



UNIVERSIDAD PERUANA
CAYETANO HEREDIA

CAMBIOS EN LA PRODUCTIVIDAD DEL
SISTEMA DE AFLORAMIENTO COSTERO
PERUANO REGISTRADOS EN ENSAMBLES DE
QUISTES DE DINOFLAGELADOS DESDE LA
PEQUEÑA EDAD DE HIELO HASTA LA
ACTUALIDAD

TESIS PARA OPTAR EL GRADO DE MAESTRO
EN CIENCIAS DEL MAR

YOSEL ANDREE ALVARADO FERNANDEZ

LIMA – PERÚ

2026

ASESOR

DR. DIMITRI ALEXEY GUTIERREZ AGUILAR

CO ASESOR

DRA. TOMASA DEL CARMEN CUELLAR MARTINEZ

JURADO DE TESIS

DR. FRANCO RENATO SALVATTECI MERINO

PRESIDENTE

DR. BRUNO JEAN RAYMOND TURCQ

VOCAL

DR. JORGE AQUILES CARDICH SALAZAR

SECRETARIO

DEDICATORIA

A mi Padre Celestial por guiarme y
fortalecerme en todo momento.

A mi esposa Kelly por su apoyo
incondicional.

A mis padres Yosel y Lidia por
su fe inquebrantable.

AGRADECIMIENTOS

Mi más sincero y profundo agradecimiento al Dr. Dimitri Gutiérrez, asesor de esta tesis, por su apoyo, paciencia y guía constante en el desarrollo de esta investigación, así como a Tomasa Cuéllar y Diana Ochoa por su guía en el uso del microscopio, la absolución de dudas y conocimientos compartidos.

A todos los profesores principales e invitados del programa de Maestría en Ciencias del Mar de la Universidad Peruana Cayetano Heredia, por las enseñanzas y la información brindada durante los años de estudio y a los colegas del Laboratorio de Ciencias del Mar, por su apoyo y compañerismo a lo largo de los dos años de estudio, así como al personal del Laboratorio de Palinología y Paleobotánica que permitió los procesos para el aislamiento de dinoquistes.

A Federico Velazco y a los colegas de Laboratorio de Geología Marina del Instituto del Mar del Perú (IMARPE) por compartir sus habilidades y conocimientos adquiridos en su amplia trayectoria.

Mi profundo agradecimiento a mis padres Yosel y Lidia, por su fe y ánimos, a mi esposa Kelly por su apoyo incondicional.

FUENTE DE FINANCIAMIENTO

Universidad Peruana Cayetano Heredia (UPCH)



DECLARACIÓN DE ORIGINALIDAD

Los egresados:

N°	APELLIDOS Y NOMBRES
1.	ALVARADO FERNANDEZ YOSEL ANDREE

Pertenecientes al programa de la **MAESTRÍA EN CIENCIAS DEL MAR**, autores del trabajo titulado: **CAMBIOS EN LA PRODUCTIVIDAD DEL SISTEMA DE AFLORAMIENTO COSTERO PERUANO REGISTRADOS EN ENSAMBLES DE QUISTES DE DINOFLAGELADOS DESDE LA PEQUEÑA EDAD DE HIELO HASTA LA ACTUALIDAD**, el cual ha sido elaborado, sustentado y aprobado, según corresponda, para optar por el grado de **MAESTRO EN CIENCIAS DEL MAR** bajo la modalidad de **TESIS**.

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

N°	APELLIDOS Y NOMBRES DEL DOCENTE	FACULTAD	NIVEL DE ASESORÍA
1.	GUTIERREZ AGUILAR DIMITRI ALEXEY	FACI	ASESOR
2.	CUELLAR MARTINEZ TOMASA DEL CARMEN	FACI	CO ASESOR

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

- El documento presenta un porcentaje de similitud de **12%**, según el reporte emitido por el software **Turnitin®** (identificador de entrega: **3017595321**; fecha de entrega: **25-08-2026**).
- Tras una revisión detallada del reporte y del contenido del trabajo en cuestión, no se han identificado indicios de plagio.
- Se certifica que el documento respeta los principios de integridad académica y cumple con los requisitos institucionales de originalidad.

Lugar y fecha: **Lima, 25 de agosto de 2026**


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


Firma del Co-asesor
PASAPORTE: ES01962676
ORCID: 0000-0002-0460-6275

ÍNDICE

RESUMEN

ABSTRACT

I. INTRODUCCIÓN	1
I.1. Antecedentes.....	2
I.2. Planteamiento del problema	4
I.3. Justificación del estudio	5
I.4. Pregunta de investigación.....	6
II. OBJETIVOS.....	6
II.1. Objetivo General	6
II.2. Objetivos específicos	7
III. HIPÓTESIS.....	7
IV. MARCO TEÓRICO	8
IV.1. Dinoflagelados y dinoquistes.....	8
IV.2. Ecología de los dinoflagelados	10
IV.3. Estrategias tróficas de los dinoflagelados.....	12
IV.4. Dinoquistes en el registro sedimentario.....	15
IV.5. Periodos climáticos: la Pequeña Edad de Hielo y el Periodo Cálido Actual.....	18
V. METODOLOGÍA.....	20
V.1. Diseño del Estudio	20
V.1.1. Población.....	20
V.1.2. Muestra	20
V.2. Definición de las variables de estudio	21
V.3. Procedimientos y técnicas.....	22
V.3.1. Colecta de muestras	22
V.3.2. Descripción sedimentológica del núcleo sedimentario.....	26

V.3.3. Radiografiado de los núcleos sedimentarios.....	26
V.3.4. Submuestreo del núcleo sedimentario	26
V.3.5. Compósito de los núcleos sedimentarios	27
V.3.6. Análisis de composición mineral	29
V.3.7. Técnica palinológica para la determinación de dinoquistes	30
V.3.8. Montaje en láminas delgadas	32
V.3.9. Observación al microscopio.....	33
V.3.10. Modelo de edad.....	33
V.4. Procesamiento de datos.....	34
V.4.1. Densidad seca aparente	34
V.4.2. Abundancia de dinoquistes	35
V.4.3. Diversidad de dinoquistes	36
V.4.4. Riqueza de dinoquistes	38
V.4.5. Tratamiento de datos de dinoquistes.....	38
V.5. Plan de análisis.....	38
V.5.1. Análisis de conglomerados	38
V.5.2. Análisis de redundancia (RDA)	39
V.5.3. Correlograma	40
VI. RESULTADOS O ARGUMENTACIÓN TEÓRICA	40
VI.1. Descripción de núcleos sedimentarios.....	40
VI.1.1. Núcleo CRIO1404-BX1-MUC.....	40
VI.1.2. Núcleo CRIO1404-BX1	41
VI.1.3. Correlación estratigráfica de los núcleos sedimentarios.....	43
VI.2. Modelo de edad	43
VI.3. Densidad seca del sedimento y composición mineral	45
VI.4. Análisis de dinoquistes	48
VI.4.1. Abundancia de dinoquistes.....	48

VI.4.2. Riqueza e índices de diversidad.....	56
VI.4.3. Análisis de conglomerados.....	57
VI.4.4. Mapa de calor	60
VI.4.5. Bandas de diatomeas	62
VI.5. Integración paleoambiental.....	65
VI.5.1. Análisis de redundancia.....	65
VI.5.2. Correlograma	70
VII. DISCUSION	71
VII.1. Evaluación de los ensambles de dinoquistes.....	71
VII.2. Variaciones climáticas y distribución de dinoquistes	74
VII.3. Dinoquistes en entornos de alta productividad	79
VIII. CONCLUSIONES	83
IX. RECOMENDACIONES	85
X. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	87
XI. ANEXOS.....	124

FIGURAS

Figura 4.1. Representación gráfica del proceso de enquistamiento de los dinoflagelados. Imagen modificada de Ribeiro et al. (2012).	11
Figura 5.1. Área de estudio y punto de extracción de los núcleos sedimentarios CRIO1404-BX1-MUC y CRIO1404-BX1.	23
Figura 5.2. Sacatestigo de caja tipo Soutar utilizado para la recuperación del núcleo ...	24
Figura 5.3. Multisacatestigos utilizado para la recuperación del núcleo.	24
Figura 5.4. Apertura de núcleo sedimentario para la observación, descripción y submuestreo.	25
Figura 5.5. Montaje de núcleo sedimentario en perfil de aluminio de sección rectangular.	25
Figura 5.6. Comparación de los núcleos sedimentarios CRIO1404-BX1 y CRIO1404-BX1-MUC, se incluye la radiografía y se delimita el intervalo de correlación con líneas naranjas y negras discontinuas. También se indican las bandas de diatomeas identificadas como B1, B2, B3, B4 y B5.	28
Figura 5.7. a) Pesaje, b) tamizado, c) centrifugado, d) agitación ultrasónica y e) ataque ácido sucesivo con HCl y HF a las muestras de sedimento.	31
Figura 5.8. Preparación de la estufa y el portaobjeto para el montaje de las láminas y agitación de la muestra de sedimento.	32
Figura 5.9. Modelo de edad integrado del testigo B1404-11 (Romero 2024).	34
Figura 6.1. Descripción del núcleo sedimentario CRIO1404-BX1-MUC. De izquierda a derecha se muestran la representación gráfica, color, fotografía del núcleo sedimentario, radiografía y litología. La radiografía corresponde a una imagen negativa.	41
Figura 6.2. Descripción del núcleo sedimentario CRIO1404-BX1. De izquierda a derecha se muestran la representación gráfica, color, fotografía del núcleo sedimentario, radiografía y litología. La radiografía corresponde a una imagen negativa.	42
Figura 6.3. Edad de los intervalos de importancia en los núcleos sedimentarios en base al modelo de edad de Romero (2024). De izquierda a derecha se observan las radiografías de CRIO14-BX1 y CRIO1404-BX1-MUC, respectivamente. Los perfiles superpuestos corresponden a los valores de DBD.44	
Figura 6.4. Concentración porcentual de los minerales y DBD en el compósito de los núcleos sedimentarios CRIO1404-BX1-MUC y CRIO1404-BX1. Se indican las bandas de diatomeas B1, B2, B3, B4 y B5.	49

Figura 6.5. Microfotografías de los taxones de dinoquistes más abundantes encontrados en la bahía de Paracas: a) <i>Quinquecuspis concreta</i> , b) <i>Archaeoperidinium</i> spp., c) <i>Echinidinium</i> spp., d) <i>Echinidinium</i> spp., e) <i>Protoperidinium americanum</i> , f) <i>Brigantedinium cariacense</i> , g) <i>Echinidinium</i> spp. y h) <i>Lingulodinium machaerophorum</i>	50
Figura 6.6. Perfiles de abundancia de dinoquistes en un marco temporal: a) Abundancia total, b) Autótrofos, c) Heterótrofos, d) H/A, e) <i>Echinidinium</i> spp., f) <i>Spiniferites</i> spp., g) <i>Brigantedinium cariacense</i> , h) quistes de <i>Polykrikos schwartzii</i> , i) <i>Lingulodinium machaerophorum</i> y j) <i>Protoperidinium americanum</i>	54
Figura 6.7. Perfiles de abundancia de los dinoquistes en un marco temporal: a) <i>Selenopemphix undulata</i> , b) <i>Archaeoperidinium</i> spp., c) <i>Selenopemphix nephroides</i> , d) <i>Selenopemphix quanta</i> , e) <i>Votadinium calvum</i> , f) <i>Quinquecuspis concreta</i> , g) <i>Votadinium spinosum</i> y h) quistes de <i>Polykrikos kofoidii</i>	55
Figura 6.8. Variación de la riqueza y diversidad de las especies de dinoquistes en función a la profundidad.	57
Figura 6.9. Izquierda: Dendrograma resultante del análisis de conglomerados (modo Q), del compósito de los núcleos sedimentarios. Derecha: Perfiles de abundancia de dinoquistes en función de los conglomerados (Q1: azul, Q2: verde, Q3: amarillo, Q4: rojo y Q5: violeta, H: heterótrofos y A: autótrofos).	59
Figura 6.10. Mapa de calor entre los grupos formados y los taxones de dinoquistes.....	60
Figura 6.11. Análisis de redundancia (RDA) entre los taxones de dinoquistes y minerales de las submuestras.	66
Figura 6.12. Análisis de redundancia (RDA) entre los intervalos de tiempo y los minerales.	68
Figura 6.13. Comparación de parámetros comunitarios en los periodos de tiempo.....	69
Figura 6.14. Correlograma entre variables bióticas y abióticas. La x minúscula representa las correlaciones con un nivel de confianza del 95%, la x mayúscula representa las correlaciones con un nivel de confianza del 99%.	70
Figura 7.1. Análisis de bandas de dinoquistes por separado y comparación con la composición promedio del Periodo de Transición sin considerar las bandas de diatomeas.	81

TABLAS

Tabla 6.1. Variables dependientes e independientes utilizados en el estudio.....	21
Tabla 6.2. Dinoquistes encontrados en los núcleos CRIO1404-BX1-MUC y CRIO1404-BX1 clasificados por género y taxón. Se indica el grupo trófico al que pertenecen los taxones y géneros, de acuerdo con la literatura consultada.	48
Tabla 6.3. Caracterización de las bandas de diatomeas identificadas.	63

RESUMEN

Los dinoflagelados, cuyas formas autotróficas son productores primarios clave junto con las diatomeas producen quistes de resistencia o dinoquistes con un alto potencial de preservación, que funcionan como proxis de sus poblaciones en la columna de agua. El registro de su carácter trófico permite diferenciar escenarios oceanográficos: el predominio de dinoflagelados autótrofos o mixótrofos responde a una mayor estratificación de la columna de agua, mientras que el incremento de los dinoflagelados heterótrofos está asociado a sistemas con una mayor disponibilidad de presas como diatomeas u otros microorganismos. No obstante, la respuesta de las comunidades de dinoflagelados en función de la productividad primaria y la variabilidad climática en sistemas de afloramiento costero aún constituye un vacío de información crítico para las reconstrucciones paleoceanográficas de la región, por lo que se plantea como pregunta: ¿Cómo se relacionan los cambios en la abundancia y diversidad de dinoquistes de especies heterotróficas y autotróficas en relación con los cambios en la productividad del afloramiento costero peruano desde finales de la Pequeña Edad de Hielo hasta la actualidad? Para abordar esta interrogante, se seleccionaron los sedimentos del talud continental frente a Pisco, donde se localiza la celda principal de afloramiento costero peruano para reconstruir la variabilidad y diversidad de los dinoflagelados a partir del análisis de quistes preservados en un núcleo sedimentario, que abarcó desde finales de la Pequeña Edad de Hielo hasta el Periodo Cálido Actual. Asimismo, se evaluó la relación de los dinoquistes con proxis paleoambientales y de paleoproductividad a través de un enfoque estadístico multivariado. El análisis palinológico permitió registrar un total de 19 taxones de dinoquistes, clasificados en 4 autótrofos y 15 heterótrofos. A partir de este inventario, el registro de los últimos 300 años evidenció un predominio de taxones heterótrofos *Echinidinium* spp., *Quinquecuspis concreta*, *Protoperidinium americanum*

y *Brigantedinium cariacense*. La abundancia de dinoquistes heterótrofos aumentó en el Periodo Cálido Actual respecto a la Pequeña Edad de Hielo; sin embargo en el Periodo de Transición se reveló una dinámica específica contrastante con la disminución de *Echinidinium* spp. y *Brigantedinium cariacense* frente al incremento de *Quinquecuspis concreta* y *Protoperidinium americanum*. No obstante, en entornos de alta productividad del mismo periodo, los dinoquistes autótrofos fueron más abundantes y la prevalencia alterna de los taxones *Lingulodinium machaerophorum*, *Nematosphaeropsis* spp., *Operculodinium* spp. y *Spiniferites* spp. reflejaron la variabilidad de las condiciones oceanográficas imperantes frente al litoral peruano durante ese periodo. Por último, en el siglo XXI se registraron los máximos absolutos de abundancia total de dinoquistes heterótrofos, la aparición de los géneros heterótrofos *Polykrikos*, *Selenopemphix* y *Votadinium*, y un incremento de los taxones heterótrofos *Echinidinium* spp. y *Brigantedinium cariacense*, sugiriendo una reorganización ecológica reciente posiblemente relacionada con el calentamiento global antropogénico. Aunque no se identificó una correlación significativa entre la abundancia de dinoquistes heterótrofos y la sílice amorfa; a nivel específico se identificaron correlaciones directas no significativas para *Quinquecuspis concreta* y *Selenopemphix quanta*, e inversas para *Spiniferites* spp., denotando selectividad trófica y respuestas no uniformes hacia la disponibilidad de diatomeas.

PALABRAS CLAVES:

Dinoflagelados, quistes, heterótrofos, autótrofos, afloramiento, Pequeña Edad de Hielo, Periodo Cálido Actual.

ABSTRACT

Dinoflagellates, whose autotrophic forms are key primary producers along with diatoms, produce resting cysts or dinocysts with a high preservation potential, which act as proxies for their populations in the water column. Recording their trophic characteristics allows us to differentiate oceanographic scenarios: the predominance of autotrophic or mixotrophic dinoflagellates corresponds to greater stratification of the water column, while the increase in heterotrophic dinoflagellates is associated with systems with greater prey availability such as diatoms or other microorganisms. However, the response of dinoflagellate communities in relation to primary productivity and climate variability in coastal upwelling systems still constitutes a critical information gap for palaeoceanographic reconstructions of the region. Therefore, the following question arises: How are changes in the abundance and diversity of dinocysts of heterotrophic and autotrophic species related to changes in the productivity of the Peruvian coastal upwelling from the end of the Little Ice Age to the present? To address this question, sediments from the continental slope off Pisco, where the main coastal upwelling cell is located, were selected to reconstruct the variability and diversity of dinoflagellates from the analysis of dinocysts preserved in a sediment core, spanning from the end of the Little Ice Age to the Current Warm Period. The relationship of dinocysts with paleoenvironmental and paleoproductivity proxies was also evaluated using a multivariate statistical approach. Palynological analysis yielded a total of 19 dinocysts taxa, classified as 4 autotrophic and 15 heterotrophic. Based on this inventory, the record of the last 300 years showed a predominance of heterotrophic taxa *Echinidinium* spp., *Quinquecuspis concreta*, *Protoperidinium americanum*, and *Brigantedinium cariacense*. The abundance of heterotrophic dinocysts increased during the Current Warm Period compared to the Little Ice Age; however, the Transition Period revealed a

specific dynamic, with a decrease in *Echinidinium* spp. and *Brigantedinium cariacense* and an increase in *Quinquecuspis concreta* and *Protoperidinium americanum*. Nevertheless, in highly productive environments during the same period, autotrophic dinocysts were more abundant, and the alternating prevalence of the taxa *Lingulodinium machaerophorum*, *Nematosphaeropsis* spp., *Operculodinium* spp., and *Spiniferites* spp. reflected the variability of oceanographic conditions off the Peruvian coast during that period. Finally, the 21st century saw the absolute peaks in abundance of dinocysts of heterotrophic species, the appearance of the heterotrophic genera *Polykrikos*, *Selenopemphix*, and *Votadinium*, and an increase in heterotrophic forms: *Echinidinium* spp. and *Brigantedinium cariacense*, suggesting a recent ecological reorganization possibly related to anthropogenic global warming. Although no significant correlation was identified between the abundance of heterotrophic dinocysts and amorphous silica, at the species level, non-significant direct correlations were identified for *Quinquecuspis concreta* and *Selenopemphix quanta*, and inverse correlations for *Spiniferites* spp., indicating trophic selectivity and non-uniform responses to diatom availability.

KEYWORDS:

Dinoflagellates, cysts, heterotrophs, upwelling, Little Ice Age, Current Warm Period.

I. INTRODUCCIÓN

El fitoplancton constituye el componente basal de la red trófica marina y contribuye al secuestro de CO₂ atmosférico a través del proceso conocido como bomba biológica. Sin embargo, en condiciones particulares, principalmente asociadas a enriquecimiento de nutrientes, el fitoplancton puede reproducirse en grandes cantidades, dando lugar a la formación de floraciones algales. Algunas floraciones pueden ser nocivas (floraciones algales nocivas: FAN) y generar daño al ecosistema, a la salud pública y en las economías costeras. Las FAN suelen ser producidas por dinoflagelados (Smayda, 1997). Algunas especies de dinoflagelados en respuesta a condiciones ambientales desfavorables tienen la capacidad de formar quistes de resistencia (Dale, 1983), que para efectos de este estudio se denominaran dinoquistes, que presentan un alto potencial de preservación. Una vez formados, los dinoquistes, descienden a través de la columna de agua y se depositan en los sedimentos del lecho marino.

Las diatomeas y los dinoflagelados autótrofos son los dos grupos fitoplanctónicos más abundantes en las zonas de afloramiento costero, donde contribuyen de manera significativa a la producción de biomasa en el primer nivel trófico (Jacobo y Sánchez, 2023). En este contexto, sus restos preservados en los sedimentos, tales como dinoquistes y frústulas de diatomeas pueden ser utilizados como indicadores de la productividad marina pasada (Biebow, 1997). La preservación conjunta de dinoquistes y frústulas de diatomeas en el registro sedimentario se relaciona con la estructura trófica de sistema, en la cual las diatomeas constituyen una fuente

importante de alimento para dinoflagelados heterótrofos y mixótrofos que conforman una relación trófica *bottom-up*. Por tanto, la abundancia de dinoquistes y la concentración de ópalo biogénico, principal componente de las frústulas de diatomeas, se emplean como indicadores de productividad en los ecosistemas marino costeros (Zonneveld, 1997).

En este contexto, el presente estudio evalúa la relación entre la variabilidad de la abundancia y diversidad de los dinoflagelados heterótrofos y autótrofos y los cambios en la productividad del afloramiento costero desde finales de la Pequeña Edad de Hielo hasta la actualidad. En particular, se evalúa la utilidad de los dinoquistes como proxy para la reconstrucción de la productividad marina, lo cual resulta relevante en un contexto de proyecciones de condiciones climáticas más cálidas y estratificadas en el mar peruano, que podrían favorecer la dominancia de dinoflagelados autótrofos. Los resultados de este estudio permitirían identificar los patrones de respuesta de estas comunidades frente a diferentes escenarios climáticos.

I.1. Antecedentes

Entre los estudios sobre dinoquistes en las costas peruanas, se encuentra el realizado por Wall et al. (1977) que analizaron la distribución espacial de dinoquistes en la zona costera frente a Pisco y Callao y en la zona oceánica frente a Pisco. Los autores, encontraron una tendencia al incremento en la diversidad de dinoquistes con respecto a una mayor distancia a la costa; posiblemente por influencia del afloramiento costero, que habría favorecido la concentración de pocos taxones en

las zonas costeras. Por otro lado, Powell et al. (1990), sugirieron que la proporción entre los dinoquistes de los géneros *Protoperidinium* (heterótrofo) y *Gonyaulax* (autótrofo), “P/G”, podría ser utilizada como un indicador de la intensidad del sistema de afloramiento costero peruano. Ese enfoque fue explorado por Lewis et al. (1990), que realizaron un análisis temporal de los dinoquistes en un núcleo sedimentario extraído cerca del talud continental frente a Pisco. Los autores encontraron una relación positiva entre la proporción P/G y la intensidad del afloramiento costero. Esta relación, se basa en que los dinoflagelados del género *Protoperidinium* se alimentan principalmente de diatomeas (Gaines & Taylor, 1984), que son abundantes cuando hay una mayor intensidad del afloramiento costero. En cambio, los dinoflagelados del género *Gonyaulax* que son autótrofos proliferan durante los periodos de relajación del afloramiento costero.

En los últimos años, se han hecho estudios del sistema de afloramiento costero peruano con un enfoque *multiproxy*. Sifeddine et al. (2008) usaron el contenido mineral, marcadores orgánicos e inorgánicos para examinar los cambios de la productividad y el aporte terrígeno frente a las costas de Pisco en los últimos 500 años. Se encontró que, durante la Pequeña Edad de Hielo (antes de 1820), las condiciones climáticas eran más húmedas debido al desplazamiento hacia el sur de la ITCZ, lo que habría llevado a un debilitamiento de los vientos alisios, una menor intensidad del afloramiento costero y una subsecuente menor productividad primaria. Estos resultados fueron consistentes con lo encontrado por Gutiérrez et al. (2009), ya que a través de análisis bioquímicos, encontraron que durante la

Pequeña Edad de Hielo prevalecieron condiciones de menor productividad y mayor oxigenación en la columna de agua.

Posteriormente, el Periodo Cálido Actual se caracterizó por presentar una mayor intensidad del afloramiento costero y una subsecuente mayor productividad y menor oxigenación de la columna de agua; probablemente, por un desplazamiento hacia el norte de la Zona de Convergencia Intertropical (ITCZ). Sifeddine et al. (2008) confirmaron estos resultados al identificar un incremento en los flujos de carbono orgánico total que fueron interpretados como una intensificación del afloramiento costero. A su vez, es importante señalar que Salvattecí et al. (2017), investigaron la respuesta del cambio climático en el ecosistema de afloramiento peruano a una escala centenal en los últimos 2000 años. Los autores identificaron que la precipitación (Fleury et al. 2015), la intensidad de la zona mínima de oxígeno, las condiciones redox en los sedimentos y la productividad primaria de la columna de agua han presentado una relación cercana entre ellos y el desplazamiento de la ITCZ.

I.2. Planteamiento del problema

La comprensión de las condiciones paleoclimáticas en las regiones litorales y marinas permite determinar su estabilidad frente al cambio climático y el impacto de las actividades antrópicas, lo que da lugar al planteamiento de escenarios futuros en la zona de estudio. Dado que existe una relación trófica entre los dinoflagelados y las diatomeas (Gaines y Taylor, 1984; Jacobsen y Anderson, 1986), la variación

de la productividad puede ser evaluada en registros sedimentarios mediante el análisis de la abundancia de dinoquistes y la concentración de sílice amorfa, que, en la zona de afloramiento costero peruano, proviene en su mayoría de diatomeas. Debido a que existe una brecha de conocimiento de cómo varían las comunidades de dinoflagelados heterótrofos y autótrofos en función de la productividad, un análisis de la abundancia y diversidad de dinoquistes en la plataforma continental frente a Pisco (Figura 5.1) permitiría comprender los cambios en la productividad del sistema de afloramiento costero en los períodos climáticos más recientes: la Pequeña Edad de Hielo y el Período Cálido Actual, que consisten en regímenes oceanográficos y ecológicos contrastantes bien documentados.

I.3. Justificación del estudio

Esta investigación surge de la necesidad de comprender la respuesta de la productividad primaria y de los dinoflagelados ante escenarios de cambio climático, dado que se proyectan condiciones de más cálidas y estratificadas en el mar peruano (Echevin et al., 2021). Dichas condiciones favorecerían la abundancia de dinoflagelados autótrofos, cuyo comportamiento en escenarios pasados puede estudiarse mediante el análisis de un archivo sedimentario. Esta información también permitiría inferir las condiciones ambientales en los periodos climáticos que se extienden desde finales de la Pequeña Edad de Hielo hasta la actualidad, obtener un mayor entendimiento de las interacciones en los niveles tróficos inferiores en las regiones de afloramiento y determinar los taxones de dinoquistes que pueden ser considerados como indicadores en los estudios paleoclimáticos.

Además, el estudio permitirá profundizar el conocimiento de la preservación y biodiversidad de los dinoquistes en el sistema de afloramiento peruano.

I.4. Pregunta de investigación

Se plantea como pregunta general de investigación: ¿Cómo se relacionan los cambios en la abundancia y diversidad de los dinoquistes de especies heterotróficas y autotróficas en relación con los cambios en la productividad del afloramiento costero peruano desde finales de la Pequeña Edad de Hielo hasta la actualidad? Además, se plantean las siguientes preguntas específicas: ¿Qué taxones de dinoquistes presentan una relación significativa con la productividad silíceo? ¿Cuáles fueron los cambios en la abundancia y diversidad de dinoquistes asociados a la transición entre la Pequeña Edad de Hielo y el Periodo Cálido Actual?

II. OBJETIVOS

II.1. Objetivo General

- Reconstruir los cambios de la productividad del afloramiento costero a partir de ensambles de dinoquistes desde la Pequeña Edad de Hielo hasta la actualidad.

II.2. Objetivos específicos

- Identificar taxonómicamente a los dinoquistes presentes en el sistema de afloramiento y clasificarlos de acuerdo con las estrategias tróficas de sus formas vegetativas.
- Reconstruir la variación temporal de la abundancia y diversidad de dinoquistes en el sistema de afloramiento costero frente a las costas de Pisco desde la Pequeña Edad de Hielo hasta la actualidad.
- Comparar los registros de dinoquistes con los registros de productividad silíceo y otros proxies paleoambientales.

III. HIPÓTESIS

Se considera que una mayor abundancia de dinoquistes heterótrofos refleja condiciones de mayor productividad general del sistema y una mayor abundancia de dinoquistes autótrofos representa condiciones de estratificación y condiciones de calidez de las aguas costeras, por tanto, se espera que:

1. La abundancia de dinoquistes heterótrofos está asociado a la variabilidad de la concentración de sílice amorfa, ya que este compuesto forma parte de las frústulas de las diatomeas y existe una relación depredador-presa entre dinoflagelados heterótrofos y diatomeas.

2. Los sedimentos depositados durante el Periodo Cálido Actual presenten una mayor abundancia de dinoquistes heterótrofos que en la Pequeña Edad de Hielo, dado que el periodo más reciente se caracteriza por una mayor intensidad del afloramiento costero.

IV. MARCO TEÓRICO

IV.1. Dinoflagelados y dinoquistes

Clasificados taxonómicamente dentro de la división *Dinoflagellata*, y la clase *Dinophyceae* (Fensome, 1993), los dinoflagelados son protistas biflagelados, microscópicos y unicelulares, biflagelados. Poseen un tamaño promedio que oscila entre 20 y 80 μm , con taxones excepcionales que alcanzan diámetros de hasta 130 μm (Van Nieuwenhove et al., 2020). Junto a los cocolitofóridos y diatomeas, constituyen un pilar fundamental de la producción primaria en el fitoplancton marino y presentan diversas estrategias tróficas como la autotrofía, heterotrofía y mixotrofía (Jacobson & Anderson, 1996; Jeong et al., 2010; Schnepf & Elbrächter, 1992). En el sistema de afloramiento costero peruano, los dinoflagelados autótrofos/mixótrofos están representados por el grupo taxonómico *Gonyaulacales*, y los dinoflagelados heterótrofos están representados por el grupo taxonómico *Peridinales* (Fensome, 1993; Lewis et al, 1990).

Cuando las condiciones ambientales son favorables, los dinoflagelados se reproducen a gran velocidad, por lo que su abundancia aumenta considerablemente produciendo floraciones algales. Sin embargo, algunas especies pueden

reproducirse al punto de provocar daños en la salud humana, los ecosistemas y la economía (Anderson, 2009), provocando, en algunos casos, cambios en la coloración del agua (Anderson, 2009).

