



QUISTES DE RESISTENCIA DE DINOFLAGELADOS EN SEDIMENTOS SUPERFICIALES DE LA PLATAFORMA CONTINENTAL DEL CALLAO (12°S), PERÚ

RESTING CYSTS OF DINOFLAGELLATES IN SURFACE SEDIMENTS OF CONTINENTAL SHELF OFF CALLAO (12°S), PERU

Flor Chang^{1,*}  Sonia Sánchez¹  Avy Bernales¹ 
Luis Quipúzcoa¹  Federico Velazco¹ 

¹ Instituto del Mar del Perú, Dirección General de Investigaciones Oceanográficas y Cambio Climático, Callao, Perú.

*Correspondencia. E-mail: fchang@imarpe.gob.pe

Recibido: 08-01-2024, Aceptado: 21-07-2025, Publicado: 01-08-2025

RESUMEN

Se presenta la diversidad, abundancia y distribución de quistes de resistencia de dinoflagelados en sedimentos recientes frente a Callao, Perú para los meses de junio y diciembre 2021 y julio 2022. Se registraron 25 tipos diferentes de quistes y abundancia máxima de 61.594 quistes g⁻¹ de sedimento seco. La mayor abundancia de quistes se registró en diciembre, localizada a 30 mn de la costa (40.272 quistes g⁻¹ de sedimento seco) y la menor abundancia también en diciembre a 2 mn de la costa (3.395 quistes g⁻¹ de sedimento seco). Esta diferencia es atribuida a la composición del sedimento, ya que la estación más cercana a costa, se caracterizó por el sustrato arenoso, a diferencia de estaciones a 30 mn donde presentan fracciones finas tipo limo y arcillas. Los quistes de dinoflagelados heterótrofos, principalmente del género *Protoperidinium*, fueron los más diversos, predominando en la mayoría de las estaciones. En el sedimento no se detectaron quistes de especies formadoras de Floraciones de Algas Nocivas (FAN).

PALABRAS CLAVE: Floración de Algas Nocivas, sedimento superficial, quistes de dinoflagelados, especies nocivas, Callao, Perú

ABSTRACT

This study reports the diversity, abundance, and distribution of dinoflagellate resting cysts in recent surface sediments collected from the continental shelf off Callao, Peru, during June and December 2021 and July 2022. A total of 25 different cyst morphotypes were identified, with maximum abundances reaching up to 61,594 cysts g⁻¹ of dry sediment. The highest cyst concentration was observed in December at a station located 30 nm offshore (40,272 cysts g⁻¹ of dry sediment), while the lowest was also recorded in December, just 2 nm offshore (3,395 cysts g⁻¹ of dry sediment). These differences are likely related to sediment grain size, with the nearshore site dominated by coarse sandy substrates, in contrast to the finer silts and clays found farther offshore. Cysts from heterotrophic dinoflagellates, particularly those of the genus *Protoperidinium*, represented the most diverse and abundant group across the study area. No cysts of known harmful algal bloom (HAB) forming species were detected in any of the samples.

KEYWORDS: harmful algal bloom, surface sediment, dinoflagellate cysts, harmful species, Callao, Peru

1. INTRODUCCIÓN

Los dinoflagelados constituyen uno de los grupos más importantes dentro del fitoplancton marino, su importancia radica en que forma parte del primer eslabón de la cadena trófica, siendo esenciales para la dinámica de todo el ecosistema (MENÉNDEZ MEZA, 2020). Su ciclo de vida es complejo, ya que involucra tanto reproducción sexual como asexual y alterna entre fases móviles

1. INTRODUCTION

Dinoflagellates are a key component of marine phytoplankton communities, playing a vital role at the base of the trophic web and contributing significantly to the structure and functioning of marine ecosystems (MENÉNDEZ MEZA, 2020). Their life cycle is complex, involving both asexual and sexual reproduction, and alternating between motile and non-motile

COMO REFERENCIAR ESTE ARTÍCULO: (APA 7ed): 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. *Bol Inst Mar Perú*, 40(2), e423. <https://doi.org/10.53554/boletin.v40i2.423>

y sésiles. Durante la fase móvil, algunas especies se protegen con placas de celulosa de forma poligonal (EVITT, 1986), mientras que, en la fase sésil ciertas especies forman quistes de resistencia compuestos de dinosporina (BOGUS *et al.*, 2014).

Actualmente se conocen 96 especies que producen quistes de resistencia (ZONNEVELD & POSPELOVA, 2015). Estos pueden permanecer viables en los sedimentos marinos durante extensos periodos de tiempo, llegando a sobrevivir hasta cien años (LUNDHOLM *et al.*, 2011; KREMP *et al.*, 2018). Cuando las condiciones ambientales resultan favorables, los quistes germinan y generan nuevas poblaciones en la columna de agua (BOLCH & HALLEGRAEFF, 1990). Factores como la concentración de nutrientes, duración de la luz solar, temperatura e intensidad de la luz, influyen directamente en este proceso (MARGALEF, 1978). Es común encontrar grandes concentraciones de estos quistes en los márgenes continentales (STOVER *et al.*, 1996) áreas que coinciden con los mayores niveles de productividad primaria marina.

