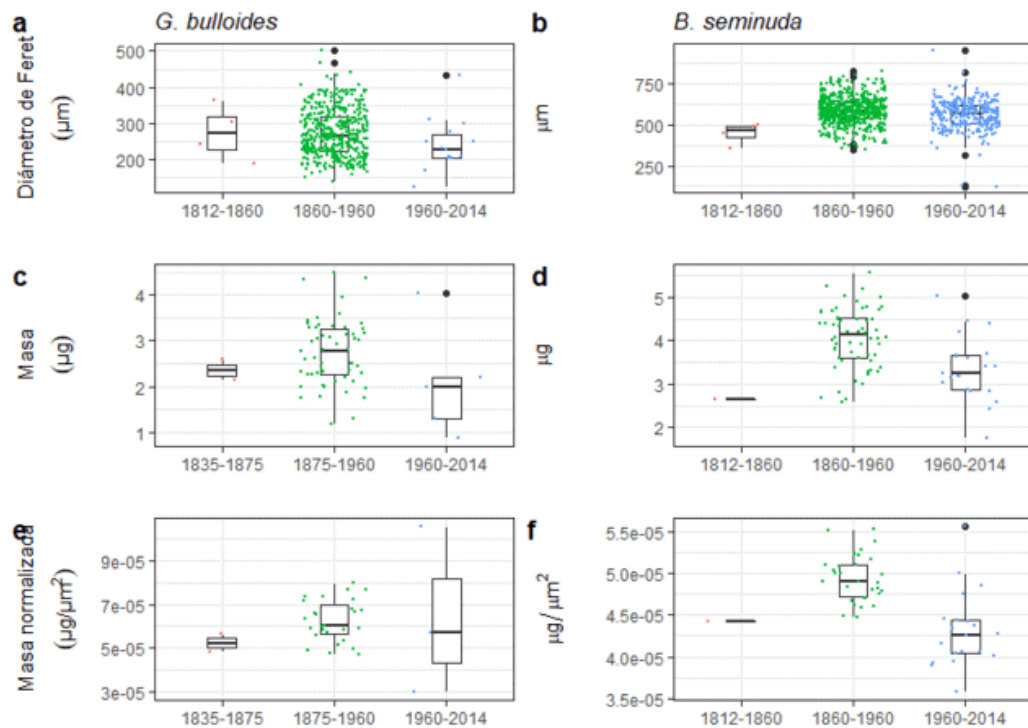


Figura 27. Comparación entre periodos de los parámetros morfoestructurales (diámetro máximo de Feret, masa y masa normalizada) de *G. bulloides* (izquierda) y *B. seminuda* (derecha).

En relación a los parámetros obtenidos a partir de los poros en la testa de *B. seminuda*, la diferencia en la densidad de poros fue baja entre períodos (Figura 28a,

b), pero la porosidad (%) sí mostró diferencias significativas, siendo mayor en el período más reciente (Tabla 10).

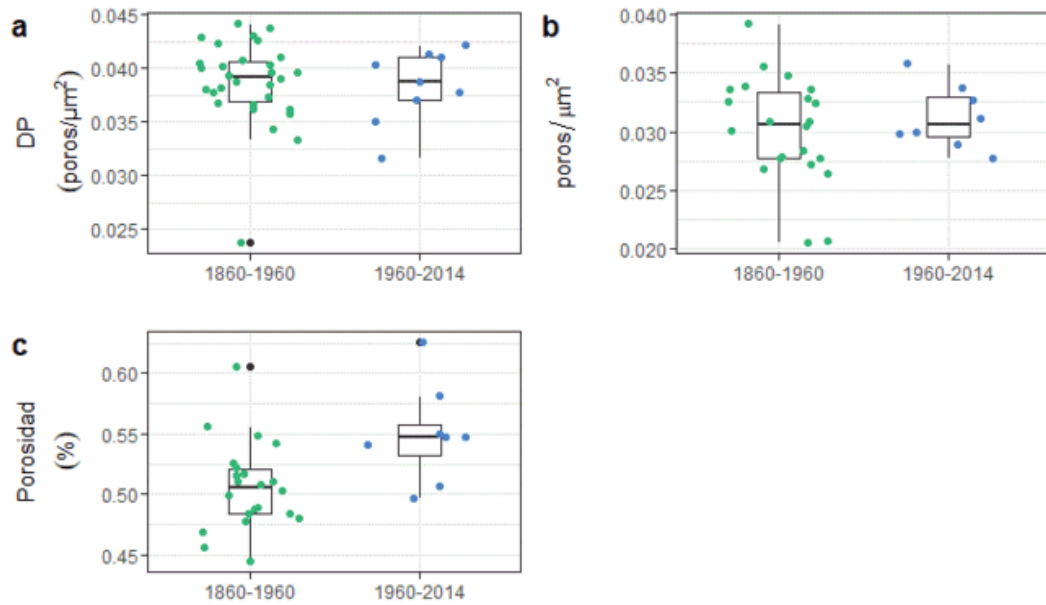


Figura 28. Comparación de los índices de poros entre los periodos más recientes. DP en testas de *B. seminuda* con a) método 1 y b) método 2; y c) P en *B. seminuda*.

Tabla 10. Prueba no paramétrica Kruskal Wallis para los parámetros morfométricos entre los periodos descritos. Los grupos de tratamientos para la prueba de comparaciones múltiples ($p < 0.05$) son mostrados en subrayado. Método 1: DP en última cámara (*) y método 2: en diez primeras cámaras (**).

Especie	Parámetro	Periodo			Estadístico	valor p
		(I: 1812-1860)	(II: 1860-1960)	(III: 1960-2014)		
<i>G. bulloides</i>	Diámetro de Feret (μm)	272	271.9	241.3	$H_{(2)} = 3.31$	0.19
	Masa (μg)	2.4	2.7	2.1	$H_{(2)} = 3.47$	0.18
	Masa normalizada ($\mu\text{g}/\mu\text{m}^2$)	5.2×10^{-5}	6.2×10^{-5}	6.4×10^{-5}	$H_{(2)} = 2.39$	0.3
<i>B. seminuda</i>	Diámetro de Feret (μm)	<u>446.1</u>	<u>580.6</u>	<u>558.5</u>	$H_{(2)} = 21.64$	<0.0001
	Masa (μg)	2.6	<u>4.1</u>	<u>3.4</u>	$H_{(1)} = 12.57$	<0.0005
	Masa normalizada ($\mu\text{g}/\mu\text{m}^2$)		4.9×10^{-5}	4.3×10^{-5}	$H_{(1)} = 20.58$	<0.0001
	DP*		0.387	0.383	$H_{(1)} = 0.07$	0.79
	DP**		0.30	0.31	$H_{(1)} = 0.32$	0.57
	P		0.51	0.55	$H_{(1)} = 5.72$	0.02

VII. DISCUSIÓN

VII.1. Aspectos crono-estratigráficos

El perfil de *DBD* del presente testigo B1404-11 presentó mayor similitud al del B-6 en comparación a otros testigos de la región tanto para los intervalos cercanos al tope como para los de la base (Figura 29). Por lo general, las secuencias con bajos valores de *DBD* coinciden con las capas de diatomeas (Salvatteci et al. 2014b), las cuales constituyen marcadores estratigráficos al ubicarse por encima del *shift* biogeoquímico. En este trabajo, se encontraron hasta 4 bandas de diatomeas bien marcadas, una más cercana al *shift* no reportada antes (Figura 10).

El fechado del *shift* para el testigo B1404-11 (1857 ± 15 AD) estimado fue aproximadamente treinta años más joven que lo reportado por Gutiérrez et al. (2009) (~ 1820 AD) pero fue similar al fechado obtenido para el testigo B-14 (Salvatteci et al., 2018), el cual coincide temporalmente con el cambio de flujo de sílica biogénica, pues se sitúa antes del aumento que corresponde a las bandas de diatomeas observados en otros testigos de la zona (Salvatteci et al. 2014 a,b).

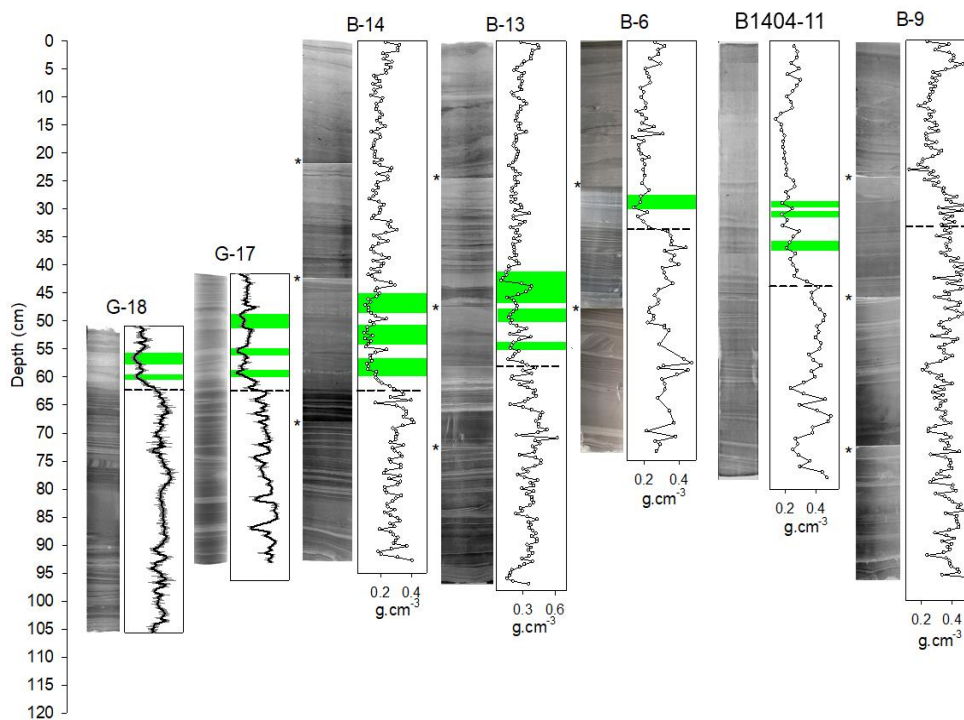


Figura 29. Comparación del testigo B1404-11 con las radiografías e imágenes SCOPIX de otros testigos y sus valores de densidad (modificado de Salvattecí et al. 2014b).

La tasa de sedimentación pre-*shift* encontrada en esta tesis (1.3 ± 0.03 mm/a) fue más alta en comparación a otros estudios (Gutiérrez et al., 2009; Salvattecí et al. 2014b) lo que implica una mayor resolución temporal para los estudios de la variabilidad oceanográfica. En consecuencia, el fechado en la base del testigo B1404-11 resultó más reciente a diferencia de otros testigos (e.g B-6).

La preservación de las testas de carbonato por debajo de los *slumps* es otro aspecto importante que pudo observarse en el presente registro microfósil. Esto ocurrió principalmente en los *slumps* II y V, donde las testas íntegramente bentónicas presentaron concentraciones moderadas. Morales et al. (2006) plantearon que la preservación de los carbonatos en estos intervalos es promovida por eventos de acumulación instantánea de sedimentos previamente depositados que “aislaron” los niveles inferiores consecutivos. Este mecanismo es respaldado

en el registro microfósil del testigo B1404-11 por la presencia de testas con calcificación secundaria.

Los periodos propuestos en esta tesis (1812-1860, 1860-1950,1950-2014) fueron comparables con los regímenes previamente descritos en Gutiérrez et al. (2009) y Cardich et al. (2019), lo cuales estuvieron basados en las condiciones redox de la columna y la geoquímica del sedimento. En esta tesis se consideraron las propiedades sedimentarias y el nivel de preservación de los carbonatos. Utilizando esta última premisa, Morales et al. (2006) caracterizaron tres secuencias para el período 1550 – 2002 AD, que coinciden con los períodos climáticos de antes, durante y después de la Pequeña edad de Hielo.

En cuanto a manifestaciones en la apariencia y textura original del registro microfósil de FC, la calcificación secundaria (CS) y la bioerosión (B) predominó en FB y en los intervalos con mejor preservación de los carbonatos (periodo II con mayor aporte no diatomeico) y en los próximos al tope del testigo (periodo III). Cabe anotar que Almeida (2013) registró estas características en intervalos correspondientes al inicio del Siglo XX y durante la Pequeña Edad de Hielo; y en particular testas de *B. seminuda* con CS mostraron valores de $\delta^{13}\text{C}$ extremadamente negativos, que pueden generarse por la aparición de carbonato autigénico por aumento de la alcalinidad en sedimentos ricos en materia orgánica (Reimers et al. 1996, Blanchet et al. 2012). Estas condiciones fueron parcialmente validadas con la asociación de fauna típica de condiciones anóxicas (e.g. *V. fragilis*) posterior a la PEH (Almeida 2013).

La B es producida por actividad bentónica en la interfase agua-sedimento tras la deposición en el sedimento (Golubic et al. 1984) reflejando las condiciones locales de fondo. Esta traza muestra cierta selectividad llegando a manifestarse más menudo en testas de *B. seminuda* a diferencia de otras especies como *C. limbata* que a su vez mostraban signos de intensa recalcificación (CS) en un testigo de Callao (Morales et al. 2012). Así también, puede afectar a otras especies más pequeñas como *B. pacifica* de acuerdo a las observaciones en la fracción menor (63-125 μm) de esta tesis.