Ante escenarios ecológicamente desfavorables, algunas especies de dinoflagelados activan una vía de supervivencia basada en la reproducción sexual, conocido como enquistamiento, la cual culmina en la formación de dinoquistes (Bravo & Figueroa, 2014). Después de completar el periodo de dormancia, un mecanismo que previene la germinación incluso aunque las condiciones de temperatura y oxigenación son favorables (Brosnahan et al., 2019), los dinoflagelados tienen la capacidad de germinar de los dinoquistes. Del total de 2 294 especies conocidas de dinoflagelados marinos descritas, se estima que entre el 13 y 16% poseen la capacidad de producir dinoquistes (Penaud et al., 2018). Los dinoquistes consisten en células carentes de locomoción, presentan un diámetro que varía de 20 a 80 μm y un comportamiento hidrológico semejante al limo. Después de su formación, los dinoquistes descienden a través de la columna de agua y se depositan entre los sedimentos del lecho marino (Dale, 1983; Lewis, 1988; Nehring, 1993) y pueden actuar como inóculo para la producción y la formación posterior de floraciones algales (Usup et al., 2012).

El cociente entre dinoquistes heterótrofos y autótrofos (H/A) constituye un indicador del enriquecimiento orgánico en la columna de agua (Egger et al., 2018), siendo implementado en los estudios de cuerpos de agua bajo procesos de

eutrofización (Pospelova & Kim, 2010). Como alternativa metodológica, se puede utilizar la proporción P/G (Versteegh, 1994), consiste en la relación entre *Peridinales* y *Gonyaulacales*; aunque es semejante a la proporción H/A, no incluye familias heterótrofas como *Polykrikaceae* y *Diplopsalidaceae*.

IV.2. Ecología de los dinoflagelados

Las condiciones de estratificación, disponibilidad de luz y nutrientes en la columna de agua favorecen la producción de floraciones de fitoplancton y las aguas menos turbulentas permite un incremento en la abundancia de dinoflagelados autótrofos (Smayda & Trainer, 2010), debido a que la población de diatomeas se disipa y se desplaza a mayores profundidades (Olivieri et al., 1985; Pitcher et al., 1991; Smayda y Trainer, 2010). Los dinoflagelados poseen una mayor capacidad que las diatomeas, de explotar las condiciones de estratificación de la columna de agua debido a que poseen flagelos que les permiten realizar migración vertical (Smayda, 1990). Es así que, las fases de relajación del afloramiento no solo favorecen la abundancia de dinoflagelados autótrofos, sino que interrumpe el desarrollo de diatomeas y dispersa los dinoquistes en estructuras físicas reorganizadas tal como los sistemas frontales (Smayda & Trainer, 2010). En contraste, los periodos de mayor intensidad del afloramiento favorecen la disponibilidad de diatomeas y otras especies de microorganismos fitoplanctónicos, que son presas de los dinoflagelados heterótrofos o mixótrofos (Jeong et al., 2010), lo que favorece la abundancia de estos últimos. Rojas de Mendiola (1981) realizó muestreos en el sistema de afloramiento peruano y cubrió un periodo de 10 años, en el que logró identificar a las diatomeas como el microorganismo fitoplanctónico más abundante en el sistema

de afloramiento peruano, no obstante, también identificó 65 especies de dinoflagelados, que en gran parte eran heterótrofos o mixótrofos.

Es importante mencionar que los sedimentos enriquecidos con dinoquistes (100-1000 dinoquistes g^{-1}) (McMinn, 1991) tienen el potencial de producir floraciones a través de la germinación (Hallegraeff y Gollasch, 2006), de acuerdo con las condiciones ambientales a nivel local.

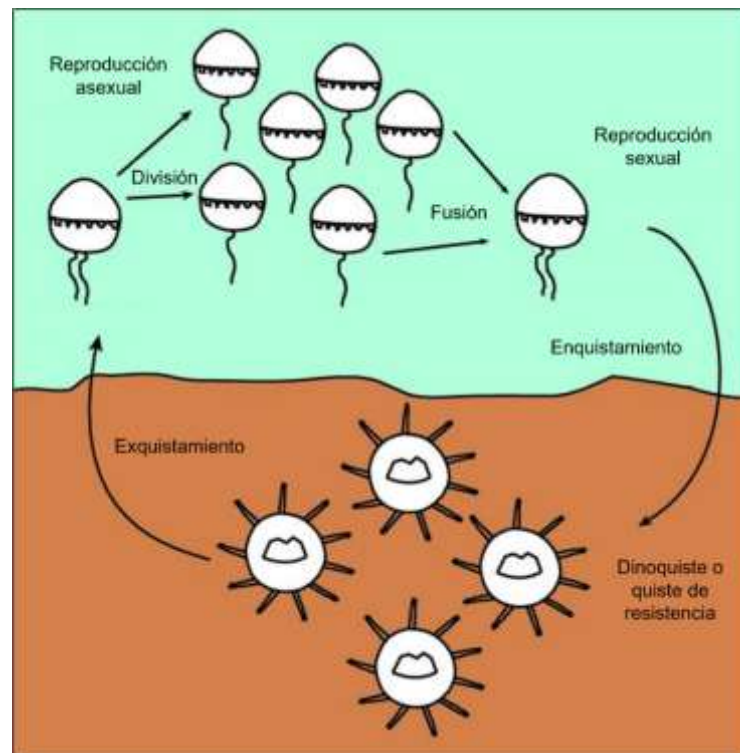


Figura 4.1. Representación gráfica del proceso de enquistamiento de los dinoflagelados. Imagen modificada de Ribeiro et al. (2012).

Los dinoquistes se comportan como partículas del tamaño de arcillas a limos finos (Dale, 1983), estas propiedades granulométricas conllevan a que los dinoquistes se

depositen en áreas con un grado bajo de turbulencia y una velocidad mínima de flujo de agua (Dale, 1976; Matsuoka & Fukuyo, 2000). Por lo tanto, suelen encontrarse en áreas confinadas o en zonas profundas con una baja fuerza hidrodinámica y una alta disponibilidad de nutrientes (Garcés et al, 1999).

Los dinoquistes pueden ser utilizados como indicadores de cambios en las condiciones ambientales y la disponibilidad de nutrientes en las aguas superficiales (Zonneveld, 1997). Además, son útiles para obtener registros integrales de la población fitoplanctónica (Dale, 1976). Por ejemplo, en la bahía de Tokio, Matsuoka (1999) identificó un incremento proporcional en los dinoquistes heterótrofos, que fue relacionado con la eutrofización antropogénica, al menos desde 1960.

Es importante mencionar que se han impulsado numerosas investigaciones en cuanto a la relación dinoquiste-teca, que vincula a los dinoquistes con sus respectivas formas vegetativas, en los cuerpos de agua. Head (1996) elaboró un catálogo de las formas quísticas y su afinidad biológica con base en estudios de germinación (Dale, 1983; Lewis et al., 1985; Wall y Dale, 1986).

IV.3. Estrategias tróficas de los dinoflagelados

Los dinoflagelados presentan tres estrategias tróficas conocidas, la autotrofia, la mixotrofia y la heterotrofia. Dale (2001) indicó que aproximadamente la mitad de las especies de dinoflagelados son autótrofas; no obstante, Jeong et al. (2005)

sugirieron que la mayoría de los dinoflagelados autótrofos tienen el potencial de ser mixótrofos, los dinoflagelados mixótrofos como heterótrofos presentan diferentes mecanismos de alimentación y selección de presas, entre las que se encuentran las bacterias, pico-eucariotas, criptofitas, haptofitas, clorofitas, rapidofitas, prasinofitas, euglenofitas, diatomeas, dinoflagelados, nanoflagelados heterótrofos y ciliados (Jeong et al., 2010). Por tanto, la ocurrencia de dinoflagelados mixótrofos, además de contribuir directamente con la productividad primaria, reduce el porcentaje de dinoflagelados exclusivamente autótrofos en el sistema de afloramiento costero.

Para el propósito de este trabajo se hizo una simplificación y los dinoflagelados fueron agrupados en dos categorías funcionales: autótrofos y heterótrofos. Esto no impide que se reconozca la existencia de estrategias mixótrofas. Ahora, al considerar que las diatomeas y tanto los dinoflagelados autótrofos como heterótrofos son componentes importantes en la mayoría de los ambientes marinos y a menudo coexisten, se estima que la principal interacción entre las diatomeas y los dinoflagelados autótrofos es la competencia por los nutrientes, dado que la tasa de crecimiento de las diatomeas suele ser mayor que la de los dinoflagelados autótrofos (Banse, 1982) y la constante de saturación para la absorción de nitrógeno y fósforo por parte de las diatomeas es menor que la de los dinoflagelados autótrofos (Smayda, 1997).

Además, durante los periodos de mayor intensidad del afloramiento costero suelen producirse floraciones algales de diatomeas, y a éstas le siguen floraciones algales dominadas por dinoflagelados autótrofos, que usan los nutrientes liberados o no consumidos por las diatomeas (Bianchi et al., 2002; Gilabert, 2001; Trigueros & Orive, 2001). Es importante mencionar que los dinoflagelados del género *Gonyaulax*, propios del sistema de afloramiento costero peruano, son fotosintéticos y prosperan en condiciones de mayor estratificación de la columna de agua. (Lewis et al., 1990).

Jeong et al. (2005) indicaron que los dinoflagelados autótrofos tienen la capacidad de alimentarse de las diatomeas. Además, si el pastoreo tiene un alto impacto en las poblaciones de diatomeas, en especial en la etapa de declinación de las floraciones de diatomeas, este pastoreo sería una de las fuerzas conductoras en la sucesión de floraciones de diatomeas y dinoflagelados autótrofos (Du Yoo et al., 2009). Existen estudios que reportaron esta relación trófica, por ejemplo, Legrand et al. (1998) reportaron que el dinoflagelado autótrofo formador de mareas rojas *Heterocapsa triquetra* fue capaz de ingerir a la diatomea *Thalassiosira pseudonana* en cultivos con baja concentración de nutrientes, mas no, en cultivos con alta concentración de nutrientes. Asimismo, Bockstahler & Coats (1993) observaron pequeñas frústulas de diatomeas dentro del protoplasma del dinoflagelado autótrofo *Akashiwo sanguinea* en muestras de agua analizadas. No obstante, aún existen pocos estudios relacionados con los dinoflagelados autótrofos con la capacidad de ingerir diatomeas (con la excepción de *H. triquetra* y *A. sanguinea*), por tanto, el estudio de estas relaciones tróficas aún se encuentra en desarrollo (Du Yoo et al., 2009).

Cabe señalar que, durante los periodos de mayor intensidad del afloramiento costero, la disponibilidad de diatomeas y otros organismos fitoplanctónicos favorece la abundancia de dinoflagelados heterótrofos, lo que es sostenido por Wall et al. (1977), quienes identificaron que en las regiones de afloramiento costero los ensambles de dinoquistes consisten principalmente en taxones heterótrofos, y señalaron que esta característica es distintiva de la región peruana. Además, la mayoría de los dinoflagelados peridiniales (*Protoperidinium* spp. y *Diplopsalis* spp.), que abundan en el sistema de afloramiento costero peruano son heterótrofos, y sus presas principales son las diatomeas (Gaines y Taylor, 1984; Jacobsen y Anderson, 1986), ya que se ha observado que estas especies de dinoflagelados presentan una alta abundancia hasta el fin de la floración primaveral de diatomeas, lo que evidencia una relación con este tipo de microorganismo fitoplanctónico y la productividad primaria. Asimismo, Biebow (1996) identificó que en el sistema de afloramiento peruano, un rasgo distintivo es la elevada proporción de dinoquistes heterótrofos, específicamente *Protoperidinium* spp., respecto a los dinoquistes autótrofos, así como una mayor frecuencia y diversidad de dinoquistes pequeños, marrones y espinosos (Radi et al., 2013).

IV.4. Dinoquistes en el registro sedimentario

El análisis de los sedimentos marinos anóxicos del lecho marino constituye un valioso registro para la reconstrucción de variaciones climáticas y oceanográficas a escala temporal. Estos eventos pueden ser interpretados a partir de la cualificación y cuantificación de sustancias o componentes a los que se denominan marcadores o proxis, entre los que se encuentran los dinoquistes. Los dinoquistes son útiles

como proxies debido a que son abundantes en regiones oceánicas, específicamente en zonas con profundidad somera del lecho marino y menor energía de corriente. Además, pueden estar relacionados con la ocurrencia de las formas vegetativas de los dinoflagelados en regiones geográficas caracterizadas por el desarrollo recurrente de floraciones algales (Zonneveld, 1997; Andriyono et al., 2023). En consecuencia, constituyen una herramienta útil para esclarecer la dinámica de las floraciones de dinoflagelados asociados con la productividad biológica y la variabilidad climática (Cuéllar-Martínez et al., 2018).

Los dinoquistes pueden ser analizados en una amplia resolución temporal que abarca desde escalas anuales hasta millones de años. Cronológicamente, las evidencias más remotas de dinoquistes provienen del Triásico Temprano en el Ártico canadiense y del Triásico Medio (Anisiano) en Australia (Sluijs et al., 2005). Sin embargo, las reconstrucciones paleoambientales adquieren una mayor precisión al utilizar ensambles de dinoquistes del Cuaternario debido a que los taxones actuales son representativos de este periodo, lo que facilita un análisis detallado del mismo (Sluijs et al., 2005).

El valor de los dinoquistes en las reconstrucciones paleoambientales se consolidó inicialmente en el ámbito de la prospección de hidrocarburos; los trabajos pioneros de Deflandre (1937, 1938) y Eisenack (1938) durante el Jurásico y Cretácico sentaron las bases de la bioestratigrafía industrial (Penaud et al., 2018), lo que impulsó un incremento el número de publicaciones sobre la descripción de los

nuevos taxones y las asociaciones de dinoquistes relacionados a etapas o estratotipos. Desde mediados del siglo XX, estos palinomorfos se integraron formalmente a los esquemas bioestratigráficos y analizados en conjunto con otros grupos fósiles, como amonites, foraminíferos, calpionelas y nanofósiles, lo que permitió refinar los rangos de aparición y extinción de los taxones en los estudios de correlación de cuencas y la interpretación de eventos geológicos a nivel regional (Penaud et al., 2018).

En los últimos 30 años, el uso de los dinoquistes como proxies paleoambientales ha experimentado un auge (Sluijs et al., 2005). Sus variaciones en diversidad y abundancia absoluta pueden reflejar variaciones de la temperatura superficial del mar, salinidad, disponibilidad de nutrientes (nitrógeno y fósforo) y productividad primaria (Cuéllar-Martínez et al., 2018; Zonneveld et al., 2013), y dinámica de las masas de agua, oceánicas o costeras (incursión de agua oceánica o eutrofización costera) (Dale, 1996). Asimismo, estos palinomorfos se utilizan para la reconstrucción de condiciones paleoclimáticas (Dale, 1996; De Vernal et al., 2001) y la evaluación de impactos antropogénicos e industriales (Dale, 2001a; Liu et al., 2012; Matsuoka, 1999; Pospelova et al., 2002, 2005; Sætre et al., 1997). Un caso de estudio emblemático es el de Oslofjord, donde se documentó un incremento en la abundancia de dinoquistes con respecto al tiempo, que evidenció un incremento en la producción fitoplanctónica general; este fenómeno estuvo asociado con una proliferación sustancial del dinoflagelado autótrofo *Gonyaulax polyedra*, sugiriendo una mayor frecuencia de floraciones algales producidas por el aporte de nutrientes procedentes de la contaminación industrial.

IV.5. Periodos climáticos: la Pequeña Edad de Hielo y el Periodo Cálido Actual

En el registro sedimentario, los periodos climáticos se identifican con base en indicadores geoquímicos, biogénicos, y elementos traza. Los periodos climáticos de interés para el desarrollo de esta investigación son la Pequeña Edad de Hielo y el Periodo Cálido Actual. La Pequeña Edad de Hielo se caracterizó por un gran enfriamiento en los continentes del hemisferio norte (Mann et al., 2009). Miller et al. (2012) señalaron que episodios de erupciones volcánicas explosivas y la reducida irradiancia solar en el hemisferio norte actuaron como un detonante climático, permitiendo la expansión del hielo en el océano Ártico. Asimismo Lapointe y Bradley (2021) indicaron que una intrusión excepcional de aguas cálidas en los mares nórdicos exacerbó este proceso, alterando la AMOC (circulación meridional de retorno del Atlántico) e intensificando las condiciones frías. Cada vez que se han registrado en periodos de enfriamiento en las altas latitudes del norte, se identificaron periodos mayor precipitación en el hemisferio sur, lo que implica un desplazamiento hacia el sur de la ITCZ (Scheider et al., 2014). Chiang y Bitz (2005) indicaron que el frente de bajas temperaturas avanza desde el norte hacia el ecuador, induciendo un gradiente térmico que causa el desplazamiento de la ITCZ hacia el sur, lo que a su vez causó, en el Pacífico Suroriental, la contracción del Anticiclón del Pacífico Sur (SPSH). Esto provocó el debilitamiento de los vientos alisios e impidió una fertilización eficiente de la columna de agua, causando una baja productividad marina (Salvatteci et al., 2014); también se identificaron mayor frecuencia de precipitaciones activaron muchos ríos y quebradas, dado que se identificó un incremento gradual en el aporte de sedimentos de origen fluvial (Briceño et al., 2016), estas condiciones fueron características de El Niño (Briceño

et al., 2016; Salvattecí et al., 2014; Gutiérrez et al., 2009). A finales de la década de 1830, el incremento en la temperatura global reflejaría una recuperación del sistema climático a partir de la secuencia de erupciones volcánicas (Bronnimann et al., 2019), lo que determinaría el fin de la Pequeña Edad de Hielo.

Durante el periodo de transición de la Pequeña Edad de Hielo al Periodo Cálido Actual, Briceño et al. (2016) observaron un aumento progresivo en la intensidad de los vientos costeros y simultáneamente una disminución en el aporte de sedimentos de origen fluvial, atribuyéndolos a un cambio en la posición de la ITCZ y el SPSH, así como una interconexión de la circulación de Walker, que controla el tipo de aporte de material terrígeno, favoreciendo procesos erosivos de tipo eólico que ocurrieron de forma simultánea con un incremento en la intensidad del afloramiento costero. Estos cambios abruptos se pueden identificar en un núcleo sedimentario y es mencionado en algunos estudios como *shift*, y frente a las costas de Pisco y Callao, fue datado para mediados del siglo XIX (Gutiérrez et al., 2009; Salvattecí et al., 2014).

Asimismo, durante el Periodo Cálido Actual ocurrió un desplazamiento hacia el norte del sistema ITCZ – SPSH (Briceño et al., 2016; Salvattecí et al., 2014); también se registró una mayor intensidad de los vientos y una tendencia a la disminución del aporte terrígeno de origen fluvial y al incremento del aporte terrígeno de tipo eólico (Briceño et al., 2016), condiciones húmedas a áridas, un mayor flujo de partículas orgánicas exportadas al sedimento y una zona mínima de

oxígeno más intensa (Salvatteci et al., 2014), propias de condiciones climáticas tipo La Niña (Fleury et al., 2015). Aunque, Cardich et al. (2019) identificaron que entre 1960 y 2010, la zona mínima de oxígeno (ZMO) se debilitó por procesos de ventilación superficial por la Corriente Costera Profunda de Chile-Perú (CPDCC) y la Corriente Subsuperficial Ecuatorial (EUC).

V. METODOLOGÍA

V.1. Diseño del Estudio

La investigación fue de tipo analítico, longitudinal y retrospectivo. La medición de las variables respuesta fueron realizadas en los laboratorios de Ciencias de la UPCH y el laboratorio de Geología Marina de IMARPE y permitieron la descripción y caracterización de los periodos climáticos con base en la abundancia y diversidad de dinoquistes registrados en los sedimentos de la parte superior del talud continental frente a las costas de Pisco.

V.1.1. Población

La población de estudio fueron los sedimentos del lecho marino en la parte superior del talud continental frente a las costas de Pisco.

V.1.2. Muestra

La muestra de estudio corresponde a 33 intervalos de sedimento submuestreado cada 0.5 cm en el núcleo de sedimento CRIO1404-BX1-MUC y 36 intervalos de

sedimento submuestreado cada 0.5 cm en el núcleo de sedimento CRI01404-BX1, ambos colectados a una profundidad de 302 metros frente a Pisco (14°S) en abril de 2014. La composición de las muestras consistió en concentraciones de dinoquistes y minerales en el sedimento.

V.2. Definición de las variables de estudio

Las variables, con sus respectivas unidades, consideradas en esta tesis son presentadas en la Tabla 6.1.

Tabla 6.1. Variables dependientes e independientes utilizados en el estudio

Variables dependientes (unidades)	Variables independientes (unidades)
Abundancia de: - Dinoquistes (dinoquistes g ⁻¹) - Dinoquistes heterótrofos (dinoquistes g ⁻¹) - Dinoquistes autótrofos (dinoquistes g ⁻¹) Diversidad de dinoquistes	Concentración de minerales: - Sílice amorfa (%) - Albita (%) - Cuarzo (%) - Calcita (%) - Caolinita (%)

Es importante mencionar que se está considerando la nomenclatura paleontológica correspondiente a los dinoquistes, en lugar de la nomenclatura biológica que corresponde a la forma vegetativa de los dinoquistes.

V.3. Procedimientos y técnicas

V.3.1. Colecta de muestras

El área de estudio comprende en la parte superior del talud continental frente a las costas de Pisco (14°S) en el departamento de Ica, a 40 km al suroeste de Paracas y se ubica en la zona de mayor intensidad del afloramiento costero (Figura 5.1). En el crucero de investigación del IMARPE, CRIO 1404, realizado en abril de 2014 a bordo del Buque de Investigación Científica “José Olaya Balandra”, se extrajo un núcleo sedimentario con un sacatestigos de caja tipo Soutar, codificado como CRIO1404-BX1 en 2014 en la parte superior del talud continental frente a las costas de Pisco a una profundidad de 302 metros, con coordenadas geográficas 14°07.755'S y 76°30.250'O. Asimismo, se extrajo otro núcleo sedimentario en la misma posición mediante el uso de un multisacatestigos, codificado como CRIO1404-BX1-MUC (Figura 5.2 y Figura 5.3). Los núcleos fueron cortados de forma longitudinal y sellados con papel aluminio acerado a fin de impermeabilizarlos para impedir la filtración de agua y sedimento (Figura 5.4).

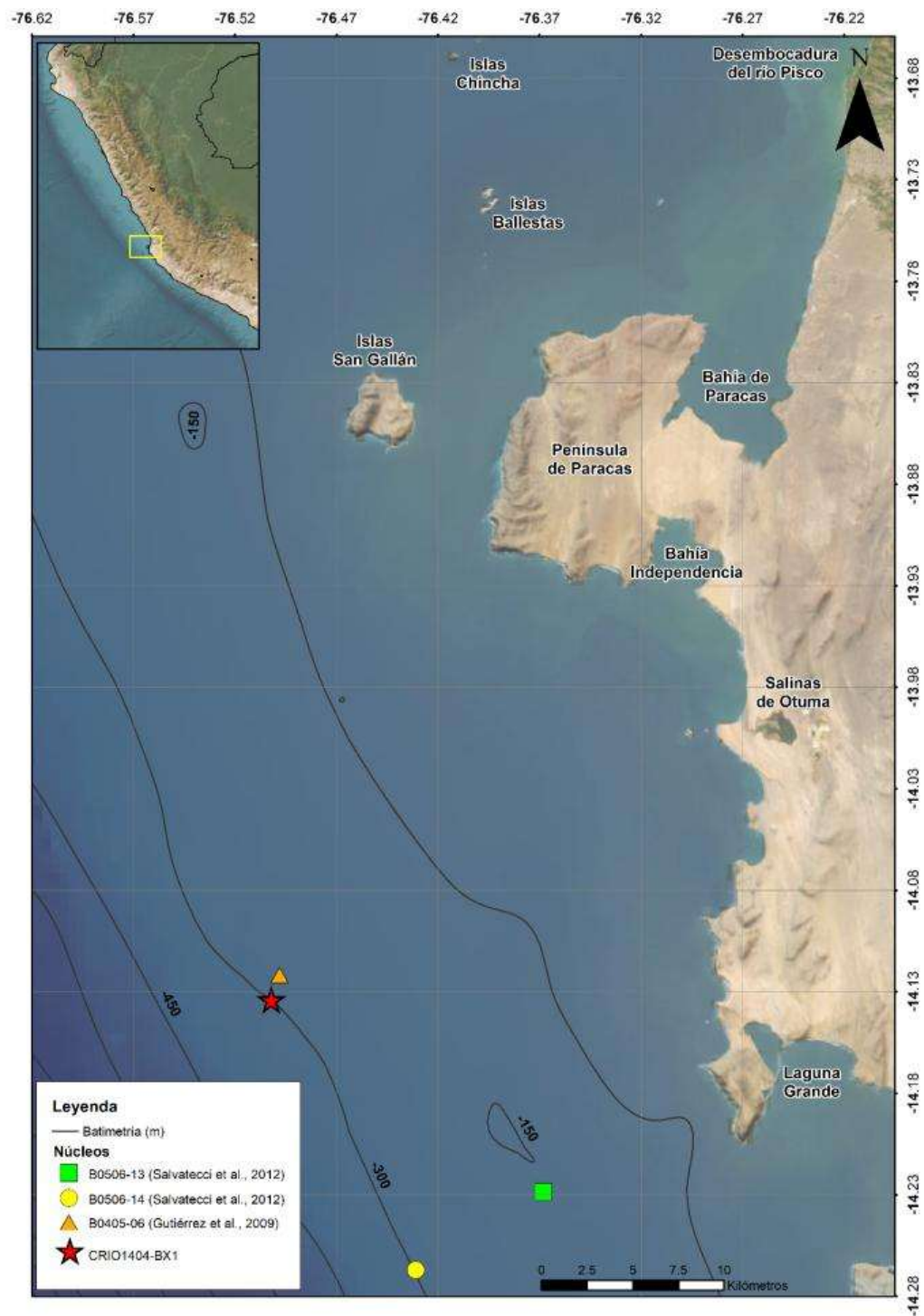


Figura 5.1. Área de estudio y punto de extracción de los núcleos sedimentarios CRI01404-BX1-MUC y CRI01404-BX1.



Figura 5.2. Sacatestigo de caja tipo Soutar utilizado para la recuperación del núcleo



Figura 5.3. Multisacatestigos utilizado para la recuperación del núcleo.

El núcleo del sacatestigos de caja (CRIO1404-BX1) presentó una longitud de 78 cm y el núcleo del multisacatestigos (CRIO1404-BX-1-MUC) presentó una longitud de 37.5 cm. Ambos núcleos fueron trasladados a la cámara fría de IMARPE-Callao. Posteriormente, se hizo el drenado, corte longitudinal y empaquetado para su preservación (Figura 5.4 y Figura 5.5).



Figura 5.4. Apertura de núcleo sedimentario para la observación, descripción y submuestreo.



Figura 5.5. Montaje de núcleo sedimentario en perfil de aluminio de sección rectangular.

V.3.2. Descripción sedimentológica del núcleo sedimentario

La descripción sedimentológica de los núcleos sedimentarios CRIO1404-BX1-MUC y CRIO1404-BX1 incluyó la determinación de la longitud del núcleo, la identificación de estructuras sedimentarias, la caracterización de perturbaciones, y la asignación del color con base en la codificación establecida en la tabla de Munsell (Nickerson, 1940). Los núcleos se encontraron en buenas condiciones cuando se hizo la descripción. La descripción detallada de los núcleos sedimentarios CRIO1404-BX1 y CRIO1404-BX1-MUC se encuentra en el apartado VI.1: Descripción de núcleos sedimentarios.

V.3.3. Radiografiado de los núcleos sedimentarios

Los núcleos sedimentarios fueron radiografiados para observar con mayor detalle las láminas o bandas no observables a simple vista. Para esto, se utilizaron los servicios de radiografiado de la empresa UNILABS con el fin de obtener imágenes de alta resolución útiles para establecer la metodología de muestreo y el intervalo de muestreo mínimo, de acuerdo con el espesor de las laminaciones.

V.3.4. Submuestreo del núcleo sedimentario

El núcleo CRIO1404-BX1-MUC fue submuestreado a intervalos de 0.5 centímetros y el núcleo CRIO1404-BX1 fue submuestreado a intervalos variables de 0.4 a 1.2 cm, de acuerdo con las estructuras sedimentarias encontradas. Las submuestras fueron utilizadas en su totalidad para el análisis de dinoquistes; también se hizo el

pesaje de los sedimentos húmedos, de los sedimentos secos y el cálculo de la densidad seca aparente (DBD).

V.3.5. Compósito de los núcleos sedimentarios

Los núcleos sedimentarios CRIO1404-BX1 y CRIO1404-BX1-MUC fueron correlacionados estratigráficamente. En principio, se partió de una comparación entre las imágenes de radiografías, a las que se les aplicó un tratamiento de brillo y contraste para las capas sucesivas con mayor claridad (Figura 5.6). Dado que, ambos núcleos fueron extraídos en el mismo lugar, hay una mayor semejanza en los patrones de las bandas. Con base en esto, se hizo la elaboración de un compósito formado por 23 submuestras del núcleo sedimentario CRIO1404-BX1-MUC y 36 submuestras del núcleo sedimentario CRIO1404-BX1, con el que se trabajó y se hizo el análisis de la composición y diversidad de los dinoquistes.