En Perú, han sido registrados recurrentes florecimientos algales de dinoflagelados, teniendo como especies dominantes: *Prorocentrum micans*, *Alexandrium ostenfeldii*, *Gymnodinium* sp., *Akashiwo sanguinea*, *Lingulaulax polyedra* (antes *Gonyaulax polyedra*), *Prorocentrum micans*, *Prorocentrum gracile* y *Tripos furca* (ROJAS DE MENDIOLA, 1979; SÁNCHEZ & DELGADO, 1996; SÁNCHEZ *et al.*, 2021). En el área costera frente al Callao estos florecimientos se deben en gran medida al ascenso de aguas frías ricas en nutrientes, permitiendo el desarrollo de la fotosíntesis y favoreciendo a especies oportunistas que logran aprovechar eficientemente estas condiciones (MAEDA & KISHIMOTO, 1970; ZINGONE & OKSFELD, 2000; MONTES, 2023).

El IMARPE ha realizado investigaciones a nivel de estudios granulométricos, geoquímicos, de morfología de fondo marino, de procesos biogeoquímicos y de sedimentación del fondo en las costas frente a Callao, registrando proporciones variables de arena, limo y arcilla, encontrando finalmente que el sustrato tiene una textura limo arcillosa, lo que favorece la presencia de quistes (VELAZCO CASTILLO, 2001; SOLÍS *et al.*, 2011).

stages. During the motile phase, many species are protected by polygonal cellulose thecal plates (EVITT, 1986), while in the non-motile phase, certain taxa form resting cysts composed of dinosporin, a highly resistant organic biopolymer (BOGUS *et al.*, 2014).

To date, 96 dinoflagellate species are known to produce resting cysts (ZONNEVELD & POSPELOVA, 2015). These cysts can remain viable in marine sediments for extended periods—up to 100 years in some cases (LUNDHOLM *et al.*, 2011; KREMP *et al.*, 2018). When environmental conditions become favorable, the cysts germinate and give rise to new planktonic populations (BOLCH & HALLEGRAEFF, 1990). Germination is influenced by a range of environmental factors, including nutrient availability, light intensity and duration, and temperature (MARGALEF, 1978). High concentrations of resting cysts are typically found along continental margins, which are often zones of enhanced primary productivity (STOVER *et al.*, 1996).

In Peru, dinoflagellate blooms are recurrent events, frequently dominated by species such as *Prorocentrum micans*, *Alexandrium ostenfeldii*, *Gymnodinium* sp., *Akashiwo sanguinea*, *Lingulaulax polyedra* (formerly *Gonyaulax polyedra*), *Prorocentrum micans*, *Prorocentrum gracile*, and *Tripos furca* (ROJAS DE MENDIOLA, 1979; SÁNCHEZ & DELGADO, 1996; SÁNCHEZ *et al.*, 2021). Off the coast of Callao, such blooms are closely linked to upwelling processes that bring cold, nutrient-rich waters to the surface, stimulating photosynthesis and promoting the proliferation of opportunistic species (MAEDA & KISHIMOTO, 1970; ZINGONE & OKSFELD, 2000; MONTES, 2023).

IMARPE has conducted extensive studies in this region, including research on sedimentology, geochemistry, seafloor morphology, biogeochemical cycling, and sedimentation patterns. These investigations have revealed substrates composed of variable proportions of sand, silt, and clay, with a predominance of silty-clay sediments—ideal conditions for the deposition and preservation of dinoflagellate cysts (VELAZCO CASTILLO, 2001; SOLÍS *et al.*, 2011).

El presente estudio se desarrolló en el marco del proyecto de investigación: “Estudio integrado de los procesos físicos, químicos y biológicos en ecosistema de Borde Costero”. El trabajo tuvo como objetivo conocer la estructura comunitaria de quistes de dinoflagelados basados en su composición, abundancia y biodiversidad en los sedimentos superficiales (0 - 3 cm), provenientes de tres áreas dentro de la zona de muestreo (frente a Callao, 12°S). Asimismo, este es uno de los primeros estudios sobre quistes de dinoflagelados en sedimentos recientes al Norte del Ecosistema de la Corriente de Humboldt y junto al estudio de WALL *et al.* (1977) en los océanos Atlántico Norte y Sur, evidencian la gran relevancia de entender la dinámica de poblaciones de quistes de dinoflagelados.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. Se evaluó una transecta de tres estaciones frente a Callao (12°02,804'). Las ubicaciones de las estaciones estudiadas fueron georreferenciadas mediante un GPS (marca Garmin, modelo Oregon 750) (Fig. 1). Los datos referenciales a la ubicación de cada estación se encuentran en la Tabla 1.