Aunque ambas trazas (CS y B) pueden aparecer conjuntas en una misma testa (Figura 10), los procesos involucrados en su formación no son promovidos bajo condiciones similares (Golubic et al. 1975) sugiriendo condiciones de alta variabilidad en el redox del sedimento. Mientras que la CS es favorecida por un aumento en la alcalinidad (Blanchet et al. 2012), algunos estudios encontraron mayor actividad microperforadora asociada a descensos en el pH en ambientes muy someros (Buosi et al. 2014, Kasper-Zubillaga et al. 2019) así como en testigos sedimentarios (Morales et al. 2012). Asimismo, Almeida (2013) reportó trazas de B en periodos con pobre preservación de carbonatos. Cherchi et al. (2012) encontraron cambios en el contenido de Mg en testas de FB infestadas por bioerosión en sedimentos seriamente afectados por contaminación industrial y con disminución de pH. Ello también podría explicar los incrementos anómalos de la proporción Mg/Ca en algunas cámaras de testas con signos de CS determinadas por esta autora. La similitud entre los ichniofósiles registrados por Buosi et al. (2014)

y Morales et al. (2012) sugiere que el enriquecimiento orgánico juega un papel importante en la aparición y dominancia de esta microfauna perforadora.

VII.2. Caracterización del registro microfósil de foraminíferos calcáreos

VII.2.1. Foraminíferos planctónicos

Debido al estado de preservación de los carbonatos, los resultados principalmente se discuten en base al periodo II. La concentración de testas calcáreas fue equivalente a lo reportado por Morales et al. (2006) en conteos realizados para la fracción gruesa ($>125\ \mu\text{m}$). El número total de especies fue similar a lo registrado por Gajardo y Marchant (2012) frente a Iquique (20°S) y ligeramente menor a la riqueza encontrada por Coloma et al. (2005) durante el evento El Niño 1997-1998 frente a Coquimbo (30°S). Asimismo, fue cercano al límite máximo reportado para ecosistemas de afloramiento (Thiede 1975b) y para el norte frente a Perú (Maldonado 2021).

Las métricas de diversidad no mostraron una respuesta clara a los eventos de mayor sedimentación diatomeica (Figura 15). Mientras que los cambios más abruptos de la riqueza específica (S) ocurrieron en los paquetes más gruesos (de mayor duración), la contribución de cada especie al ensamble fue homogénea durante estos eventos, como lo muestra el índice de Equidad. El mínimo valor en todos los casos coincidió con la banda de diatomeas más reciente lo que sugiere un episodio muy intenso de sedimentación (y de corta duración) que influyó en la

preservación de los carbonatos y en consecuencia en la composición original de especies en el registro microfósil.

Este trabajo de tesis constituye el primer registro de ensamble de calcáreos en esta escala de tiempo para la costa peruana. En ese sentido, la fauna microfósil estuvo caracterizada por una combinación de especies de regiones templadas/polares y cálidas/subtropicales. De hecho, fue muy similar a lo registrado en testigos del Pleistoceno para la zona de Pisco (Ibaraki 1990, 1992). A diferencia de estos estudios, en los cuales identificaron horizontes asociados a eventos cálidos, en el presente testigo no fue posible referenciar eventos similares debido a la exclusión en los análisis de elementos característicos de ambientes tropicales/subtropicales (e.g. *Globigerinoides ruber*, *Globigerinoides sacculifer*, *Globorotalia menardii*, *Pulleniatina obliquiloculata*) poco comunes y con escasos porcentajes.

El ensamble A estuvo compuesto por especies con presencia en la mayoría de intervalos dentro del periodo de estudio (Figura 18, Tabla 6) y representa condiciones costeras de afloramiento de aguas superficiales frías en ambientes altamente productivos. La asociación de este ensamble es consistente con la biocenosis observada por Maldonado (2021) para el norte del Perú la cual sugiere una mayor presencia de especies oportunistas como *N. dutertei* y de *N. pachyderma*, por influencia de las Aguas Ecuatoriales Subsuperficiales que a su vez alimentan las aguas costeras frías o aguas de afloramiento. Además, es consistente con los

importantes incrementos en la abundancia de *G. uvula* durante las fases frías (2018) frente a Chicama.

Este ensamble incluye a *G. bulloides*, otra especie considerada oportunista (Maldonado 2021), la cual es documentada en cantidades importantes dentro de la zona de afloramiento frente a Perú (Thiede 1983, Thiede y Jünger 1992). De acuerdo a la ecología de esta especie en esta región (Field et al. 2004, 2006) y en otros ecosistemas similares como California, su presencia indicaría condiciones asociadas al afloramiento. De las especies con mayor similitud en este ensamble, la ocurrencia de *G. quinqueloba* está más orientada a los centros de afloramiento a diferencia de *N. dutertrei*, según Ibaraki (1992).

La señal isotópica de *G. bulloides* y *N. dutertrei* en otros ambientes altamente productivos como la Cuenca de California (Sautter y Thunell 1991) también respalda la interpretación de este ensamble, así como el patrón estacional de *N. pachyderma* (sinistral) en el Sistema de California Central (Davis et al. 2016) y con las observaciones de Thiede (1975b) para *G. quinqueloba* para ecosistemas de borde oriental. Por otro lado, a escalas muy antiguas, la asociación de *G. bulloides* y *N. pachyderma* (sinistral) caracterizaron condiciones relativamente altas de productividad en superficie con intensidad de afloramiento variable (Marchant et al. 1999). De este ensamble, *G. hexagona* es la única especie que ha sido reportada con mayor afinidad a condiciones de ZMO (Davis et al. 2016).

El ensamble B estuvo compuesto íntegramente por neoglobocadrioides de altas latitudes típicas de aguas subantárticas (Boltovskoy et al. 1976). Ambas especies son predominantes en el área del sistema de afloramiento frente a Chile (Marchant et al. 1998, Mohtadi et al. 2005, Gajardo et al. 2013). Algunos estudios previos encontraron que los porcentajes máximos de *N. pachyderma* (dextral) parecen darse durante condiciones de no surgencia sugiriendo una estratificación en estratos profundos (Mohtadi et al. 2005). Como *N. incompta* muestra registros frecuentes para el Atlántico Norte en periodos de primavera a invierno (Schiebel y Hemleben 2000). En todos los casos, ambas especies son consideradas en sinonimia. Por otro lado, la co-ocurrencia de esta especie junto a *N. pachyderma* (sinistral) indicaría el arribo de masas de agua muy frías no necesariamente ligado al proceso de afloramiento local (Davis et al. 2016). Por tanto, este ensamble podría estar caracterizando condiciones oceánicas de estratificación en la columna de agua.

El ensamble C estuvo compuesto por especies consideradas como euritéricas: *G. falconensis* y *G. glutinata* (Ibaraki 1992). La distribución de *G. glutinata* se hace importante en zonas cercanas al afloramiento de aguas productivas (Thunell y Reynolds 1984, Thiede y Jünger 1992). La ocurrencia de esta especie en ambientes oligotróficos como mesotróficos (Schiebel y Hemleben 2000), ha sido asociada a la entrada de aguas ricas en nutrientes durante la época de monzón (Ivanova et al. 2003) o a estructuras de mesoescala que generan zonas altamente ricas en nutrientes (Schmucker y Schiebel 2002). Ello podría explicar también su registro en locaciones más alejadas a la costa frente a la zona de Perú (Thiede 1983). No obstante, los mayores picos de abundancia relativa en esta especie no estuvieron

en los intervalos de bandas de diatomeas (Figura 16). Se han registrado incrementos de esta especie en asociación con *G. falconensis* durante periodos mozónicos infiriendo alta productividad biológica en la capa de mezcla (Verma et al. 2022), por lo que este ensamble sugiere respuestas a los pulsos de productividad durante no eventos de surgencia.

El tipo de ensamble también muestra diferencias en cuanto a la presencia de simbioses. De acuerdo con Fenton et al. (2016), las regiones de afloramiento deberían presentar bajos valores de riqueza y equidad debido a la aparición de especies generalistas (e.g. *G. bulloides*) siendo ambientes no propicios para el desarrollo de algunas especies con adaptaciones simbióticas (Schmidt et al 2004b). La mayoría de especies del ensamble A y B corresponden al grupo carente (o facultativo) de simbioses, a diferencia del ensamble C el cual lo componen especies que comparten el rasgo de ser portadoras de simbioses (o facultativas como en el caso de *G. glutinata*).

Por lo mencionado, es posible afirmar que los ensambles de FP caracterizados en este testigo reflejan condiciones oceanográficas asociadas a cambios en el afloramiento costero en lugar de la naturaleza de las masas de agua.

VII.2.2. Foraminíferos bentónicos

La concentración integrada de testas calcáreas estuvo dentro del rango reportado por Cardich et al. (2019) para el testigo B06 y fue muy semejante a lo reportado por Morales et al. (2006) para la fracción de mayor tamaño. Asimismo,

las métricas de diversidad estuvieron dentro del margen de valores encontrados por Cardich et al. (2019). No obstante, estos autores determinaron valores del índice de Shannon ligeramente mayores a los encontrados en el presente estudio para el periodo III.

Los ensambles de FB estuvieron representados por faunas de baja diversidad y alta dominancia que caracterizan ambientes disóxicos (Phleger y Soutar, 1973, Gupta y Machain-Castillo 1993, Bernhard et al. 1997, Gooday et al. 2000, Moffitt et al. 2015a, Cardich et al. 2015). Aunque la concentración total de testas no es una característica determinante en ZMOs debido a que las abundancias pueden diferir espacialmente (Phleger y Soutar 1973), la presencia/ausencia de testas de carbonato puede proporcionar información útil sobre la intensidad en la preservación en los sedimentos. Se ha planteado que la pérdida de riqueza y diversidad en la biocenosis de los ensambles de FB es una característica que se atribuye al efecto del incremento de la acidez. Bajo condiciones de mayor acidez a causa del aumento del $p\text{CO}_2$, se ha observado que las densidades y la diversidad de FB disminuye gradualmente (Uthicke et al. 2013).

Al respecto, los cambios en la contribución de especies dominantes como *B. seminuda* en conjunción con los índices de diversidad reflejan indirectamente la intensidad de la acidez de los sedimentos debido a que guardan íntimamente relación con el contenido de oxígeno (Morales et al. 2006). Aunque estos autores sólo evaluaron la fracción gruesa, la proporción de testas (fb) de la fracción fina en relación a la fracción gruesa permitió confirmar este patrón pese a que se esperaba

una mayor disolución de las testas más pequeñas. En ese sentido, esta proporción mantuvo la tendencia semejante a los índices de diversidad (Figura 15) y a otras proporciones de especies dominantes (Figura 26) hacia el presente. Este patrón también puede observarse en testigos del Mar de Arabia asociados a eventos de extrema disoxia descritos a partir de bajos valores de diversidad y equidad (den Dulk et al. 1998) como consecuencia del incremento de especies mejor adaptadas al déficit de oxígeno.

Las asociaciones obtenidas con el dendograma correspondieron a ensamblajes principalmente de la plataforma y talud continental (Figura 20) en donde se incrementa la disponibilidad del nitrato de fondo asociado al núcleo de la ZMO. Bajo estas condiciones, la dominancia de bolivínidos obedece a la capacidad de algunas especies para aprovechar el nitrato como aceptor para su metabolismo (Glock et al. 2019). Este grupo está mayoritariamente representado por especies de bolivínidos con forma cónico-aplanado de microhábitat infaunal. En ese sentido, la dominancia relativa de este grupo puede reflejar la intensidad (contracción o extensión) de la ZMO frente a Perú (Mallon et al. 2012). La especie *B. seminuda*, perteneciente a este grupo, ha sido registrada como dominante bajo condiciones de disoxia para el margen Peruano (Resig 1981) y en otros ecosistemas con déficit de oxígeno (Moffitt et al. 2014, 2015a). Además, exhibe características morfológicas como variación de la cantidad de poros en función del nitrato disponible en el fondo (Glock et al. 2011, Figura 22).

Uno de los ensambles con mayor similitud destaca la asociación entre esta especie y la sub dominante (*B. tenuata*) de gran contribución en el ACP (Figura 20, Tabla 7). De acuerdo con Cardich et al. (2015, 2019), ambas especies pueden presentarse en importantes números bajo condiciones mínimas de contenido de oxígeno, sugiriendo que ambas pueden ser consideradas como indicadores de eventos pasados de oxigenación (Tetard et al. 2021). En el registro microfósil del mismo lugar, la co-variabilidad de *B. seminuda* aparece muy relacionada al CP1 (Cardich et al. 2019). Más bien, el aumento en el CP2 es explicado solamente por *B. seminuda* en el testigo B1404-11. La variabilidad de esta especie es semejante al perfil mostrado por el enriquecimiento orgánico de Mo en testigos de Callao y Pisco posterior al *shift* con oscilaciones decenales a partir de 1990 en adelante (Siffedine et al. 2008, Gutiérrez et al. 2009) en tanto que la variabilidad de *B. tenuata* mostró mayor acople con la variabilidad del $\delta^{15}\text{N}$ en el sedimento asociado a la desnitrificación en la columna de agua frente a Callao (Cardich et al. 2019).

VII.3. Reconstrucción de las condiciones de acidez y oxigenación de fondo en el Sistema de Afloramiento Costero frente a Pisco desde el Siglo XIX

VII.3.1. Comparación con otros *proxies* de calcificación y oxigenación/redox

En este trabajo se explotaron dos tipos de *proxies* a partir de las características morfométricas de dos especies calcáreas con diferente microhábitat (planctónico y bentónico). Bajo este mismo enfoque, Payne y Belanger (2021)

detectaron aumentos en la disolución de carbonatos asociados a eventos disóxicos durante periodos de deglaciación en el Golfo de Alaska.