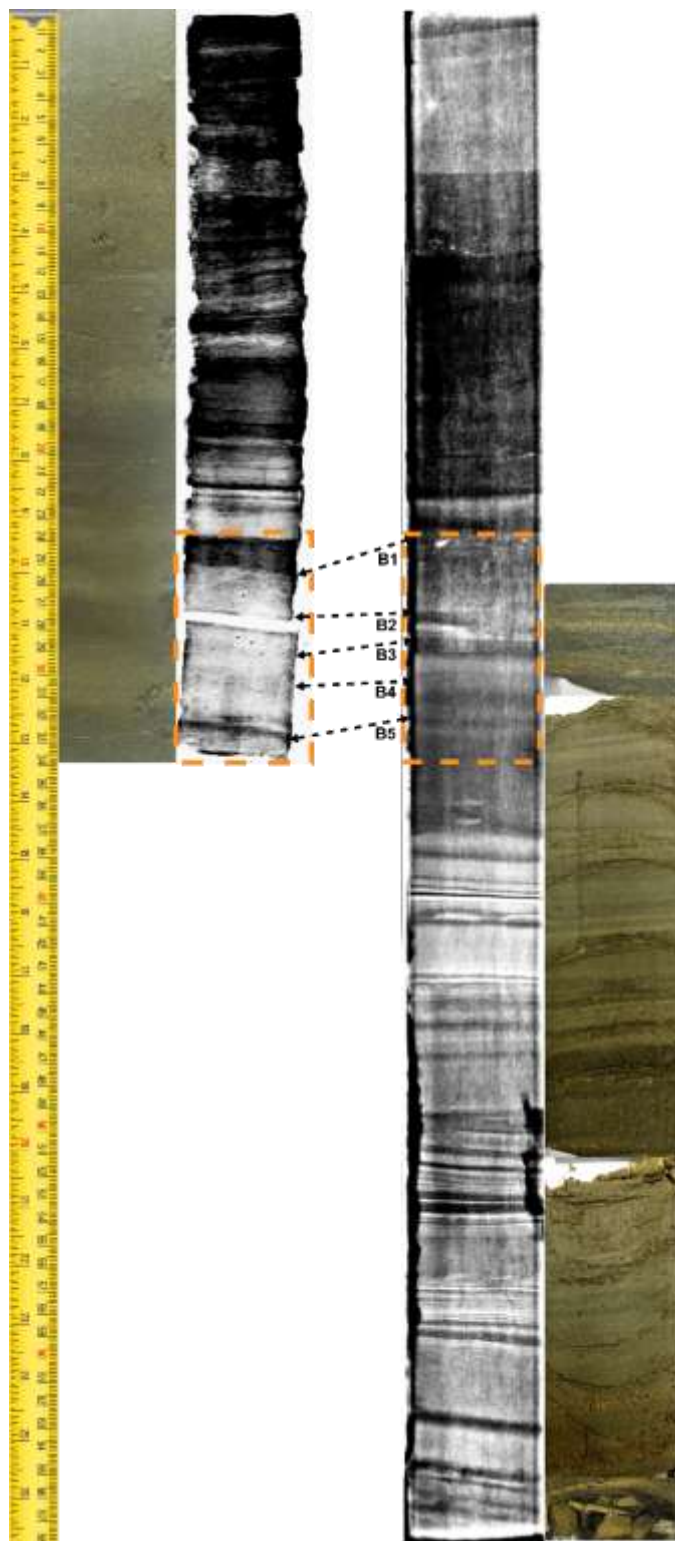


Figura 5.6. Comparación de los núcleos sedimentarios CRIO1404-BX1 y CRIO1404-BX1-MUC, se incluye la radiografía y se delimita el intervalo de correlación con líneas naranjas y negras discontinuas. También se indican las bandas de diatomeas identificadas como B1, B2, B3, B4 y B5.

V.3.6. Análisis de composición mineral

El análisis de composición mineral fue realizado en el laboratorio ALYSEES del IRD en Bondy, Francia, mediante el análisis de espectrometría infrarroja por transformada de Fourier (FTIR por sus siglas en inglés) que permitió la cuantificación de los siguientes minerales: sílice, yeso, albita, cuarzo, calcita y caolinita, de acuerdo con lo descrito por Bertraux et al. (1998). En total, se analizaron 50 muestras. Para esto, se requirió de cada muestra, un tamaño de partícula menor a 2 μm con el fin de evitar una dispersión excesiva de la radiación infrarroja. Por tanto, se hizo la molienda de aproximadamente 15 mg de la muestra pre-pulverizada con pequeñas bolas de ágata en un vial de ágata con acetona y se colocó en una cámara de enfriamiento por 90 minutos.

A continuación, se hizo la mezcla de la muestra pulverizada y KBr en un mortero de ágata durante de 10 minutos; después, se utilizaron 300 mg de esta mezcla para preparar un disco de 13 mm de diámetro al presionar la mezcla en un molde al vacío con una compresión de hasta 8 toneladas cm^{-2} . Para obtener los espectros infrarrojos, los discos fueron colocados en un espectrómetro Perkin-Elmer FT 16 PC en el rango de energía de 4000 – 250 cm^{-1} . En el caso de la sílice biogénica, se escogió el rango de energía espectral entre 1315 – 315 cm^{-1} para el cálculo del porcentaje ya que esta región presenta muchas características de absorción relevantes para distinguirlas. Se considera que el porcentaje de sílice amorfa obtenido a través del análisis FTIR reflejaría el porcentaje de sílice biogénica.

V.3.7. Técnica palinológica para la determinación de dinoquistes

La técnica palinológica se realizó en el Laboratorio de Ciencias del Mar de la Universidad Peruana Cayetano Heredia. En total, se trabajaron con 59 submuestras del compósito formado por los núcleos sedimentario CRIO1404-BX1-MUC y CRIO1404-BX1. De cada una de ellas, se tomaron aproximadamente 2 cm³ de sedimento seco y se agregó una tableta de esporas de *Lycopodium clavatum* para cuantificar los dinoquistes por gramo de sedimento, a través del uso del método de grano marcador (Price et al., 2016; Stockmarr, 1971). Se utilizó el set de tabletas: Batch N° 050220211, cada tableta contenía en promedio 18 407 esporas de *Lycopodium clavatum* (Batch N° 050220211), con una desviación estándar de 592 esporas. Posteriormente, cada muestra de sedimento fue tamizada en un sistema de dos mallas de 100 µm y 10 µm, usando agua destilada como dispersante, sobre un agitador magnético y después, cada muestra fue centrifugada durante 10 minutos a 2500 rpm. Con el fin de eliminar el componente carbonatado, se añadió HCl al 10% a temperatura ambiente a la muestra durante 5 minutos y para eliminar el componente silicatado, se añadió HF al 48% a temperatura ambiente durante 20 a 25 minutos. Después de la dilución, cada muestra fue transferida a tubos cónicos de 20 ml (Figura 5.7).

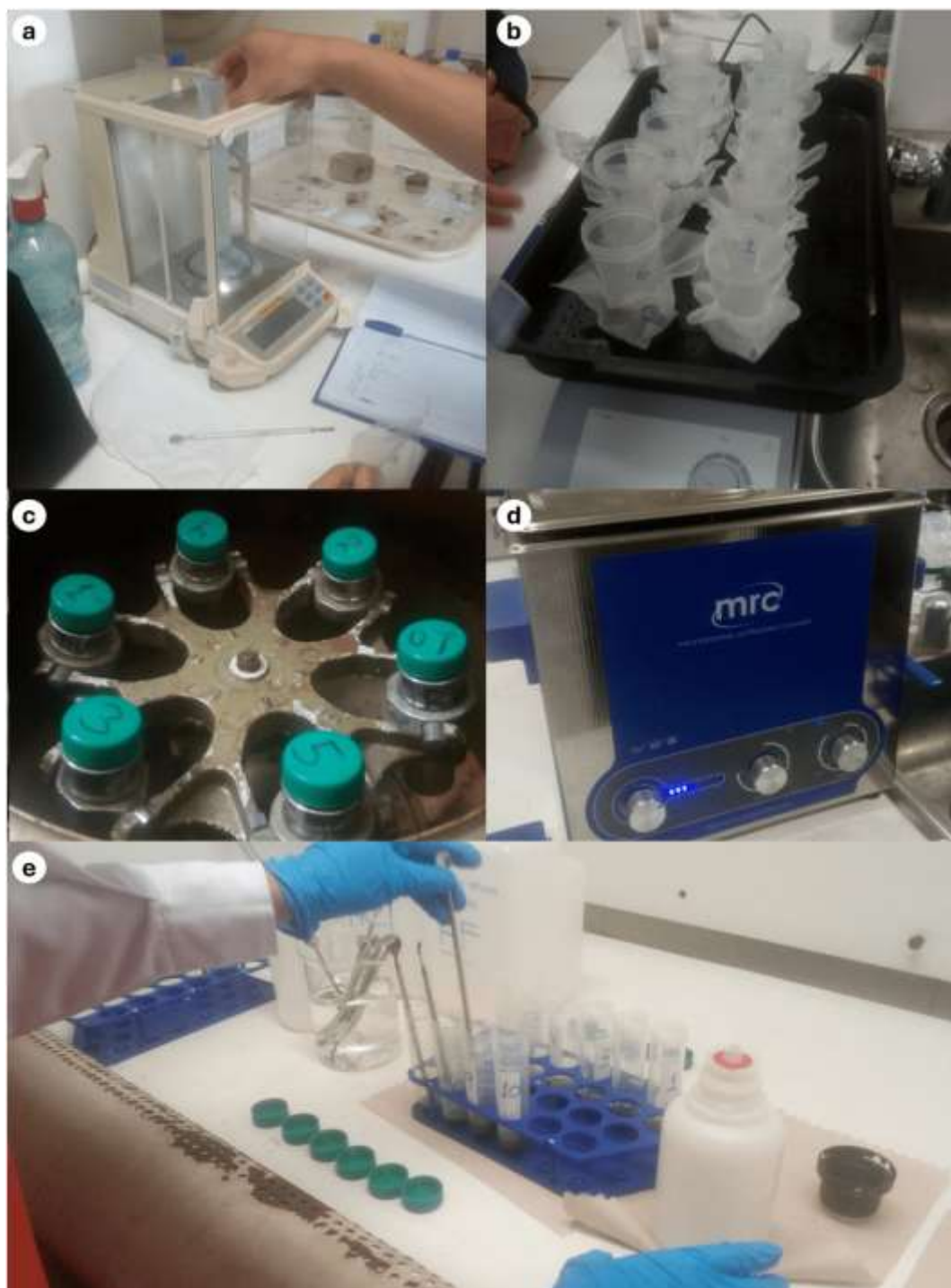


Figura 5.7. a) Pesaje, b) tamizado, c) centrifugado, d) agitación ultrasónica y e) ataque ácido sucesivo con HCl y HF a las muestras de sedimento.

V.3.8. Montaje en láminas delgadas

Se hizo la preparación de secciones delgadas utilizando un preparado de grenetina-glicerina como dispersante y colocando una gota de muestra con dinoquistes (Figura 5.8).

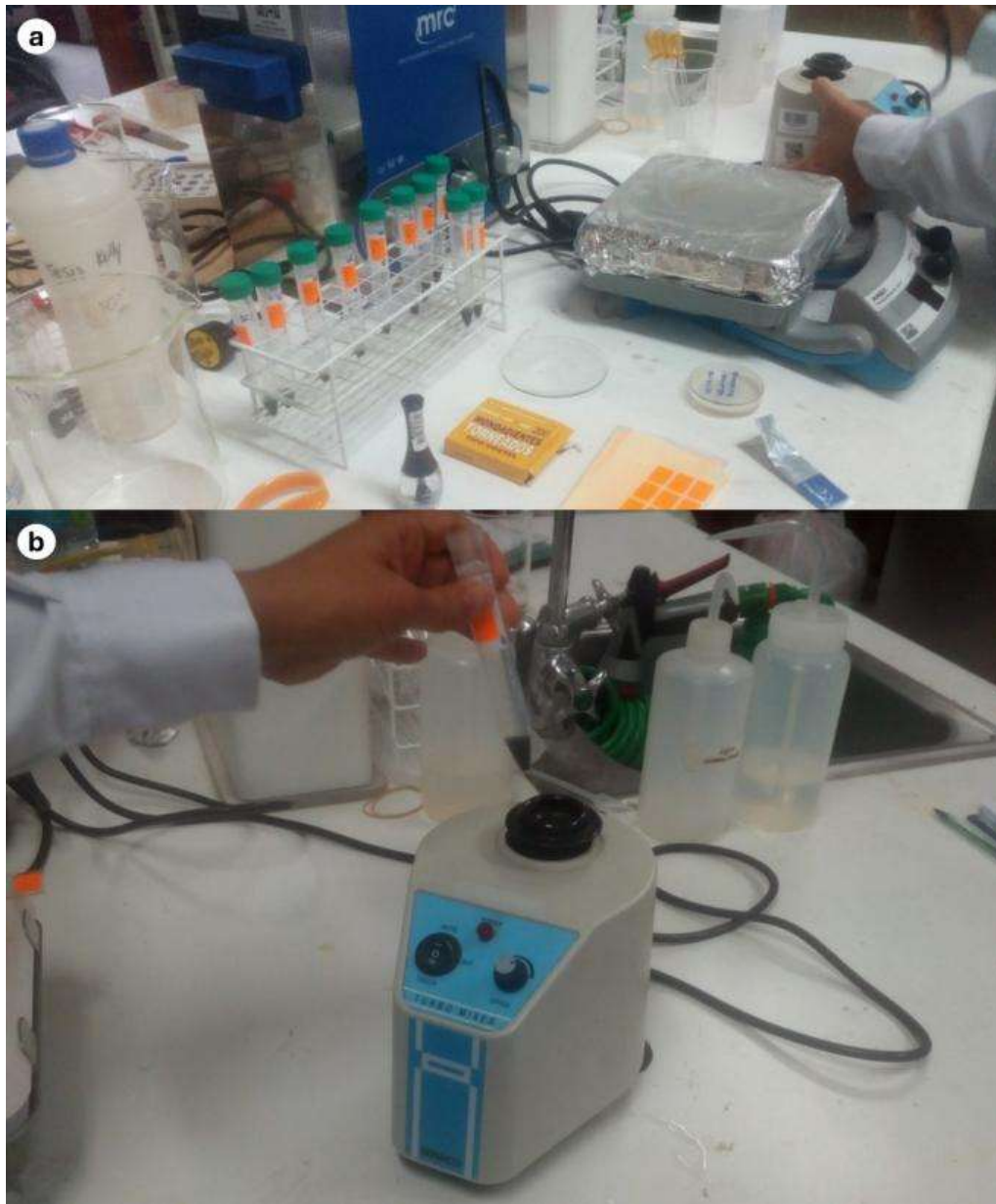


Figura 5.8. Preparación de la estufa y el portaobjeto para el montaje de las láminas y agitación de la muestra de sedimento.

V.3.9. Observación al microscopio

En cada una de las muestras tratadas con la técnica palinológica y montadas en secciones delgadas fueron vistas con el microscópico para realizar el conteo de dinoquistes y de esporas de *Lycopodium clavatum* en un microscopio Nikon Eclipse Ci POL en el Laboratorio de Ciencias del Mar de la Universidad Peruana Cayetano Heredia.

Para la identificación de dinoquistes en cada muestra se utilizaron claves publicadas y artículos científicos relacionados con la taxonomía de dinoquistes (Limoges et al., 2018, 2020; Mertens et al., 2012; Mertens et al., 2020; Van Nieuwenhove et al., 2020; Wrenn, 1988; Zonneveld et al., 2013; Zonneveld & Pospelova, 2015). Para tomar las coordenadas de los ejemplares estudiados se empleó la reglilla *England Finder* y las coordenadas ubicadas en la reglilla del microscopio. Las microfotografías de los palinomorfos se obtuvieron a través de una cámara TOUPCAM 12MP 1/1.7” conectada al microscopio mencionado.

V.3.10. Modelo de edad

Para contextualizar los resultados en un marco temporal, se utilizó el modelo de edad desarrollado por Romero (2024), para el núcleo sedimentario B1404-11, que es la mitad gemela del núcleo sedimentario CRIO1404-BX1, utilizado en este estudio. En este modelo se utilizaron perfiles de ^{210}Pb , valores de ^{241}Am , dataciones de ^{14}C y la estimación del efecto reservorio, que se basó en la curva de calibración Marine20 (Heaton et al., 2020). El modelo de edad fue construido con base en el modelo geocronológico CFCS (constant flux constant sedimentation) y se obtuvo a

través de las tasas de acumulación W_1 ($0.054 \pm 0.0014 \text{ g cm}^{-2} \text{ a}^{-1}$), desde la superficie hasta el horizonte de aparición inicial de ^{241}Am , W_2 ($0.069 \pm 0.011 \text{ g cm}^{-2} \text{ a}^{-1}$), hasta la sección por encima del shift y W_3 ($0.048 \pm 0.001 \text{ g cm}^{-2} \text{ a}^{-1}$) (Figura 5.9). Se utilizó la tasa de acumulación para calcular la edad en los sedimentos del núcleo sedimentario CRIO1404-BX1-MUC.

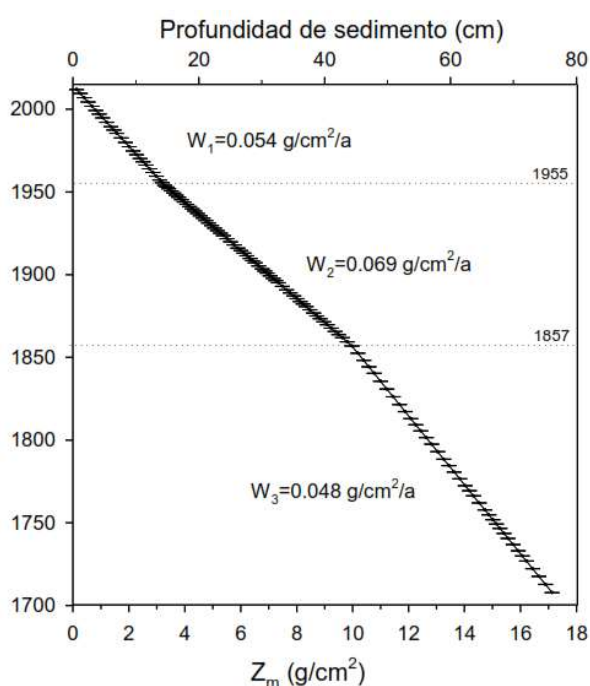


Figura 5.9. Modelo de edad integrado del testigo B1404-11 (Romero 2024).

V.4. Procesamiento de datos

V.4.1. Densidad seca aparente

En cada submuestra de sedimento de los núcleos sedimentarios CRIO1404-BX1-MUC y CRIO1404-BX1 y se utilizó el DBD o DSA (densidad seca aparente) se

hizo el cálculo de la densidad como medida de referencia. La ecuación para el cálculo presenta la siguiente expresión:

$$DBD = m_{\text{sedimento seco}} / V_{\text{sedimento húmedo}}$$

donde, m es la masa de sedimento seco (g) y V es el volumen de sedimento húmedo (cm³).

V.4.2. Abundancia de dinoquistes

Se hizo el conteo de al menos 300 dinoquistes por muestra, considerando el criterio indicado por Mertens et al. (2009), quienes señalaron que 300 dinoquistes contados por sección delgada son suficientes para generar datos confiables en cuanto a diversidad y abundancia absoluta para sedimentos del Cuaternario. Se usó la siguiente formula:

$$Abundancia = \sum_{c=1}^3 \frac{(E) * (L_t) * (T)}{(L_c) * (m)}$$

Donde, E es el número de especímenes contados, L_t es la cantidad de esporas de *Lycopodium clavatum* por tableta, T es la cantidad de tabletas de *Lycopodium clavatum* utilizadas, L_c es la cantidad de esporas de *Lycopodium clavatum* contadas y m es la masa de sedimento seco que se utilizó para el tratamiento.

Asimismo, se estimó el error de conteo, mediante el cálculo del error total del número de esporas en las tabletas. Esta operación se expresa mediante la siguiente ecuación (Stockmarr, 1971):

$$e = \sqrt{e_1^2 + e_2^2 + e_3^2}$$

El cálculo del error total se hizo con base en los siguientes elementos (e_1 , e_2 , e_3), de la siguiente forma:

$$e_1 = \frac{\text{desviación estandar de esporas en tableta}}{\text{total de esporas en tableta}}$$

$$e_2 = \frac{\sqrt{\text{dinoquistes contados}}}{\text{dinoquistes contados}}$$

$$e_3 = \frac{\sqrt{\text{esporas contadas}}}{\text{esporas contadas}}$$

donde, e_1 es el error en el número de esporas de tabletas marcadoras, e_2 es el error en los dinoquistes contados y e_3 es el error en el número de esporas contadas. El valor de e_1 se calculó a partir de las especificaciones estadísticas correspondientes al *batch* utilizado, en el cual se describe el número total de esporas por tableta y la desviación estándar de esporas por tableta de utilizada.

V.4.3. Diversidad de dinoquistes

La diversidad se estimó mediante el índice de Shannon (Margalef, 1957) y el índice de Dominancia de Simpson (Simpson, 1949), para cada intervalo de submuestreo.

El índice de Shannon expresa el grado de uniformidad de los valores de importancia en todas las especies presentes en la muestra de sedimento y su cálculo se obtiene de la siguiente forma.

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i$$

Donde, S es el número de especies (riqueza de especies) y P_i es la proporción de individuos de la especie i respecto al total de individuos (abundancia relativa de la especie i). Este índice suele variar entre 0,5 y 5 bits/individuo.

Los valores inferiores a 2 bits/individuo son considerados como bajos en diversidad y los superiores a 3 bits/individuo son considerados como altos en diversidad de especies. Este índice contempla la cantidad de especies presentes en el área de estudio (riqueza) y la cantidad relativa de individuos de cada una de esas especies (abundancia). Por otra parte, el índice de Dominancia de Simpson (D) (Simpson, 1949) considera el número de especies presentes, la abundancia relativa de cada especie, y representa la posibilidad de que dos individuos aleatoriamente seleccionados del hábitat pertenezcan a la misma especie. Su cálculo se obtiene de la siguiente forma.

$$D = \frac{\sum_{i=1}^S n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)}$$

Donde, S es el número de especies, N es el número total de organismos presentes y n es el número de ejemplares por especie. Mientras el valor del índice de Simpson

se acerque más a la unidad existe una mayor posibilidad de dominancia de una especie y de una población, y cuanto más se acerque el valor de este índice a cero mayor es la equitatividad de la composición específica.

V.4.4. Riqueza de dinoquistes

La riqueza es el número total de especies diferentes identificadas en un hábitat, ecosistema, o región determinada (Colwell, 2009). En el desarrollo de esta investigación, la riqueza hace referencia al número total de especies de dinoquistes observados en cada submuestra del núcleo sedimentario.

V.4.5. Tratamiento de datos de dinoquistes

A partir del conteo de dinoquistes de las submuestras de sedimento, se generó una matriz de abundancia absoluta, diversidad y riqueza para cada una de las submuestras del núcleo sedimentario. Se hizo un análisis exploratorio en el que se determinó el criterio de abundancia y frecuencia para la selección de los taxones. Para tener una representación óptima de las muestras del núcleo sedimentario y no sobrerrepresentar los taxones raros o muy poco frecuentes. Los datos de la matriz fueron estandarizados al usar la transformación de Hellinger, que consiste en la transformación de los datos de abundancia absoluta en abundancia relativa y el cálculo de la raíz cuadrada (Legendre & Gallagher, 2001).

V.5. Plan de análisis

V.5.1. Análisis de conglomerados

El análisis de conglomerados es una técnica de estadística multivariada, que se usa para agrupar elementos o variables con el fin de lograr la máxima homogeneidad entre los elementos de cada grupo y la mayor diferencia entre los grupos, también denominado algoritmo de Lloyd, propuesto por Stuart Lloyd (1957), de acuerdo con lo señalado por Martínez-Perez (2017). Para este trabajo, se aplicó el análisis de conglomerados para agrupar los taxones de dinoquistes y para agrupar los niveles de profundidad, para lo cual se utilizó la distancia de Bray-Curtis. La distancia de Bray-Curtis es un método que evalúa la disimilitud entre dos muestras diferentes y hace referencia a la diferencia en la abundancia relativa de un taxón que existe entre dos muestras (Bray & Curtis, 1957). Cuando el valor de la distancia de Bray-Curtis es 0, significa que las dos muestras tienen una composición semejante y cuando es 1, significa que las dos muestras tienen una composición completamente diferente (Bray & Curtis, 1957). De este modo, se generaron matrices de distancia para el conjunto de datos del núcleo sedimentario. El agrupamiento por taxón es denominado modo R y el agrupamiento por profundidad es denominado modo Q.

V.5.2. Análisis de redundancia (RDA)

De acuerdo con Gauch & Gauch Jr., (1982), el análisis de correspondencias sin tendencias (DCA) en ecología se utiliza para conocer la respuesta de una taxón a los diferentes valores que comprende un eje de ordenación, esta respuesta puede ser unimodal o lineal. El método de ordenación a utilizar depende del valor de la longitud del primer eje del DCA, que se mide en unidades de desviación estándar; si el valor es mayor a 4, el conjunto de datos es heterogéneo y se deberían utilizar métodos unimodales para la ordenación, tal como el análisis canónico de

correspondencias (CCA); si el valor es menor a 3, el conjunto de datos es homogéneo y se deberían utilizar métodos lineales para la ordenación, tal como el análisis de redundancia (RDA) (Smilauer & Leps, 2014). El valor de la longitud del primer eje del DCA fue menor a 3 en los dos conjuntos de datos que se usaron, por lo que se optó por aplicar el RDA. Es así que el RDA se usó para extraer y resumir la variación en un conjunto de variables respuesta (taxones de dinoquistes o muestras) que puede explicarse mediante un conjunto de variables explicativas (parámetros ambientales) (DeSarbo, 1981). Esto permitió contrastar los resultados de las series de tiempo generadas con las series de tiempo de otros proxis ya publicados en otros estudios a escala centenal, e incluso a escala decadal.

V.5.3. Correlograma

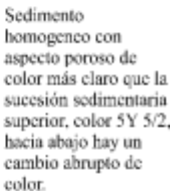
Se evaluó la relación entre la abundancia de los taxones de dinoquistes con la concentración mineral a través de un análisis de correlación, que consiste en una prueba que mide la relación estadística entre dos variables, sean paramétricos, a través del análisis de correlación de Pearson (Pearson, 1920) o no paramétricos, a través del análisis de correlación de Spearman (Spearman, 1987).

VI. RESULTADOS O ARGUMENTACIÓN TEÓRICA

VI.1. Descripción de núcleos sedimentarios

VI.1.1. Núcleo CRIO1404-BX1-MUC

En la Figura 6.1 se presenta la descripción del núcleo sedimentario y en el Anexo 1 se pueden encontrar los valores de todos los parámetros identificados.



VI.1.2. Núcleo CRI01404-BX1

41

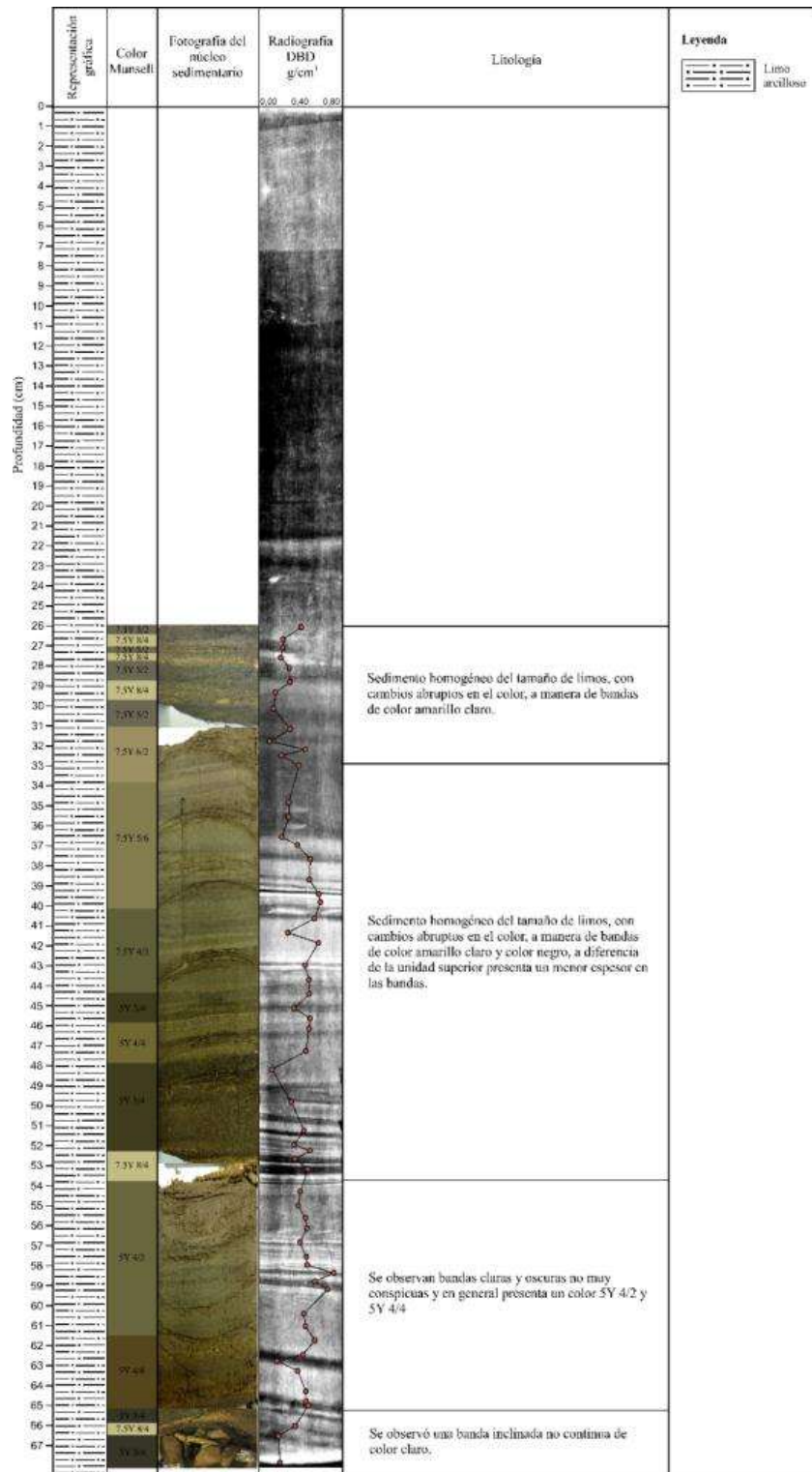


Figura 6.2. Descripción del núcleo sedimentario CRIO1404-BX1. De izquierda a derecha se muestran la representación gráfica, color, fotografía del núcleo sedimentario, radiografía y litología. La radiografía corresponde a una imagen negativa.

VI.1.3. Correlación estratigráfica de los núcleos sedimentarios

Se identificaron bandas de diatomeas que se señalan en la Figura 6.4. Al analizarlas, se encontró una disposición similar de las bandas, aproximadamente a un intervalo de profundidad entre 34-28 cm, confirmando que son las mismas. El detalle de la información se encuentra en el Anexo 3.

VI.2. Modelo de edad

Con base en la correlación estratigráfica de los núcleos y el modelo de edad elaborado por Romero (2024), se encontró que la edad completa del núcleo sedimentario CRIO1404-BX1 es de 304 años y abarca desde 2014 hasta ~1708 AD, la edad en el *shift* sedimentológico (Gutiérrez et al., 2009; Salvattecí et al., 2014) es ~1857 AD, la edad en la parte superior del núcleo CRIO1404-BX1 es ~1906 AD, la edad en el tope del intervalo de las bandas de diatomeas es ~1922 AD y la edad en la base del intervalo de las bandas de diatomeas es ~1877 AD. Asimismo, se identificó que la edad completa del núcleo CRIO1404-BX1-MUC es de 134 años y abarca desde 2014 hasta ~1880 AD; en este caso, este núcleo no se extiende hasta el *shift* sedimentológico, aunque sí presenta bandas de diatomeas en el extremo inferior; por tanto, los ensambles de dinoquistes identificados en el núcleo CRIO1404-BX1-MUC serían principalmente representativos del Periodo Cálido Actual, mientras que los ensambles identificados en el núcleo CRIO1404-BX1 serían representativos de la Pequeña Edad de Hielo (Figura 6.3).