This study was conducted as part of the research initiative “Integrated Study of Physical, Chemical, and Biological Processes in Coastal Ecosystems”. Its objective was to characterize the community structure of dinoflagellate cysts in surface sediments (0–3 cm) off the coast of Callao (12°S), focusing on their composition, abundance, and spatial distribution across three designated sampling sites. This work represents one of the first comprehensive assessments of dinoflagellate cysts in recent sediments along the northern boundary of the Humboldt Current ecosystem. Together with the pioneering efforts of WALL *et al.* (1977) in the North and South Atlantic, this study underscores the ecological significance of understanding dinoflagellate cyst dynamics in coastal marine systems.

2. MATERIALS AND METHODS

Study area. A transect comprising three sampling stations was surveyed off the coast of Callao (12°02.804'S). The coordinates of each station were georeferenced using a Garmin Oregon 750 GPS (Fig. 1), and detailed location data are provided in Table 1.

Tabla 1.- Datos georreferenciales de las estaciones

Table 1. Georeferenced station data

Estación/ Station	Coordenadas / Coordinates	Millas náuticas de la costa (mn)/ Nautical miles from the coast (nm)	Profundidad (m)/ Depth (m)
Estación 0 (E-0)	12°3,204'S - 77°13,736'W	4	36
Estación 2 (E-2)	12°2,503'S - 77°17,079'W	8	98
Estación 5 (E-5)	12°1,943'S - 77°39,018'W	30	178

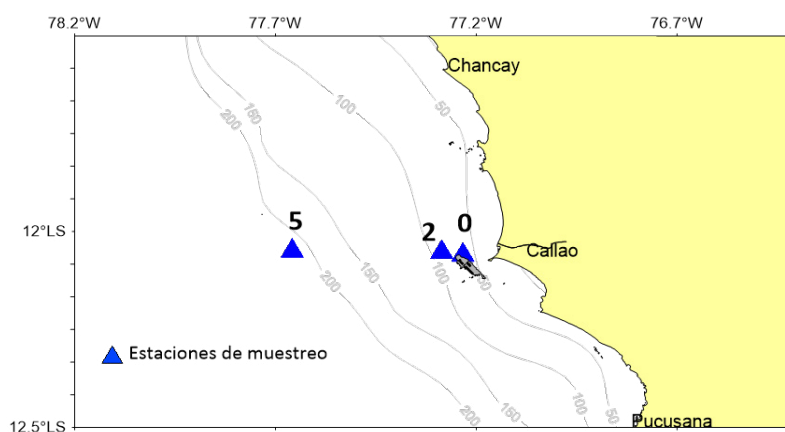


Figura 1.- Carta de posiciones de las estaciones. Junio y diciembre 2021, julio 2022

Figure 1. Station position chart. June and December 2021, July 2022

Obtención y tratamiento de las muestras de quistes

Se obtuvieron muestras de sedimento, recolectadas con un multisacateo (MUC) Oktopus de cuatro tubos, en uno de los testigos se recolectaron *in situ* los tres centímetros superficiales de sedimento empleando dos jeringas de 20 mL sin punta mientras este testigo era simultáneamente extruido, el sedimento de cada jeringa fue colocado en bolsas plásticas con cierre hermético a baja temperatura (4 °C) y oscuridad hasta su análisis.

Las muestras se trataron mediante la técnica palinológica desarrollada por MERTENS *et al.* (2012) y usada por ALVARADO FERNANDEZ (2024) siendo procesadas en el Laboratorio Palinológico de la Universidad Peruana Cayetano Heredia (UPCH). La separación de los quistes se realizó en dos etapas:

Tratamiento físico: previa liofilización de la muestra (IMARPE, Laboratorio de Análisis Instrumental) se trituró la muestra (2,5 g) colocándola luego en una probeta a la cual se adicionó una tableta de *Lycopodium clavatum*, para la validación de los conteos de los quistes, posteriormente se tamizó en mallas nylon (100 y 10 µm) mediante lavados sucesivos, preparando la muestra para el tratamiento químico.

Tratamiento químico: se realizó con HCl (10%) y HF (40%) con el objetivo de eliminar carbonatos y silicatos, respectivamente. Este método se eligió porque permite una mejor limpieza y remoción del material inorgánico de la muestra a diferencia del método biológico donde la muestra presenta un exceso de materia orgánica, que impide la identificación de los quistes, posteriormente se trató el residuo palinológico final mediante la preparación de láminas permanentes, siendo necesario homogenizar el residuo con la ayuda de un vortex (marca Thermo lyne y modelo Maxi Mix Plus). La muestra final se montó entre un portaobjeto y un cubreobjeto en gelatina de glicerina para su observación al microscopio. Finalmente, se agregó una gota de fenol al residuo palinológico y se almacenó a 4 °C.