Los resultados de *G. bulloides* para los periodos I y III no fueron concluyentes debido a la disolución de testas en comparación con la especie bentónica *B. seminuda*. Sin embargo, pese a que *G. bulloides* ha sido categorizada dentro del grupo de especies sensibles a la disolución (Parker y Berger 1971), las testas presentaron un registro continuo durante el periodo II (Figura 23) permitiendo examinar alteraciones en su morfometría y contenido de calcita. Esta especie ha sido objeto de distintos estudios para estimar la variabilidad de la calcificación en testigos de sedimento (Barker y Elderfield 2002, Moy et al. 2009, de Villiers 2004, Gonzalez-Mora et al. 2008), redes de plancton (Beer et al. 2010a, Aldridge et al. 2012) y cultivos en laboratorio (Bijma et al. 1999). El peso promedio de la masa de esta especie estuvo por debajo de los rangos promedios registrados para otros ecosistemas en periodos de escala corta de años (Pak et al. 2018) y de escalas de años más antiguas (Gonzalez-Mora et al. 2008). Asimismo, los valores promedio de masa normalizada en *G. bulloides* estuvieron por debajo de lo registrado por Osborne et al. (2020) para el Sistema de California, encontrado una reducción de la calcificación de hasta el 20%.

Las pocas observaciones para la masa normalizada de *G. bulloides* en el periodo III concuerdan con la reducción de los valores en la razón P/B que reflejan la ausencia de FP debido a que son más propensos a la disolución (Berger y Parker 1970, Morales et al. 2006, Cardich et al. 2019) y con mayor cantidad de testas

fragmentadas de FB lo que sugiere un periodo amplio de estrés ambiental para la adecuada preservación de carbonatos.

Si bien los estudios modernos en FB se han centrado en la morfometría de poros, no existe literatura en relación con la masa. Un reciente estudio encontró respuestas no concluyentes en la masa de algunas especies de FB de la ZMO en la Cuenca de Santa Barbara (Davis et al. 2016). Los valores positivos del $\delta^{15}\text{N}$ en conjunción con los valores de enriquecimiento orgánico de Mo son interpretados como una ZMO más intensa y condiciones de anoxia en el sedimento, respectivamente (Salvatteci et al. 2014a), que favorecen la CS en las testas. Si bien fue la condición multidecenal dominante, también se ha postulado una alta variabilidad en las condiciones redox a partir de la presencia de testas con signos de CS y B, lo cual altera el contenido de calcita en la testa. Esto puede verificarse al comparar pesajes unitarios de especies de gran tamaño encontrando testas con signos de CS más livianas (Anexo 3). Haynert et al. (2012), evaluando el potencial efecto de la recalcificación en especies bentónicas de fiordos, encontró que el grado de descalcificación puede variar en la misma especie.

Los resultados de índices de poros en *B. seminuda* para la calibración con el nitrato intersticial pueden ser comparados con Glock et al. (2011). Los valores obtenidos en esta tesis (Tabla 8) fueron mayores para ambos índices que los encontrados por estos autores para especímenes de mayor profundidad (~ 600 m), lo cual es esperable manteniendo la tendencia de disminución de estos índices en función al gradiente batimétrico. La diferencia en los resultados obtenidos con el

método 1 y el 2 puede deberse a la influencia de la ontogenia debido a que la razón superficie-volumen decrece progresivamente a medida que el foraminífero aumenta de tamaño generando que requiera una mayor cantidad de poros en las cámaras más viejas para un óptimo metabolismo (Glock et al. 2011).

VII.3.2. Posibles mecanismos involucrados en la preservación/disolución de los carbonatos durante los tres periodos identificados

- Periodo I (1812-1860)

Este regimen estuvo caracterizado por una baja preservación de FB y un escaso registro de testas de FP (Figura 30). Desde el punto de vista ecológico, el ensamble bentónico dominante confirma condiciones subóxicas con especies de microhábitat en el quiebre/talud continental asociadas al núcleo de la ZMO. Bajo una ZMO muy débil, de baja productividad (COT) y de ventilación sub-superficial moderada (Gutiérrez et al. 2009, Salvattecí et al. 2014a), el registro microfósil de FC fue principalmente afectado por un ambiente sedimentario menos alcalino, lo cual es inferido por los bajos valores en el factor de enriquecimiento de Mo para este periodo que incluye el *shift* (Morales et al., 2006; Gutiérrez et al. 2009) dejando aquellas especies con una mayor resistencia a la disolución por la robustez de las testas como *B. plicata*. La escasa presencia de FP en el registro microfósil durante este periodo sería consecuencia de condiciones no apropiadas de preservación aun cuando las aguas oceánicas estuvieran más próximas a la costa (Figura 30).

- Periodo II (1860-1950)

Durante este periodo, el ambiente sedimentario estuvo sujeto a un incremento en la productividad, con una ZMO mucho más intensa y con la

prevalencia de eventos de sedimentación masiva y posterior generación de una capa anóxica en el fondo y sedimento (Gutiérrez et al. 2009, Salvattecí et al. 2014a, Cardich et al. 2019). Estas condiciones constituyeron un escenario ideal no sólo para la preservación de los carbonatos en el sedimento sino también para mayor acumulación de testas (Figura 30), lo cual es mostrado con las concentraciones tanto de FP como de FB (Figura 15). En este periodo, las testas fueron más pesadas (con mayor contenido de calcita). Existen otros indicadores como las trazas de calcificación secundaria que confirman la dominancia de condiciones sulfato-reductoras que generan condiciones más alcalinas en el sedimento (Blanchet et al. 2012).

De acuerdo con el modelo conceptual, el frente de afloramiento presentó una moderada variabilidad interanual, propiciando una distribución costa-océano más homogénea lo cual es reflejado en el registro microfósil (Figura 30). En este periodo, la ventilación sub-superficial no fue un factor importante debido a que estuvo debilitada.

A diferencia del ensamble característico de anoxia mostrado por Cardich et al. (2019), este periodo muestra una mayor contribución de la proporción de especies de postoxia asociados a los eventos de sedimentación masiva (Figura 25). Este patrón es explicable por la posición batimétrica del testigo, donde no proliferan estas especies costeras asociadas a microhábitat más reductor (con producción de H₂S).

- Periodo III (1950-2014)

Durante este periodo, la productividad fue mucho mayor a comparación del periodo anterior, aunque registros de metales redox-sensitivos indican una ligera ventilación-sub superficial (Gutiérrez et al. 2009, Salvattecí et al. 2014a, Cardich et al. 2019).

Un escenario de mayor flujo de la producción exportada hacia el sedimento, condiciona el sedimento superficial en el cual se agotan rápidamente los nitratos en la interfase agua-sedimento, a pesar de ser elevados en el núcleo de la ZMO en el fondo (Levin et al. 2002, Glock et al. 2019), ocasionando que se genere un ambiente más reductor. Este escenario es consistente con el ensamble de FB mostrada en este testigo (Figura 25) y el aumento en la porosidad superficial de las testas de *B. seminuda* en este periodo (Figura 28c).

Sin embargo, tal escenario no es coherente con la atenuación en las condiciones sulfídicas desde inicios del siglo XX, que más bien sugieren condiciones subóxicas en el sedimento en las últimas décadas (Cardich et al. 2019). Estos autores plantearon que eventos remotos de ventilación sub superficial alteran la señal geoquímica generando una mayor variabilidad de las condiciones redox. Este mecanismo indicaría que no solamente el flujo de MO constituye el principal factor modulador de la preservación de los carbonatos sino que eventos de ventilación (por ejemplo, de Aguas Intermedias Antárticas) pueden producir condiciones de mayor acidez (menos alcalinidad) en la interfase agua-sedimento. Ello sería congruente con la disolución por procesos post deposicionales (Morales et al. 2006).

La mineralización de la MO en presencia de oxígeno libera como producto final CO₂ acidificando el medio. Este proceso tiende a intensificarse en la interfase agua-sedimento (de Villiers 2005) desapareciendo el registro microfósil principalmente de FP, los cuales son más sensibles a la disolución. Alternativamente, el proceso de desnitrificación también puede liberar productos que reducen el grado de alcalinidad del sedimento (Blanchet et al., 2012). La presencia de testas más livianas (con menor contenido de calcita) de *B. seminuda* inferido de los valores de la masa normalizada durante este periodo en comparación con el periodo II confirman condiciones más corrosivas, al igual que una mayor incidencia de trazas de bioerosión en el periodo. Un adelgazamiento en las testas de *B. seminuda* podría también estar en asociación con una mayor porosidad de acuerdo con el modelo empírico propuesto por Richirt et al. (2019b), lo cual explicaría el alineamiento entre la porosidad y los *proxies* de calcificación (Figura 26).

De otro lado, el registro microfósil de FP puede ser resultado de un papel más activo del frente de afloramiento que influye en la distribución costa-océano de este grupo, con un comportamiento de alejamiento de la costa similar a lo observado en la ecología actual de otros grupos como los coccolitofóridos en esta región (Alvites 2016). De acuerdo a lo planteado en la Figura 30, se esperaría que la variabilidad del frente de afloramiento sea mucho mayor influenciada por una mayor incidencia de eventos extremos El Niño en el periodo reciente. Esto sería consistente con las observaciones de la fauna reciente frente al norte de Perú durante el periodo 2018-2019 (Maldonado 2021), planteando que bajos valores de masa de

G. bulloides se asocian a condiciones normales (frías) de bajo oxígeno (bajo pH) y a una surgencia más intensa. Bajo ese escenario, la tendencia de enfriamiento en superficie para la última parte del Siglo XX frente a Pisco (Gutiérrez et al. 2011), podría tener un efecto de la solubilidad del carbonato, similar al mecanismo modulado por eventos climáticos como el PDO como ocurre para California, influyendo en la variabilidad (sub)decenal del afloramiento (Osborne et al. 2020).

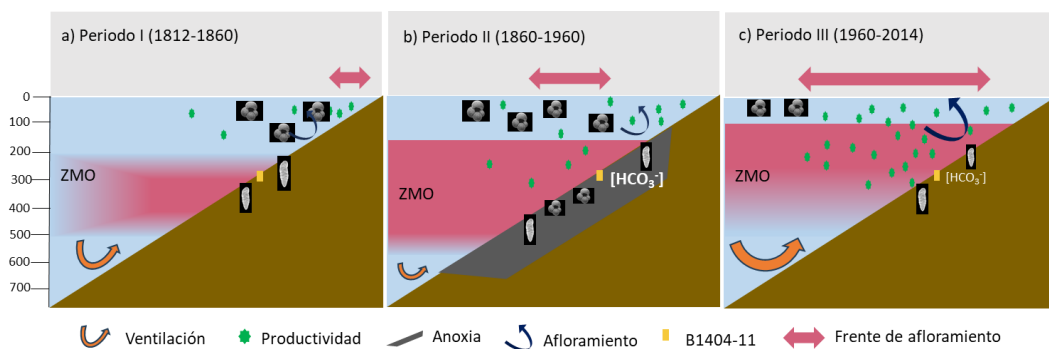


Figura 30. Diagrama conceptual de los posibles mecanismos involucrados en la preservación/disolución de los carbonatos durante a) el periodo I (1812-1860), b) periodo II (1860-1960) y c) el periodo III (1960-2014). ZMO: Zona de Mínimo de Oxígeno. Escenarios complementados con los proxies geoquímicos (Gutiérrez et al., 2009, Salvattecchi et al. 2014a) y de foraminíferos calcáreos (Cardich et al. 2019).

VIII. CONCLUSIONES

- De acuerdo con los indicadores evaluados en esta tesis, la hipótesis fue validada parcialmente siendo el flujo de MO y la variabilidad redox los principales factores que afectan la oxigenación y acidificación (preservación de carbonatos) en el agua de fondo a escala multidecenal en esta región.
- Se identificaron tres periodos multidecenales:
 - (1812-1860), fue un periodo con un ambiente sedimentario menos alcalino que afectó la preservación de FC. Estas condiciones estuvieron reflejadas también en el ensamble de especies de FB, compuesto por testas resistentes a la disolución.
 - (1860-1950), fue un periodo de condiciones sedimentarias más alcalinas favoreciendo una mejor preservación y una mayor concentración de testas calcáreas. Este patrón se confirmó con el indicador de calcificación en ambas especies con testas más pesadas (con mayor contenido de calcita).
 - (1950-2014) fue un periodo con una interfase agua-sedimento menos alcalina que afectó la preservación de FC. En este periodo, las testas de *B. seminuda* fueron más livianas (con menor contenido de calcita) y más porosas (condiciones más reductoras).
- Los ensambles de FP caracterizados a partir del registro microfósil en este testigo mostraron una prevalencia (con mejor preservación) de especies representantes del afloramiento costero lo cual sugiere cambios asociados a su intensidad mas no en las masas de agua.

IX. RECOMENDACIONES

- Si bien la presente metodología para el conteo manual de poros en la testa utiliza imágenes obtenidos con microscopio de barrido eléctrico, en la actualidad existen tecnologías más avanzadas (e.g. con micro tomografía computarizada de rayos X) con las que se puede visualizar las estructuras internas de las testas en tres dimensiones sin modificar la estructura original.
- Se requieren de trabajos de investigación de tipo experimental para evaluar el potencial efecto de la acidificación en organismos calcificantes como los foraminíferos bentónicos en la región del Pacífico sudeste. Bajo este contexto, es necesario determinar la influencia de la diagénesis temprana en los sedimentos.
- El monitoreo del plancton calcificante usando redes o a través de la implantación de trampas de sedimento en aguas oceánicas (e.g. plataforma continental) puede abordar distintos temas sobre la ecología de los foraminíferos, flujo y disolución de testas.

X. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Aldridge D, Beer CJ, Purdie DA. (2012). Calcification in the planktonic foraminifera *Globigerina bulloides* linked to phosphate concentrations in surface waters of the North Atlantic Ocean. *Biogeosciences*, 9(5), 1725-1739.

Appleby PG. (2001). Chronostratigraphic techniques in recent sediments. *Tracking environmental change using lake sediments: basin analysis, coring, and chronological techniques*, 171-203.