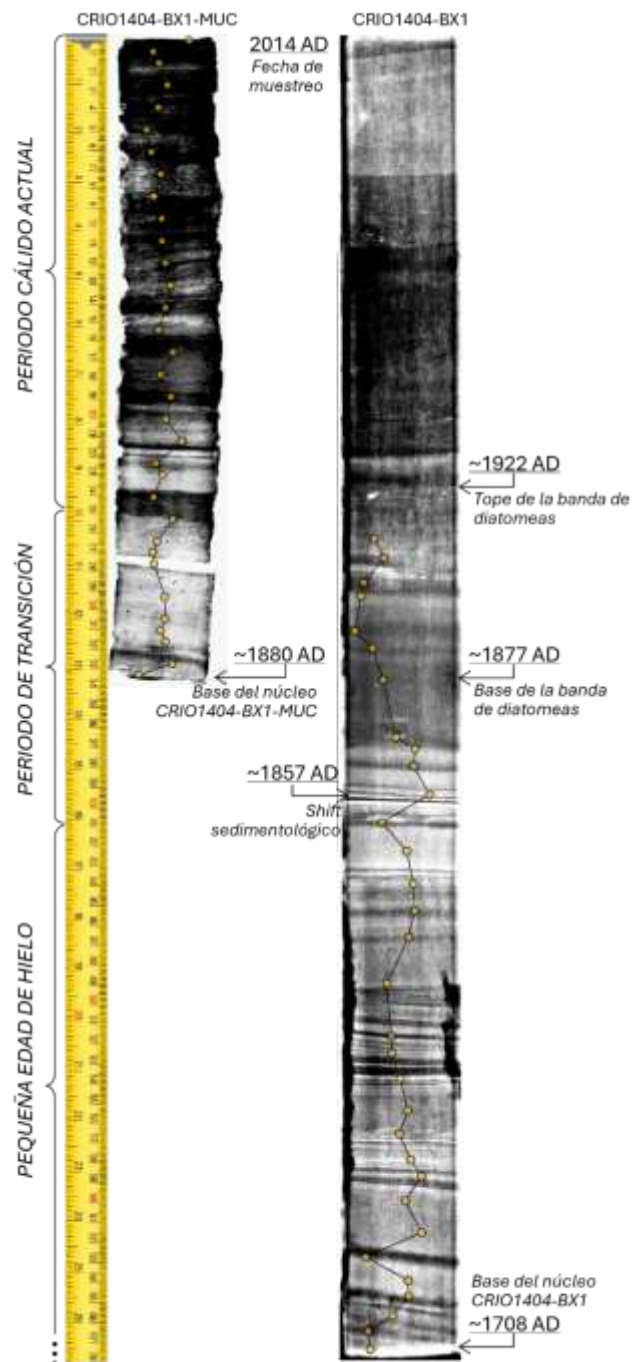


Figura 6.3. Edad de los intervalos de importancia en los núcleos sedimentarios en base al modelo de edad de Romero (2024). De izquierda a derecha se observan las radiografías de CRI014-BX1 y CRI01404-BX1-MUC, respectivamente. Los perfiles superpuestos corresponden a los valores de DBD.

Es importante mencionar que cada intervalo de profundidad en los sedimentos comprende un rango de tiempo suficiente, de modo que cada submuestra colecta información de diferentes pulsos de floraciones de dinoquistes. Por consiguiente, la abundancia de dinoquistes no debe atribuirse a un escenario de baja productividad, sino como un indicador de la abundancia de dinoflagelados en la columna de agua superficial.

VI.3. Densidad seca del sedimento y composición mineral

Se hizo el análisis temporal de cinco minerales (sílice, albita, cuarzo, calcita y caolinita) en el compósito resultante de los núcleos sedimentarios CRIO1404-BX1-MUC y CRIO1404-BX1. En promedio, las concentraciones porcentuales de los minerales en todas las muestras son: sílice (28.11%), yeso (11.15%), albita (9.69%), cuarzo (7.01%), calcita (3.46%) y caolinita (2.36%). La información de la concentración porcentual de los minerales se puede observar en el Anexo 4.

Se observó que en el compósito (Figura 6.4) la densidad seca aparente (DBD) presentó valores elevados a mayor profundidad, correspondientes a la Pequeña Edad de Hielo, con una variación de 0.3 a 0.6 g cm⁻³. A lo largo del tiempo, se observó una disminución en los valores de DBD y en el periodo correspondiente al Periodo Cálido Actual, los valores de DBD fueron de 0.1 a 0.4 g cm⁻³. En ~1857 (profundidad de 37 cm), se registró una disminución abrupta en los valores de DBD.

La concentración de sílice amorfa varió de 20 a 30% a lo largo de todo el núcleo sedimentario. Sin embargo, en el intervalo correspondiente al Periodo de Transición se registraron concentraciones más elevadas, alcanzando valores entre 30 a 40%, aunque se observó una disminución importante en ~1904.

Por otra parte, en el periodo correspondiente a la Pequeña Edad de Hielo, las concentraciones de albita, cuarzo y caolinita alcanzaron concentraciones de 10-15%, 5-10% y 2-4%, respectivamente, y la concentración de calcita alcanzó valores nulos. Sin embargo, a finales de la Pequeña Edad de Hielo, en el *shift*, se observó una disminución abrupta en las concentraciones de los tres minerales mencionados y un incremento abrupto en la concentración de calcita. Durante el Periodo de Transición, las concentraciones de albita, cuarzo y caolinita presentaron los menores valores de todo el registro, alcanzaron concentraciones promedio de 5%, 3% y 1-2%, respectivamente y durante el Periodo Cálido Actual se identificó un incremento de las concentraciones y alcanzaron valores de 10%, 5-10% y 2-3%. Es importante mencionar que durante la etapa inicial del Periodo Cálido Actual la concentración de calcita presentó una amplia variabilidad y picos máximos, específicamente en ~1930 y ~1950 y durante la etapa final del Periodo Cálido Actual presentó una disminución en su concentración, aunque durante el periodo más reciente presentaron valores uniformes, de aproximadamente 3%.

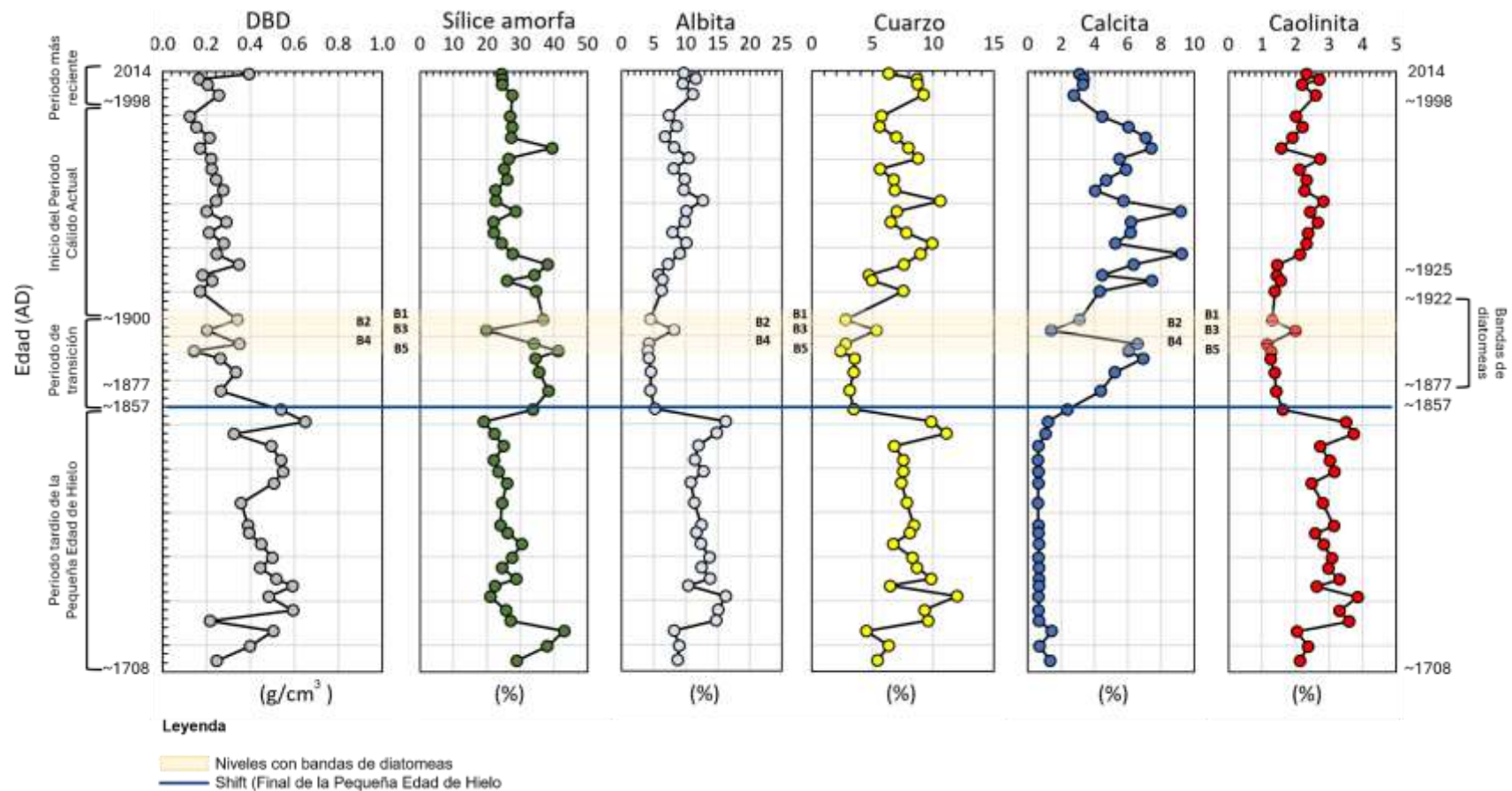


Figura 6.4. Concentración porcentual de los minerales y DBD en el compósito de los núcleos sedimentarios CRI01404-BX1-MUC y CRI01404-BX1. Se indican las bandas de diatomeas B1, B2, B3, B4 y B5.

VI.4. Análisis de dinoquistes

VI.4.1. Abundancia de dinoquistes

Se identificaron 19 taxones de dinoquistes con una abundancia total promedio de $25\,632 \pm 815$ dinoquistes g^{-1} (Tabla 6.2). Después de aplicar el procedimiento de selección de taxones con una concentración porcentual mayor al 1% y una frecuencia porcentual mayor al 4%, la matriz de taxones mantuvo los mismas 19 dinoquistes (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**).

Tabla 6.2. Dinoquistes encontrados en los núcleos CRI01404-BX1-MUC y CRI01404-BX1 clasificados por género y taxón. Se indica el grupo trófico al que pertenecen los taxones y géneros, de acuerdo con la literatura consultada.

Género	Taxón	Grupo trófico
<i>Archaeoperidinium</i>	spp.	Heterótrofo (Niechwedowicz et al., 2021)
<i>Brigantedinium</i>	<i>cariacoense</i> Wall, 1967; <i>simplex</i> Wall, 1965;	Heterótrofo (Niechwedowicz et al., 2021)
<i>Echinidinium</i>	spp.	Heterótrofo (Niechwedowicz et al., 2021)
<i>Lingulodinium</i>	<i>machaerophorum</i> (Deflandre and Cookson 1955) Wall 1967.	Autótrofo (Zonneveld et al., 2022)
<i>Nematosphaeropsis</i>	spp.	Autótrofo (Zonneveld et al., 2022)

<i>Operculodinium</i>	spp.	Autótrofo (Zonneveld et al., 2022)
Quistes de <i>Polykrikos</i>	<i>kofoidii</i> Chatton 1914; <i>schwartzii</i> (Butschli 1873) Matsuoka 2009;	Heterótrofo (Niechwedowicz et al., 2021)
<i>Protoperidinium</i>	<i>americanum</i> (Gran and Braarud) Balech 1974	Heterótrofo (Niechwedowicz et al., 2021)
<i>Quinquecuspis</i>	<i>concreta</i> (Reid 1977) Harland 1977.	Heterótrofo (Niechwedowicz et al., 2021)
<i>Selenopemphix</i>	<i>nephroides</i> (Benedek 1972) Benedek and Sarjeant, 1981; <i>quanta</i> (Bradford 1975) Matsuoka 1985; <i>undulata</i> Verleye et al., 2011.	Heterótrofo (Niechwedowicz et al., 2021)
<i>Spiniferites</i>	spp.	Autótrofo (Zonneveld et al., 2022)
<i>Stelladinium</i>	<i>stellatum</i> (Wall) Reid 1977.	Heterótrofo (Niechwedowicz et al., 2021)
<i>Trinovantedinium</i>	<i>applanatum</i> (Bradford 1977) Bujak et Davies 1983.	Heterótrofo (Niechwedowicz et al., 2021)
<i>Votadinium</i>	<i>calvum</i> Reid 1977; <i>spinosum</i> Reid 1977.	Heterótrofo (Niechwedowicz et al., 2021)

La composición de dinoquistes estuvo dominada por *Echinidinium* spp. (637 139 dinoquistes g⁻¹ ~ 43.2%), *Quinquecuspis concreta* (184 657 dinoquistes g⁻¹ ~

12.5%), *Spiniferites* spp. (147 631 ~ 10.0%). Otros taxones con concentraciones porcentuales mayores al 4%, fueron los dinoquistes de *Brigantedinium cariacense* (97 434 dinoquistes g⁻¹ ~ 6.61%), quistes de *Polykrikos schwartzii* (91 718 dinoquistes g⁻¹ ~ 6.22%) y *Lingulodinium machaerophorum* (66 624 dinoquistes g⁻¹ ~ 4.52%). Todos estos taxones representan el 83% de la abundancia total (Figura 6.5).

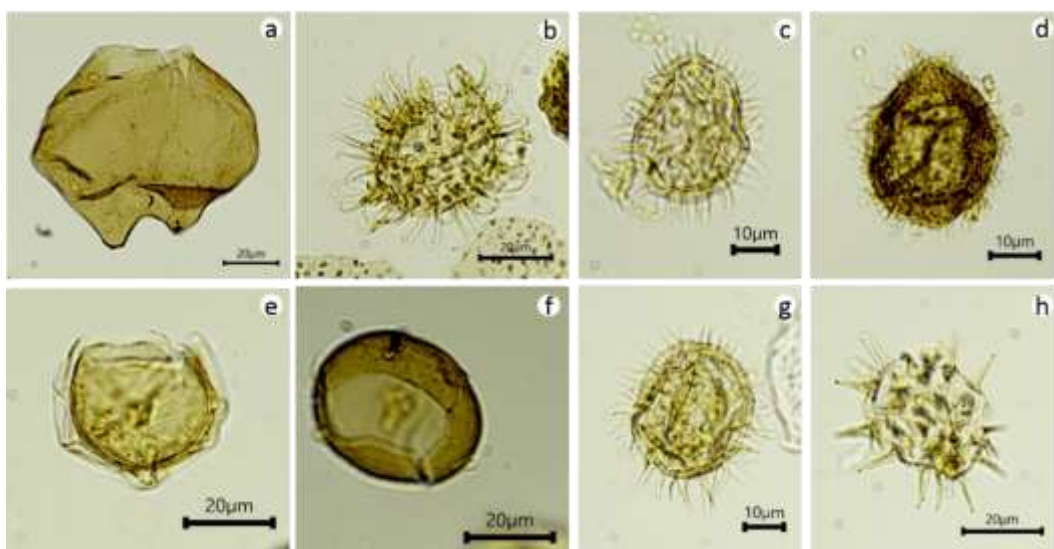


Figura 6.5. Microfotografías de los taxones de dinoquistes más abundantes encontrados en la bahía de Paracas: a) *Quinquecuspis concreta*, b) *Archaeoperidinium* spp., c) *Echinidinium* spp., d) *Echinidinium* spp., e) *Protoperidinium americanum*, f) *Brigantedinium cariacense*, g) *Echinidinium* spp. y h) *Lingulodinium machaerophorum*.

Los taxones restantes, con una abundancia porcentual entre el 1% y 4% fueron: *Protoperidinium americanum*, quistes de *Polykrikos kofoidii*, *Selenopemphix undulata*, *Stelladinium stellatum*, *Archaeoperidinium* spp., *Selenopemphix nephroides*, *Selenopemphix quanta*, *Operculodinium* spp., *Votadinium spinosum*,

Votadinium calvum, *Nematosphaeropsis* spp., *Trinovantedinium applanatum* y *Brigantedinium simplex* (Figura 6.5). La abundancia de dinoquistes se presenta en el Anexo 3, incluye la abundancia de los taxones identificados y la abundancia de dinoquistes heterótrofos o autótrofos en función de la profundidad.

Por otra parte, se hizo un análisis temporal de la abundancia de dinoquistes, encontrándose que los perfiles de abundancia absoluta total y de los dinoquistes heterótrofos con respecto a la profundidad (Figura 6.6) son semejantes. Durante la etapa tardía de la Pequeña Edad de Hielo y el Periodo de Transición la abundancia de dinoquistes varió de 0 a 25 000 dinoquistes g^{-1} y sus valores presentaron una amplia variabilidad durante el Periodo Cálido Actual. También se observaron dos picos de abundancia correspondientes a ~1950 y ~1998, en ambos se registraron valores mayores a 100 000 dinoquistes g^{-1} . Por otra parte, la abundancia de dinoquistes autótrofos fue mucho menos abundante, varió de 0 a 10 000 dinoquistes g^{-1} a lo largo de todo el registro, aunque también se identificaron picos de abundancia en ~1866 y ~1998 de profundidad, alcanzando valores de 15 000 y 40 000 dinoquistes g^{-1} , respectivamente. También se observó que los valores de H/A presentaron una amplia variabilidad, de 0 a 25 unidades, aunque se registraron que los menores valores correspondieron al Periodo de Transición, que variaron de 0 a 10 unidades.

En el intervalo correspondiente a la Pequeña Edad de Hielo (Figura 6.6), se observó una amplia variabilidad en la abundancia de *Echinidinium* spp. y *Spiniferites* spp., con valores de 0 a 20 000 dinoquistes g^{-1} y 0 a 5 000 dinoquistes g^{-1} ,

respectivamente. Las abundancias de *Brigantedinium cariacense*, *Protoperidinium americanum* y *Quinquecuspis concreta* presentaron mayor uniformidad, alcanzando valores promedio de 1 000, 500 y 2 000 dinoquistes g⁻¹, respectivamente. Por otra parte, la abundancia de *Spiniferites* spp. presentó una amplia variabilidad, entre 0 a 5 000 dinoquistes g⁻¹ y una disminución abrupta hacia finales de la Pequeña Edad de Hielo. Es importante mencionar que *Quinquecuspis concreta* y *Protoperidinium americanum* presentaron abundancias mínimas y *Spiniferites* spp. presentaron abundancias elevadas durante este periodo. Otros dinoquistes característicos de la Pequeña Edad de Hielo son *Votadinium calvum* y *Archaeoperidinium* spp. (Figura 6.7).

En el intervalo correspondiente al Periodo de Transición (Figura 6.6), se observó que la abundancia de *Spiniferites* spp fue prácticamente nula y una disminución en la abundancia de *Echinidinium* spp. que varió de 0 a 8 000 dinoquistes g⁻¹ y en la de *Brigantedinium cariacense*, que varió de 0 a 1 000 dinoquistes g⁻¹. En contraste, se identificó que la abundancia de *Protoperidinium americanum* se incrementó, alcanzando abundancias de 0 a 2 000 dinoquistes g⁻¹, incluso presentó picos de abundancia en el *shift* (~1857) con 5 000 dinoquistes g⁻¹ y al finalizar el Periodo de Transición con 4 000 dinoquistes g⁻¹. *Quinquecuspis concreta* presentó un incremento abrupto a finales de la Pequeña Edad de Hielo, alcanzando 10 000 dinoquistes g⁻¹, pero durante el Periodo de Transición presentó una disminución gradual en su abundancia hasta alcanzar valores mínimos hacia finales del Periodo de Transición, aunque también se registraron picos de abundancia de este dinoquiste, en el *shift* (~1857), con 8 000 dinoquistes g⁻¹ y al finalizar el Periodo de

Transición con 4 000 dinoquistes g^{-1} y en ~1907, con 7 000 dinoquistes g^{-1} . Otros dinoquistes menos frecuentes que presentaron picos de abundancia durante este periodo fueron *Selenopemphix quanta* en ~1920, con 4 600 dinoquistes g^{-1} y *Selenopemphix undulata* durante la etapa final del Periodo de Transición, con 1 400 - 1 500 dinoquistes g^{-1} (Figura 6.7).

En el intervalo correspondiente al Periodo Cálido Actual (Figura 6.6), se observó un incremento abrupto en la abundancia de *Echinidinium* spp., con valores de 10 000 a 30 000 dinoquistes g^{-1} y una amplia variabilidad, alcanzando picos de abundancia en ~1950, con 150 000 dinoquistes g^{-1} y en ~1970 con 45 000 dinoquistes g^{-1} . También se identificó un incremento en la abundancia de *Spiniferites* spp. que varió de 100 a 1 200 dinoquistes g^{-1} . Aunque la mayoría de los taxones no presentaron una variación considerable en su abundancia durante el Periodo de Transición, se identificaron picos de abundancia en ~1950 y ~1937 en los casos de *Brigantedinium cariacense* con 4 100 y 6 000 dinoquistes g^{-1} , respectivamente y de *Lingulodinium machaerophorum* con 8 700 y 9 000 dinoquistes g^{-1} , respectivamente. Otros taxones menos frecuentes presentaron un incremento abrupto en su abundancia durante el Periodo Cálido Actual, tal como los dinoquistes de *Polykrikos kofoidii* con abundancias de 700 a 2 000 dinoquistes g^{-1} y *Selenopemphix nephroides* con abundancias de 0 a 1 200 dinoquistes g^{-1} (Figura 6.7).

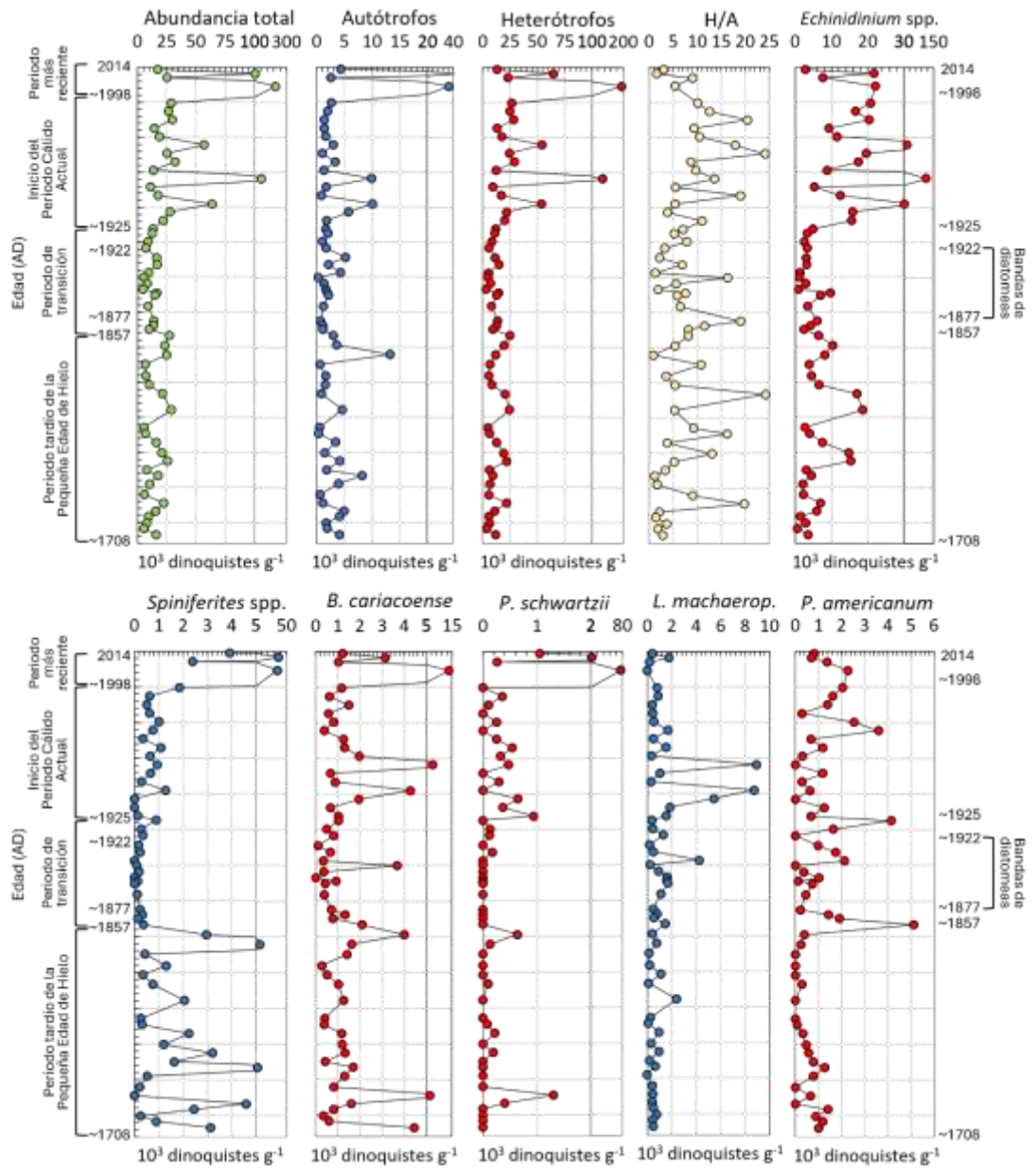


Figura 6.6. Perfiles de abundancia de dinoquistes en un marco temporal: a) Abundancia total, b) Autótrofos, c) Heterótrofos, d) H/A, e) *Echinidinium* spp., f) *Spiniferites* spp., g) *Brigantedinium cariacense*, h) quistes de *Polykrikos schwartzii*, i) *Lingulodinium machaerophorum* y j) *Protoperidinium americanum*.

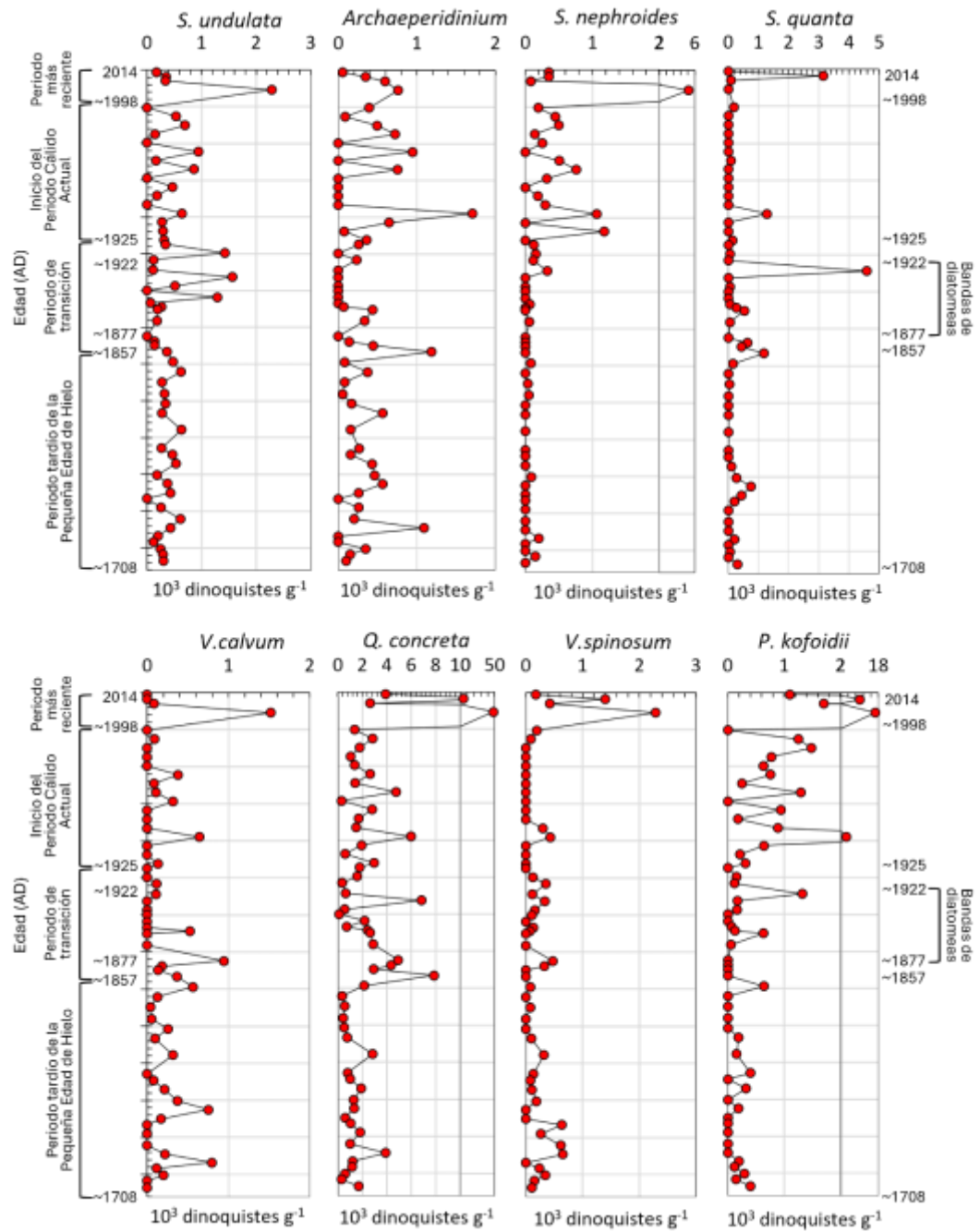


Figura 6.7. Perfiles de abundancia de los dinoquistes en un marco temporal: a) *Selenopemphix undulata*, b) *Archaeoperidinium* spp., c) *Selenopemphix nephroides*, d) *Selenopemphix quanta*, e) *Votadinium calvum*, f) *Quinquecuspsis concreta*, g) *Votadinium spinosum* y h) quistes de *Polykrikos kofoidii*.

El intervalo correspondiente al periodo más reciente (Figura 6.6), específicamente en ~2004, se observaron picos de abundancia de *Spiniferites* spp., *Brigantedinium cariacense*, *Quinquecuspis concreta*, *Polykrikos kofoidii* y *Polykrikos schwartzii*, alcanzando valores de 45 000, 15 000, 50 000 y 80 000 dinoquistes g⁻¹. Otros taxones menos frecuentes que presentaron picos de abundancia en ~2004 fueron *Selenopemphix undulata*, *Selenopemphix nephroides*, *Votadinium calvum* y *Votadinium spinosum* (Figura 6.7). Durante este periodo, se registró una amplia variabilidad en la abundancia de los taxones mencionados.