Análisis microscópico

Las muestras fueron analizadas cualitativa y cuantitativamente mediante un microscopio óptico invertido con contraste de fases (Nikon TS

Sample Collection and Processing of Dinoflagellate Cysts

Sediment samples were collected using a four-tube Oktopus multi-corer (MUC). From one of the sediment cores, the upper three cm were carefully extracted *in situ* using two 20 mL needleless syringes while the core was being extruded. The sediment from each syringe was transferred into sealable plastic bags and stored at 4 °C in the dark until analysis.

Sample processing followed the palynological method described by MERTENS *et al.* (2012) and adapted by ALVARADO FERNANDEZ (2024). All samples were analyzed in the Palynology Laboratory of the Universidad Peruana Cayetano Heredia (UPCH). Cyst isolation was carried out in two stages:

Physical treatment: following freeze-drying (performed at IMARPE's Instrumental Analysis Laboratory), a 2.5 g subsample was ground and transferred to a test tube containing a *Lycopodium clavatum* tablet to facilitate quantitative calibration. The sample was then wet-sieved using 100 µm and 10 µm nylon mesh to remove coarse and fine fractions, preparing it for chemical treatment.

Chemical treatment: to remove inorganic material, the samples were treated with 10% hydrochloric acid (HCl) and 40% hydrofluoric acid (HF), targeting carbonates and silicates, respectively. This method was selected over biological protocols, which often leave residual organic matter that can hinder cyst identification. The final palynological residue was homogenized using a vortex mixer (Thermo Lyne Maxi Mix Plus), and permanent microscope slides were prepared using glycerin jelly. A drop of phenol was added as a preservative, and the samples were stored at 4 °C.

Microscopic analysis

Samples were examined both qualitatively and quantitatively using a Nikon TS 400 inverted phase-contrast microscope equipped with a digital camera. Between 50 and 55 vertical

400) con cámara incorporada. Se realizaron de 50 a 55 barridos verticales con el objetivo de 20X, para cubrir por completo la superficie de la lámina. Se identificaron, contabilizaron y describieron los quistes de dinoflagelados, así como las esporas de *Lycopodium clavatum*. Para la identificación, se consideró la forma del cuerpo del quiste, tamaño, color, ornamentaciones y tipos de procesos según la guía descrita por MATSUOKA y FUKUYO (2000).

Los objetivos de 40X y 60X se utilizaron para la identificación a nivel de especie, siguiendo las convenciones taxonómicas de FENSOME *et al.* (1993). Además, se utilizó la guía de MATSUOKA y FUKUYO (2000), microfotografías, bases de datos de referencia en línea de ZONNEVELD y POSPELOVA (2015).

Tratamiento de los datos

Los datos fueron organizados con el programa de Microsoft® Excel® 2016, teniendo en cuenta las estaciones de muestreo, distancia a costa (DC) y clasificación taxonómica. Con los datos de conteo e identificación, se realizaron dos tipos de matrices. La primera matriz se organizó en forma de presencia/ausencia a fin de determinar la composición y frecuencia de aparición. En la segunda matriz, se estandarizaron los datos de concentraciones a N° quistes. g⁻¹ de sedimento seco.

El análisis estadístico se realizó con el Programa PRIMER v7 y el análisis comunitario en base a los índices de diversidad de Shannon-Weaver (H'), riqueza de Margalef (d) y equidad de Pielou (J). También se aplicó un ANOSIM (análisis de similitud unidireccional) (CLARKE & AINSWORTH, 1993) basado en la distancia de medida de disimilitud de Bray-Curtis (ANDERSON & SANTANA-GARCON, 2015), para evaluar las diferencias en los ensambles de quistes de dinoflagelados respecto al factor Distancia a costa (DC en millas náuticas) durante junio y diciembre 2021 y julio 2022. Además, se hizo un análisis SIMPER (análisis de porcentaje de similitud, disimilitud de Bray-Curtis), para estimar el porcentaje de similaridad de los grupos de especies encontradas en las diferentes distancias a costa, el cual es ejecutado de manera automática, mediante una comparación por pares, calculándose, además, la contribución porcentual de cada taxón.

transects were scanned at 20X magnification to ensure complete slide coverage. Dinoflagellate cysts and *Lycopodium clavatum* spores were identified, counted, and described based on cyst morphology—specifically shape, size, color, surface ornamentation, and the nature of their processes—following the guidelines of MATSUOKA and FUKUYO (2000).