Banner FT, Williams E. (1973). Test structure, organic skeleton and extrathalamous cytoplasm of *Ammonia* Brünnich. *The Journal of Foraminiferal Research*, 3(2), 49-69.

- Barker S, Elderfield H. (2002). Foraminiferal calcification response to glacial-interglacial changes in atmospheric CO₂. *Science*, 297(5582), 833-836.
- Bé AW. (1968). Shell porosity of Recent planktonic foraminifera as a climatic index. *Science*, 161(3844), 881-884.
- Beer CJ, Schiebel R, Wilson PA. (2010a). On methodologies for determining the size-normalised weight of planktic foraminifera. *Biogeosciences*, 7(7), 2193-2198.
- Beer CJ, Schiebel R, Wilson PA. (2010b). Testing planktic foraminiferal shell weight as a surface water [CO₃²⁻] proxy using plankton net samples. *Geology*, 38(2), 103-106.
- Belanger CL. (2022). Volumetric analysis of benthic foraminifera: Intraspecific test size and growth patterns related to embryonic size and food resources. *Marine Micropaleontology*, 176, 102170.
- Berger WH, Killingley JS. (1977). Glacial-Holocene transition in deep-sea carbonates: selective dissolution and the stable isotope signal. *Science*, 197(4303), 563-566.
- Berger WH, Parker FL. (1970). Diversity of planktonic foraminifera in deep-sea sediments. *Science*, 168(3937), 1345-1347.
- Berkeley A, Perry CT, Smithers SG, Horton BP, Taylor KG. 2007. A review of the ecological and taphonomic controls on foraminiferal assemblage development in intertidal environments. *Earth-Science Reviews*; 83 (3-4), 205-230.
- Berthold WU. (1976). Ultrastructure and function of wall perforations in *Patellina corrugata* Williamson, Foraminiferida. *The Journal of Foraminiferal Research*, 6(1), 22-29.
- Bernhard JM. 2003. Potential symbionts in bathyal foraminifera. *Sci.*; 299:861.
- Bernhard JM, Goldstein ST, Bowser SS. (2010). An ectobiont-bearing foraminiferan, *Bolivina pacifica*, that inhabits microoxic pore waters: cell-biological and paleoceanographic insights. *Environmental Microbiology*, 12(8), 2107-2119.
- Bernhard JM, Bowser SS. Peroxisome proliferation in foraminifera inhabiting the chemocline: an adaptation to reactive oxygen species exposure? *J Eukaryot Microbiol.* 2009; 55:135–144.
- Bernhard JM, Habura A, Bowser SS. An endobiont-bearing allogromiid from the Santa Barbara Basin: implications for the early diversification of foraminifera. *J Geophys Res.* 2006;

- Bernhard JM, Gupta BKS. 1999. Foraminifera of oxygen-depleted environments. En: Sen Gupta BK (ed): Modern Foraminifera. Kluwer Academic, Great Britain; 201-216.
- Bernhard JM, Gupta BKS, Borne PF. 1997. Benthic foraminiferal proxy to estimate dysoxic bottom-water oxygen concentrations: Santa Barbara Basin, U.S. Pacific Continental Margin. *J Foraminifer Res.*; 27:301–310.
- Bernhard JM 1986. Characteristic assemblages and morphologies of benthic foraminifera from anoxic, organic-rich deposits: Jurassic through Holocene: *Journal of Foraminiferal Research.*; 16: 207–215.
- Bertrand A, Ballon M, Chaigneau A. (2010). Acoustic observation of living organisms reveals the upper limit of the oxygen minimum zone. *PLoS one*, 5(4), e10330.
- Bijma J, Hönisch B, Zeebe R. (2002). Impact of the ocean carbonate chemistry on living foraminiferal shell weight: Comment on " Carbonate ion concentration in glacial-age deep waters of the Caribbean Sea" by WS Broecker and E. Clark. *Geochemistry geophysics geosystems*, 3 (11), 1064.
- Bijma J, Spero HJ, Lea DW. (1999). Reassessing foraminiferal stable isotope geochemistry: Impact of the oceanic carbonate system (experimental results). *Use of proxies in paleoceanography: examples from the South Atlantic*, 489-512.
- Blanchet, C. L., Kasten, S., Vidal, L., Poulton, S.W., Ganeshram, R., Thouveny, N. Influence of diagenesis on the stable isotopic composition of biogenic carbonates from the Gulf of Tehuantepec oxygen minimum zone. *Geochem Geophys Geosyst.* 2012; 13, Q04003.
- Boersma A. (1998). Foraminifera. In *Introduction to marine micropaleontology* (pp. 19-77). Elsevier Science BV.
- Bograd SJ, Castro CG, Di Lorenzo E, Palacios DM, Bailey H, Gilly W, Chavez FP. 2008. Oxygen declines and the shoaling of the hypoxic boundary in the California Current. *Geophys Res Lett.* 2008; 35, L12607.
- Boltovskoy E, Scott DB, Medioli FS. (1991). Morphological variations of benthic foraminiferal tests in response to changes in ecological parameters: a review. *Journal of Paleontology*, 65(2), 175-185.
- Boltovskoy E, Wright R, Boltovskoy E, Wright R. (1976). Planktonic foraminifera. *Recent foraminifera*, 159-195.
- Buosi C, Cherchi A, Zuddas P, De Giudici G. 2014. *Fossichnus solus* and *Oichnus simplex*, two peculiar ichnospecies in modern benthic foraminifera from a polluted area in SW coast of Sardinia, Italy. *Spanish Journal of Palaeontology*, 29(1), 71-82.

Bradshaw JS. (1961). Laboratory experiments on the ecology of foraminifera. *Cushman Found Foram. Res., Contr.*, 12, 87-106.

Breitburg DL, Salisbury J, Bernhard JM, Cai W-J, Dupont S, Doney SC, Kroeker KJ, Levin LA, Christopher Long W, Milke LM, Miller SH, Phelan B, Passow U, Seibel BA, Todgham AE, Tarrant A. M. (2015). And on top of all that... Coping with ocean acidification in the midst of many stressors. *Oceanography*, 28(2), 48-61.

Broecker W, Clark E. (2001). An evaluation of Lohmann's foraminifera weight dissolution index. *Paleoceanography*, 16(5), 531-534.

Burkett AM, Rathburn AE, Pérez ME, Levin LA, Martin JB. (2016). Colonization of over a thousand *Cibicidoides wuellerstorfi* (foraminifera: Schwager, 1866) on artificial substrates in seep and adjacent off-seep locations in dysoxic, deep-sea environments. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 117, 39-50.

Cardich J, Sifeddine A, Salvattecchi R, Romero D, Briceño-Zuluaga F, Graco M, Anculle T, Almeida C, Gutiérrez D. (2019). Multidecadal changes in marine subsurface oxygenation off central Peru during the last ca. 170 years. *Frontiers in Marine Science*, 6, 270.

Cardich J, Gutiérrez D, Romero D, Pérez A, Quipúzcoa L, Marquina R, Yupanqui W, Solís J, Carhuapoma W, Sifeddine A, Rathburn A. (2015). Calcareous benthic foraminifera from the upper central Peruvian margin: control of the assemblage by pore water redox and sedimentary organic matter. *Marine Ecology Progress Series*, 535, 63-87.

Cardich J, Morales M, Quipúzcoa L, Sifeddine A, Gutiérrez D. (2012). Benthic foraminiferal communities and microhabitat selection on the continental shelf off central Peru. In *Anoxia: evidence for eukaryote survival and paleontological strategies* (pp. 323-340). Dordrecht: Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-007-1896-8_17

Caulle C, Koho KA, Mojtahid M, Reichert GJ, Jorissen FJ. (2014). Live (Rose Bengal stained) foraminiferal faunas from the northern Arabian Sea: faunal succession within and below the OMZ. *Biogeosciences*, 11(4), 1155-1175.

Chavez F, Bertrand A, Guevara-Carrasco R, Soler P, Csirke J. 2008. The northern Humboldt Current System: Brief history, present status and a view towards the future, *Progress in Oceanography*, Volume 79, Issues 2-4, 95-105, ISSN 0079-6611, <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.012>.

Chavez FP, Messié MA. 2009. Comparison of Eastern Boundary Upwelling Ecosystems, *Prog Oceanogr.* 2009; 83, 80-96.

- Cherchi A, Buosi C, Zuddas P, De Giudici G. (2012). Bioerosion by microbial euendoliths in benthic foraminifera from heavy metal-polluted coastal environments of Portovesme (south-western Sardinia, Italy). *Biogeosciences*, 9(11), 4607-4620.
- Coloma C, Marchant M, Hebbeln D. (2005). Foraminíferos planctónicos durante El Niño 1997-98 del área de Coquimbo (30 S; 73 W), Chile. *Gayana (Concepción)*, 69(1), 48-77.
- Corliss BH, Emerson S. (1990). Distribution of Rose Bengal stained deep-sea benthic foraminifera from the Nova Scotian continental margin and Gulf of Maine. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 37(3), 381-400.
- Corliss BH. (1991). Morphology and microhabitat preferences of benthic foraminifera from the northwest Atlantic Ocean. *Marine micropaleontology*, 17(3-4), 195-236.
- Corliss BH. 1985. Microhabitats of benthic foraminifera within deep-sea sediments. *Nature*; 314(6010): 435–438.
- Dale AW, Graco M, Wallmann K. (2017). Strong and dynamic benthic-pelagic coupling and feedbacks in a coastal upwelling system (Peruvian shelf). *Frontiers in Marine Science*, 4, 29.
- Davis CV, Myhre SE, Hill TM. (2016). Benthic foraminiferal shell weight: Deglacial species-specific responses from the Santa Barbara Basin. *Marine Micropaleontology*, 124, 45-53.
- Davis CV, Hill TM, Russell AD, Gaylord B, Jahncke J. (2016). Seasonality in planktic foraminifera of the central California coastal upwelling region. *Biogeosciences*, 13(18), 5139-5150.
- Davis CV, Badger MPS, Bown PR, Schmidt DN. (2013). The response of calcifying plankton to climate change in the Pliocene. *Biogeosciences*, 10(9), 6131-6139.
- de Moel H, Ganssen GM, Peeters FJC, Jung SJA, Kroon D, Brummer GJA, Zeebe R E. (2009). Planktic foraminiferal shell thinning in the Arabian Sea due to anthropogenic ocean acidification?. *Biogeosciences*, 6(9), 1917-1925.
- den Dulk M, Reichart GJ, Memon GM, Roelofs EMP, Zachariasse WJ, Van der Zwaan GJ. 1998. Benthic foraminiferal response to variations in surface water productivity and oxygenation in the northern Arabian Sea, *Mar. Micropaleontol.*, 35, 43–66.
- Dissard D, Nehrke G, Reichart GJ, Bijma J. (2010). Impact of seawater $p\text{CO}_2$ on calcification and Mg/Ca and Sr/Ca ratios in benthic foraminifera calcite: results from culturing experiments with *Ammonia tepida*. *Biogeosciences*, 7(1), 81-93.

de Villiers S. (2005). Foraminiferal shell-weight evidence for sedimentary calcite dissolution above the lysocline. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 52(5), 671-680.

de Villiers S. (2004). Optimum growth conditions as opposed to calcite saturation as a control on the calcification rate and shell-weight of marine foraminifera. *Marine Biology*, 144, 45-49.

Díaz-Ochoa JA, Pantoja S, De Lange GJ, Lange CB, Sánchez GE, Acuña VR, Muñoz P, Vargas G. (2011). Oxygenation variability in Mejillones Bay, off northern Chile, during the last two centuries. *Biogeosciences*, 8(1), 137-146.

Echevin V, Aumont O, Ledesma J y Flores G. The seasonal cycle of surface chlorophyll in the Peruvian upwelling system: A modelling study, *Prog Oceanogr*. 2008; 79, 167–176.

Espinoza-Morriberón D, Echevin V, Gutiérrez D, Tam J, Graco M, Ledesma J, Colas F. (2021). Evidences and drivers of ocean deoxygenation off Peru over recent past decades. *Scientific Reports*, 11(1), 20292.

Fenton IS, Pearson PN, Dunkley Jones T, Purvis A. (2016). Environmental predictors of diversity in recent planktonic foraminifera as recorded in marine sediments. *PloS one*, 11(11), e0165522.

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

François D, Areias C, Dornelas N, Sá-Valle LG, Cruz APS, Seoane JCS, Vasconcelos C, Strikis NM, Souza dos Santos D, Paytan A, Barbosa C. F. (2024). Holocene paleo-redox conditions in a microbial dolomitic lake using benthic foraminifera as bioindicators. *Marine Micropaleontology*, 186, 102319.

Froelich PN, Arthur MA, Burnett WC, Deakin M, Hensley V, Jahnke R, Kaul L, Kim K-H, Roe K, Soutar A, Vathakanon, C. (1988). Early diagenesis of organic matter in Peru continental margin sediments: phosphorite precipitation. *Marine Geology*, 80(3-4), 309-343.

Fuenzalida R, Schneider W, Garcés-Vargas J, Bravo L, Lange C. (2009). Vertical and horizontal extension of the oxygen minimum zone in the eastern South Pacific Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 56(16), 992-1003.

Gajardo N, Marchant M, Hebbeln D. (2013). Variación temporal de los afloramientos costeros frente a Chile Central (36° S; 74° W), mediante los isótopos estables de oxígeno de foraminíferos planctónicos, durante El Niño 2006. *Gayana (Concepción)*, 77(1), 10-20.