VI.4.2. Riqueza e índices de diversidad

Con base en los 19 taxones analizados, se identificaron 13 especies de dinoquistes. La riqueza de especies de dinoquistes presentó una variación entre 4 a 10 unidades a lo largo de todo el registro, aunque los máximos valores se registraron a una profundidad de 2-3 cm. El índice de Simpson presentó valores mínimos a lo largo de todo el registro con excepción del intervalo correspondiente al Periodo de Transición, en el que se observó un valor de 0.5. Finalmente, el índice de Shannon presentó una variación de 2 a 4 bits individuo⁻¹, aunque se observó que alcanzó un valor mínimo de 1.5 bits individuo⁻¹ en la Pequeña Edad de Hielo (Figura 6.8).

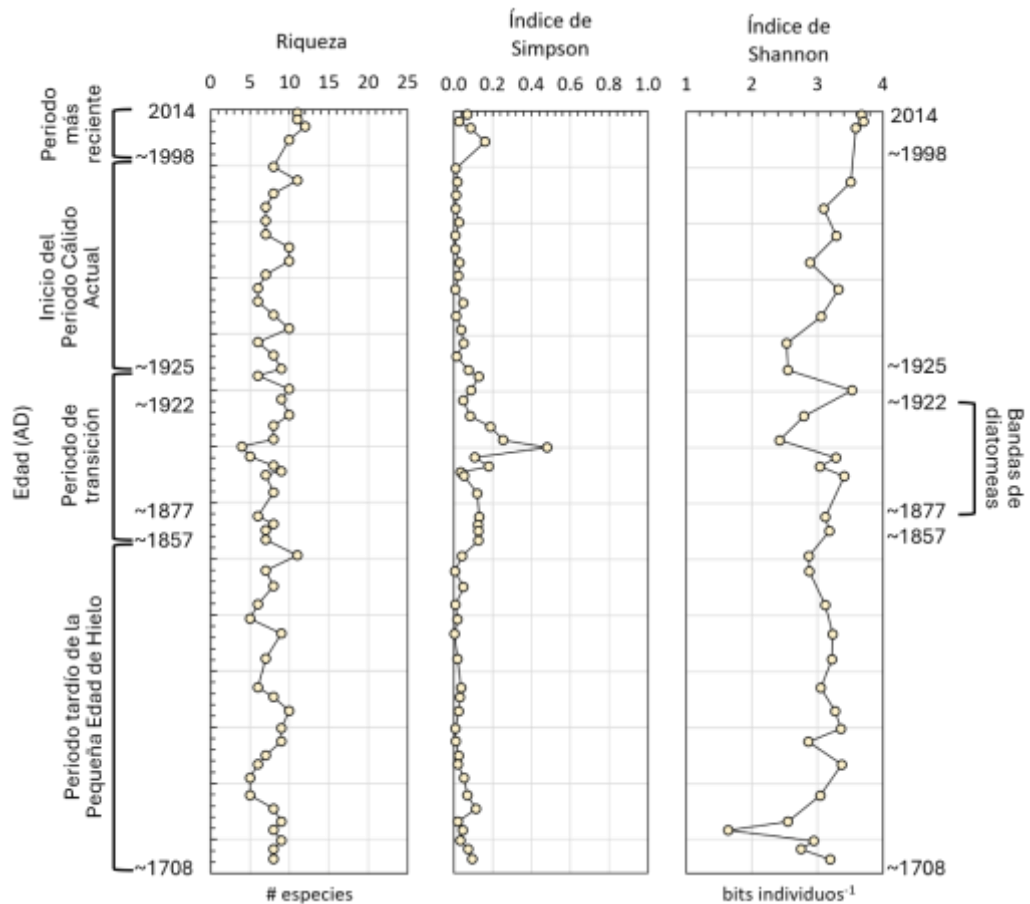


Figura 6.8. Variación de la riqueza y diversidad de las especies de dinoquistes en función a la profundidad.

VI.4.3. Análisis de conglomerados

Se procedió a realizar el análisis de conglomerados en modo Q y se determinaron cinco grupos, con un valor de 0.6 de distancia de Bray-Curtis, ya que resulta en agrupamientos convenientes con los periodos climáticos y periodos de tiempo de menor extensión que son de interés para el desarrollo de este estudio (Figura 6.9).

El grupo Q3 representa el intervalo correspondiente al periodo más reciente, entre ~2004 y 2014. Por otra parte, el grupo Q1 representa el intervalo correspondiente a parte del Periodo Cálido Actual, aproximadamente entre ~1925 a ~1998, aunque se

observó de forma puntual que ~1937 y ~1950 están representados por otros grupos. El grupo Q4 representa el intervalo correspondiente al Periodo de Transición y parte de la etapa inicial del Periodo Cálido Actual, entre ~1857 y ~1925; aunque también representa los intervalos que se encuentran entre ~1778 y ~1803, así como entre ~1755 y 1760 durante la Pequeña Edad de Hielo. El grupo Q2 representa el intervalo correspondiente a la etapa final de la Pequeña Edad de Hielo, entre ~1750 y ~1857; aunque también representa los intervalos que se encuentran entre ~1932 y ~1940. Finalmente, el grupo Q5 representa específicamente intervalos de tiempo puntuales y coinciden con las bandas de diatomeas que se formaron durante el Periodo de Transición; aunque también se ubicaron en el intervalo más antiguo del registro analizado entre ~1708 y ~1750. En la Figura 6.9 se presenta la distribución de los grupos en un marco temporal, encontrándose que los agrupamientos se distribuyen en función a los cambios en los periodos climáticos.

Además, los resultados del análisis de conglomerados en modo R se presenta e interpretan en conjunto con las del modo Q en la sección siguiente.

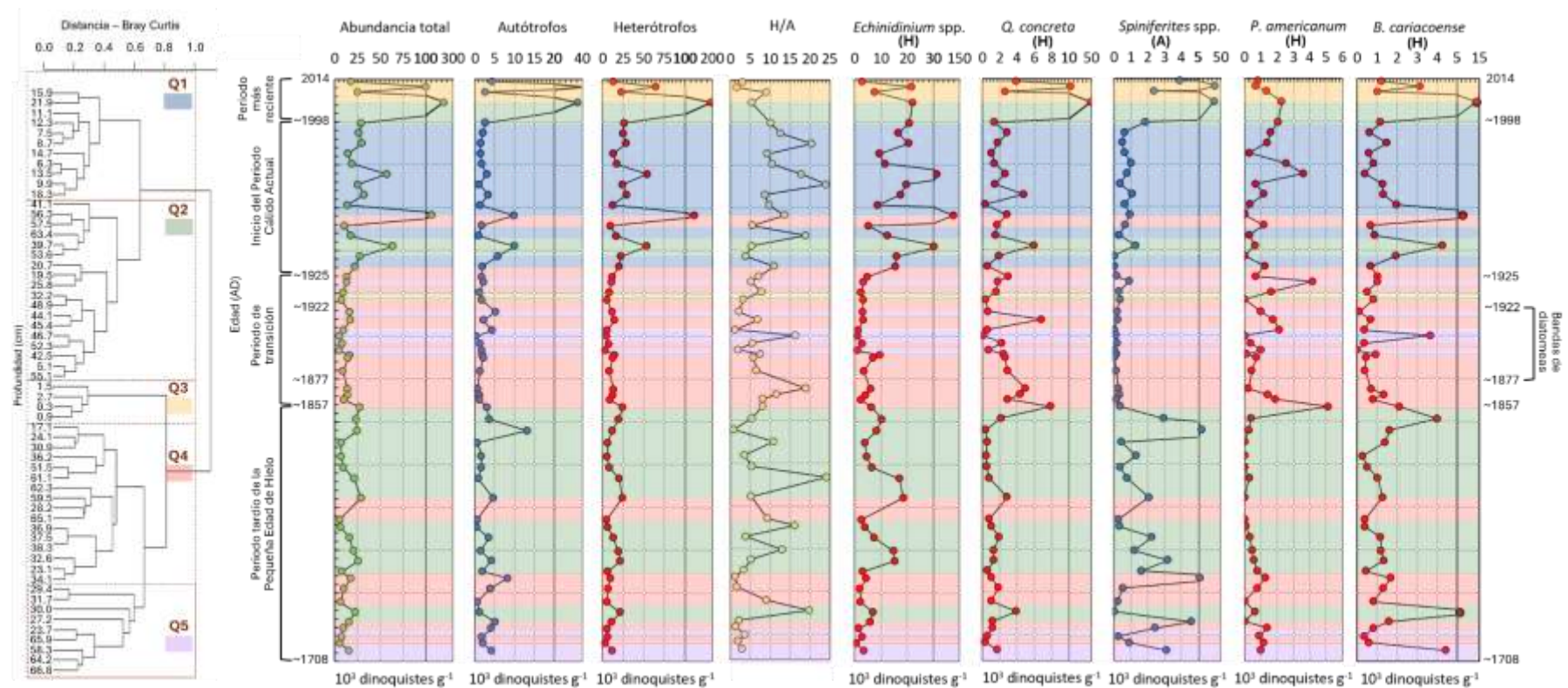


Figura 6.9. Izquierda: Dendrograma resultante del análisis de conglomerados (modo Q), del compósito de los núcleos sedimentarios. Derecha: Perfiles de abundancia de dinofosilos en función de los conglomerados (Q1: azul, Q2: verde, Q3: amarillo, Q4: rojo y Q5: violeta, H: heterótrofos y A: autótrofos).

VI.4.4. Mapa de calor

Para la elaboración del mapa de calor se usaron los grupos resultantes que se obtuvieron del análisis de conglomerados en modo Q (Q1, Q2, Q3, Q4 y Q5) y se incluyó el análisis de conglomerados en modo R (R1, R2 y R3) (Figura 6.10).

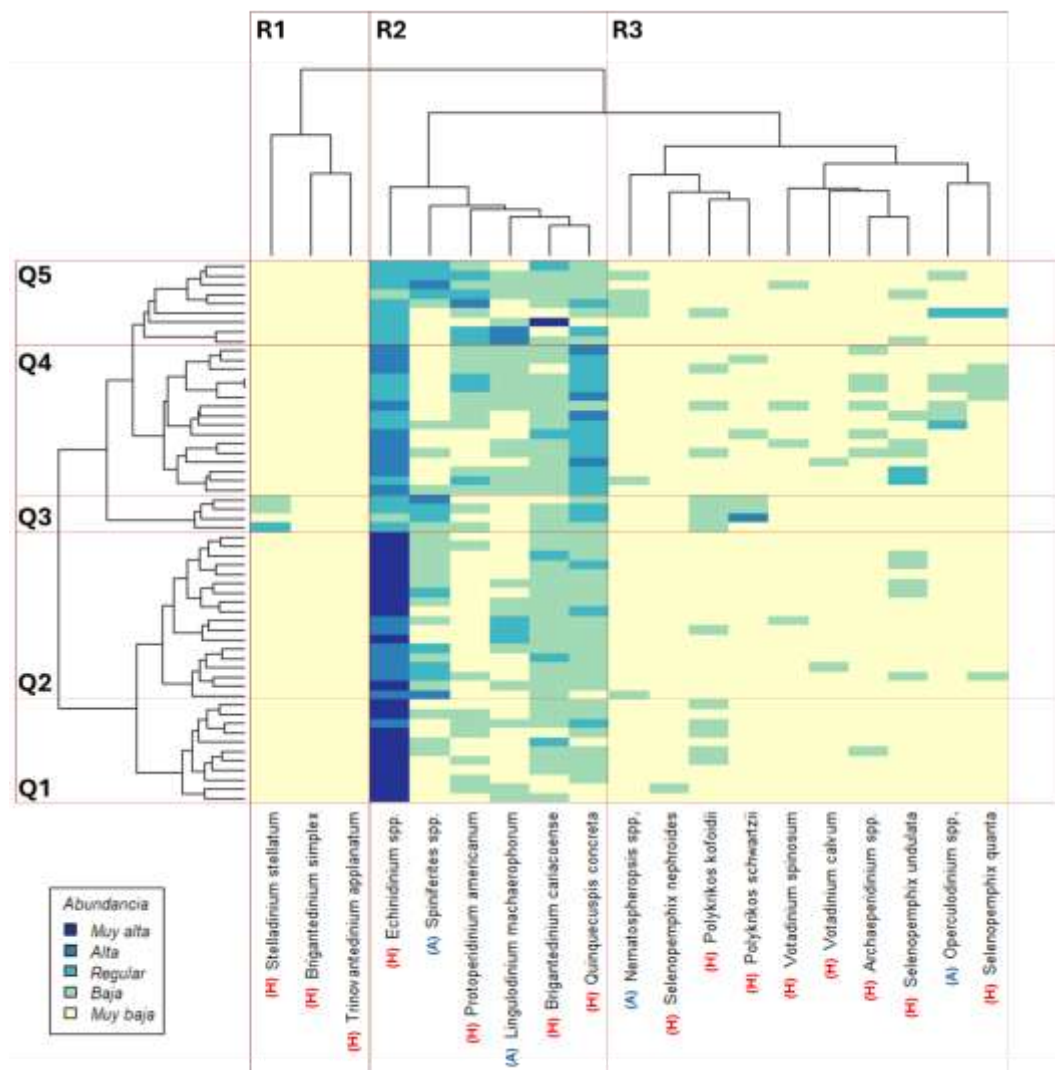


Figura 6.10. Mapa de calor entre los grupos formados y los taxones de dinoquistes.

En el mapa de calor se evidencia que los taxones más representativos de todos los grupos fueron los dinoquistes del grupo R2: *Echinidium* spp., *Quinquecupis*

concreta, *Protoperidinium americanum* y *Brigantedinium cariacense*, los cuatro de origen heterótrofo, *Spiniferites* spp. y *Lingulodinium machaerophorum*, los dos de origen autótrofo. Los grupos Q1 y Q2, correspondientes al Periodo Cálido Actual y la Pequeña Edad de Hielo, respectivamente, están representados por los taxones del grupo R2, *Echinidinium* spp. y en menor medida *Quinquecuspis concreta* y *Brigantedinium cariacense*; aunque el grupo Q2 también está representado por los taxones *Spiniferites* spp. y *Lingulodinium machaerophorum*. Ahora bien, el grupo Q3, correspondiente al periodo más reciente, está representado por dinoquistes del grupo R2: *Echinidinium* spp., *Quinquecuspis concreta* y *Spiniferites* spp. y se distingue de los otros grupos por estar representado por el taxón del grupo R1: *Stelladinium stellatum* y del grupo R3: *Polykrikos schwartzii*, ambos de origen heterótrofo.

Asimismo, el grupo Q4, correspondiente al Periodo de Transición está representado por los taxones del grupo R2: *Echinidinium* spp., *Quinquecuspis concreta* y *Protoperidinium americanum*, todos de origen heterótrofo y se distingue de los otros grupos por presentar una mayor abundancia de *Quinquecuspis concreta*; también, se encuentra representado, en menor medida, por *Protoperidinium americanum* y *Brigantedinium cariacense* y algunos taxones del grupo R3 como *Selenopemphix undulata* y *Operculodinium* spp., por lo que presenta una mayor riqueza de especies, a diferencia de los otros grupos.

Finalmente, el grupo Q5, que corresponde a intervalos correspondientes a bandas de diatomeas formadas durante el Periodo de Transición está representado por la totalidad de los dinoquistes del grupo R2: *Echinidinium* spp, *Spiniferites* spp., *Protoperidinium americanum*, *Lingulodinium machaerophorum*, *Brigantedinium cariacense* y *Quinquecuspis concreta*, así como el taxón del grupo R3: *Selenopemphix quanta*, en menor medida. Se distingue de los otros grupos por presentar una menor abundancia de *Quinquecuspis concreta* y mayor abundancia de *Selenopemphix quanta*.

Al estar presente en todos los grupos y con elevadas concentraciones, se considera al grupo R2 como la asociación base. Cabe señalar que, los taxones de dinoquistes del grupo R1 presentan una muy baja representatividad en todos los grupos analizados, salvo en el grupo Q3, correspondiente al periodo más reciente. El grupo R3 consiste principalmente en taxones de dinoquistes heterótrofos, ya que los dinoquistes autótrofos presentan concentraciones mínimas y entre ellos existen taxones que presentan una abundancia regular como los quistes de *Polykrikos schwartzii*, *Selenopemphix undulata* y *Selenopemphix quanta*.

VI.4.5. Bandas de diatomeas

Se identificaron cinco bandas de diatomeas en el núcleo CRIO1404-BX1, ubicados entre 26 y 36 cm de profundidad y se muestra en la Figura 5.6. En todas las bandas de diatomeas se registró la ocurrencia de dinoquistes autótrofos y heterótrofos, su abundancia relativa se detalla en la Tabla 6.3.

Tabla 6.3. Caracterización de las bandas de diatomeas identificadas.

TAXONES	COMPOSICIÓN PORCENTUAL DE DINOQUISTES				
	BANDA	BANDA	BANDA	BANDA	BANDA
	#1	#2	#3	#4	#5
<i>Brigantedinium cariacense</i> (%)	7.89	0.67	3.65	69.23	0.00
<i>Echinidinium</i> spp. (%)	25.66	18.33	13.95	21.15	21.00
<i>Lingulodinium machaerophorum</i> (%)	2.96	1.00	44.19	3.85	33.33
<i>Operculodinium</i> spp. (%)	0.00	20.33	0.66	0.00	1.33
<i>Nematosphaeropsis</i> spp. (%)	5.26	9.00	0.00	0.00	0.00
<i>Protoperidinium americanum</i> (%)	31.91	6.00	22.26	0.00	21.00
<i>Quinquecuspis concreta</i> (%)	13.82	4.00	5.98	1.92	15.33
<i>Selenopemphix quanta</i> (%)	0.00	27.67	0.66	0.00	1.33
<i>Spiniferites</i> spp. (%)	6.91	1.00	0.00	1.92	0.00
H/A	5.61	2.19	1.23	16.33	1.88
Abundancia total (dinoquistes g ⁻¹)	13 045	16 564	9 600	5 310	4 846

Los dinoquistes heterótrofos predominaron en todas las bandas de diatomeas analizadas con valores de abundancia relativa entre el 55 y 94%. El análisis comparativo a nivel específico reveló una estructura simplificada por banda, dominada por solo una o dos taxones principales.

En la banda #5 predominó el taxón autótrofo *Lingulodinium machaerophorum* (33%) y le siguieron los taxones heterótrofos *Echinidinium* spp. (21%), y *Protoperidinium americanum* (21%). En contraste, las bandas #1 y #4, presentaron una escasa representación de dinoquistes autótrofos. Específicamente, la banda #4 exhibió una dominancia de dinoquiste heterótrofos, entre los que se encontraron *Brigantedinium cariacense* (69%) y *Echinidinium* spp. (21%). Por otra parte, en la banda #1 se registró una mayor abundancia de *Protoperidinium americanum* (32%), *Echinidinium* spp. (26%) y *Quinquecuspis concreta* (14%) y una contribución menor del dinoquiste autótrofa *Spiniferites* spp. (7%). La banda #3 presentó una composición similar a la de la banda #5 y se caracterizó por un porcentaje elevado de dinoquistes autótrofos, donde destacó *Lingulodinium machaerophorum* (44%). Asimismo, en la banda #2 destacó la presencia de *Operculodinium* spp. y *Nematosphaeropsis* spp. (29%).

Aunque se registró un predominio de dinoquistes heterótrofos en todos los ensambles, principalmente *Echinidinium* spp., *Protoperidinium americanum*, *Quinquecuspis concreta* o *Brigantedinium cariacense*, los taxones autótrofos presentaron un carácter más exclusivo y restrictivo por banda, concentrando su representatividad en solo uno o dos taxones. Este patrón se evidenció en las banda #3 y banda #5 con la dominancia de *Lingulodinium machaerophorum* (33 - 44%); en la banda #2 con *Operculodinium* spp. (20%), y en menor medida, *Nematosphaeropsis* spp. (9%); así como la banda #1 con bajas contribuciones de *Spiniferites* spp. (6%) y *Nematosphaeropsis* spp. (5%).

VI.5. Integración paleoambiental

VI.5.1. Análisis de redundancia

Se analizó la relación existente entre los principales taxones que determinan la variabilidad en la abundancia de dinoquistes y el porcentaje de los minerales analizados en las submuestras mediante un análisis de redundancia (Figura 6.11). Para garantizar la estabilidad del análisis de redundancia y evitar efectos de multicolinealidad, se evaluó el factor de inflación de la varianza (VIF) de las variables explicativas, encontrándose que la concentración de caolinita y albita presentaron valores mayores a 10, por lo que fueron excluidas del modelo mediante un procedimiento de selección paso a paso hacia adelante. Se hizo el cálculo del p-valor a través de permutaciones de Montecarlo para determinar la significancia del RDA, encontrándose que es estadísticamente significativo (Anexo 5).

De acuerdo con los resultados, se observó que los dos primeros ejes del RDA definieron gradientes ambientales complejos donde las variables explicativas no se alinearon de forma exclusiva con un solo eje. El eje RDA1 está determinado por concentraciones opuestas de cuarzo, con valores positivos; así como de calcita y sílice con valores negativos. Por otra parte, el eje RDA 2 está determinado positivamente concentraciones opuestas de calcita y cuarzo con valores positivos; así como de sílice con valores negativos. Además, se observó una relación opuesta entre la sílice y el cuarzo, y una relación ortogonal (independiente) de ambos con la calcita. Es importante mencionar, que entre las variables explicativas, solo la concentración de cuarzo es estadísticamente significativa (Anexo 5).

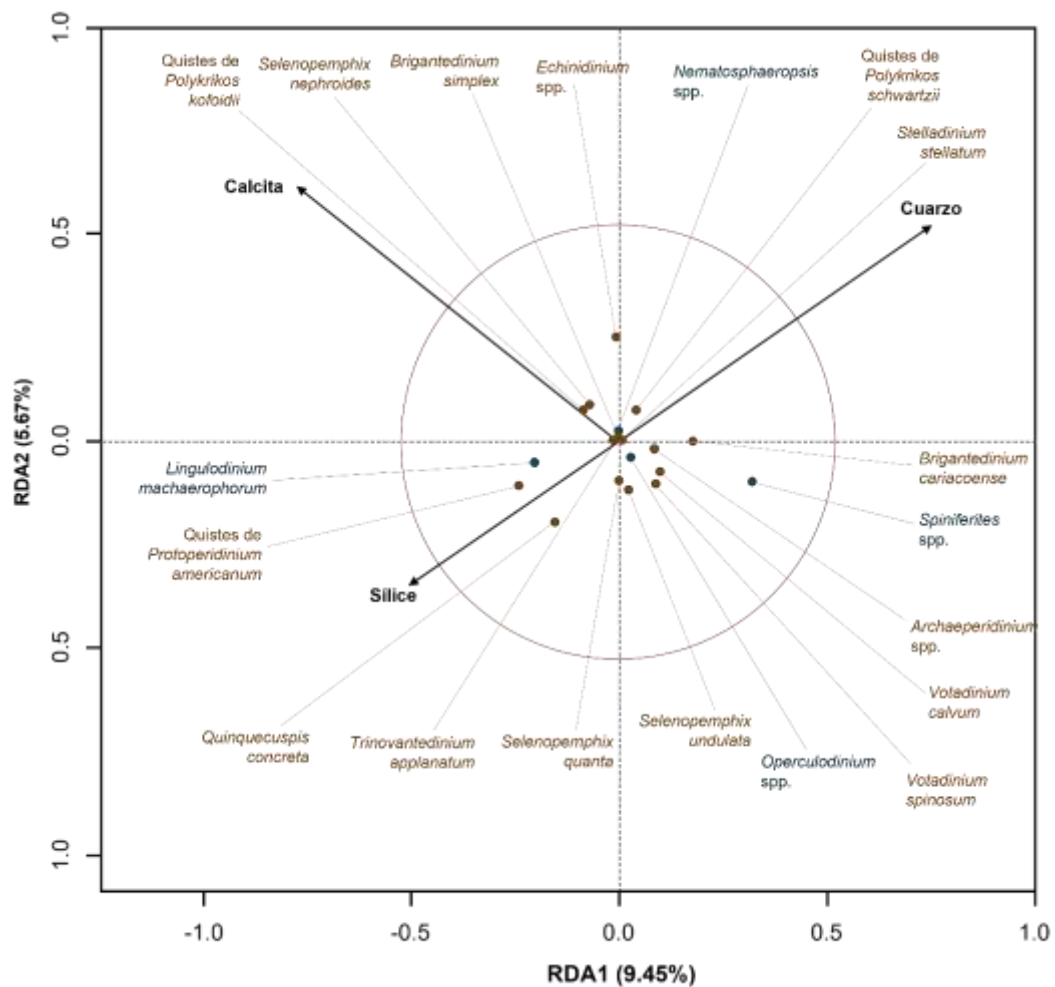


Figura 6.11. Análisis de redundancia (RDA) entre los taxones de dinoquistes y minerales de las submuestras.

También, se observó que los taxones de dinoquistes con mayor influencia en la variabilidad de la abundancia de dinoquistes: *Echinidinium spp.*, *Quinquecuspis concreta*, *Spiniferites spp.*, *Brigantedinium cariacense* y *Protoperidinium americanum* y los taxones autótrofos: *Spiniferites spp.* y *Lingulodinium machaerophorum* son estadísticamente significativas (Anexo 5). Se observó que *Lingulodinium machaerophorum*, *Protoperidinium americanum* y *Quinquecuspis concreta* se ordenaron en el cuadrante inferior izquierdo y se alinearon con la

concentración de sílice. *Spiniferites* spp. se ordenó en el cuadrante inferior derecho y se alineó de forma opuesta con la concentración de calcita. *Echinidinium* spp. se ordenó en el mismo eje RDA2 positivo y estaría asociado con los contenidos de cuarzo y de calcita. Por último, una gran mayoría de los taxones se ubicó cerca del origen.

La ordenación de las muestras correspondientes a los diferentes intervalos de tiempo reveló agrupamientos diferenciados en relación con las variables predictoras (Figura 6.12). Las muestras correspondientes a la Pequeña Edad de Hielo se distribuyeron en el semiplano derecho del gráfico, alineándose con valores positivos del eje RDA1 y el cuarzo. Las muestras correspondientes al Periodo de Transición se agruparon en el cuadrante inferior izquierdo, alineándose con la sílice. En contraste, las muestras del Periodo Cálido Actual se agruparon en el cuadrante superior izquierdo posicionándose en sentido opuesto a las de la Pequeña Edad de Hielo y alineándose con la calcita. Finalmente, las muestras del Periodo más Reciente se ubicaron en el cuadrante inferior derecho, en una posición intermedia entre el origen del gráfico y el agrupamiento de la Pequeña Edad de Hielo, diferenciándose del sector ocupado por el Periodo Cálido Actual.

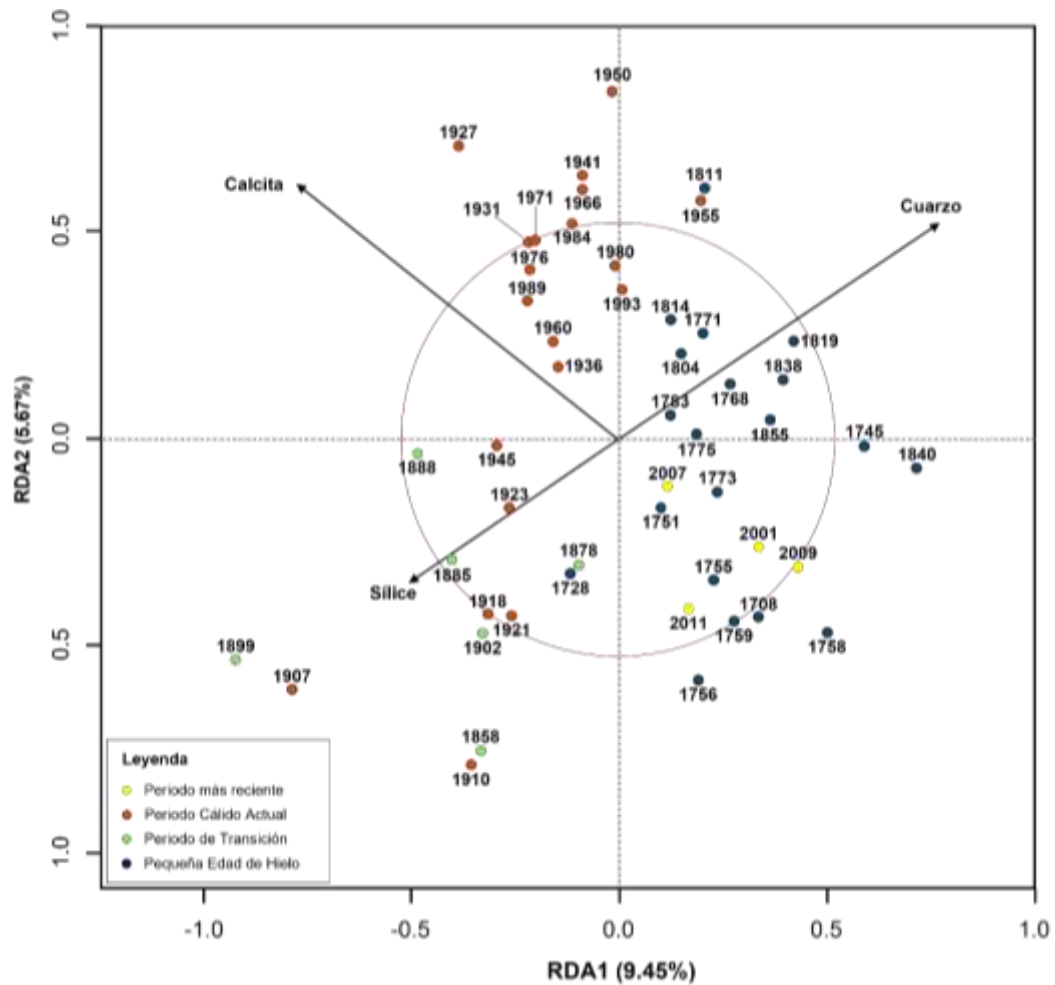


Figura 6.12. Análisis de redundancia (RDA) entre los intervalos de tiempo y los minerales.

Para evaluar la separación de estos periodos a través de los parámetros comunitarios se hizo una comparación entre aquellos que presentaron diferencias significativas (Figura 6.13). El Periodo más Reciente registró los valores más elevados en la abundancia total de dinoquistes, la abundancia de dinoquistes heterótrofos, el índice de diversidad de Simpson, destacando un incremento más marcado en la riqueza de especies. Las diferencias significativas entre el Periodo Cálido Actual y la Pequeña Edad de Hielo se restringieron a las variables de abundancia total y de dinoquistes heterótrofos. En cuanto al índice de diversidad de Simpson, las diferencias estadísticas significativas se presentaron únicamente entre el Periodo más Reciente

y la Pequeña Edad de Hielo. No se identificaron diferencias significativas de la abundancia de dinoquistes autótrofos y el índice H/A en ninguno de los periodos analizados.