For species-level identification, 40X and 60X objectives were used following the taxonomic framework of FENSOME *et al.* (1993). Additional references included the work of MATSUOKA and FUKUYO (2000), high-resolution photomicrographs, and online databases curated by ZONNEVELD and POSPELOVA (2015).

Data Processing

Data were organized using Microsoft® Excel® 2016, with variables categorized by station, distance from the coast (in nautical miles), and taxonomic classification. Two data matrices were developed: a presence/absence matrix to assess species composition and frequency, and a standardized abundance matrix expressed as the Nro. of cysts. g⁻¹ of dry sediment.

Statistical analyses were conducted using PRIMER v7 software. Community structure was assessed using the Shannon-Weaver diversity index (H'), Margalef's richness index (d), and Pielou's evenness index (J). A one-way ANOSIM (Analysis of Similarities; CLARKE & AINSWORTH, 1993) was performed to evaluate differences in dinoflagellate cyst assemblages according to distance from the coast, based on Bray-Curtis dissimilarity (ANDERSON & SANTANA-GARCON, 2015). Additionally, SIMPER (Similarity Percentages) analysis was applied to estimate the contribution of each taxon to within-group similarity and between-group dissimilarity across coastal distances. The analysis was automated, employing pairwise comparisons to quantify the percentage contribution of each species to the observed patterns.

3. RESULTADOS

Composición y abundancia de quistes de dinoflagelados

Un total de 25 tipos de quistes de dinoflagelados fueron identificados. Se encontraron 21 especies de tipo heterotrófico (18 son Peridiniales y 3 Gymnodiniales) y 4 especies autótrofas (3 son Gonyaulacales y 1 Peridiniales) (Tabla 2, Fig. 2).

3. RESULTS

Composition and abundance of dinoflagellate cysts

A total of 25 distinct dinoflagellate cyst types were identified. Of these, 21 were heterotrophic species—18 belonging to the order Peridiniales and three to Gymnodiniales—while four were autotrophic species, including three from Gonyaulacales and one from Peridiniales (Table 2, Fig. 2).

Tabla 2.- Diversidad de quistes de dinoflagelados. Callao: jun y dic 2021 y jul 2022

Table 2. Diversity of dinoflagellate cysts identified off Callao: June and December 2021, and July 2022

Orden		
Gonyaulacales		
Nombre quistal/ Cyst name	Especie biológica/ Biological species	Grupo trófico/ Trophic group
<i>Bitectatodinium spongium</i>	desconocido	Autótrofos
<i>Lingulodinium machaerophorum</i>	<i>Lingulodinium polyedra</i>	Autótrofos
<i>Spiniferites</i> sp.	<i>Gonyaulax</i> sp.	Autótrofos
Gymnodiniales		
<i>Polykrikos kofoidii</i>	<i>Polykrikos kofoidii</i>	Heterótrofos
<i>Polykrikos schwartzii</i>	<i>Polykrikos schwartzii</i>	Heterótrofos
<i>Polykrikos</i> sp. 1	<i>Polykrikos</i> sp. 1	Heterótrofos
Peridiniales		
<i>Archaeoperidinium</i> sp.	<i>Archaeoperidinium</i> spp.	Heterótrofos
<i>Brigantodinium cariacense</i>	<i>Protoperidinium avellatum</i>	Heterótrofos
<i>Brigantodinium</i> sp.	<i>Protoperidinium</i> sp.	Heterótrofos
<i>Echinodinium delicatum</i>	Desconocida	Heterótrofos
<i>Echinodinium</i> sp. 1		Heterótrofos
<i>Echinodinium</i> sp. 3		Heterótrofos
<i>Echinodinium</i> sp. 5		Heterótrofos
<i>Echinodinium</i> sp.		Heterótrofos
<i>Pentaparsodinium dalei</i>	<i>Pentaparsodinium dalei</i>	Autótrofos
<i>Protoperidinium americanum</i>	<i>Protoperidinium americanum</i>	Heterótrofos
<i>Quinquecupis concreta</i>	<i>Protoperidinium leonis</i>	Heterótrofos
<i>Selenopemphix nephroides</i>	<i>Protoperidinium subinermis</i>	Heterótrofos
<i>Selenopemphix quanta</i>	<i>Protoperidinium conicum</i>	Heterótrofos
<i>Selenopemphix undulata</i>		Heterótrofos
<i>Stelladinium stellatum</i>	<i>Protoperidinium compressum</i>	Heterótrofos
<i>Trinocantodinium applanatum</i>	<i>Protoperidinium pentagonum</i>	Heterótrofos
<i>Votadinium calvum</i>	<i>Protoperidinium oblongum</i>	Heterótrofos
<i>Votadinium spinosum</i>	<i>Protoperidinium claudicans</i>	Heterótrofos