- Gajardo N, Marchant M. (2012). Variaciones estacionales de los foraminíferos planctónicos durante 2005-2006 frente a Iquique (20° S) y Concepción (36° S), Chile. *Latin american journal of aquatic research*, 40(2), 376-388.
- Gary AC, Healey-Williams N, Ehrlich R. (1989). Water-mass relationships and morphologic variability in the benthic foraminifer *Bolivina albatrossi* Cushman, northern Gulf of Mexico. *The Journal of Foraminiferal Research*, 19(3), 210-221.
- Geslin E, Risgaard-Petersen N, Lombard F, Metzger E, Langlet D, Jorissen F. (2011). Oxygen respiration rates of benthic foraminifera as measured with oxygen microsensors. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 396(2), 108-114.
- Giordano L, Ferraro L, Salvatore M, Oscurato SL, Maddalena P. (2019). Morphometric analysis on benthic foraminifera through Atomic Force Microscopy. *Marine Micropaleontology*, 153, 101775.
- Glantz SA. 2002. *Primer of Biostatistics*. McGraw-Hill. New York.
- Glock N, Roy AS, Romero D, Wein T, Weissenbach J, Revsbech NP, Høglund S, Clemens D, Sommer S, Dagan, T. (2019). Metabolic preference of nitrate over oxygen as an electron acceptor in foraminifera from the Peruvian oxygen minimum zone. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(8), 2860-2865.
- Glock N, Erdem, Z, Wallmann K, Somes CJ, Liebetrau V, Schönfeld J, Gorb S, Eisenhauer A. (2018). Coupling of oceanic carbon and nitrogen facilitates spatially resolved quantitative reconstruction of nitrate inventories. *Nature communications*, 9(1), 1217.
- Glock N, Schönfeld J, Mallon J. 2012. The functionality of pores in benthic foraminifera and bottom water oxygenation. A Review, en Altenbach, A. V., et al. (eds.) *Anoxia: Evidence for Eukaryote Survival and Paleontological Strategies, Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology 21*: Springer Science +Business Media; 537–552.
- Glock N, Eisenhauer A, Milker Y, Liebetrau V, Schönfeld J, Mallon J, Sommer S, Hensen C. 2011. Environmental influences on the pore density of *Bolivina spissa* (Cushman): *Journal of Foraminiferal Research*; 41: 22–32.
- Golubic S, Campbell SE, Drobne K, Cameron B, Balsam WL, Cimerman F, Dubois L. (1984). Microbial endoliths: a benthic overprint in the sedimentary record, and a paleobathymetric cross-reference with foraminifera. *Journal of Paleontology*, 351-361.
- Golubic S, Perkins RD, Lukas KJ. (1975). *Boring microorganisms and microborings in carbonate substrates* (pp. 229-259). Springer Berlin Heidelberg.

Gonzalez-Mora B, Sierro FJ, Flores JA. (2008). Controls of shell calcification in planktonic foraminifers. *Quaternary Science Reviews*, 27(9-10), 956-961.

Gooday AJ, Levin LA, Linke P, Heeger T. The role of benthic foraminifera in deep-sea food webs and carbon cycling. In: Rowe GT, Parient V (eds) *Deep-sea Food Chains and the global Carbon Cycle*. Kluwer, Dordrecht. 1992.

Gooday A. 2003. Benthic foraminifera (Protista) as tools in deep-water palaeoceanography: Environmental influences on faunal characteristics. En *Advances in marine biology*, 46.

Gooday AJ, Bernhard JM, Levin LA, Suhr SB. 2000. Foraminifera in the Arabian Sea oxygen minimum zone and other oxygen-deficient settings: taxonomic composition, diversity, and relation to metazoan faunas. *Deep-Sea Res Pt II*; 47:25–54.

Gooday AJ, Jorissen FJ. (2012). Benthic Foraminiferal Biogeography: Controls on Global Distribution Patterns in Deep-Water Settings. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 4, 237–262. doi: 10.1146/annurev-marine-120709-142737

Gooday AJ, Rathburn AE. (1999). Temporal Variability in Living Deep-Sea Benthic Foraminifera: A Review. *Earth Sci. Rev.* 46, 187–212. doi: 10.1016/S0012-8252(99)00010-0

Graco MI, Purca S, Dewitte B, Castro CG, Morón O, Ledesma J, Flores G, Gutiérrez D. (2017). The OMZ and nutrient features as a signature of interannual and low-frequency variability in the Peruvian upwelling system. *Biogeosciences*, 14(20), 4601-4617.

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

Gruber N, Hauri C, Lachkar Z, Loher D, Frölicher TL, Plattner GK. (2012). Rapid progression of ocean acidification in the California Current System. *science*, 337(6091), 220-223.

Gupta BKS. (1999). *Modern foraminifera* (pp. 239-258). Gupta BKS (Ed.). Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.

Gupta BK y Machain-Castillo ML. 1993. Benthic foraminifera in oxygen-poor habitats: *Marine Micropaleontology*. 20: 183–201.

Gutiérrez D, Bouloubassi I, Sifeddine A, Purca S, Goubanova K, Graco M, Field D, Méjanelle L, Velazco F, Lorre A, Salvattecchi R, Quispe D, Vargas G, Dewitte B, Ortlieb L. 2011. Coastal cooling and increased productivity in the main upwelling zone off Peru since the mid-twentieth century. *Geophysical Research Letters*; 38, L07603, doi: 10.1029/2010GL046324.

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.

Gutiérrez D, Sifeddine A, Reyss JL, Vargas G, Velazco F, Salvattecí R, Ferreira V, Ortlieb L, Field D, Baumgartner T, Boussafir M, Boucher H, Valdés J, Marinovic L, Soler P, Tapia P. 2006a. Anoxic sediments off Central Peru record interannual to multidecadal changes of climate and upwelling ecosystem during the last two centuries. *Advances in Geosciences*; 6, 119–125.

Gutiérrez D, Quipúzcoa L, Enríquez E. 2006b. Oxygen deficiency and benthic communities in the Peruvian upper continental margin. *Gayana Oceanol.*; 70: 29-36.

Gutiérrez D, Sifeddine A, Field D, Ortlieb L, Vargas G, Chávez F, Velazco F, Ferreira V, Tapia P, Salvattecí R, Boucher H, Morales MC, Valdés J, Reyss JL, Camusano A, Boussafir M, Mandeng-Yogo M, García M, Baumgartner T. 2009. Rapid reorganization in ocean biogeochemistry off Peru towards the end of the Little Ice Age. *Biogeosciences*; 6: 835–848.

Harman RA. (1964). Distribution of foraminifera in the Santa Barbara basin, California. *Micropaleontology*, 81-96.

Haynert K, Schönfeld J, Polovodova-Asteman I, Thomsen J. (2012). The benthic foraminiferal community in a naturally CO₂-rich coastal habitat of the southwestern Baltic Sea. *Biogeosciences*, 9(11), 4421-4440.

Heaton TJ, Köhler P, Butzin M, Bard E, Reimer RW, Austin WE, Bronk C, Pieter M Grootes PM, Hughen KA, Kromer B, Reimer PJ, Adkins J, Burke A, Cook MS, Olsen J, Skinner LC. (2020). Marine20—the marine radiocarbon age calibration curve (0–55,000 cal BP). *Radiocarbon*, 62(4), 779-820.

Helly JJ, Levin LA. 2004. Global distribution of naturally occurring marine hypoxia on continental margins. *Deep-Sea Res Pt I*. 51:1159-1168.

Hemleben C, Spindler M, Anderson OR. 1989. Modern planktonic foraminifera. Springer, New York, 363pp.

Hendrix WE. (1958). Foraminiferal shell form, a key to sedimentary environment. *Journal of Paleontology*, 649-659.

Högslund S, Revsbech NP, Cedhagen T, Nielsen LP, Gallardo VA. Denitrification, nitrate turnover, and aerobic respiration by benthic foraminiferans in the oxygen minimum zone off Chile. *J Exp Mar Biol Ecol*. 2008; 359: 85–91.

Hottinger L, Dreher D. (1974). Differentiation of protoplasm in Nummulitidae (foraminifera) from Elat, Red Sea. *Marine Biology*, 25, 41-61.

Hover VC, Walter LM, Peacor DR. Early marine diagenesis of biogenic aragonite and Mg-calcite: new constraints from high-resolution STEM and AEM analyses of modern platform carbonates. *Chem Geol.* 2001; 175 (3–4):221–248.

Ibaraki M. (1992). Planktonic foraminifera of the coastal upwelling area off Peru during the Pleistocene. *Geological Society, London, Special Publications*, 64(1), 443-449.

Ibaraki M. (1990). Eocene through Pleistocene planktonic foraminifers off Peru, Leg 112—Biostratigraphy and paleoceanography. In *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results* (Vol. 112, pp. 239-262). College Station, Tex.: Ocean Drill. Program.

Ivanova E, Schiebel R, Singh AD, Schmiedl G, Niebler HS, Hemleben C. (2003). Primary production in the Arabian Sea during the last 135 000 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 197(1-2), 61-82.

Jahnke RA, Craven DB, McCorkle DC, Reimers CE. (1997). CaCO₃ dissolution in California continental margin sediments: The influence of organic matter remineralization. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 61(17), 3587-3604.

Jones TD, Bown PR. (2007). Post-sampling dissolution and the consistency of nanofossil diversity measures: a case study from freshly cored sediments of coastal Tanzania. *Marine Micropaleontology*, 62(4), 254-268.

Jørgensen BB, Kasten S. (2006). Sulfur cycling and methane oxidation. In *Marine geochemistry* (pp. 271-309). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.

Jorissen FJ, de Stigter HC, Widmark JGV. (1995). A Conceptual Model Explaining Benthic Foraminiferal Microhabitats. *Mar. Micropaleontol.* 26, 3–15. doi: 10.1016/0377-8398(95)00047-X

Jorissen FJ, Fontanier C, Thomas E. (2007). “Paleoceanographical Proxies Based on Deep-Sea Benthic Foraminiferal Assemblage Characteristics,” in *Proxies in Late Cenozoic Paleoceanography: Pt. 2: Biological Tracers and Biomarkers*. Eds. Hillaire-Marcel C., de Vernal A., (Amsterdam, The Netherlands: Elsevier) 263–325. doi: 10.1016/S1572-5480(07)01012-3

Kaiho K. (1999). Evolution in the test size of deep-sea benthic foraminifera during the past 120 my. *Marine Micropaleontology*, 37(1), 53-65.

Kaiho K. 1994a. Benthic foraminiferal dissolved-oxygen index and dissolved-oxygen levels in the modern ocean: *Geology*. 1994; 22: 719–722.

Kaiho K. (1991). Global changes of Paleogene aerobic/anaerobic benthic foraminifera and deep-sea circulation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 83(1-3), 65-85.

Kasper-Zubillaga JJ, Arellano-Torres E, Armstrong-Altrin JS. (2019). Physical degradation and early diagenesis in foraminiferal tests after subaerial exposure in terrigenous-depleted beaches of Yucatan, Mexico. *Carbonates and Evaporites*, 34, 1175-1189.

Katz ME, Cramer BS, Franzese A, Honisch B, Miller KG, Rosenthal Y, Wright JD. 2010. Traditional and emerging geochemical proxies in foraminifera. *J Foraminiferal Res.*; 40, 165-192.

Keating-Bitonti CR, Payne JL. (2018). Environmental influence on growth history in marine benthic foraminifera. *Paleobiology*, 44(4), 736-757.

Keating-Bitonti CR, Payne JL. (2017). Ecophenotypic responses of benthic foraminifera to oxygen availability along an oxygen gradient in the California Borderland. *Marine Ecology*, 38(3), e12430.

Keating-Bitonti CR, Payne JL. (2016). Physicochemical controls on biogeographic variation of benthic foraminiferal test size and shape. *Paleobiology*, 42(4), 595-611.

Keeling RF, Körtzinger A, Gruber N. (2010). Ocean deoxygenation in a warming world. *Annual review of marine science*, 2, 199-229.

Keul N, Langer G, de Nooijer LJ, Bijma J. (2013). Effect of ocean acidification on the benthic foraminifera *Ammonia* sp. is caused by a decrease in carbonate ion concentration. *Biogeosciences*, 10(10), 6185-6198.

Kock A, Arévalo-Martínez DL, Löscher CR, Bange HW. (2016). Extreme N₂O accumulation in the coastal oxygen minimum zone off Peru. *Biogeosciences*, 13(3), 827-840.

Koho KA, Piña-Ochoa E. (2012). Benthic foraminifera: inhabitants of low-oxygen environments. In *Anoxia: Evidence for eukaryote survival and paleontological strategies* (pp. 249-285). Dordrecht: Springer Netherlands.

Kuhnt T, Schiebel R, Schmiedl G, Milker Y, Mackensen A, Friedrich O. (2014). Automated and manual analyses of the pore density-to-oxygen relationship in *Globobulimina turgida* (Bailey). *Journal of Foraminiferal Research*, 44(1), 5-16.

Kuhnt, T, Friedrich O, Schmiedl G, Milker Y, Mackensen A, Lückge A. 2013. Relationship between pore density in benthic foraminifera and bottom-water oxygen content: Deep-Sea Research I; 76: 85–95.

Kurbjeweit F, Schmiedl G, Schiebel R, Hemleben Ch, Pfannkuche O, Wallmann K, Schäfer P. 2000. Distribution, biomass and diversity of benthic foraminifera in

relation to sediment geochemistry in the Arabian Sea. *Deep Sea Res Part II: Topical Studies in Oceanography*; 14, 47: 2913-2955.

Kuroyanagi A, Kawahata H, Suzuki A, Fujita K, Irie T. (2009). Impacts of ocean acidification on large benthic foraminifers: Results from laboratory experiments. *Marine Micropaleontology*, 73(3-4), 190-195.