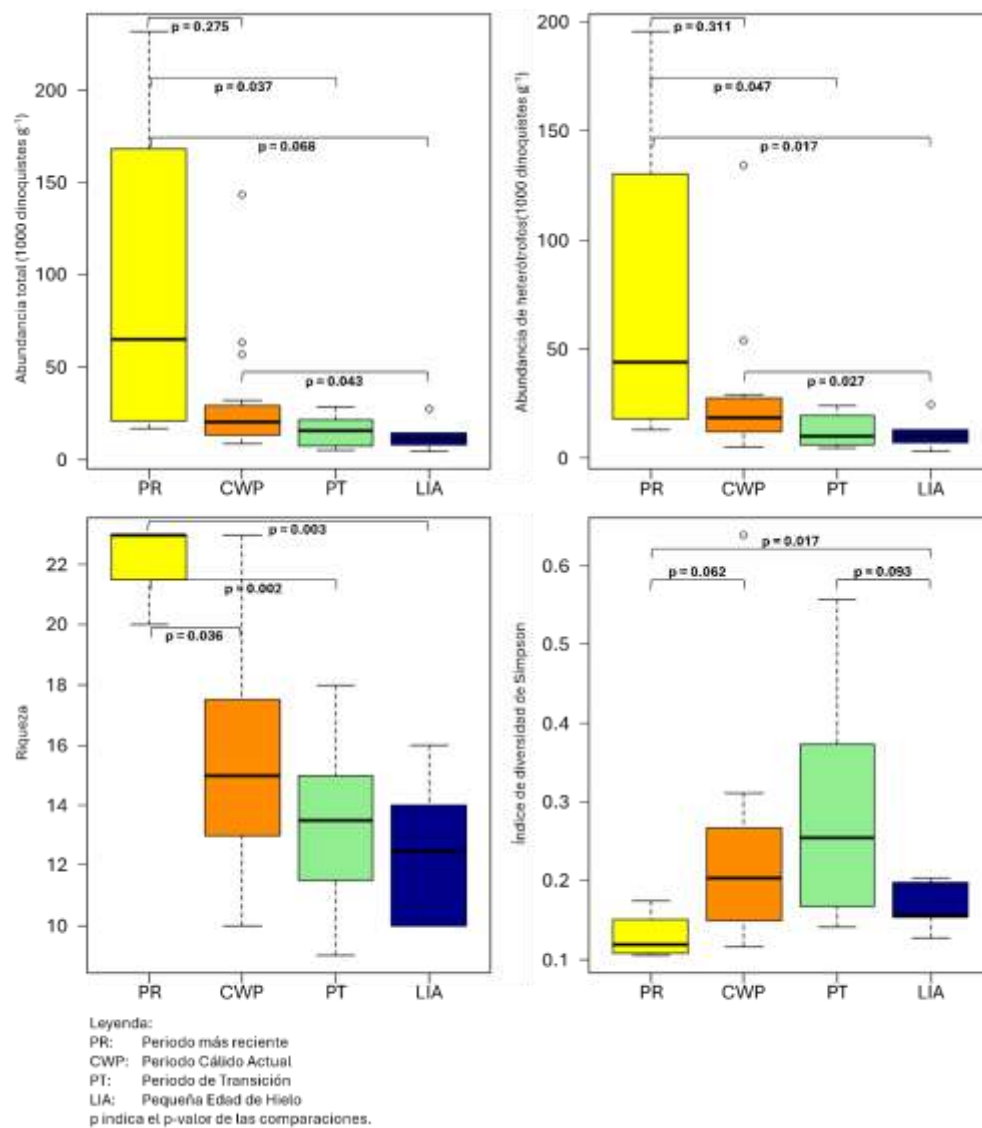


Figura 6.13. Comparación de parámetros comunitarios en los periodos de tiempo.

VI.5.2. Correlograma

Para la elaboración del correlograma se hizo la comparación entre las variables bióticas (abundancia de dinoquistes total, de origen heterótrofo, de origen autótrofo y abundancia de dinoquistes por taxón) y las variables abióticas (porcentaje de composición mineral identificados en los sedimentos (Figura 6.14).

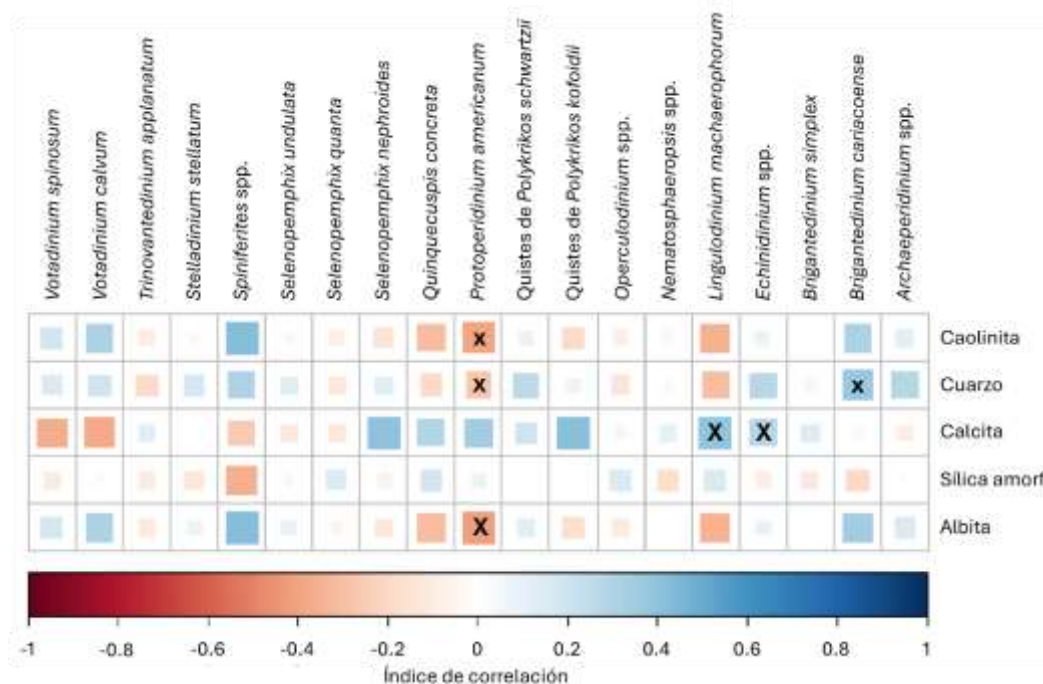


Figura 6.14. Correlograma entre variables bióticas y abióticas. La x minúscula representa las correlaciones con un nivel de confianza del 95%, la x mayúscula representa las correlaciones con un nivel de confianza del 99%.

A partir de los resultados, se identificó que la concentración de caolinita, cuarzo y albita presentaron una correlación negativa significativa con la abundancia de *Protoperidinium americanum* y que la concentración de cuarzo presentó una correlación positiva significativa con la abundancia de *Brigantedinium cariacense*. Por otra parte, la concentración de calcita presenta una correlación

positiva significativa con la abundancia de *Lingulodinium machaerophorum* y *Echinidinium* spp.

VII. DISCUSION

VII.1. Evaluación de los ensambles de dinoquistes

La mayoría de las investigaciones relacionadas con el análisis de dinoquistes en el sistema de afloramiento costero peruano se han centrado en su distribución en los sedimentos superficiales frente a Pisco y Callao (Wall et al., 1977; Dale, 1983; Biebow, 1993; Alvarado, 2024 y Chang et al., 2025). En el presente estudio, el análisis de un núcleo sedimentario recolectado en el talud continental superior frente a Pisco reveló la ocurrencia de 19 taxones de dinoquistes y valores máximos de riqueza en los estratos superficiales. Esta firma biológica superficial coincide con los hallazgos de Wall et al. (1977), en la misma región, quienes identificaron la ocurrencia de *Echinidinium* spp., *Spiniferites bulloideus* y *Quinquecuspis concreta* como los componentes más representativos del área. Asimismo, nuestros resultados concuerdan con los dinoquistes identificados por Biebow (1993), quien determinó que los ensambles característicos de dinoflagelados de afloramiento costero están dominados por el género *Protoperidinium*, destacando *Brigantedinium* spp. y *Protoperidinium americanum* como las formas más abundantes frente al litoral peruano. Cabe resaltar que en este estudio se registraron dinoquistes del género *Selenopemphix*, *Stelladinium*, *Votadinium*, *Trinovantedinium*, cuyas formas vegetativas corresponden igualmente a *Protoperidinium*, aunque estos últimos presentaron menores abundancias.

A lo largo del registro sedimentario y en los horizontes superficiales, la proporción de dinoquistes heterótrofos respecto de autótrofos, expresada como el índice H/A, así como la riqueza de dinoquistes heterótrofos mantuvieron valores elevados. Esta riqueza marcada de especies heterótrofas es un rasgo característico de las áreas de afloramiento costero, que permite diferenciarlas de otros sistemas de enriquecimiento de nutrientes determinados por aportes fluviales o dinámicas de hielo marino (Biebow, 1993). En el presente estudio, el componente heterótrofo dominante correspondió al género *Echinidinium* spp., que consisten en formas redondas, marrones y espinosas (Radi et al., 2013), previamente documentado frente a Pisco (Wall et al., 1977), Callao (Chang et al., 2025) y en la bahía de Paracas (Alvarado, 2024). En todos estos sectores, *Echinidinium* spp. exhibe una variabilidad morfológica y abundancias elevadas, consolidándose como un rasgo distintivo del sistema de afloramiento costero peruano frente a los sistemas de Benguela y California (Biebow, 1993). Asimismo, taxones menos abundantes como *Quinquecuspis concreta*, *Brigantedinium cariacense* y *Protoperidinium americanum* coinciden con los dinoquistes documentados por otros autores en la región (Wall et al., 1977; Dale, 1983; Biebow, 1993; Alvarado, 2024 y Chang et al., 2025). Al respecto, Biebow (1993) destacó que *Protoperidinium americanum* presenta frecuencias relativas análogas a las reportadas en las zonas de afloramiento de Pisco, Chile, Mauritania y las islas Feroe. Asimismo, se identificaron dinoquistes de *Polykrikos kofoidii* y *Polykrikos schwartzii*, taxones previamente reportados en la bahía de Paracas (Alvarado, 2024) y en la plataforma continental frente a Pisco (Biebow, 1993). Si bien, el género *Polykrikos* es característico de zonas neríticas y costeras, su proliferación está vinculada a sistemas marinos expuestos a procesos

de eutrofización persistente, sea de origen natural o antropogénico (Zonneveld et al., 2013).

En contraste, los dinoquistes autótrofos presentaron abundancias y valores de riqueza menores a lo largo de la secuencia sedimentaria y en sus estratos superficiales. En estos últimos, el ensamble estuvo dominado por *Spiniferites* spp. En concordancia, investigaciones previas en el mar peruano documentaron la presencia de *Spiniferites bulloideus/ramosus*, *S. membranaceus* y *S. pachydermus* y sugirieron que la abundancia de *Spiniferites* no está ligada a la intensidad del afloramiento costero (Biebow, 1993). Por otra parte, aunque *Operculodinium* spp. fue un taxón minoritario durante este estudio, Wall et al. (1977) reportaron su abundancia en zonas de menor productividad. Asimismo, Biebow (1993) señaló que este taxón es común en las adyacencias de las zonas de afloramiento costero, a nivel global, caracterizados por una mayor estratificación de las aguas y una menor competencia interespecífica por la asimilación de nutrientes.

Por último, en los estratos superficiales se registraron taxones catalogados como raros en la literatura (Wall et al., 1977; Lewis, 1990; Biebow, 1993; Dale y Fjellsa, 1994). Principalmente, destaca *Lingulodinium machaerophorum*, *Votadinium calvum*, *Votadinium spinosum*, *Stelladinium stellatum* y *Trinovantedinium applanatum* las cuales presentaron abundancias moderadas en relación con los taxones dominantes analizados previamente. Estos resultados son similares a lo reportado por Alvarado (2024), quien registró abundancias moderadas para este

conjunto de taxones, exceptuando a *Trinovantedinium applanatum* y *Lingulodinium machaerophorum*. Las implicancias paleoambientales y ecológicas de estos dinoquistes se discuten detalladamente en la sección posterior.

VII.2. Variaciones climáticas y distribución de dinoquistes

De acuerdo con los resultados del estudio actual, la abundancia y diversidad de dinoquistes son sensibles a los cambios en las condiciones climáticas del sistema de afloramiento costero peruano. Durante la etapa final de la Pequeña Edad de Hielo (~1708 - 1857), el desplazamiento meridional de la ITCZ y el consecuente debilitamiento del SPSH atenuaron la intensidad de los vientos alisios del sudeste y del afloramiento costero (Salvatteci et al., 2014). En este escenario climático de baja energía, *Spiniferites* spp. se consolidó como el taxón más representativo. Biebow (1993) documentó que *Spiniferites pachydermus*, de afinidad mótil autótrofa, fue el taxón más abundante del género frente al litoral peruano y de acuerdo con Zonneveld et al. (2013), abunda en las áreas periféricas de las zonas de afloramiento costero, donde la turbulencia decrece considerablemente. La marcada abundancia de *Spiniferites* spp. durante la Pequeña Edad de Hielo sugiere que su distribución no se limitó a las áreas periféricas de las zonas de afloramiento; sino que podría haber sido favorecida por la estabilidad física producida por un sistema de afloramiento costero persistentemente débil. Por otra parte, Briceño et al. (2016) señalaron una mayor influencia de los aportes terrígenos fluviales durante el mismo periodo; en concordancia, se identificó la ocurrencia de *Brigantedinium cariacense*, un taxón característico de ambientes de alta productividad controlados

por descargas fluviales (Zonneveld et al., 2013); en este estudio, este taxón presentó una abundancia promedio sutilmente superior a la de los otros periodos climáticos y pulsos de abundancia de carácter episódico (Figura 6.6).

Hacia el término de la Pequeña Edad de Hielo, los ensamblajes de dinoquistes presentaron disminuciones abruptas en su abundancia general. Este colapso biológico generalizado marcó el inicio de una reorganización paleoceanográfica global, caracterizado por el desplazamiento hacia el norte de la ITCZ y el consecuente fortalecimiento de la SPSH (Salvatteci et al., 2014). Esta transición interrumpió el estado de baja energía predominante durante la Pequeña Edad de Hielo, provocando una mayor intensidad de los vientos alisios del sudeste y la somerización de la termoclina (Gutiérrez et al., 2009). En el contexto climático del Periodo de Transición, únicamente *Quinquecuspis concreta* y *Protoperidinium americanum*, de propiedades móviles heterótrofas, registraron incrementos importantes; de acuerdo con lo documentado, *Quinquecuspis concreta* es un taxón característico de ambientes de alta productividad y puede tolerar ambientes oligotróficos (Zonneveld et al., 2013) y en este estudio presenta mayor abundancia durante la etapa inicial del Periodo de Transición, y el siglo XXI, lo que sugiere que no es propia de estados climáticos estables, sino que podría prosperar en condiciones de mayor productividad en un entorno de inestabilidad hidrodinámica, ambos característicos de ambientes con mayor intensidad del afloramiento costero. Esta variabilidad podría estar relacionada con una mayor intensidad de los vientos que se habrían generado en respuesta al fortalecimiento de la SPSH a finales de la Pequeña Edad de Hielo, alcanzando su máxima intensidad histórica durante el siglo

XXI. Paralelamente, la menor frecuencia de las precipitaciones y el aumento en la intensidad de los vientos (Briceño et al., 2016) favorecieron una mayor intensidad del afloramiento y el cambio en la naturaleza del aporte sedimentario. Es posible que estas condiciones, al limitar la influencia fluvial, hayan propiciado un ambiente óptimo para una mayor abundancia de *Protoperidinium americanum*, taxón característico de ambientes sin influencia fluvial (Zonneveld et al., 2013).

Por otra parte, la estratigrafía del Periodo de Transición muestra bandas claras ricas en diatomeas que además presentan picos en la concentración de sílice (Cardich et al., 2019). Estas capas registraron mayor diversidad de dinoquistes, registrándose un incremento en la abundancia de *Lingulodinium machaerophorum*, *Spiniferites* spp., *Operculodinium* spp. y *Nematosphaeropsis* spp. Estos cuatro taxones, de propiedades autótrofas/mixótrofas (Jeong et al., 2005) son característicos de sistemas expuestos a una elevada variabilidad ambiental (Zonneveld et al., 2013). Esta asociación permite postular la ocurrencia de ciclos de afloramiento y estratificación de la columna de agua, mecanismo que explica la ocurrencia de los ensambles de dinoflagelados mencionados.

Durante el Periodo Cálido Actual se registraron abundancias inusualmente elevadas de *Echinidinium* spp. en comparación con los periodos climáticos precedentes. Es posible que la abundancia de este género, consolidado en la actualidad como un componente característico de los ensambles de dinoquistes en el mar peruano, se encuentre ligada al gradiente térmico zonal en el Pacífico Tropical. Dicho

forzamiento estuvo asociado a una mayor intensidad de los vientos alisios del sudeste frente al litoral peruano (Salvatteci et al., 2014), los cuales fueron más pronunciados que durante el Periodo de Transición, provocando una mayor intensidad del afloramiento costero y el subsecuente incremento de la productividad primaria, lo que podría relacionarse con el incremento en la abundancia de *Echinidinium* spp.

La etapa más reciente, correspondiente al siglo XXI, presenta una mayor influencia del calentamiento global; además, se ha registrado una aceleración de la señal antropogénica en las últimas décadas, a través de un incremento abrupto en las concentraciones de gases de efecto invernadero como metano, dióxido de carbono y óxido nitroso desde el último par de décadas del siglo XX, tendencia que continúa hasta la actualidad, por lo que hay una mayor tasa de calentamiento del océano a nivel global (Solomon et al., 2007), causando el desplazamiento de los centros de alta presión hacia altas latitudes (Aqueveque et al., 2020) y frente al litoral peruano, en las últimas décadas, a diferencia de las tendencias de incremento de la temperatura en los mares, se ha registrado la disminución de la temperatura superficial del mar (Gutiérrez et al., 2009). Sumado a esto, la Oscilación Decadal del Pacífico (PDO) entró en su fase fría de condiciones climáticas medias, lo que intensificó aún más el afloramiento costero (Gutiérrez et al., 2011). Este acoplamiento de la variabilidad natural (fase fría) y los vientos más intensos potenció episodios de elevada productividad en la columna de agua. No obstante, es posible que la alternancia entre estos pulsos de mayor intensidad del afloramiento y periodos de relajación, donde el calentamiento global generaba una estratificación

acelerada de la columna de agua, haya permitido la proliferación de *Spiniferites* spp. La dominancia de *Spiniferites* spp. durante la Pequeña Edad de Hielo y el siglo XXI da lugar a plantear que su factor limitante no estaría relacionado con la temperatura ni la disponibilidad de presas, sino con la turbulencia en la columna de agua. Por otra parte, es destacable que entre los dinoquistes autótrofos, solo *Spiniferites* spp. presente un incremento en su abundancia durante el siglo XXI, lo que sugiere una estrategia de explotación de nichos libres de competencia, aprovechando los nutrientes remanentes. No obstante, en la bahía de Paracas, Alvarado (2024) señaló que en la última década *Spiniferites* spp. no presenta un incremento sostenido, sino que después de 2010, hay una disminución persistente hasta alcanzar valores mínimos; por lo que es posible que exista una señal decadal en la variabilidad de *Spiniferites* spp., al menos en las zonas costeras.

El ensamble de dinoquistes del siglo XXI se caracterizó por un incremento en la riqueza de taxones heterótrofos. Este patrón destaca por la ocurrencia exclusiva de taxones que, aunque están ampliamente descritas en la literatura, no habían sido previamente identificados en los periodos climáticos descritos en este estudio, lo que evidencia una reorganización ecológica reciente en el sistema de afloramiento costero peruano. El incremento en la abundancia y diversidad de dinoquistes heterótrofos sugiere procesos de eutrofización natural y diferentes niveles de nutrientes (Matsuoka, 2000; 2003). Específicamente, la ocurrencia de *Polykrikos kofoidii*, *Polykrikos schwartzii* y *Stelladinium stellatum* durante este periodo se vincula con condiciones hipertróficas y un elevado enriquecimiento orgánico de la columna de agua (Zonneveld et al., 2013), condiciones registradas frente a las

costas de Callao y Chile en las últimas décadas (Cardich et al., 2019). Comparando con los resultados de Alvarado (2024) que detalló la variación de la abundancia de dinoquistes en la bahía de Paracas, durante los últimos 100 años, se identificó que en las últimas décadas, los dinoquistes del género *Polykrikos* también presentaron picos de abundancia; no obstante, contrario a lo esperado, no fueron tan abundantes como los registrados en el talud continental, lo que podría relacionarse con procesos de eutrofización natural en el área de estudio o un origen alóctono. Asimismo, se registró el incremento en la abundancia de *Votadinium spinosum*, taxón asociado con la disponibilidad de diatomeas y la eutrofización antropogénica (Zonneveld et al., 2013); no obstante, en el presente estudio no presentó una relación significativa con la sílice amorfa.

VII.3. Dinoquistes en entornos de alta productividad

En los núcleos sedimentarios se identificaron bandas claras ricas en diatomeas que además presentan picos en la concentración de sílice amorfa (Figura 6.4), que sugieren la ocurrencia frecuente de floraciones algales masivas (Cardich et al., 2019) y, por consiguiente, de episodios de productividad primaria muy elevada durante el Periodo de Transición. Asimismo, los ensambles de dinoquistes heterótrofos y autótrofos identificados en las bandas podrían estar relacionados con un régimen oceanográfico de alta energía e inestabilidad hidrodinámica a corto plazo, características que definieron las condiciones ambientales de dicho periodo. El análisis de la Figura 7.1 reveló composiciones distintas en cada banda de diatomeas, cuya composición porcentual difiere de la composición porcentual

promedio de los taxones del Periodo de Transición. Esto sugiere condiciones ambientales análogas durante la formación de bandas de diatomeas; no obstante, mecanismos ambientales particulares en cada una de ellas. Por ejemplo, la ocurrencia de *Brigantedinium cariacense*, asociada a un incremento en las descargas fluviales, demuestra que el desarrollo de estas capas y la subsecuente estructura de las comunidades de dinoflagelados no responden a condiciones homogéneas, sino a mecanismos oceanográficos y ecológicos específicos.

Al igual que en los periodos climáticos analizados, se registró una dominancia de dinoquistes heterótrofos en cada una de las bandas analizadas (55-94%). En este contexto de alta productividad, se podría sugerir la ocurrencia de un acoplamiento trófico de los dinoflagelados con las floraciones de diatomeas. Sin embargo, en el presente estudio no se halló una correlación significativa entre la abundancia de dinoquistes heterótrofos y la concentración de sílice amorfa, utilizada aquí como proxy de la abundancia de diatomeas (Conley, 1988; Gutiérrez et al., 2009). Al respecto, Jeong et al. (2010) reportaron que, si bien existe una relación depredador-presa entre ambos grupos, los dinoflagelados heterótrofos también pueden consumir bacterias, pico-eucariotas, haptofitas, otros dinoflagelados, nanoflagelados y ciliados. Por lo tanto, la ausencia de una correlación entre ambos sugiere que la persistencia de la comunidad de dinoflagelados heterótrofos no estuvo ligada exclusivamente a las fluctuaciones en el contenido de diatomeas, sino que fue sostenida por una oferta diversificada de presas alternativas en la columna de agua, lo que explica la ausencia de un taxón dominante y la ocurrencia de *Echinidinium* spp., *Protoperidinium americanum*, *Quinquecuspsis concreta*,

Brigantedinium cariacense, *Selenopemphix quanta*, *Selenopemphix undulata*, cuyas formas vegetativas forman parte del género heterótrofo *Protoperidinium* (Gribble et al., 2007).

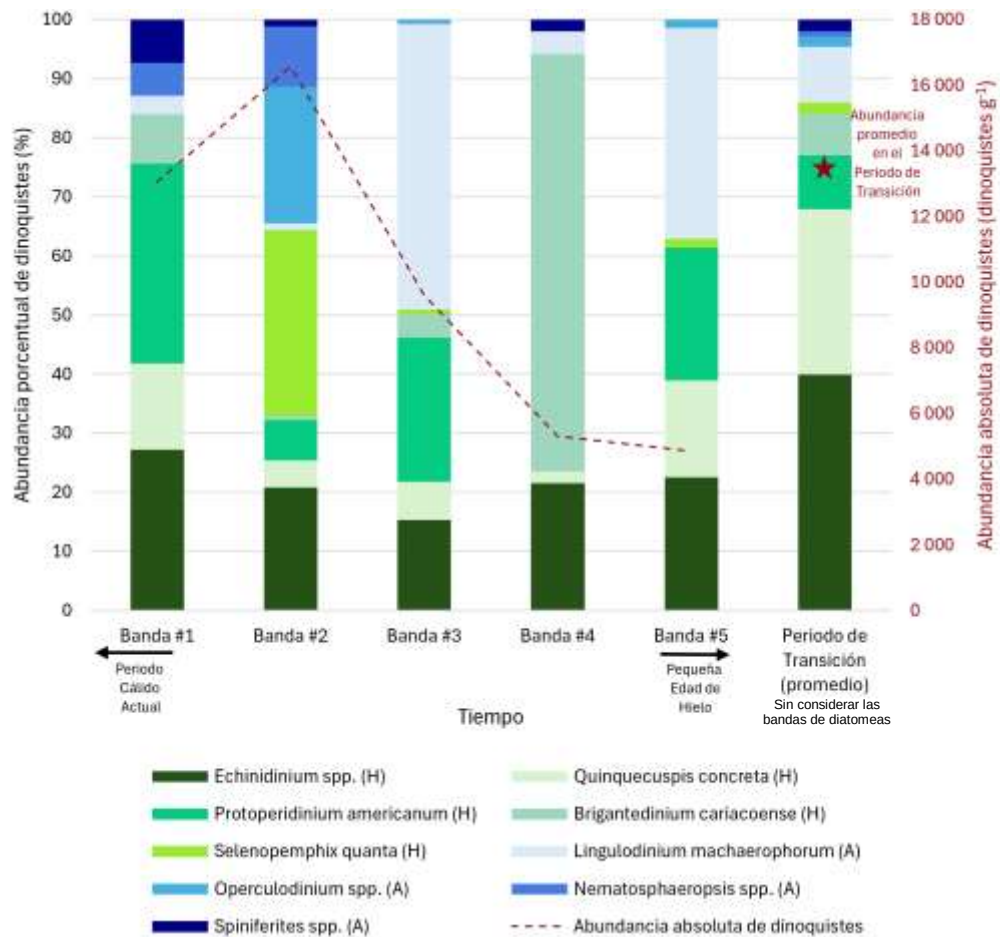


Figura 7.1. Análisis de bandas de dinoquistes por separado y comparación con la composición promedio del Periodo de Transición sin considerar las bandas de diatomeas.

Por otra parte, la abundancia de dinoquistes autótrofos (6-50%) fue superior en las bandas de diatomeas, en comparación con la composición porcentual promedio del Periodo de Transición y los taxones autótrofos exhibieron un comportamiento

ecológico excluyente en cada banda, las variaciones correspondientes en sus abundancias, en conjunto con la de los dinoquistes heterótrofos, se ilustra en la Figura 7.1.

Las bandas #3 y #5 se caracterizaron por la dominancia de *Lingulodinium machaerophorum* (33-44%), cuya forma mótil, aprovecha de manera eficiente la materia orgánica derivada de las diatomeas, la cual es mineralizada y reciclada en la columna de agua, formándose ion amonio y nitrógeno orgánico disuelto, favoreciendo su proliferación (Mertens et al., 2023). Este mecanismo de asimilación de nutrientes es determinante para su desarrollo; por consiguiente, el taxón presenta una mayor abundancia durante periodos con mayor influencia de la relajación de los vientos alisios del sudeste y la consecuente estratificación de las aguas, condiciones que habrían sido lo suficientemente estables y prolongadas como para favorecer su abundancia (Mertens et al., 2023). El reemplazo de *Lingulodinium machaerophorum* por *Operculodinium* spp. (20%) y *Nematosphaeropsis* spp. (9%) en la banda #2, se relacionaría con una columna de agua caracterizada por episodios de estratificación vertical moderada, condicionado por una mayor influencia de masas de agua de origen oceánico o de transición, lo que favorece el desarrollo de estos taxones (Zonneveld et al., 2013; Biebow, 1993). Por último, la disminución de la abundancia de dinoquistes autótrofos y la dominancia de *Spiniferites* spp. (7%) podría estar relacionada con el inicio de una fase de mayor intensidad del afloramiento costero y un ambiente con ventanas de relajación más reducidas para la proliferación de dinoflagelados autótrofos, pero lo suficientemente estables para la ocurrencia de *Spiniferites* spp., en un contexto de

incremento de la productividad primaria debido a una mayor intensidad del afloramiento costero hacia finales del Periodo de Transición e incremento del Periodo Cálido Actual.

VIII. CONCLUSIONES

1. Durante los últimos 300 años, el sistema de afloramiento costero peruano presentó una señal biológica distintiva caracterizada por una alta riqueza de dinoquistes heterótrofos, principalmente *Echinidinium* spp., *Quinquecupis concreta*, *Protoperidinium americanum* y *Brigantedinium cariacense* y una menor proporción de dinoquistes autótrofos, principalmente *Spiniferites* spp. y *Lingulodinium machaerophorum*. Este patrón refleja el predominio de condiciones sostenidas de alta productividad, mientras que el componente autótrofo se restringe a periodos con una menor intensidad del afloramiento costero.
2. El Periodo Cálido Actual se caracterizó por una mayor abundancia de dinoquistes de especies heterótrofas en comparación con la etapa final de la Pequeña Edad de Hielo (~1708-1850). No obstante, el Periodo de Transición (~1850-1900) reveló una dinámica caracterizada por la disminución de la abundancia de *Echinidinium* spp. y *Brigantedinium cariacense*, en contraposición al incremento de la abundancia de *Quinquecupis concreta* y *Protoperidinium americanum*. Lo que

demuestra que los dinoflagelados heterótrofos no responden de manera unívoca a las variaciones en el sistema de afloramiento costero. Por el contrario, la respuesta gradual y diferenciada observada a nivel de especie resalta la necesidad de profundizar el conocimiento de sus ciclos de vida.