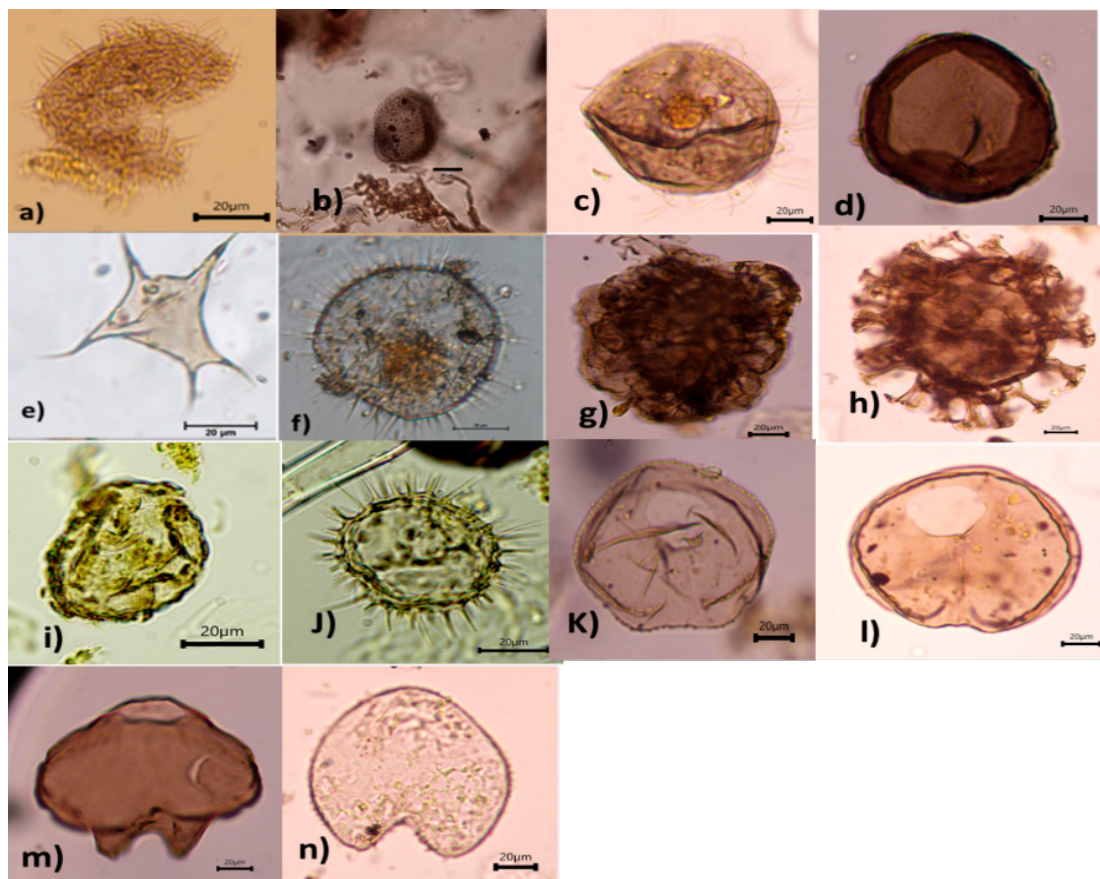


Figura 2.- a) *Echinidinium* sp., b) *Echinidinium* sp. 1, c) *Echinidinium* sp. 5, d) *Brigantedinium cariacense*, e) *Stelladinium stellatum*, f) *Lingulodinium machaerophorum*, g) *Polykrikos kofoidii*, h) *P. schwartzii*, i) *Polykrikos* sp. j) *Selenopemphix quanta*, k) *S. undulata*, l) *S. nefroides*, m) *Quinquecuspsis concreta*, n) *Votadinium spinosum*

Figure 2. a) *Echinidinium* sp., b) *Echinidinium* sp. 1, c) *Echinidinium* sp. 5, d) *Brigantedinium cariacense*, e) *Stelladinium stellatum*, f) *Lingulodinium machaerophorum*, g) *Polykrikos kofoidii*, h) *P. schwartzii*, i) *Polykrikos* sp. j) *Selenopemphix quanta*, k) *S. undulata*, l) *S. nefroides*, m) *Quinquecuspsis concreta*, n) *Votadinium spinosum*

En la Tabla 3, se describen los resultados encontrados en el estudio.

Del orden Peridinales, *Echinidinium* sp. 1, fue la especie que alcanzó la mayor frecuencia (100%) y abundancia (78%) en todas las estaciones, con máximo de 21.120 quistes g^{-1} de sedimento seco (E-5, en julio 2022) promedio $\pm$ D.S. de 6.844 ± 6.953 quistes g^{-1} de sedimento seco, seguido de *Proto-peridinium americana*, que alcanzó un máximo de 6.799 quistes. g^{-1} de sedimento seco y promedio $\pm$ D.S. de 1.381 ± 2.191 quistes g^{-1} de sedimento seco y *Quinquecuspsis concreta* con máximo de 5.884 quistes g^{-1} de sedimento seco y promedio de 2.085 ± 2.261 , ambos valores máximos localizados en la E-5 para diciembre 2021.