Lee JJ, Pawlowski J, Debenay J-P, Whittaker J, Banner F, Gooday AJ, Teldal OS, Haynes J, Faber WW. (2000) Phylum Granuloreticulosa. In: Lee JJ, Leedale GF, Bradbury P. (Eds), *The illustrated guide to the Protozoa* (Second edition). Society of Protozoologists, Allen Press Lawrence, pp. 872–951.

Leutenegger S, Hansen HJ. (1979). Ultrastructural and radiotracer studies of pore function in foraminifera. *Marine biology*, 54, 11-16.

Levin LA, Hönisch B, Frieder CA. (2015). Geochemical proxies for estimating faunal exposure to ocean acidification. *Oceanography*, 28(2), 62-73.

Levin L, Gutiérrez D, Rathburn AE, Neira C, Sellanes J, Muñoz P, Gallardo V, Salamanca M. 2002. Benthic processes on the Peru margin: a transect across the oxygen minimum zone during the 1997-98 El Niño. *Prog Oceanogr.*; 53:1-27.

Levin LA. Oxygen minimum zone benthos: Adaptation and community response to hypoxia. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. 2003; 41, 1-45.

Loeblich AR y Tappan H. 1988. *Foraminiferal Genera and their Classification*. New York: Van Nostrand Reinhold Company; 2.

Lohmann GP. (1995). A model for variation in the chemistry of planktonic foraminifera due to secondary calcification and selective dissolution. *Paleoceanography*, 10(3), 445-457.

Lombard F, da Rocha RE, Bijma J, Gattuso JP. (2010). Effect of carbonate ion concentration and irradiance on calcification in planktonic foraminifera. *Biogeosciences*, 7(1), 247-255.

Lu W, Barbosa CF, Rathburn AE, Xavier PM, Cruz APS, Thomas E, Rickaby REM, Zhang YG, Lu Z. 2021. Proxies for paleo-oxygenation: a downcore comparison between benthic foraminiferal surface porosity and I/Ca. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 579 (110588) <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2021.110588>.

Lu W, Wang Y, Oppo DW, Nielsen SG, Costa KM. 2022. Comparing paleooxygenation proxies (benthic foraminiferal surface porosity, I/Ca, authigenic uranium) on modern sediments and the glacial Arabian Sea. *Geochem. Cosmochim. Acta*; 331, 69e85. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2022.06.001>

Lutze GF, Thiel H. (1989). Epibenthic foraminifera from elevated microhabitats; *Cibicoides wuellerstorfi* and *Planulina ariminensis*. *The Journal of Foraminiferal Research*, 19(2), 153-158.

Almeida C de M. 2013. Condições paleoredox na plataforma central do Peru inferidas a través de foraminíferos bentônicos para os últimos 1000 anos. Tesis de Doctorado en Geoquímica Ambiental, Universidad Federal Fluminense.

Maldonado LE. (2021). Caracterización de la comunidad de foraminíferos planctónicos y su asociación a masas de agua en el norte del mar peruano. Tesis para optar al grado de Maestro en Ciencias del Mar. Universidad Peruana Cayetano Heredia.

Mallon J, Glock N, Schönfeld J. 2012. The response of benthic foraminifera to low-oxygen conditions of the Peruvian Oxygen Minimum Zone. En: Bernhard J, Altenbach A, Seckbach J, Eds. *Anoxia: Paleontological Strategies and Evidence for Eukaryote Survival - COLE Book Series*. Springer; 307-321.

Manno C, Morata N, Bellerby R. (2012). Effect of ocean acidification and temperature increase on the planktonic foraminifer *Neogloboquadrina pachyderma* (sinistral). *Polar biology*, 35, 1311-1319.

Marchant M, Hebbeln D, Wefer G. (1999). High resolution planktic foraminiferal record of the last 13,300 years from the upwelling area off Chile. *Marine Geology*, 161(2-4), 115-128.

Marchant M, Hebbeln D, Wefer G. (1998). Seasonal flux patterns of planktic foraminifera in the Peru–Chile Current. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 45(7), 1161-1185.

Marshall BJ, Thunell RC, Henehan MJ, Astor Y, Wejnert K. E. (2013). Planktonic foraminiferal area density as a proxy for carbonate ion concentration: A calibration study using the Cariaco Basin ocean time series. *Paleoceanography*, 28(2), 363-376.

Mazzullo J, Graham AG. (1988). Handbook for shipboard sedimentologists. *Ocean Drilling Program Technical Notes*.

Moffitt SE, Moffitt RA, Sauthoff W, Davis CV, Hewett K, Hill TM. (2015). Paleooceanographic insights on recent oxygen minimum zone expansion: Lessons for modern oceanography. *PloS one*, 10(1), e0115246.

Moffitt SE, Hill TM, Ohkushi K, Kennett JP, Behl RJ. (2014). Vertical oxygen minimum zone oscillations since 20 ka in Santa Barbara Basin: A benthic foraminiferal community perspective. *Paleoceanography*, 29(1), 44-57.

- Mohtadi M, Hebbeln D, Marchant M. (2005). Upwelling and productivity along the Peru–Chile Current derived from faunal and isotopic compositions of planktic foraminifera in surface sediments. *Marine Geology*, 216(3), 107-126.
- Montes I, Dewitte B, Gutknecht E, Paulmier A, Dadou I, Oschlies A, Garçon V. (2014). High-resolution modeling of the Eastern Tropical Pacific oxygen minimum zone: Sensitivity to the tropical oceanic circulation. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 119(8), 5515-5532.
- Montes I, Colas F, Capet X, Schneider W. (2010). On the pathways of the equatorial subsurface currents in the eastern equatorial Pacific and their contributions to the Peru-Chile Undercurrent. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 115(C9).
- Moodley L, Hess C. (1992). Tolerance of infaunal benthic foraminifera for low and high oxygen concentrations. *The Biological Bulletin*, 183(1), 94-98.
- Moodley L, van der Zwaan GJ, Herman PMJ, Kempers L, van Breugel P. 1997. Differential response of benthic meiofauna to anoxia with special reference to Foraminifera (Protista: Sarcodina). *Mar Ecol Prog Ser.*; 158:151–163.
- Moodley L, Schaub BEM, van der Zwaan GJ, Herman PMJ. 1998. Tolerance of benthic foraminifera (Protista: Sarcodina) to hydrogen sulphide. *Mar Ecol Prog Ser.*; 169:77–86.
- Morales M, Field D, Mayor S, Gutiérrez D, Sifeddine A, Ortlieb L, Ferreira V, Salvatelli R, Velasco F. 2006. Variations in foraminifera over the last 460 years from laminated sediments off the coast of Peru. *Bol Soc Geol Perú*; 101: 5-18.
- Morales M, Almeida C, Gutiérrez D. (2012). La bioerosión como indicador paleoecológico: icnoasociación *Fossichnus solus* Nielsen, Nielsen & Bromley y *Oichnus simplex* Bromley en la plataforma continental peruana. En: Congreso Peruano de Geología, 16, Lima, 2012. Resúmenes extendidos. Lima: Sociedad Geológica del Perú, 5 p.
- Morales M, Cerpa L, Cornejo T, Girón I, Chacaltana C, Valdivia W. 2020. Geología de la plataforma continental del Perú: paralelos 03°30' y 14°00' latitud sur. *INGEMMET, Boletín, Serie D: Estudios Regionales*, 32, 118 p.
- Moy AD, Howard WR, Bray SG, Trull TW. (2009). Reduced calcification in modern Southern Ocean planktonic foraminifera. *Nature geoscience*, 2(4), 276-280.
- Naik SS, Naidu PD, Govil P, Godad S. (2010). Relationship between weights of planktonic foraminifer shell and surface water CO₃⁻ concentration during the Holocene and Last Glacial Period. *Marine Geology*, 275(1-4), 278-282.

Osborne EB, Thunell RC, Gruber N, Feely RA, Benitez-Nelson, C. R. (2020). Decadal variability in twentieth-century ocean acidification in the California Current Ecosystem. *Nature Geoscience*, 13(1), 43-49.

Osborne EB, Thunell RC, Marshall BJ, Holm JA, Tappa EJ, Benitez-Nelson C, Cai W-J, Chen B. (2016). Calcification of the planktonic foraminifera *Globigerina bulloides* and carbonate ion concentration: Results from the Santa Barbara Basin. *Paleoceanography*, 31(8), 1083-1102.

Pak DK, Hendy IL, Weaver JC, Schimmelmann A, Clayman L. (2018). Foraminiferal proxy response to ocean temperature variability and acidification over the last 150 years in the Santa Barbara Basin (California). *Quaternary International*, 469, 141-150.

Parker FL, Berger WH. (1971, January). Faunal and solution patterns of planktonic foraminifera in surface sediments of the South Pacific. In *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts* (Vol. 18, No. 1, pp. 73-107). Elsevier.

Paulmier A, Ruiz-Pino D, Garçon V. (2011). CO₂ maximum in the oxygen minimum zone (OMZ). *Biogeosciences*, 8(2), 239-252.

Payne CR, Belanger CL. (2021). Enhanced carbonate dissolution associated with deglacial dysoxic events in the subpolar North Pacific. *Paleoceanography and Paleoclimatology*, 36(4), e2020PA004206.

Pfeifer K, Hensen C, Adler M, Wenzhfer F, Weber B, Schulz HD. (2002). Modeling of subsurface calcite dissolution, including the respiration and reoxidation processes of marine sediments in the region of equatorial upwelling off Gabon. *Geochimica et cosmochimica acta*, 66(24), 4247-4259.

Phleger FB, Soutar A. 1973. Production of benthic foraminifers in three East Pacific Oxygen Minima. *Micropaleontol.*; 19:110-115.

Pearson PN, Ditchfield PW, Singano J, Harcourt-Brown KG, Nicholas CJ, Olsson RK, Shackleton NJ, Hall MA. (2001). Warm tropical sea surface temperatures in the Late Cretaceous and Eocene epochs. *Nature*, 413(6855), 481-487.

Pennington JT, Mahoney KL, Kuwahara VS, Kolber DD, Calienes R and Chavez FP. 2006. Primary production in the eastern tropical Pacific: A review, *Prog Oceanogr.*; 69, 285–317.

Petersen J, Riedel B, Barras C, Pays O, Guihéneuf A, Mabillean G, Schweizer M, Meysman FJR, Jorissen FJ. 2016. Improved methodology for measuring pore patterns in the benthic foraminiferal genus *Ammonia*. *Mar. Micropaleontol.*; 128, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.marmicro.2016.08.001>.

Perez-Cruz LL, Machain-Castillo ML. 1990. Benthic foraminifera of the oxygen minimum zone, continental shelf of the Gulf of Tehuantepec, Mexico: *Journal of Foraminiferal Research.*; 20: 312–325.

Pingitore NE. The role of diffusion during carbonate diagenesis. *Journal of Sedimentary. Petrology.* 1982; 52, 27–39.

Piña-Ochoa E, Høglund S, Geslin E, Cedhagen T, Revsbech NP, Nielsen LP, Schweizerf M, Jorissen F, Rysgaard S, Risgaard-Petersen N. Widespread occurrence of nitrate storage and denitrification among Foraminifera and Gromiida. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2010; 107: 1148-1153.

Rathburn AE, Corliss BH. 1994. The ecology of living (stained) deep-sea benthic foraminifera from the Sulu Sea. *Paleoceanogr.*; 9:87-150.

Rathburn AE, Willingham J, Ziebis W, Burkett AM, Corliss BH. 2018. A New biological proxy for deep-sea paleo-oxygen: Pores of epifaunal benthic foraminifera. *Sci. Rep.*; 8 (9456), 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27793-4>.

Resig JM. 1990. Benthic foraminiferal stratigraphy and paleoenvironments off Peru, Leg 112. *Proceedings of the Ocean Drill Program, Sci Results*; 112: 263–296.

Resig JM. 1981. Biogeography of benthic Foraminifera of the northern Nazca Plate and adjacent continental margin. *Geological Society of America. Memoir*; 154: 619-665.

Reimers CE, Ruttenger KC, Canfield DE, Christiansen MB, Martin JB. 1996. Porewater pH and authigenic phases formed in the uppermost sediments of the Santa Barbara Basin. *Geochim Cosmochim Acta*; 60: 4037 –4057.

Reuning L, Reijmer JJG, Betzler C, Swart P, Bauch T. 2005. The use of paleoceanographic proxies in carbonate periplatform settings-opportunities and pitfalls. *Sediment Geol.*; 175, 131 – 152.

Rhoads DC, Morse JW. (1971). Evolutionary and ecologic significance of oxygen-deficient marine basins. *Lethaia*, 4(4), 413-428.

Richirt J, Champmartin S, Schweizer M, Mouret A, Petersen J, Ambari A, Jorissen FJ. 2019b. Scaling laws explain foraminiferal pore patterns. *Sci. Rep.*; 9 (9149), 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-45617-x>.

Risgaard-Petersen N, Langezaal AM, Ingvarsdén S, Schmid MC, Jetten MSM, Op den Camp HJM, Derksen JWM, Piña-Ochoa E, Eriksson SP, Nielsen LP, Revsbech NP, Cedhagen T, van der Zwaan GJ. 2006. Evidence for complete denitrification in a benthic foraminifer. *Nat.*; 443: 93–96.

Rosoff DB, Corliss BH. (1992). An analysis of Recent deep-sea benthic foraminiferal morphotypes from the Norwegian and Greenland seas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 91(1-2), 13-20.

Saito ATST, Thompson PR, Breger D. 1981. Systematic Index of Recent and Pleistocene Planktonic Foraminifera. 190 pp., 56 plates. Tokyo: University of Tokyo Press. Geological Magazine. 1982; 119(6):636-637. doi:10.1017/S0016756800027175

Sanchez-Cabeza JA, Ruiz-Fernández AC. (2012). ²¹⁰Pb sediment radiochronology: an integrated formulation and classification of dating models. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 82, 183-200.