3. El siglo XXI se caracterizó por una amplia variabilidad en la abundancia de dinoquistes, registrando los valores máximos a nivel temporal. Este intervalo destacó por la ocurrencia de taxones previamente ausentes en los periodos analizados, pertenecientes a los géneros *Polykrikos*, *Selenopemphix* y *Votadinium*. Este escenario coincidió con un incremento en las abundancias de los taxones heterótrofos *Echinidinium* spp., *Brigantedinium cariacense* y el taxón autótrofo *Spiniferites* spp. Sin embargo, solo *Spiniferites* spp. presentó abundancias comparables a las registradas durante la Pequeña Edad de Hielo. En conjunto, estos cambios denotan una reorganización ecológica reciente en la estructura comunitaria del sistema de afloramiento costero peruano, que podría relacionarse con los efectos del calentamiento global antropogénico.
4. Cabe resaltar que la abundancia de dinoquistes heterótrofos no se encuentra asociada a la variabilidad de la sílice amorfa (utilizada como indicador de la abundancia de diatomeas). Sin embargo, se identificaron asociaciones a nivel específico: taxones heterótrofos como *Quinquecuspis concreta* y *Selenopemphix quanta* presentaron una correlación directa con la sílice amorfa, mientras que el taxón autótrofo *Spiniferites* spp. presentó una correlación inversa; no obstante, ninguna de estas relaciones fue

estadísticamente significativa. Este patrón sugeriría que los dinoflagelados heterótrofos no responden de manera uniforme a la disponibilidad de diatomeas, lo que denota diferencias en sus preferencias alimenticias y distintos grados de especificidad hacia sus presas.

5. En entornos de alta productividad, como los registrados en bandas de diatomeas durante el Periodo de Transición, los ensambles de dinoquistes presentaron una marcada heterogeneidad composicional de banda a banda. Bajo estas condiciones, los taxones autótrofos fueron relativamente más abundantes en comparación con el promedio general de dicho periodo. La dominancia alterna de uno o más de los taxones *Lingulodinium machaerophorum*, *Nematosphaeropsis* spp., *Operculodinium* spp. y *Spiniferites* spp. refleja la variabilidad de las condiciones oceanográficas imperantes frente al litoral peruano.

IX. RECOMENDACIONES

1. Continuar con el muestreo de sedimentos en las zonas costeras frente al litoral peruano para identificar la influencia de las actividades antrópicas, ya que en la etapa más reciente del Periodo Cálido Actual se identificaron dinoquistes propios de zonas de eutrofización como *Polykrikos kofoidii* y *Stelladinium stellatum*.

2. Profundizar el conocimiento de las preferencias tróficas de los dinoflagelados del género *Protoperidinium* en el sistema de afloramiento costero peruano.

3. Complementar los estudios basados en registros de dinoquistes con los registros moleculares de dinoflagelados basados en ADN ambiental preservado en los sedimentos.

X. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alvarado Fernandez, Y. A. (2024). Análisis paleoambiental de la eutrofización mediante el estudio de dinoquistes y parámetros geoquímicos en la bahía de Paracas durante el Antropoceno.
- Anderson, D. M. (2009). Approaches to monitoring, control and management of harmful algal blooms (HABs). *Ocean & coastal management*, 52(7), 342-347.
- Andriyono, S., Rukminasari, N., Hidayani, A. A., Zakaria, I. J., Alam, M. J., & KIM, H. W. K. (2023). Diversity of dinoflagellate cysts isolated from estuarine sediments of the Bengawan Solo and Brantas rivers, Indonesia. *Biodiversitas Journal of Biological Diversity*, 24(2).
- Banse, K. (1982). Cell volumes, maximal growth rates of unicellular algae and ciliates, and the role of ciliates in the marine pelagial 1, 2. *Limnology and oceanography*, 27(6), 1059-1071.
- Bertraux, J., Frohlich, F. & Ildefonse, P. Multicomponent analysis of FTIR spectra: Quantification of amorphous and crystallized mineral phases in synthetic and natural sediments, *J. Sediment. Res.*, 68, 440-447, 1998.
- Bianchi, T. S., Rolff, C., Widbom, B., & Elmgren, R. (2002). Phytoplankton pigments in Baltic Sea seston and sediments: seasonal variability, fluxes, and transformations. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 55(3), 369-383.
- Biebow, N. (1996). Dinoflagellatenzysten als Indikatoren der spät-und postglazialen A Entwicklung des Auftriebsgeschehens vor Peru (Doctoral

dissertation, GEOMAR Forschungszentrum für marine Geowissenschaften der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel).

Bockstahler, K. R., & Coats, D. W. (1993). Spatial and temporal aspects of mixotrophy in Chesapeake Bay dinoflagellates. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 40(1), 49-60.

Bravo, I., Garcés, E., Diogène, J., Fraga, S., Sampedro, N., & Figueroa, R. I. (2006). Resting cysts of the toxigenic dinoflagellate genus *Alexandrium* in recent sediments from the Western Mediterranean coast, including the first description of cysts of *Alexandrium kutnerae* and *Alexandrium peruvianum*. *European Journal of Phycology*, 41(3), 293-302.

Bravo, I., & Figueroa, R. I. (2014). Towards an ecological understanding of dinoflagellate cyst functions. *Microorganisms*, 2(1), 11-32.

Briceño-Zuluaga, F. J., Sifeddine, A., Caquineau, S., Cardich, J., Salvattecí, R., Gutiérrez, D. & Machado, C. (2016). Terrigenous material supply to the Peruvian central continental shelf (Pisco, 14° S) during the last 1000 years: paleoclimatic implications. *Climate of the Past*, 12(3), 787-798.

Brönnimann, S., Franke, J., Nussbaumer, S. U., Zumbühl, H. J., Steiner, D., Trachsel, M., ... & Raible, C. C. (2019). Last phase of the Little Ice Age forced by volcanic eruptions. *Nature geoscience*, 12(8), 650-656.

Brosnahan, M. L., Fischer, A. D., Lopez, C. B., Moore, S. K., & Anderson, D. M. (2020). Cyst-forming dinoflagellates in a warming climate. *Harmful Algae*, 91, 101728.

- Cardich, J., Sifeddine, A., Salvattecí, R., Romero, D., Briceño-Zuluaga, F., Graco, M. & Gutiérrez, D. (2019). Multidecadal changes in marine subsurface oxygenation off central Peru during the last ca. 170 years. *Frontiers in Marine Science*, 6, 270.
- Chang, F., Sánchez, S., Bernales, A., Quipúzcoa, L., & Velazco, F. (2025). Quistes de resistencia de dinoflagelados en sedimentos superficiales de la plataforma continental del Callao (12° S), Perú. *Boletín Instituto del Mar del Perú*, 40(2), e423-e423.
- Chiang, J. C., & Bitz, C. M. (2005). Influence of high latitude ice cover on the marine Intertropical Convergence Zone. *Climate dynamics*, 25(5), 477-496.
- Colwell, R. K. (2009). Biodiversity: concepts, patterns, and measurement. *The Princeton guide to ecology*, 663, 257-263.
- Conley, D. J. (1988). Biogenic silica as an estimate of siliceous microfossil abundance in Great Lakes sediments. *Biogeochemistry*, 6(3), 161-179.
- Cuellar-Martínez, T., Ruiz-Fernández, A. C., Alonso-Hernández, C., Amaya-Monterrosa, O., Quintanilla, R., Carrillo-Ovalle, H. L & Dechraoui Bottein, M. Y. (2018). Addressing the problem of harmful algal blooms in Latin America and the Caribbean-A regional network for early warning and response. *Frontiers in Marine Science*, 5, 409.
- Dale, B. (1976). Cyst formation, sedimentation, and preservation: factors affecting dinoflagellate assemblages in recent sediments from Trondheimsfjord, Norway. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 22(1), 39-60.

- Dale, B. (1983). Dinoflagellate resting cysts: "benthic plankton". In *Survival strategies of the algae*. 69-136.
- Dale, B. (1996). Dinoflagellate cyst ecology: modeling and geological applications. *Palynology: principles and applications*.
- Dale, B. (2001a). Marine dinoflagellate cysts as indicators of eutrophication and industrial pollution: a discussion. *Science of the total environment*, 264(3), 235-240.
- Dale, B. (2001b). The sedimentary record of dinoflagellate cysts: looking back into the future of phytoplankton blooms. *Scientia Marina*, 65(S2), 257-272.
- de Vernal, A., Henry, M., & Bilodeau, G. (1999). Techniques de préparation et d'analyse en micropaléontologie. Les cahiers du GEOTOP, 3, 41.
- Delgado Loayza, E. (2019). Biodiversidad del microfitoplancton frente a Callao (12° S). *Boletín Instituto del Mar del Perú*, 34(2), 432-455.
- DeSarbo, W. S. (1981). Canonical/redundancy factoring analysis. *Psychometrika*, 46(3), 307-329.
- Dodge, J. D. (1989). Some revisions of the family Gonyaulacaceae (Dinophyceae) based on a scanning electron microscope study.
- Du Yoo, Y., Jeong, H. J., Kim, M. S., Kang, N. S., Song, J. Y., Shin, W. & Lee, K. (2009). Feeding by phototrophic red-tide dinoflagellates on the ubiquitous marine diatom *Skeletonema costatum*. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 56(5), 413-420.

- Egger, L. M., Bahr, A., Friedrich, O., Wilson, P. A., Norris, R. D., Van Peer, T. E. & Pross, J. (2018). Sea-level and surface-water change in the western North Atlantic across the Oligocene–Miocene Transition: a palynological perspective from IODP Site U1406 (Newfoundland margin). *Marine Micropaleontology*, 139, 57-71.
- Ellegaard, M., & Ribeiro, S. (2018). The long-term persistence of phytoplankton resting stages in aquatic “seed banks”. *Biological Reviews*, 93(1), 166-183.
- Estrada, M., Solé, J., Anglès, S., & Garcés, E. (2010). The role of resting cysts in *Alexandrium minutum* population dynamics. Deep Sea Research Part II: *Topical Studies in Oceanography*, 57(3-4), 308-321.
- Eszergár-Kiss, D., & Caesar, B. (2017). Definition of user groups applying Ward's method. *Transportation Research Procedia*, 22, 25-34.
- Falvey, M., & Garreaud, R. D. (2009). Regional cooling in a warming world: Recent temperature trends in the southeast Pacific and along the west coast of subtropical South America (1979–2006). *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 114(D4).
- Fensome, R. A., Gocht, H., Stover, L. E., & Williams, G. L. (1993). The Eisenack Catalog of Fossil Dinoflagellates Vol. 2.
- Fleury, S., Martinez, P., Crosta, X., Charlier, K., Billy, I., Hanquiez, V. & Schneider, R. R. (2015). Pervasive multidecadal variations in productivity within the Peruvian Upwelling System over the last millennium. *Quaternary Science Reviews*, 125, 78-90.

- Flores-Aqueveque, V., Rojas, M., Aguirre, C., Arias, P. A., & González, C. (2020). South Pacific Subtropical High from the late Holocene to the end of the 21st century: insights from climate proxies and general circulation models. *Climate of the Past*, 16(1), 79-99.
- Gaines, G., & Taylor, F. J. R. (1984). Extracellular digestion in marine dinoflagellates. *Journal of Plankton Research*, 6(6), 1057-1061.
- Garcés, E., Masó, M., & Camp, J. (1999). A recurrent and localized dinoflagellate bloom in a Mediterranean beach. *Journal of Plankton Research*, 21(12), 2373-2391.
- Gauch, H. G. (1982). Multivariate analysis in community ecology (No. 1). *Cambridge University Press*.
- Gilabert, J. (2001). Seasonal plankton dynamics in a Mediterranean hypersaline coastal lagoon: the Mar Menor. *Journal of Plankton Research*, 23(2), 207-218.
- Gribble, K. E., Nolan, G., & Anderson, D. M. (2007). Biodiversity, biogeography and potential trophic impact of *Protoperidinium* spp. (Dinophyceae) off the southwestern coast of Ireland. *Journal of Plankton Research*, 29(11), 931-947.
- Gutiérrez, D., Sifeddine, A., Field, D. B., Ortlieb, L., Vargas, G., Chavez, F. P. & Baumgartner, T. (2009). Rapid reorganization in ocean biogeochemistry off Peru towards the end of the Little Ice Age. *Biogeosciences*, 6(5), 835-848.

- Hallegraeff, G., & Gollasch, S. (2006). Anthropogenic introductions of microalgae. In *Ecology of harmful algae* (pp. 379-390). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Hasle, G. R., Syvertsen, E. E., Steidinger, K. A., Tangen, K., & Tomas, C. R. (1996). *Identifying marine diatoms and dinoflagellates*. Elsevier.
- Haq, B. U., Hardenbol, J. A. N., & Vail, P. R. (1987). Chronology of fluctuating sea levels since the Triassic. *Science*, 235(4793), 1156-1167.
- Head, M. J. (1996). Modern dinoflagellate cysts and their biological affinities. *Palynology: principles and applications*, 3, 1197-1248.
- Jacobo, N., & Sánchez, S. (2023). Características y distribución del fitoplancton en la bahía Paracas y áreas adyacentes (2013-2015). *Boletín Instituto del Mar del Perú*, 38(1), 5-20.
- Jacobson, D. M., & Anderson, D. M. (1986). Thecate heterotrophic dinoflagellates: feeding behavior and mechanisms 1. *Journal of Phycology*, 2
- Jacobson, D. M., & Anderson, D. M. (1996). Widespread phagocytosis of ciliates and other protists by marine mixotrophic and heterotrophic thecate dinoflagellates 1. *Journal of Phycology*, 32(2), 279-285.
- Jeong, H. J., Du Yoo, Y., Park, J. Y., Song, J. Y., Kim, S. T., Lee, S. H. & Yih, W. H. (2005). Feeding by phototrophic red-tide dinoflagellates: five species newly revealed and six species previously known to be mixotrophic. *Aquatic microbial ecology*, 40, 133-150.
- Jeong, H. J., Yoo, Y. D., Kim, J. S., Seong, K. A., Kang, N. S., & Kim, T. H. (2010). Growth, feeding and ecological roles of the mixotrophic and heterotrophic

- dinoflagellates in marine planktonic food webs. *Ocean science journal*, 45(2), 65-91.
- Lapointe, F., & Bradley, R. S. (2021). Little Ice Age abruptly triggered by intrusion of Atlantic waters into the Nordic Seas. *Science Advances*, 7(51), eabi8230.
- Legendre, P., & Gallagher, E. D. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129(2), 271-280.
- Legrand, C., Graneli, E., & Carlsson, P. (1998). Induced phagotrophy in the photosynthetic dinoflagellate *Heterocapsa triquetra*. *Aquatic Microbial Ecology*, 15(1), 65-75.
- Lewis, J. (1985). The distribution of thecate dinoflagellates and their cysts on the Scottish West Coast: Tabulated Data from Cruises in 1983 and 1984.
- Lewis, J. (1988). Cysts and sediments: *Gonyaulax polyedra* (*Lingulodinium machaerophorum*) in Loch Creran. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 68(4), 701-714.
- Lewis, J., & Richard, H. (1998). *Lingulodinium polyedrum* (*Gonyaulax polyedra*) a blooming dinoflagellate. *Oceanography. Marine Biol*, 35, 89.
- Lewis, J., Dodge, J., & Powell, A. (1990). 18. Quaternary dinoflagellate cysts from the upwelling system offshore Peru, Hole 686b, ODP Leg 1121. In *Proceedings of the Ocean Drilling Program*, scientific results (Vol. 112, pp. 323-328).
- Limoges, A., Ribeiro, S., Weckström, K., Heikkilä, M., Zamelczyk, K., Andersen, T. J. & Seidenkrantz, M. S. (2018). Linking the modern distribution of

- biogenic proxies in high Arctic Greenland shelf sediments to sea ice, primary production, and Arctic-Atlantic inflow. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 123(3), 760-786.
- Limoges, A., Weckström, K., Ribeiro, S., Georgiadis, E., Hansen, K. E., Martinez, P. & Massé, G. (2020). Learning from the past: Impact of the Arctic Oscillation on sea ice and marine productivity off northwest Greenland over the last 9,000 years. *Global Change Biology*, 26(12), 6767-6786.
- Liu, D., Shi, Y., Di, B., Sun, Q., Wang, Y., Dong, Z., & Shao, H. (2012). The impact of different pollution sources on modern dinoflagellate cysts in Sishili Bay, Yellow Sea, China. *Marine micropaleontology*, 84, 1-13.
- Luo, J. J., Sasaki, W., & Masumoto, Y. (2012). Indian Ocean warming modulates Pacific climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(46), 18701-18706.
- Margalef, R. (1957). La teoría de la información en ecología. *Memoria de la Real Academia de Barcelona*, 32, 373-449.
- Margalef, R. (1978). Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica acta*, 1(4), 493-509.
- Marret, F., & De Vernal, A. (2024). Dinoflagellate cysts as proxies of environmental, ocean and climate changes in the Atlantic realm during the quaternary. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 12, 1378931.
- Martínez-Pérez, M. A. (2017). Agrupación de patrones en series de tiempo usando una red neuronal autoorganizativa (SOM) para el análisis de

concentraciones de SO₂. *Revista de Ciencias Ambientales y Recursos Naturales*, 3(7), 16-24.

Matsuoka, K. (1999). Eutrophication process recorded in dinoflagellate cyst assemblages—a case of Yokohama Port, Tokyo Bay, Japan. *Science of the Total Environment*, 231(1), 17-35.

Matsuoka, K., & Fukuyo, Y. A. S. U. W. O. (2000). Technical guide for modern dinoflagellate cyst study. WESTPAC-HAB, *Japan Society for the Promotion of Science*, Tokyo, Japan, 47.

Matsuoka, K., Joyce, L. B., Kotani, Y., & Matsuyama, Y. (2003). Modern dinoflagellate cysts in hypertrophic coastal waters of Tokyo Bay, Japan. *Journal of Plankton Research*, 25(12), 1461-1470.

McMinn, A. (1991). Recent dinoflagellate cysts from estuaries on the central coast of New South Wales, Australia. *Micropaleontology*, 269-287.

Mertens, K. N., Verhoeven, K., Verleye, T., Louwye, S., Amorim, A., Ribeiro, S. & Young, M. (2009). Determining the absolute abundance of dinoflagellate cysts in recent marine sediments: the *Lycopodium* marker-grain method put to the test. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 157(3-4), 238-252.

Mertens, K. N., Rengefors, K., Moestrup, Ø., & Ellegaard, M. (2012). A review of recent freshwater dinoflagellate cysts: taxonomy, phylogeny, ecology and palaeocology. *Phycologia*, 51(6), 612-619.

Mertens, K. N., Gu, H., Gurdebeke, P. R., Takano, Y., Clarke, D., Aydin, H., ... & Head, M. J. (2020). A review of rare, poorly known, and morphologically

- problematic extant marine organic-walled dinoflagellate cyst taxa of the orders *Gymnodiniales* and *Peridinales* from the Northern Hemisphere. *Marine Micropaleontology*, 159, 101773.
- Mertens, K. N., Retho, M., Manach, S., Zoffoli, M. L., Doner, A., Schapira, M., ... & Gernez, P. (2023). An unprecedented bloom of *Lingulodinium polyedra* on the French Atlantic coast during summer 2021. *Harmful Algae*, 125, 102426.
- Miller, G. H., Geirsdóttir, Á., Zhong, Y., Larsen, D. J., Otto-Bliesner, B. L., Holland, M. M., & Thordarson, T. (2012). Abrupt onset of the Little Ice Age triggered by volcanism and sustained by sea-ice/ocean feedbacks. *Geophysical research letters*, 39(2).
- Naustvoll, L. J. (2000). Prey size spectra and food preferences in thecate heterotrophic dinoflagellates. *Phycologia*, 39(3), 187-198.
- Nehring, S. (1993). Mechanisms for recurrent nuisance algal blooms in coastal zones: resting cyst formation as life-strategy of dinoflagellates.
- Nickerson, D. (1940). History of the Munsell color system and its scientific application. *Journal of the Optical Society of America*, 30(12), 575-586.
- Niechwedowicz, M., Walaszczyk, I., & Barski, M. (2021). Phytoplankton response to palaeoenvironmental changes across the Campanian–Maastrichtian (Upper Cretaceous) boundary interval of the Middle Vistula River section, central Poland. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 577, 110558.

- Olivieri, E. T., Hutchings, L., Brown, P. C., & Barlow, R. G. (1985). Development of phytoplankton communities in terms of their particle size frequency distribution, in newly upwelled waters of the Southern Benguela Current. In *International Symposium on the Most Important Upwelling Areas off Western Africa* (Cape Blanco and Benguela) (Vol. 1).
- Pavillard, M. J. (1909). Sur les péridiniens du Golfe du Lion. *Bulletin de la Société Botanique de France*, 56(4), 277-284.
- Pearson, K. (1920). Notes on the history of correlation. *Biometrika*, 13(1), 25-45.
- Penaud, A., Hardy, W., Lambert, C., Marret, F., Masure, E., Servais, T., ... & Mertens, K. N. (2018). Dinoflagellate fossils: Geological and biological applications. *Revue de Micropaléontologie*, 61(3-4), 235-254.
- Pitcher, G. C., Walker, D. R., Mitchell-Innes, B. A., & Moloney, C. L. (1991). Short-term variability during an anchor station study in the southern Benguela upwelling system: phytoplankton dynamics. *Progress in Oceanography*, 28(1-2), 39-64.
- Pospelova, V., Chmura, G. L., Boothman, W. S., & Latimer, J. S. (2002). Dinoflagellate cyst records and human disturbance in two neighboring estuaries, New Bedford Harbor and Apponagansett Bay, Massachusetts (USA). *Science of the Total Environment*, 298(1-3), 81-102.
- Pospelova, V., Chmura, G. L., Boothman, W. S., & Latimer, J. S. (2005). Spatial distribution of modern dinoflagellate cysts in polluted estuarine sediments from Buzzards Bay (Massachusetts, USA) embayments. *Marine Ecology Progress Series*, 292, 23-40.

- Pospelova, V., & Kim, S. J. (2010). Dinoflagellate cysts in recent estuarine sediments from aquaculture sites of southern South Korea. *Marine Micropaleontology*, 76(1-2), 37-51.
- Powell, A. J., Dodge, J. D., & Lewis, J. (1990). 17. Late Neogene to Pleistocene palynological facies of the Peruvian continental margin upwelling, Leg 1121. In *Proceedings of the Ocean Drilling Program: Scientific Results* (p. 297). The Program.
- Price, A. M., Gurdebeke, P. R., Mertens, K. N., & Pospelova, V. (2016). Determining the absolute abundance of dinoflagellate cysts in recent marine sediments III: Identifying the source of *Lycopodium* loss during palynological processing and further testing of the *Lycopodium* marker-grain method. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 226, 78-90.
- Radi, T., Bonnet, S., Cormier, M. A., de Vernal, A., Durantou, L., Faubert, É. & Van Nieuwenhove, N. (2013). Operational taxonomy and (paleo-) autecology of round, brown, spiny dinoflagellate cysts from the Quaternary of high northern latitudes. *Marine Micropaleontology*, 98, 41-57.
- Reid, P. C., & Harland, R. (1977). Studies of Quaternary dinoflagellate cysts from the North Atlantic. *Contributions of stratigraphic palynology*, 1, 147-169.
- Ribeiro, S., Moros, M., Ellegaard, M., & Kuijpers, A. (2012). Climate variability in West Greenland during the past 1500 years: evidence from a high-resolution marine palynological record from Disko Bay. *Boreas*, 41(1), 68-83.

- Rojas de Mendiola, B. (1981). Seasonal phytoplankton distribution along the Peruvian coast. *Coastal upwelling*, 1, 348-356.
- Romero Chuquival, D. S. (2024). 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.
- Sætre, M. M., Dale, B., Abdullah, M. I., & Sætre, G. P. (1997). Dinoflagellate cysts as potential indicators of industrial pollution in a Norwegian fjord. *Marine environmental research*, 44(2), 167-189.
- Salvatteci, R., Gutiérrez, D., Field, D., Sifeddine, A., Ortlieb, L., Bouloubassi, I. & Cetin, F. (2014). The response of the Peruvian Upwelling Ecosystem to centennial-scale global change during the last two millennia. *Climate of the Past*, 10(2), 715-731.
- Salvatteci, R., Field, D., Gutiérrez, D., Baumgartner, T., Ferreira, V., Ortlieb, L., ... & Bertrand, A. (2017). Multifarious anchovy and sardine regimes in the Humboldt Current System during the last 150 years. *Global Change Biology*, 24(3), 1055-1068.
- Schnepf, E., & Elbrächter, M. (1992). Nutritional strategies in dinoflagellates: a review with emphasis on cell biological aspects. *European journal of protistology*, 28(1), 3-24.
- Schneider, T., Bischoff, T., & Haug, G. H. (2014). Migrations and dynamics of the intertropical convergence zone. *nature*, 513(7516), 45-53.

- Sifeddine, A., Gutiérrez, D., Ortlieb, L., Boucher, H., Velazco, F., Field, D. & 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.
- Shannon, C. E. (1948). A mathematical theory of communication. *The Bell system technical journal*, 27(3), 379-423.
- Simpson, E. H. (1949). Measurement of diversity. *Nature*, 163, 688.
- Sluijs, A., Pross, J., & Brinkhuis, H. (2005). From greenhouse to icehouse; organic-walled dinoflagellate cysts as paleoenvironmental indicators in the Paleogene. *Earth-Science Reviews*, 68(3-4), 281-315.
- Smayda, T. J. (1990). Novel and nuisance phytoplankton blooms in the sea: evidence for a global epidemic (Vol. 1). RWS-North Sea Directorate.
- Smayda, T. J. (1997). Harmful algal blooms: their ecophysiology and general relevance to phytoplankton blooms in the sea. *Limnology and oceanography*, 42(5-2), 1137-1153.
- Smayda, T. J., & Trainer, V. L. (2010). Dinoflagellate blooms in upwelling systems: Seeding, variability, and contrasts with diatom bloom behaviour. *Progress in Oceanography*, 85(1-2), 92-107.
- Šmilauer, P., & Lepš, J. (2014). Multivariate analysis of ecological data using CANOCO 5. *Cambridge university press*.

Solomon, S., D. Qin, M. Manning, R.B. Alley, T. Berntsen, N.L. Bindoff, Z. Chen, A. Chidthaisong, J.M. Gregory, G.C. Hegerl, M. Heimann, B. Hewitson, B.J. Hoskins, F. Joos, J. Jouzel, V. Kattsov, U. Lohmann, T. Matsuno, M. Molina, N. Nicholls, J. Overpeck, G. Raga, V. Ramaswamy, J. Ren, M. Rusticucci, R. Somerville, T.F. Stocker, P. Whetton, R.A. Wood and D. Wratt, (2007). Technical Summary. In: Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Solomon, S., D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor and H.L. Miller (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA

Spearman, C. (1987). The proof and measurement of association between two things. *The American journal of psychology*, 100(3/4), 441-471.

Stockmarr, J. (1971). Tables with spores used in absolute pollen analysis. *Pollen et spores*, 13, 615-621.

Stoecker, D. K. (1999). Mixotrophy among dinoflagellates. *Journal of eukaryotic microbiology*, 46(4), 397-401.

Tian, C., Doblin, M. A., Dafforn, K. A., Johnston, E. L., Pei, H., & Hu, W. (2018). Dinoflagellate cyst abundance is positively correlated to sediment organic carbon in Sydney Harbour and Botany Bay, NSW, Australia. *Environmental Science and Pollution Research*, 25(6), 5808-5821.

- Trigueros, M., Orive, J., and Orive, E. Seasonal variations of diatoms and dinoflagellates in a shallow, temperate estuary, with emphasis on neritic assemblages. *Hydrobiology*. 444.1 (2001): 119-133.
- Usup, G., Ahmad, A., Matsuoka, K., Lim, P. T., & Leaw, C. P. (2012). Biology, ecology and bloom dynamics of the toxic marine dinoflagellate *Pyrodinium bahamense*. *Harmful Algae*, 14, 301-312.
- Van Nieuwenhove, N., Head, M. J., Limoges, A., Pospelova, V., Mertens, K. N., Matthiessen, J. & Rochon, A. (2020). An overview and brief description of common marine organic-walled dinoflagellate cyst taxa occurring in surface sediments of the Northern Hemisphere. *Marine Micropaleontology*, 159, 101814.
- Versteegh, G. J. M. (1994). Recognition of cyclic and non-cyclic environmental changes in the Mediterranean Pliocene: a palynological approach. *Marine Micropaleontology*, 23(2), 147-183.
- Wall, D., Dale, B., Lohmann, G. P., & Smith, W. K. (1977). The environmental and climatic distribution of dinoflagellate cysts in modern marine sediments from regions in the North and South Atlantic Oceans and adjacent seas. *Marine micropaleontology*, 2, 121-200.
- Wrenn, J. H. (1988). Differentiating species of the dinoflagellate cyst genus *Nematosphaeropsis* Deflandre & Cookson 1955. *Palynology*, 12(1), 129-150.

- Zonneveld, K. A., Versteegh, G. J., & de Lange, G. J. (1997). Preservation of organic-walled dinoflagellate cysts in different oxygen regimes: a 10 000 year natural experiment. *Marine micropaleontology*, 29(3-4), 393-405.
- Zonneveld, K. A., Chen, L., Elshanawany, R., Fischer, H. W., Hoins, M., Ibrahim, M. I., ... & Versteegh, G. J. (2012). The use of dinoflagellate cysts to separate human-induced from natural variability in the trophic state of the Po River discharge plume over the last two centuries. *Marine Pollution Bulletin*, 64(1), 114-132.
- Zonneveld, K. A., Marret, F., Versteegh, G. J., Bogus, K., Bonnet, S., Bouimetarhan, I. & Young, M. (2013). Atlas of modern dinoflagellate cyst distribution based on 2405 data points. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 191, 1-197.
- Zonneveld, K. A., Grotheer, H., & Versteegh, G. J. (2022). Dinoflagellate cysts production, excystment and transport in the upwelling off Cape Blanc (NW Africa). *Frontiers in Marine Science*, 9, 915755.
- Zonneveld, K. A., & Pospelova, V. (2015). A determination key for modern dinoflagellate cysts. *Palynology*, 39(3), 387-409.