El orden Gymnodinales estuvo representado por *Polykrikos kofoidii*, siendo el mayor valor reportado de 3.763 quistes. g^{-1} de sedimento seco y promedio

Table 3 describes the results found in our study.

Among the Peridinales, *Echinidinium* sp. 1 was the most frequent (100%) and abundant species (78%), with a maximum of 21,120 cysts g^{-1} of dry sediment (E-5, July 2022) and a mean $\pm$ SD of $6,844 \pm 6,953 \text{ g}^{-1}$ of dry sediment. It was followed by *Proto-peridinium americanum*, reaching up to 6,799 cysts. g^{-1} of dry sediment (mean $\pm$ SD: $1,381 \pm 2,191$), and *Quinquecuspsis concreta*, with a peak of 5,884 cysts g^{-1} of dry sediment (mean $\pm$ SD: $2,085 \pm 2,261$), both also recorded at station E-5 in December 2021.

Within Gymnodinales, *Polykrikos kofoidii* showed the highest abundance, reaching 3,763 cysts. g^{-1} of dry sediment (mean $\pm$ SD:

Tabla 3.- Análisis cuantitativo de quistes de dinoflagelados (quistes. g⁻¹ de sedimento seco) en estaciones de la plataforma frente a Callao (E-0, E-2 y E-5)Table 3. Quantitative analysis of dinoflagellate cysts (cysts. g⁻¹ of dry sediment) from stations E-0, E-2, and E-5 on the continental shelf off Callao

Columna de sedimento/ Sediment column (0 - 3 cm)	Junio 2021			Diciembre 2021			Julio 2022		
	E0	E2	E5	E0	E2	E5	E0	E2	E5
Orden									
Gonyaulacales									
<i>Bitectatodinium spongium</i>	0	0	215	0	0	0	0	0	0
<i>Lingulodinium machaerophorum</i>	51	27	1290	102	52	0	0	181	708
<i>Spiniferites</i> sp.	256	27	1505	45	117	131	566	588	1358
Gymnodiniales									
<i>Polykrikos kofoidii</i>	102	438	3763	203	117	3400	171	769	944
<i>Polykrikos schwartzii</i>	768	328	1398	553	117	2354	684	497	226
<i>Polykrikos</i> sp. 1	0	0	430	45	0	785	26	90	354
Peridinales									
<i>Archaeoperidinium</i> sp.	358	109	538	102	55	131	0	90	340
<i>Brigantedinium cariacense</i>	410	328	1398	45	52	654	145	678	792
<i>Brigantedinium</i> sp.	0	164	0	0	0	523	0	90	113
<i>Echinidinium delicatum</i>	0	219	0	0	0	654	0	0	0
<i>Echinidinium</i> sp. 1	5274	1752	10643	654	2550	12683	1171	5246	21620
<i>Echinidinium</i> sp. 2	256	0	753	451	388	654	92	0	566
<i>Echinidinium</i> sp. 5	6862	2737	0	0	52	0	566	1945	340
<i>Echinidinium</i> sp.	0	109	968	0	0	785	0	90	0
<i>Pentapharsodinium dalei</i>	0	0	108	0	0	131	13	0	0
<i>Protoperidinium americanum</i>	102	356	1398	440	169	6799	66	497	2603
<i>Quinquecupis concreta</i>	358	958	5375	508	455	5884	250	1357	3622
<i>Selenopemphix nephroides</i>	102	109	860	203	52	1308	26	354	566
<i>Selenopemphix quanta</i>	51	55	430	0	0	654	26	181	340
<i>Selenopemphix undulata</i>	102	164	323	0	52	262	0	317	679
<i>Stelladinium stellatum</i>	205	55	1075	45	117	785	118	271	226
<i>Trinovantedinium applanatum</i>	51	0	0	0	0	0	66	0	0
<i>Votadinium calvum</i>	0	164	108	0	0	392	105	90	226
<i>Votadinium spinosum</i>	51	246	323	0	55	1308	0	588	340
Total de quistes / Total cyst	15362	8349	32897	3396	4403	40272	4091	13922	35963

± DS de 1.101 ± 1.440 quistes g⁻¹ de sedimento seco y los Gonyaulacales por *Spiniferites* sp. con 1.505 quistes g⁻¹ de sedimento seco con promedio de 510 ± 562 quistes. g⁻¹ de sedimento seco.