Salvatteci R, Gutierrez D, Field D, Sifeddine A, Ortlieb L, Bouloubassi I, Boussafir M, Boucher H, Cetin F. 2014a. The response of the Peruvian upwelling ecosystem to centennial-scale global change during the last two millennia. *Climate of the Past*; 10: 715–731.

Salvatteci R., Field D, Sifeddine A, Ortlieb L, Ferreira-Bartrina V, Baumgartner T, Caquineau S, Velazco F, Reyss JL, Sánchez-Cabeza JA, Gutierrez D. 2014b. Cross-stratigraphies from a seismically active mud lens off Peru indicate horizontal extensions of laminae, missing sequences, and a need for multiple cores for high resolution records. *Marine Geology*; 357: 72–89.

Salvatteci R, Field D, Gutiérrez D, Baumgartner T, Ferreira V, Ortlieb L, Sifeddine A, Grados D, Bertrand A. (2018). Multifarious anchovy and sardine regimes in the Humboldt Current System during the last 150 years. *Global Change Biology*, 24(3), 1055-1068.

Salvatteci R, Schneider RR, Blanz T, Mollier-Vogel E. (2019). Deglacial to Holocene ocean temperatures in the Humboldt Current System as indicated by alkenone paleothermometry. *Geophysical Research Letters*, 46(1), 281-292.

Sautter LR, Thunell RC. (1991). Seasonal variability in the $\delta^{18}\text{O}$ and $\delta^{13}\text{C}$ of planktonic foraminifera from an upwelling environment: sediment trap results from the San Pedro Basin, Southern California Bight. *Paleoceanography*, 6(3), 307-334.

Schiebel R, Hemleben C. (2017). Planktic foraminifers in the modern ocean.

Schiebel R, Hemleben C. 2000. Interannual variability of planktic foraminiferal populations and test flux in the eastern North Atlantic Ocean (JGOFS). *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.*, 47, 1809–1852.

Schmiedl G, Mitschele A, Beck S, Emeis KC, Hemleben C, Schulz H, Sperling M, Weldeab S. (2003). Benthic foraminiferal record of ecosystem variability in the eastern Mediterranean Sea during times of sapropel S5 and S6 deposition. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 190, 139-164.

- Schmidt DN, Renaud S, Bollmann J, Schiebel R, Thierstein HR. (2004b). Size distribution of Holocene planktic foraminifer assemblages: biogeography, ecology and adaptation. *Marine Micropaleontology*, 50(3-4), 319-338.
- Schmuker B, Schiebel R. (2002). Planktic foraminifers and hydrography of the eastern and northern Caribbean Sea. *Marine Micropaleontology*, 46(3-4), 387-403.
- Schumacher S, Jorissen FJ, Dissard D, Larkin KE, Gooday AJ. 2007. Live (Rose Bengal stained) and dead benthic foraminifera from the oxygen minimum zone of the Pakistan continental margin (Arabian Sea). *Mar Micropaleontol.* 62: 45–73.
- Self-Trail JM, Seefelt EL. (2005). Rapid dissolution of calcareous nannofossils: a case study from freshly cored sediments of the south-eastern Atlantic Coastal Plain. *Journal of Nannoplankton Research*, 27(2), 149-157.
- Shepherd AS, Rathburn AE, Pérez ME. Living foraminiferal assemblages from the Southern California margin: A comparison of the >150, 63–150, and >63 μm fractions. *Mar Micropaleontol.* 2007; 65: 54-77.
- Sifeddine A, Gutiérrez D, Ortlieb L, Boucher H, Velazco F, Field D, Vargas G, Boussafir M, Salvatelli R, Ferreira V, García M, Valdés J, Caquineau S, Mandeng-Yogo M, Cetin F, Solis J, Soler P, Baumgartner T. (2008). Laminated sediments from the central Peruvian continental slope: A 500 year record of upwelling system productivity, terrestrial runoff and redox conditions. *Progress in Oceanography*, 79(2-4), 190-197.
- Sperling M, Weldeab S, Schmiedl G. (2002). Drying of samples may alter foraminiferal isotopic ratios and faunistic composition. *Micropaleontology*, 48(1), 87-91.
- Spero HJ, Bijma J, Lea DW, Bemis BE. (1997). Effect of seawater carbonate concentration on foraminiferal carbon and oxygen isotopes. *Nature*, 390(6659), 497-500.
- Stramma L, Schmidtko S, Levin LA, Johnson GC. (2010). Ocean oxygen minima expansions and their biological impacts. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 57(4), 587-595.
- Stramma L, Johnson GC, Sprintall J, Mohrholz V. 2008. Expanding oxygenminimum zones in the tropical oceans. *Science*, 320, 655–658.
- Schnitker D, Mayer LM, Norton S. (1980). Loss of calcareous microfossils from sediments through gypsum formation. *Marine Geology*, 36(3-4), M35-M44.
- Sommer S, Gier J, Treude T, Lomnitz U, Dengler M, Cardich J, Dale AW. (2016). Depletion of oxygen, nitrate and nitrite in the Peruvian oxygen minimum zone cause an imbalance of benthic nitrogen fluxes. *Deep sea research part I: Oceanographic research papers*, 112, 113-122.

Strub PT, Mesias JM, Montecino V, Rutllant J, Salinas S. 1998. Coastal ocean circulation off western South America. En: *The Sea*, Vol. 11. Editado by: Robinson A, Brink K, John Wiley Sons, New York, USA; 273–313.

Tapia R, Lange CB, Marchant M. Living (stained) calcareous benthic foraminifera from recent sediments off Concepción, central-southern Chile (~36° S). *Rev Chil Hist Nat.* 2008; 81: 403-416.

Tetard M, Licari L, Ovsepyan E, Tachikawa K, Beaufort L. (2021). Toward a global calibration for quantifying past oxygenation in oxygen minimum zones using benthic Foraminifera. *Biogeosciences*, 18(9), 2827-2841.

Tetard M, Beaufort L, Licari L. (2017b). A new optical method for automated pore analysis on benthic foraminifera. *Marine Micropaleontology*, 136, 30-36.

Thiede J, Jünger B. (1992). Faunal and floral indicators of ocean coastal upwelling (NW African and Peruvian continental margins). *Geological Society, London, Special Publications*, 64(1), 47-76.

Thiede J. (1983). Skeletal plankton and nekton in upwelling water masses off northwestern South America and northwest Africa. In *Coastal Upwelling Its Sediment Record: Part A: Responses of the Sedimentary Regime to Present Coastal Upwelling* (pp. 183-207). Boston, MA: Springer US.

Thiede J. (1975b). Distribution of foraminifera in surface waters of a coastal upwelling area. *Nature*, 253(5494), 712-714.

Thunell RC, Reynolds LA. (1984). Sedimentation of planktonic foraminifera: seasonal changes in species flux in the Panama Basin. *Micropaleontology*, 243-262.

Treude T, Niggemann J, Kallmeyer J, Wintersteller P, Schubert CJ, Boetius A, Jørgensen BB. (2005). Anaerobic oxidation of methane and sulfate reduction along the Chilean continental margin. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 69(11), 2767-2779.

Turekian KK, Cochran JK, Benninger LK, Aller RC. (1980). The sources and sinks of nuclides in Long Island Sound. In *Advances in Geophysics* (Vol. 22, pp. 129-164). Elsevier.

Uthicke S, Momigliano P, Fabricius KE. (2013). High risk of extinction of benthic foraminifera in this century due to ocean acidification. *Scientific reports*, 3(1), 1769.

van der Zwaan B, Jannink NT, Almogi-Labin A, Duijnste I, Jorissen FJ. (2001). A transfer function for the quantitative reconstruction of oxygen contents in marine paleo-environments.

van der Zwaan GJ, Duijnste IAP, den Dulk M, Ernst SR, Jannink T, Kouwenhoven TJ. Benthic foraminifers: proxies or problems? A review of paleocological concepts: *Earth Science Reviews*. 1999; 46: 213–236.

Venturelli RA, Rathburn AE, Burkett AM, Ziebis W. (2018). Epifaunal foraminifera in an infaunal world: Insights into the influence of heterogeneity on the benthic ecology of oxygen-poor, deep-sea habitats. *Frontiers in Marine Science*, 5, 344.

Verma K, Singh AD, Singh P, Singh H, Satpathy RK, Uddandam PR, Naidu PD. (2022). Monsoon-related changes in surface hydrography and productivity in the Bay of Bengal over the last 45 kyr BP. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 589, 110844.

Volbers AN, Henrich R. (2002). Late Quaternary variations in calcium carbonate preservation of deep-sea sediments in the northern Cape Basin: results from a multiproxy approach. *Marine Geology*, 180(1-4), 203-220.

Walter LM, Burton EA. Dissolution of recent platform carbonate sediments in marine pore fluids. *American Journal of Science*. 1990; 290: 601–643.

Weinkauf MF, Zwick MM, Kučera M. (2020). Constraining the role of shell porosity in the regulation of shell calcification intensity in the modern planktonic foraminifer *Orbulina universa* d'Orbigny. *Journal of Foraminiferal Research*, 50(2), 195-203.

Weinkauf MF, Kunze JG, Waniek JJ, Kučera M. (2016). Seasonal variation in shell calcification of planktonic foraminifera in the NE Atlantic reveals species-specific response to temperature, productivity, and optimum growth conditions. *PLoS One*, 11(2), e0148363.

Weinkauf MF, Moller T, Koch MC, Kučera M. (2013). Calcification intensity in planktonic Foraminifera reflects ambient conditions irrespective of environmental stress. *Biogeosciences*, 10(10), 6639-6655.

Woehle C, Roy AS, Glock N, Wein T, Weissenbach J, Rosenstiel P, Hiebenthal C, Michels J, Schönfeld J, Dagan T. (2018). A novel eukaryotic denitrification pathway in foraminifera. *Current Biology*, 28(16), 2536-2543.

Wyrski, K. (1962, January). The oxygen minima in relation to ocean circulation. In *Deep Sea research and oceanographic abstracts* (Vol. 9, No. 1-2, pp. 11-23). Elsevier.

Zuta S, Guillén OG. 1970. Oceanografía de las aguas costeras del Perú. *Bol Inst Mar Perú*; (2): 157-324.

Anexo 3. Estimaciones de masa para otras especies bentónicas. (*) con calcificación secundaria.

Muestra	Intervalo en el testigo (cm)	Especie	Masa individual (µg)	Nro. testas	Masa ponderada (µg)
1	0 - 0.5	<i>B. plicata</i>	16.9 ± 3.2	3	14.8 ± 1.7
2	0.5 - 1	<i>B. plicata</i> <i>B. costata</i>	12.7 ± 6.4 1.6 ± 0.8		
3	1 - 1.5	<i>B. plicata</i>	17.4 ± 5.3	20	14.7 ± 1.4
4	1.5 - 2	<i>B. plicata</i>		12	15.3 ± 1.1
5	2 - 2.5	<i>B. plicata</i>		5	10.3 ± 0.8
7	3 - 3.5	<i>B. plicata</i> <i>B. plicata</i> <i>B. costata</i>		5 9 5	7.7 ± 0.5 1.0 ± 0.4 7.3 ± 0.9
9	4 - 4.5	<i>G. auriculata</i>	25.1 ± 0.6		
10	4.5 - 5	<i>B. plicata</i> <i>B. costata</i>		4 2	8.4 ± 0.6 1.3 ± 1.3
11	5 - 5.5	<i>B. plicata</i> <i>B. plicata</i> <i>C. auriculus</i> <i>V. inflata</i>	64.4 ± 1.8 62.5 ± 0.8	11 10	11.0 ± 1.4 12.6 ± 1.0
12	5.5 - 6	<i>B. plicata</i> <i>G. auriculata</i>		3 2	10.9 ± 0.6 22.4 ± 0.6
13	6 - 6.5	<i>B. plicata</i>		6	13.7 ± 0.9
14	6.5 - 7	<i>B. plicata</i> <i>B. costata</i>		8 5	11.1 ± 0.9 0.8 ± 0.4
15	7 - 7.5	<i>B. plicata</i> <i>B. costata</i> <i>G. auriculata</i> <i>V. inflata</i>	11.3 ± 3.3 2.4 ± 1.2 25.1 ± 1.5 58.8 ± 0.4	9	9.0 ± 0.8
16	7.5 - 8	<i>B. plicata</i> <i>B. costata</i>		5 8	10.2 ± 0.6 1.2 ± 0.6
17	8 - 8.5	<i>B. plicata</i>		4	9.1 ± 0.9
18	8.5 - 9	<i>B. plicata</i>	7.6 ± 1.1		
21	10 - 10.5	<i>B. costata</i>		6	1.1 ± 0.5
22	10.5 - 11	<i>B. plicata</i>		4	6.3 ± 0.9
24	11.5 - 12	<i>B. plicata</i>	11.3 ± 0.8		
26	12.5 - 13	<i>B. costata</i> <i>B. tenuata</i>		4 6	1.5 ± 0.8 0.5 ± 0.9
27	13 - 13.5	<i>B. plicata</i> <i>B. costata</i> <i>B. tenuata</i>		11 4 8	12.4 ± 1.9 1.8 ± 0.8 0.8 ± 1.0
29	14 - 14.5	<i>B. plicata</i> <i>B. costata</i>		10 9	9.8 ± 0.4 1.5 ± 1.4
30	14.5 - 15	<i>B. plicata</i> <i>B. costata</i> <i>V. inflata</i> <i>V. inflata</i> (*)	48.6 ± 1.2 40.3 ± 1.4	5 10	13.5 ± 0.9 1.3 ± 1.3
32	15.5 - 16	<i>B. plicata</i>		9	9.8 ± 2.1
33	16 - 16.5	<i>B. plicata</i> <i>B. costata</i>	21.8 ± 0.9	6	1.4 ± 1.2
35	17 - 17.5	<i>B. plicata</i> <i>V. inflata</i> <i>C. limbata</i>		2 3 2	16.5 ± 0.9 67.2 ± 0.9 13.0 ± 0.9
38	18.5 - 19	<i>B. plicata</i>		2	17.2 ± 0.9
40	19.5 - 20	<i>B. costata</i> <i>B. tenuata</i>		4 10	1.8 ± 1.0 1.1 ± 0.6
42	20.5 - 21	<i>B. plicata</i> <i>B. costata</i>		11 10	12.3 ± 0.7 1.7 ± 0.9
43	21 - 21.5	<i>B. plicata</i> <i>B. costata</i> <i>C. limbata</i>	9.6 ± 0.9	2 3	8.4 ± 0.6 1.4 ± 0.7
45	22 - 22.5	<i>B. costata</i> <i>B. tenuata</i> <i>E. afueraensis</i> <i>P. pseudoperuviana</i>		9 6 9 4	1.5 ± 1.3 1.1 ± 1.2 7.1 ± 1.3 6.2 ± 1.0
46	22.5 - 23	<i>B. plicata</i>		1	5.2 ± 1.0
48	23.5 - 24	<i>B. plicata</i>		3	9.1 ± 0.6
49	24 - 24.5	<i>B. plicata</i>	11.5 ± 0.7		
50	24.5 - 25	<i>B. plicata</i> <i>B. plicata</i> <i>B. plicata</i> <i>B. tenuata</i> <i>P. pseudoperuviana</i> <i>C. auriculus</i> <i>V. inflata</i>		2 4 4 5 5 2 3	24.1 ± 0.6 18.9 ± 1.0 17.1 ± 1.5 0.3 ± 0.2 3.6 ± 0.9 104.9 ± 0.8 32.6 ± 0.7