XI. ANEXOS

Anexo 1: Abundancia de dinoquistes y parámetros biológicos de las submuestras del núcleo CRIO1404-BX1-MUC

Profundidad media (cm)	Abundancia total (dinoquistes g ⁻¹)	Error (dinoquistes g ⁻¹)	Riqueza	Diversidad (Simpson)	Diversidad (Shannon)	Heterótrofos (%)	Autótrofos (%)	<i>Archaeoperidinium</i> spp.	<i>Brigantedinium cariacense</i>	<i>Brigantedinium simplex</i>	<i>Echinidinium</i> spp.	<i>Lingulodinium machaerophorum</i>	<i>Nematosphaeropsis</i> spp.	<i>Operculodinium</i> spp.	Quistes de <i>Polykrikos kofoidii</i>	Quistes de <i>Polykrikos schwartzii</i>	<i>Protoperidinium americanum</i>	<i>Quinquecupis concreta</i>	<i>Selenopenphix nephroides</i>	<i>Selenopenphix quanta</i>	<i>Selenopenphix undulata</i>	<i>Spiniferites</i> spp.	<i>Stelladinium stellatum</i>	<i>Trinovantedinium applanatum</i>	<i>Votadinium calvum</i>	<i>Votadinium spinosum</i>
0.3	17 487	1582	23	0.11	3.67	75.0	25.0	58	1224	58	2740	408	0	58	1107	1049	816	3905	350	0	175	3905	1341	117	0	175
0.9	105 235	14 968	23	0.11	3.71	61.5	38.5	350	3147	0	21 676	1748	0	1049	10 139	4895	699	13 635	350	3147	350	37 759	4895	0	0	1398
1.5	25 583	2043	23	0.13	3.58	90.0	10.0	597	1023	0	7590	171	0	0	1706	256	1364	2644	85	85	341	2388	6822	0	85	426
2.7	232 223	40 642	20	0.17	0.00	84.3	15.7	761	13 705	0	22 080	0	0	0	16 751	76 139	2284	48 729	5330	0	2284	36 547	3807	0	1523	2284
3.9	69 046	7344	23	0.15	3.16	92.3	7.7	1151	4603	230	35 443	230	0	0	2071	1381	1841	10 357	2532	0	1381	5063	1151	921	0	690
5.1	29 232	2270	15	0.15	0.00	91.0	9.0	390	1169	0	20 852	780	0	0	0	0	2046	1364	195	195	0	1851	0	195	0	195
6.3	26 832	2225	23	0.17	3.51	92.7	7.3	89	626	89	16 636	894	358	89	1252	358	1610	2862	447	0	537	626	0	179	89	89
7.5	29 856	2549	20	0.23	0.00	95.3	4.7	496	1488	99	20 433	397	99	397	1488	99	1389	1785	496	0	694	496	0	0	0	0
8.7	14 515	1098	17	0.15	3.09	90.3	9.7	726	581	0	9386	435	0	339	774	0	290	1064	145	0	145	629	0	0	0	0
9.9	19 036	1493	15	0.17	0.00	91.3	8.7	0	825	0	11 485	508	127	0	635	254	2538	1396	254	0	0	1015	0	0	0	0
11.1	57 152	5862	15	0.27	3.29	94.7	5.3	946	378	0	44 473	1703	568	0	757	0	3596	2649	0	0	946	757	0	0	378	0
12.3	25 439	2155	19	0.29	0.00	96.0	4.0	0	1268	0	19 692	507	0	169	254	254	676	1437	507	85	169	338	0	0	85	0
13.5	32 471	3045	19	0.12	2.89	89.7	10.3	758	1299	0	17 426	1515	758	0	1299	541	1191	4762	758	0	866	1082	0	108	108	0
14.7	13 677	1058	13	0.29	0.00	90.7	9.3	0	1960	0	8845	319	319	0	0	319	319	319	319	0	0	638	0	0	319	0
15.9	144 050	18 850	11	0.64	3.32	93.1	6.9	0	7532	0	121 924	8944	0	0	942	471	0	2825	0	0	471	942	0	0	0	0
17.1	11 082	829	10	0.23	0.00	84.7	15.3	0	665	0	5282	1034	0	0	185	0	1182	1699	185	0	185	665	0	0	0	0

18.3	17 766	1415	14	0.21	3.05	95.0	5.0	0	888	0	12 436	296	296	0	888	296	296	1480	296	0	0	296	0	0	0	296
19.5	64 050	7034	18	0.15	0.00	84.3	15.7	1708	4270	427	32 665	8753	0	0	4270	0	640	5978	1067	1281	640	1281	0	0	640	427
20.7	27 658	2377	13	0.20	2.53	79.3	20.7	645	1936	0	15 857	5439	0	277	645	645	0	1936	0	0	277	0	0	0	0	0
21.9	22 039	1863	13	0.31	0.00	91.7	8.3	73	661	0	15 574	1837	0	0	220	367	1249	588	1175	0	294	0	0	0	0	0
23.1	13 419	1007	16	0.14	2.55	87.7	12.3	358	1029	0	4920	1521	0	0	313	939	671	2952	0	134	313	134	0	0	134	0
23.7	13 046	972	13	0.17	0.00	83.9	16.1	257	1030	0	3347	386	687	0	0	0	4163	1802	129	0	343	901	0	0	0	0
24.9	9311	676	16	0.12	3.53	88.7	11.3	0	497	0	2483	435	341	0	155	124	1645	1583	155	62	1428	279	0	0	0	124
26.1	75 689	8396	19	0.18	0.00	72.8	27.2	728	4124	0	13 343	16982	970	0	3882	728	2183	24 987	728	243	3154	2183	0	970	0	485
27.3	10 149	737	13	0.13	2.57	85.1	14.9	0	1815	0	3293	1512	0	0	168	605	302	1512	168	0	437	0	0	0	168	168
28.5	22 741	1818	16	0.20	0.00	68.7	31.3	367	6749	0	3375	6676	73	0	734	147	660	2788	73	293	440	367	0	0	0	0
29.1	13 294	1027	11	0.17	1.30	87.5	12.5	0	2137	0	4985	1424	0	0	0	237	475	3323	0	237	237	237	0	0	0	0
30.3	14 999	1143	16	0.16	0.00	88.7	11.3	100	650	0	4800	1450	100	0	400	150	1550	4850	0	150	500	150	0	0	0	150
31.5	20 132	1600	18	0.13	2.63	79.0	21.0	67	1543	0	6576	3825	67	0	67	336	2349	4093	336	134	134	336	0	0	67	201
32.1	7452	533	14	0.14	0.00	68.3	31.7	224	497	0	2509	1863	323	0	0	0	224	1143	99	174	224	174	0	0	0	0
32.7	22 424	1830	16	0.18	2.87	80.7	19.3	298	894	0	9908	3725	223	0	0	0	1713	3427	223	521	298	372	0	0	298	521
33.9	13 167	1002	15	0.15	0.00	90.4	9.6	218	0	0	3183	828	0	0	0	436	1482	4229	436	218	1046	436	0	0	436	218
34.5	36 421	2831	17	0.12	3.27	88.4	11.6	3993	121	0	18 513	2420	242	0	242	484	2662	3388	726	484	847	1573	0	0	0	726

Anexo 2: Abundancia de dinoquistes y parámetros biológicos de las submuestras del núcleo CRIO1404-BX1

Profundidad media (cm)	Abundancia total dinoquistes g ⁻¹)	Error (dinoquistes g ⁻¹)	Riqueza	Diversidad (Simpson)	Diversidad (Shannon)	Heterótrofos (%)	Autótrofos (%)	<i>Archaeoperidinium</i> spp.	<i>Brigantedinium cariacense</i>	<i>Brigantedinium simplex</i>	<i>Echinidinium</i> spp.	<i>Lingulodinium machaerophorum</i>	<i>Nematosphaeropsis</i> spp.	<i>Operculodinium</i> spp.	Quistes de <i>Polykrikos kofoidii</i>	Quistes de <i>Polykrikos schwartzii</i>	<i>Protoperidinium americanum</i>	<i>Quinquecupis concreta</i>	<i>Selenopenphix nephroides</i>	<i>Selenopenphix quanta</i>	<i>Selenopenphix undulata</i>	<i>Spiniferites</i> spp.	<i>Votadinium calvum</i>	<i>Votadinium spinosum</i>
25.8	7366	556	15	0.22	0.00	76.2	23.8	234	818	0	6314	1286	117	0	117	117	0	351	117	0	117	351	117	351
27.2	16 564	1307	19	0.14	2.79	68.7	31.3	0	110	0	3423	166	1491	3368	1325	0	994	663	331	4583	110	166	110	110
28.15	16 799	1370	16	0.20	0.00	87.3	12.7	0	672	0	4032	504	168	1232	168	168	1736	6832	0	0	1568	224	0	336
29.35	9601	706	12	0.26	2.43	55.1	44.9	0	351	0	1690	4242	0	64	159	0	2137	574	0	64	510	0	0	159
30	5310	388	8	0.50	0.00	94.2	5.8	0	3676	0	1634	204	0	0	0	0	0	102	0	0	0	102	0	102
30.9	8485	654	10	0.15	3.29	84.8	15.2	0	369	0	3505	922	184	0	0	0	369	2213	0	0	1291	184	0	0
31.7	4847	336	12	0.20	3.04	65.3	34.7	0	0	0	1228	1616	0	65	65	0	1018	743	65	65	65	0	0	129
32.2	16 426	1419	17	0.15	0.00	88.4	11.6	66	924	0	14 513	1583	198	0	132	0	132	2441	0	264	264	132	528	66
32.55	14 734	1128	16	0.13	3.41	85.4	14.6	439	439	0	7416	1708	98	342	634	0	732	2634	0	537	195	0	0	0
34.1	9093	675	14	0.16	0.00	86.7	13.3	333	394	0	4486	1091	0	0	61	0	455	2880	61	61	182	121	0	0
36.2	14 119	1184	10	0.20	3.12	95.0	5.0	0	706	0	9177	471	0	0	0	0	235	4941	0	0	0	235	941	471
36.9	13 850	1057	13	0.16	0.00	92.0	8.0	138	1334	0	4969	782	0	0	0	0	1426	4371	0	644	138	322	184	322
37.45	10 229	894	13	0.15	3.19	89.1	10.9	440	779	0	2947	542	0	440	0	0	1897	2913	0	440	135	135	135	0
38.3	27 601	2413	13	0.15	0.00	89.1	10.9	1188	2102	0	7951	1462	0	1188	0	0	5118	7860	0	1188	366	366	366	0
39.7	23 217	2327	18	0.16	2.87	84.5	15.5	80	4003	0	17 133	400	240	0	640	640	400	2162	80	160	480	2962	560	80
41.05	24 890	2369	15	0.27	2.88	47.0	53.0	373	1618	0	13 938	747	1120	0	0	124	249	373	0	0	622	11 325	124	0
42.45	6945	527	14	0.34	0.00	91.6	8.4	78	1405	0	7569	156	0	0	0	0	0	546	39	39	273	429	39	78
44.05	7338	559	13	0.37	3.12	77.8	22.2	54	272	0	8751	163	109	54	0	0	0	435	54	0	326	1305	54	0
45.35	9853	780	11	0.39	0.00	84.5	15.5	170	510	0	12 486	1104	0	85	0	0	0	510	0	0	340	340	255	0
46.65	21 265	2164	14	0.56	3.23	96.0	4.0	562	1030	0	32 787	94	0	0	187	94	281	749	0	0	281	749	94	94
48.9	28 883	2900	13	0.42	3.22	84.1	15.9	159	1270	0	36 659	2380	159	0	159	0	0	2857	0	0	635	2063	317	317

51.45	5458	401	10	0.26	3.05	90.2	9.8	266	399	0	5192	266	0	0	399	0	0	799	0	0	266	266	0	133
52.3	6700	507	12	0.37	0.00	94.2	5.8	156	390	0	7869	78	0	0	0	78	78	1013	0	0	467	312	78	78
53.55	16 253	1411	17	0.15	3.27	78.9	21.1	428	1176	0	12 297	962	107	107	321	214	321	1925	0	107	535	2245	214	107
55.1	20 846	2029	15	0.38	3.36	92.9	7.1	463	1204	0	27 332	278	0	0	0	0	463	1297	93	278	185	1204	371	185
56.25	25 883	2522	15	0.31	2.86	83.9	16.1	567	1322	378	29 095	945	0	0	189	189	567	1322	0	756	378	3212	756	0
57.5	7932	628	12	0.17	0.00	77.2	22.8	259	431	0	5518	172	0	0	0	0	776	604	0	431	431	1638	172	0
58.3	17 533	1616	10	0.25	3.37	53.0	47.0	0	1690	0	8027	634	0	0	0	0	1267	1056	0	211	0	7604	0	634
59.5	10 406	860	11	0.17	0.00	62.5	37.5	260	1301	0	4162	0	260	2862	0	0	780	1821	0	0	260	520	0	260
61.05	6117	468	9	0.18	3.04	90.0	10.0	204	816	0	4282	408	0	0	0	0	0	1019	0	0	612	204	0	612
62.25	22 669	1883	14	0.16	0.00	95.2	4.8	1090	6321	0	11 552	436	218	436	0	1308	654	3923	0	0	436	0	218	654
63.4	15 777	1432	13	0.21	2.55	68.4	31.6	0	1598	0	10 984	399	0	0	200	399	0	1198	200	200	200	4593	799	0
64.15	9606	782	13	0.14	1.64	57.3	42.7	0	820	0	2811	469	586	586	117	0	1406	1171	0	0	117	2460	117	234
65.1	7964	636	15	0.14	2.94	78.3	21.7	346	346	0	5392	742	148	594	297	0	890	594	0	49	247	247	198	346
65.85	5497	415	14	0.12	2.75	64.9	35.1	149	594	0	891	446	594	0	149	0	1188	297	149	0	297	891	0	149
66.75	16 043	1451	15	0.16	3.20	74.2	25.8	101	4439	0	6155	504	504	0	404	0	1009	1715	0	303	303	3128	0	101

Anexo 3: Abundancia de dinoquistes y parámetros biológicos de las submuestras del compósito de los núcleos sedimentarios CRIO1404-

BX1-MUC y CRIO1404-BX1

Profundidad media (cm)	Abundancia total (dinoquistes g ⁻¹)	Error (dinoquistes g ⁻¹)	Riqueza	Diversidad (Simpson)	Diversidad (Shannon)	Heterótrofos (%)	Autótrofos (%)	<i>Archaeoperidinium</i> spp.	<i>Brigantedinium cariacense</i>	<i>Brigantedinium simplex</i>	<i>Echinidinium</i> spp.	<i>Lingulodinium machaerophorum</i>	<i>Nematosphaeropsis</i> spp.	<i>Operculodinium</i> spp.	Quistes de <i>Polykrikos kofoidii</i>	Quistes de <i>Polykrikos schwartzii</i>	<i>Protoperidinium americanum</i>	<i>Quinquecuspis concreta</i>	<i>Selenopemphix nephroides</i>	<i>Selenopemphix quanta</i>	<i>Selenopemphix undulata</i>	<i>Spiniferites</i> spp.	<i>Stelladinium stellatum</i>	<i>Trinovantedinium applanatum</i>	<i>Votadinium calvum</i>	<i>Votadinium spinosum</i>
0.3	17 487	1582	23	0.11	3.67	75.0	25.0	58	1224	58	2740	408	0	58	1107	1049	816	3905	350	0	175	3905	1341	117	0	175
0.9	105 235	14 968	23	0.11	3.71	61.5	38.5	350	3147	0	21 676	1748	0	1049	10 139	4895	699	13 635	350	3147	350	37 759	4895	0	0	1398
1.5	25 583	2043	23	0.13	3.58	90.0	10.0	597	1023	0	7590	171	0	0	1706	256	1364	2644	85	85	341	2388	6822	0	85	426
2.7	232 223	40 642	20	0.17	0.00	84.3	15.7	761	13705	0	22 080	0	0	0	16751	76139	2284	48 729	5330	0	2284	36 547	3807	0	1523	2284
3.9	69 046	7344	23	0.15	3.16	92.3	7.7	1151	4603	230	35 443	230	0	0	2071	1381	1841	10 357	2532	0	1381	5063	1151	921	0	690
5.1	29 232	2270	15	0.15	0.00	91.0	9.0	390	1169	0	20 852	780	0	0	0	0	2046	1364	195	195	0	1851	0	195	0	195
6.3	26 832	2225	23	0.17	3.51	92.7	7.3	89	626	89	16 636	894	358	89	1252	358	1610	2862	447	0	537	626	0	179	89	89
7.5	29 856	2549	20	0.23	0.00	95.3	4.7	496	1488	99	20 433	397	99	397	1488	99	1389	1785	496	0	694	496	0	0	0	0
8.7	14 515	1098	17	0.15	3.09	90.3	9.7	726	581	0	9386	435	0	339	774	0	290	1064	145	0	145	629	0	0	0	0
9.9	19 036	1493	15	0.17	0.00	91.3	8.7	0	825	0	11 485	508	127	0	635	254	2538	1396	254	0	0	1015	0	0	0	0
11.1	57 152	5862	15	0.27	3.29	94.7	5.3	946	378	0	44 473	1703	568	0	757	0	3596	2649	0	0	946	757	0	0	378	0
12.3	25 439	2155	19	0.29	0.00	96.0	4.0	0	1268	0	19 692	507	0	169	254	254	676	1437	507	85	169	338	0	0	85	0
13.5	32 471	3045	19	0.12	2.89	89.7	10.3	758	1299	0	17 426	1515	758	0	1299	541	1191	4762	758	0	866	1082	0	108	108	0

14.7	13 677	1058	13	0.29	0.00	90.7	9.3	0	1960	0	8845	319	319	0	0	319	319	319	319	0	0	638	0	0	319	0
15.9	144 050	18 850	11	0.64	3.32	93.1	6.9	0	7532	0	121 924	8944	0	0	942	471	0	2825	0	0	471	942	0	0	0	0
17.1	11 082	829	10	0.23	0.00	84.7	15.3	0	665	0	5282	1034	0	0	185	0	1182	1699	185	0	185	665	0	0	0	0
18.3	17 766	1415	14	0.21	3.05	95.0	5.0	0	888	0	12 436	296	296	0	888	296	296	1480	296	0	0	296	0	0	0	296
19.5	64 050	7034	18	0.15	0.00	84.3	15.7	1708	4270	427	32 665	8753	0	0	4270	0	640	5978	1067	1281	640	1281	0	0	640	427
20.7	27 658	2377	13	0.20	2.53	79.3	20.7	645	1936	0	15 857	5439	0	277	645	645	0	1936	0	0	277	0	0	0	0	0
21.9	22 039	1863	13	0.31	0.00	91.7	8.3	73	661	0	15 574	1837	0	0	220	367	1249	588	1175	0	294	0	0	0	0	0
23.1	13 419	1007	16	0.14	2.55	87.7	12.3	358	1029	0	4920	1521	0	0	313	939	671	2952	0	134	313	134	0	0	134	0
23.7	13 046	972	13	0.17	0.00	83.9	16.1	257	1030	0	3347	386	687	0	0	0	4163	1802	129	0	343	901	0	0	0	0
24.9	9311	676	16	0.12	3.53	88.7	11.3	0	497	0	2483	435	341	0	155	124	1645	1583	155	62	1428	279	0	0	0	124
25.8	7366	556	15	0.22	0.00	76.2	23.8	234	818	0	3274	1286	117	0	117	117	0	351	117	0	117	351	0	0	117	351
27.2	16 564	1307	19	0.14	2.79	68.7	31.3	0	110	0	3037	166	1491	3368	1325	0	994	663	331	4583	110	166	0	0	110	110
28.15	16 799	1370	16	0.20	0.00	87.3	12.7	0	672	0	3192	504	168	1232	168	168	1736	6832	0	0	1568	224	0	0	0	336
29.35	9601	706	12	0.26	2.43	55.1	44.9	0	351	0	1340	4242	0	64	159	0	2137	574	0	64	510	0	0	0	0	159
30	5310	388	8	0.50	0.00	94.2	5.8	0	3676	0	1123	204	0	0	0	0	0	102	0	0	0	102	0	0	0	102
30.9	8485	654	10	0.15	3.29	84.8	15.2	0	369	0	2951	922	184	0	0	0	369	2213	0	0	1291	184	0	0	0	0
31.7	4847	336	12	0.20	3.04	65.3	34.7	0	0	0	1018	1616	0	65	65	0	1018	743	65	65	65	0	0	0	0	129
32.2	16 426	1419	17	0.15	0.00	88.4	11.6	66	924	0	9697	1583	198	0	132	0	132	2441	0	264	264	132	0	0	528	66
32.55	14 734	1128	16	0.13	3.41	85.4	14.6	439	439	0	6976	1708	98	342	634	0	732	2634	0	537	195	0	0	0	0	0
34.1	9093	675	14	0.16	0.00	86.7	13.3	333	394	0	3456	1091	0	0	61	0	455	2880	61	61	182	121	0	0	0	0
36.2	14 119	1184	10	0.20	3.12	95.0	5.0	0	706	0	6118	471	0	0	0	0	235	4941	0	0	0	235	0	0	941	471
36.9	13 850	1057	13	0.16	0.00	92.0	8.0	138	1334	0	4187	782	0	0	0	0	1426	4371	0	644	138	322	0	0	184	322
37.45	10 229	894	13	0.15	3.19	89.1	10.9	440	779	0	2371	542	0	440	0	0	1897	2913	0	440	135	135	0	0	135	0
38.3	27 601	2413	13	0.15	0.00	89.1	10.9	1188	2102	0	6398	1462	0	1188	0	0	5118	7860	0	1188	366	366	0	0	366	0
39.7	23 217	2327	18	0.16	2.87	84.5	15.5	80	4003	0	10 328	400	240	0	640	640	400	2162	80	160	480	2962	0	0	560	80
41.05	24 890	2369	15	0.27	2.88	47.0	53.0	373	1618	0	8214	747	1120	0	0	124	249	373	0	0	622	11 325	0	0	124	0
42.45	6945	527	14	0.34	0.00	91.6	8.4	78	1405	0	3863	156	0	0	0	0	0	546	39	39	273	429	0	0	39	78

44.05	7338	559	13	0.37	3.12	77.8	22.2	54	272	0	4512	163	109	54	0	0	0	435	54	0	326	1305	0	0	54	0
45.35	9853	780	11	0.39	0.00	84.5	15.5	170	510	0	6540	1104	0	85	0	0	0	510	0	0	340	340	0	0	255	0
46.65	21 265	2164	14	0.56	3.23	96.0	4.0	562	1030	0	17 049	94	0	0	187	94	281	749	0	0	281	749	0	0	94	94
48.9	28 883	2900	13	0.42	3.22	84.1	15.9	159	1270	0	18 568	2380	159	0	159	0	0	2857	0	0	635	2063	0	0	317	317
51.45	5458	401	10	0.26	3.05	90.2	9.8	266	399	0	2662	266	0	0	399	0	0	799	0	0	266	266	0	0	0	133
52.3	6700	507	12	0.37	0.00	94.2	5.8	156	390	0	3973	78	0	0	0	78	78	1013	0	0	467	312	0	0	78	78
53.55	16 253	1411	17	0.15	3.27	78.9	21.1	428	1176	0	7485	962	107	107	321	214	321	1925	0	107	535	2245	0	0	214	107
55.1	20 846	2029	15	0.38	3.36	92.9	7.1	463	1204	0	14 824	278	0	0	0	0	463	1297	93	278	185	1204	0	0	371	185
56.25	25 883	2522	15	0.31	2.86	83.9	16.1	567	1322	378	15 303	945	0	0	189	189	567	1322	0	756	378	3212	0	0	756	0
57.5	7932	628	12	0.17	0.00	77.2	22.8	259	431	0	3018	172	0	0	0	0	776	604	0	431	431	1638	0	0	172	0
58.3	17 533	1616	10	0.25	3.37	53.0	47.0	0	1690	0	4436	634	0	0	0	0	1267	1056	0	211	0	7604	0	0	0	634
59.5	10 406	860	11	0.17	0.00	62.5	37.5	260	1301	0	2081	0	260	2862	0	0	780	1821	0	0	260	520	0	0	0	260
61.05	6117	468	9	0.18	3.04	90.0	10.0	204	816	0	2243	408	0	0	0	0	0	1019	0	0	612	204	0	0	0	612
62.25	22 669	1883	14	0.16	0.00	95.2	4.8	1090	6321	0	6975	436	218	436	0	1308	654	3923	0	0	436	0	0	0	218	654
63.4	15 777	1432	13	0.21	2.55	68.4	31.6	0	1598	0	5991	399	0	0	200	399	0	1198	200	200	200	4593	0	0	799	0
64.15	9606	782	13	0.14	1.64	57.3	42.7	0	820	0	1523	469	586	586	117	0	1406	1171	0	0	117	2460	0	0	117	234
65.1	7964	636	15	0.14	2.94	78.3	21.7	346	346	0	2919	742	148	594	297	0	890	594	0	49	247	247	0	0	198	346
65.85	5497	415	14	0.12	2.75	64.9	35.1	149	594	0	594	446	594	0	149	0	1188	297	149	0	297	891	0	0	0	149
66.75	16 043	1451	15	0.16	3.20	74.2	25.8	101	4439	0	3531	504	504	0	404	0	1009	1715	0	303	303	3128	0	0	0	101

Anexo 4: Concentración porcentual de los minerales analizados en las submuestras del compósito de los núcleos sedimentarios CRIO1404-BX1-MUC y CRIO1404-BX1.

PROFUNDIDAD MEDIA (cm)	CAOLINITA (%)	CUARZO (%)	CALCITA (%)	SILICE (%)	ALBITA (%)	YESO (%)
0.30	2.3	6.3	3.1	24.3	9.7	11.0
0.90	2.7	8.7	3.3	24.5	11.6	9.5
1.50	2.2	8.7	3.3	24.4	9.6	14.9
2.70	2.6	9.2	2.8	27.6	11.1	13.7
5.10	2.0	5.8	4.5	27.0	7.4	14.7
6.30	2.2	5.6	6.0	27.5	8.6	14.4
7.50	1.9	7.0	7.1	27.3	6.8	17.2
8.70	1.6	7.9	7.4	39.4	8.2	20.4
9.90	2.7	8.8	5.5	26.4	10.5	13.0
11.10	2.1	5.6	5.9	25.1	8.2	15.4
12.30	2.3	6.8	4.7	25.9	9.9	12.4
13.50	2.3	6.8	4.0	22.5	9.7	10.5
14.70	2.8	10.6	5.7	22.7	12.7	18.3
15.90	2.4	7.0	9.2	28.5	10.1	16.0
17.10	2.7	6.5	6.2	21.9	9.9	9.7
18.30	2.4	7.8	6.2	22.2	7.9	9.0
19.50	2.3	9.9	5.2	24.4	10.1	11.9
20.70	2.1	8.9	9.2	27.7	9.1	13.1
21.90	1.5	7.6	6.3	38.1	7.3	18.1
23.10	1.4	4.7	4.5	34.2	5.8	8.8
23.70	1.6	4.9	7.4	26.0	6.4	13.0

24.90	1.4	7.6	4.3	34.6	6.2	15.3
28.15	1.3	2.8	3.1	36.8	4.5	7.7
29.35	2.0	5.3	1.4	19.8	8.2	6.3
30.90	1.1	2.8	6.6	34.0	4.3	8.8
31.70	1.3	2.4	6.0	41.2	4.1	7.6
32.55	1.3	3.5	6.9	34.4	4.3	11.5
34.10	1.4	3.4	5.2	35.6	4.6	13.1
36.20	1.4	3.1	4.4	38.3	4.5	13.6
38.30	1.6	3.4	2.4	33.7	5.2	13.0
39.70	3.5	9.8	1.2	19.1	16.2	5.0
41.05	3.7	11.1	1.1	22.2	14.8	9.4
42.45	2.7	6.8	0.6	25.0	12.0	7.5
44.05	3.0	7.5	0.6	22.1	11.4	9.0
45.35	3.2	7.6	0.6	23.4	12.7	10.3
46.65	2.5	7.4	0.6	25.9	10.8	13.4
48.90	2.8	7.8	0.6	24.5	11.4	8.0
51.45	3.1	8.4	0.6	24.0	12.5	7.6
52.30	2.6	8.1	0.6	26.2	11.7	11.1
53.55	2.8	6.7	0.7	30.4	12.3	9.0
55.10	3.1	8.3	0.6	27.4	13.8	7.9
56.25	3.0	8.7	0.7	24.5	12.5	8.3
57.50	3.3	9.8	0.7	28.7	13.8	9.8
58.30	2.6	6.5	0.7	22.4	10.4	6.8
59.50	3.8	11.9	0.6	21.0	16.2	8.9
61.05	3.3	9.3	0.6	25.7	15.0	8.2
62.25	3.6	9.6	0.7	27.1	14.7	8.5

63.40	2.0	4.5	1.4	43.1	8.2	8.1
65.10	2.4	6.3	0.7	38.0	9.0	9.5
66.75	2.1	5.4	1.3	28.8	8.8	9.2

Anexo 5: Detalle del análisis de redundancia y su significancia

RESUMEN DEL ANALISIS DE REDUNDANCIA							
	Grados de libertad			Varianza	Estadístico F	p valor	
Modelo	3			0.0300	2.9324	0.001	
RESUMEN DE LAS CARACTERÍSTICAS DE LAS VARIABLES PREDICTORAS EN EL RDA							
VARIABLE PREDICTORA	CONTRIBUCIÓN DE LA VARIABLE			SIGNIFICANCIA DE LA VARIABLE			
	RDA1	RDA2	RDA3	Grados de libertad	Varianza	Estadístico F	p valor
Cuarzo	0.7641	0.5170	0.3564	1	0.0144	4.2184	0.001
Calcita	-0.7816	0.6137	-0.0386	1	0.0136	4.0049	0.002
Sílice amorfa	-0.4980	-0.3428	-0.2244	1	0.0019	0.5738	0.836
RESUMEN DE LAS CARACTERÍSTICAS DE LAS VARIABLES PREDECIDAS EN EL RDA							
VARIABLE PREDECIDA	TAXON			CONTRIBUCIÓN DE LA VARIABLE		p-valor	
				RDA1	RDA2		

ARCHSPP	<i>Archaperidinium</i> spp.	0.95557	-0.29478	0.701
BRIGCAR	<i>Brigantedinium cariacense</i>	0.97754	-0.21073	0.003
BRGSMP	<i>Brigantedinium simplex</i>	0.0426	0.99909	0.663
ECHSPP	<i>Echinidinium</i> spp.	-0.26811	0.96339	0.001
LINMACH	<i>Lingulodinium machaerophorum</i>	-0.9592	-0.28271	0.001
NEMSPP	<i>Nematosphaeropsis</i> spp.	0.61874	-0.78559	0.748
OPERSPP	<i>Operculodinium</i> spp.	-0.27813	-0.96054	0.038
POLKOF	<i>Polykrikos kofoidii</i>	-0.62677	0.77921	0.230
POLSCW	<i>Polykrikos schwartzii</i>	0.90688	0.42139	0.143
PROAME	<i>Protoperidinium americanum</i>	-0.7713	-0.63647	0.001
QUICON	<i>Quinquecuspsis concreta</i>	-0.25062	-0.96809	0.001
SELNEP	<i>Selenopemphix nephroides</i>	-0.54312	0.83966	0.006
SELQUA	<i>Selenopemphix quanta</i>	0.30235	-0.9532	0.036
SELUND	<i>Selenopemphix undulata</i>	-0.07574	-0.99713	0.004
SPFSPP	<i>Spiniferites</i> spp.	0.99042	-0.1381	0.001

STESTE	<i>Stelladinium stellatum</i>	0.98271	-0.18516	0.226
TRIAPL	<i>Trinovantedinium applanatum</i>	-0.4082	0.91289	0.717
VOTCAL	<i>Votadinium calvum</i>	0.99952	0.0311	0.059
VOTSPI	<i>Votadinium spinosum</i>	0.47783	-0.87845	0.004