Muestra	Intervalo en el testigo (cm)	Especie	Masa individual (μg)	Nro. testas	Masa ponderada (μg)
51	25 - 25.5	<i>B. plicata</i>		2	11.2 \pm 0.4
52	25.5 - 26	<i>B. plicata</i>		2	17.8 \pm 0.6
		<i>B. tenuata</i>		6	0.7 \pm 0.3
		<i>N. stella</i>	3.5 \pm 0.2		
		<i>V. fragilis</i>	3.0 \pm 0.4		
		<i>B. striatula</i>	21.5 \pm 0.6		
55	27 - 27.5	<i>B. plicata</i>		2	11.1 \pm 1.2
		<i>B. costata</i>		5	1.5 \pm 1.3
		<i>B. tenuata</i>		9	0.5 \pm 0.8
58	28.5 - 29	<i>B. plicata</i>		10	11.6 \pm 1.0
		<i>B. costata</i>		10	1.5 \pm 1.0
		<i>N. auris</i>	5.7 \pm 0.8		
60	29.5 - 30	<i>B. plicata</i>		4	11.4 \pm 0.9
		<i>B. costata</i>		7	1.3 \pm 1.1
		<i>N. auris</i>	5.5 \pm 0.4		
		<i>B. plicata</i>		2	6.6 \pm 0.9
61	30 - 30.5	<i>N. auris</i>		2	3.9 \pm 0.9
63	31 - 31.5	<i>B. plicata</i>		4	13.9 \pm 0.8
65	32 - 32.5	<i>B. plicata</i>		8	14.2 \pm 1.2
66	32.5 - 33	<i>B. plicata</i>		10	12.4 \pm 1.6
		<i>G. auriculata</i>	32.3 \pm 0.6		
69	34 - 34.5	<i>B. plicata</i>		3	14.2 \pm 0.8
72	35.5 - 36	<i>B. plicata</i>		4	12.6 \pm 0.6
		<i>B. costata</i>		2	1.5 \pm 1.1
		<i>B. tenuata</i>		3	0.4 \pm 0.6
75	37 - 37.5	<i>B. plicata</i>		10	9.7 \pm 0.7
		<i>B. costata</i>		2	1.4 \pm 0.6
		<i>B. tenuata</i>		7	0.4 \pm 0.7
78	38.5 - 39	<i>B. plicata</i>		4	3.7 \pm 1.0
		<i>B. costata</i>	0.5 \pm 0.2		
		<i>B. tenuata</i>		5	0.5 \pm 0.5
		<i>B. interjuncta</i>	18.2 \pm 0.8		
		<i>B. plicata</i>		11	
97	48 - 48.5	<i>B. plicata</i>	6.7 \pm 1.6		
98	48.5 - 49	<i>B. plicata</i>		5	7.6 \pm 0.9
		<i>G. auriculata</i>	16.7 \pm 1.1		
		<i>C. auriculus</i>	43.4 \pm 0.7		
130	64.5 - 65	<i>B. plicata</i>	3.5 \pm 0.3		
133	66 - 66.5	<i>B. tenuata</i>	1.2 \pm 0.3		
142	70.5 - 71	<i>B. tenuata</i>		2	1.2 \pm 0.7
		<i>B. plicata</i>	6.1 \pm 0.6		
145	72 - 72.5	<i>B. plicata</i>		4	6.6 \pm 0.8
		<i>B. tenuata</i>		2	0.3 \pm 0.3
155	77 - 77.5	<i>B. plicata</i>		13	6.9 \pm 0.5
156	77.5 - 78	<i>B. plicata</i>		6	6.0 \pm 0.4
		<i>B. tenuata</i>		15	1.2 \pm 0.9

Anexo 4. Cálculos morfométricos realizados en *B. plicata* (primer panel) y *B. costata* (segundo panel).

Intervalo en el testigo (cm)	Nro. testas	Máximo Diámetro de Feret (μm)	Masa (SBW) (μg)	Masa (MBW) (μg)	Área (μm^2)	SNW ($\mu\text{g}/\mu\text{m}^2$)
0 - 0.5	3	624.5 \pm 106.8	14.8	15.9	112626.5	1.31E-04
0.5 - 1	3	528.3 \pm 71.3	10.1	9.2	101482.7	9.94E-05
1 - 1.5	20	662.9 \pm 64.6	14.7	16.8	129999.3	1.13E-04
1.5 - 2	12	671.3 \pm 57.6	15.3	17.7	138912.8	1.10E-04
2 - 2.5	5	692.5 \pm 79	10.3	12.3	127406.9	8.12E-05
3 - 3.5	5	567.9 \pm 49.3	7.7	7.6	100287.4	7.72E-05
3.5 - 4	9	585.1 \pm 110.3	7.3	7.4	100783.8	7.24E-05
4 - 4.5	15	572.7 \pm 110.2	8.9	8.8	107267.2	8.31E-05
4.5 - 5	4	613.9 \pm 49.2	8.4	8.8	118257.0	7.07E-05
5 - 5.5	12	600.8 \pm 105.3	11.0	11.4	116756.8	9.42E-05
5.5 - 6	3	636.4 \pm 105.4	10.9	11.9	120023.8	9.06E-05
6 - 6.5	6	676.7 \pm 113.6	13.7	16.0	130564.9	1.05E-04
6.5 - 7	8	571.1 \pm 99	11.1	11.0	106813.5	1.04E-04
7 - 7.5	10	541.0 \pm 183.9	9.0	8.4	107155.3	8.36E-05
7.5 - 8	5	601.3 \pm 125	10.2	10.5	115639.2	8.79E-05
8 - 8.5	4	606.5 \pm 98.2	9.1	9.5	111245.2	8.17E-05
8.5 - 9	1	498.8	7.6	6.6	88410.0	8.63E-05
10.5 - 11	4	379.3 \pm 102.3	6.3	4.1	59311.1	1.06E-04
11.5 - 12	1	467	11.3	9.1	86278.8	1.31E-04
13 - 13.5	12	608.6 \pm 127.5	12.4	13.0	117033.6	1.06E-04
14 - 14.5	10	512.2 \pm 198.8	9.8	8.6	91686.8	1.07E-04
14.5 - 15	5	661.2 \pm 86.3	13.5	15.4	129056.4	1.05E-04
15.5 - 16	9	524.4 \pm 98.4	9.8	8.8	87440.6	1.12E-04
16 - 16.5	1	929.6	21.8	34.9	220460.4	9.89E-05
17 - 17.5	2	522.9 \pm 204.3	16.5	14.9	108422.5	1.52E-04
18.5 - 19	2	690.4 \pm 110	17.2	20.5	134667.4	1.28E-04
20.5 - 21	11	551.1 \pm 181.4	12.3	11.7	102162.4	1.21E-04
21 - 21.5	2	466.3 \pm 166.9	8.4	6.7	87761.9	9.51E-05
22.5 - 23	1	335	5.2	3.0	51984.2	1.00E-04
23.5 - 24	3	546.6 \pm 186.8	9.1	8.6	95539.9	9.57E-05
24 - 24.5	1	674	11.5	13.3	126414.3	9.07E-05
24.5 - 25	4	590.4 \pm 122.3	17.1	17.4	125825.6	1.36E-04
25 - 25.5	2	542.2 \pm 195.5	11.2	10.4	107389.8	1.04E-04
25.5 - 26	2	751.5 \pm 1.8	17.8	23.1	182678.5	9.75E-05
27 - 27.5	2	574.7 \pm 55.8	11.1	11.0	101042.0	1.10E-04
28.5 - 29	11	601.6 \pm 65.3	11.6	12.0	111309.5	1.04E-04
29.5 - 30	4	566.5 \pm 112.3	11.4	11.1	108781.8	1.04E-04
30 - 30.5	2	522.5 \pm 105.5	6.6	5.9	95195.3	6.93E-05
31 - 31.5	4	567.9 \pm 82.2	13.9	13.6	113162.4	1.23E-04
32 - 32.5	8	607.2 \pm 72.2	14.2	14.9	112734.6	1.26E-04
32.5 - 33	10	615.5 \pm 66.6	12.4	13.1	117194.5	1.06E-04
34 - 34.5	3	609.9 \pm 89.5	14.2	14.9	125342.4	1.13E-04
35.5 - 36	4	614.4 \pm 174.3	12.6	13.3	114490.3	1.10E-04
37 - 37.5	10	614.4 \pm 108.8	9.7	10.3	106351.7	9.14E-05
38.5 - 39	4	527 \pm 107.1	3.7	3.4	81969.9	4.52E-05
48 - 48.5	11	511.5 \pm 62.9	6.8	6.0	68163.3	9.95E-05
48.5 - 49	5	565.5 \pm 97.9	7.6	7.4	96947.1	7.80E-05
64.5 - 65	1	562.3	3.5	3.4	92902.9	3.80E-05
70.5 - 71	1	493.3	6.1	5.2	73449.2	8.35E-05
72 - 72.5	4	451 \pm 48	6.6	5.2	71556.1	9.28E-05
77 - 77.5	14	491.8 \pm 93	6.9	5.8	75612.0	9.07E-05
77.5 - 78	6	463.9 \pm 60.1	6.0	4.8	80642.6	7.45E-05

Intervalo en el testigo (cm)	Nro. testas	Máximo Diámetro de Feret (μm)	Masa (SBW) (ug)	Masa (MBW) (ug)	Área (μm^2)	SNW ($\mu\text{g}/\mu\text{m}^2$)
0.5 - 1	3	291 \pm 25.2	1.60	1.60	32067.8	4.99E-05
3 - 3.5	5	279 \pm 23.4	1.03	0.97	28655.2	3.61E-05
4.5 - 5	2	252 \pm 25.5	1.33	1.14	25233.5	5.28E-05
6.5 - 7	5	282.6 \pm 19.7	0.77	0.74	30706.4	2.52E-05
7 - 7.5	3	302.5 \pm 10.3	2.35	2.40	36115.3	6.51E-05
7.5 - 8	8	305 \pm 19.9	1.19	1.22	32061.1	3.70E-05
10 - 10.5	6	304 \pm 23.9	1.07	1.10	31855.3	3.37E-05
12.5 - 13	4	281.6 \pm 17.1	1.53	1.46	30223.9	5.07E-05
13 - 13.5	4	313.9 \pm 18.5	1.84	1.95	35088.0	5.25E-05
14 - 14.5	9	303.2 \pm 16.3	1.46	1.49	33144.6	4.40E-05
14.5 - 15	10	303.8 \pm 24.3	1.31	1.35	34094.9	3.85E-05
16 - 16.5	6	310.5 \pm 30.6	1.43	1.50	35935.0	3.97E-05
19.5 - 20	4	299.4 \pm 9.2	1.79	1.81	32552.1	5.50E-05
20.5 - 21	10	304.6 \pm 37.2	1.70	1.75	32932.4	5.16E-05
21 - 21.5	3	296.5 \pm 17.5	1.41	1.41	33930.8	4.16E-05
22 - 22.5	9	289.9 \pm 13.1	1.51	1.48	31491.2	4.81E-05
27 - 27.5	6	279 \pm 5.5	1.45	1.37	28309.1	5.1338E-05
28.5 - 29	10	292.9 \pm 24.5	1.46	1.44	31276.8	4.66799E-05
29.5 - 30	7	303.3 \pm 12.4	1.29	1.32	33737.1	3.82509E-05
32.5 - 33	2	301.2 \pm 3.4	-	-	33304.3	-
34 - 34.5	8	282.8 \pm 55.7	-	-	30266.6	-
35.5 - 36	2	300.2 \pm 26.1	1.48	1.50	33039.7	4.48955E-05
37 - 37.5	2	306.3 \pm 8.6	1.40	1.45	33893.6	4.13058E-05
38.5 - 39	1	272.7	0.53	0.49	28432.6	1.87578E-05