Análisis comunitario

La diversidad H' (Shannon-Weaver) mostró valores comprendidos entre 2,24 bits/ind. (E-0) y 3,345 bits/ind. (E-5) determinados en junio 2021, mientras que, la diversidad de Margalef estuvo entre 1,66 (E-0) y 1,993 (E-2) con el valor más alto (20 especies) encontrado en junio 2021 y el más bajo (13 especies) reportado en diciembre 2021. Por su parte, el índice de equitabilidad (J) fluctuó entre 0,548 (E-0) y 0,8602 (E-0) determinados en junio y diciembre 2021, respectivamente (Fig. 3).

$1,101 \pm 1,440$), while the most abundant taxon among the Gonyaulacales was *Spiniferites* sp., with 1,505 cysts g⁻¹ of dry sediment (mean: 510 ± 562).

Community analysis

Shannon-Weaver diversity index (H') ranged from 2.24 bits/ind. (E-0) to 3.345 bits/ind. (E-5) in June 2021. Margalef's species richness index varied from 1.66 (E-0) to 1.993 (E-2), with the highest species count (20) in June 2021 and the lowest (13) in December 2021. Pielou's evenness index (J) ranged from 0.548 (E-0) to 0.8602 (E-0), recorded in June and December 2021, respectively (Fig. 3).

No se evidenciaron diferencias significativas en las abundancias totales de quistes registradas en las estaciones 0, 2 y 5, ubicadas a 4, 8 y 30 mn, considerando el factor distancia a costa, sin embargo, las E-0 y E-2 registraron menores densidades de quistes de dinoflagelados, mientras que la E-5, tuvo la mayor densidad de éstos (Tabla 3).

No statistically significant differences in total cyst abundances were observed across the three stations (E-0, E-2, and E-5), located 4, 8, and 30 nm offshore, respectively. However, lower densities were recorded at E-0 and E-2, while the highest densities occurred at E-5 (Table 3).

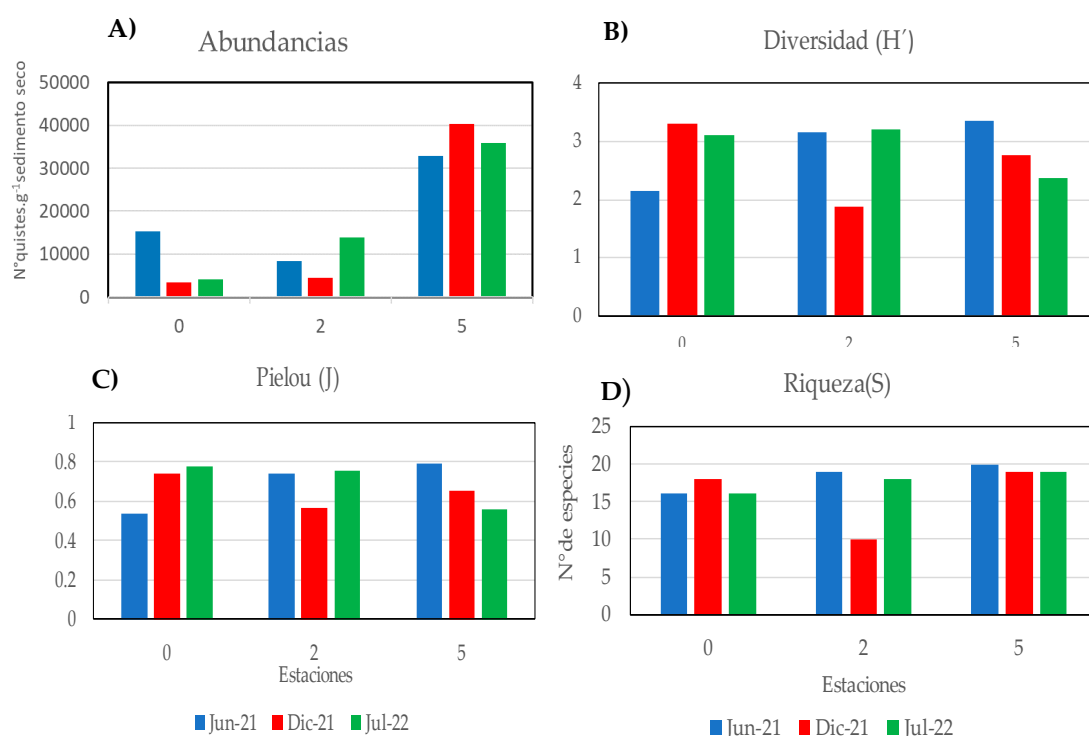


Figura 3.- A) Abundancias totales de quistes de dinoflagelados (quistes. g^{-1} sedimento seco), B) Índice de Diversidad de Shannon-Weaver (H'), C) Índice de Equidad de Pielou, D) Riqueza de especies (S)

Figure 3. A) Total abundances of dinoflagellate cysts (cysts. g^{-1} of dry sediment), B) Shannon-Weaver diversity index (H'), C) Pielou's evenness index, D) Species richness (S)

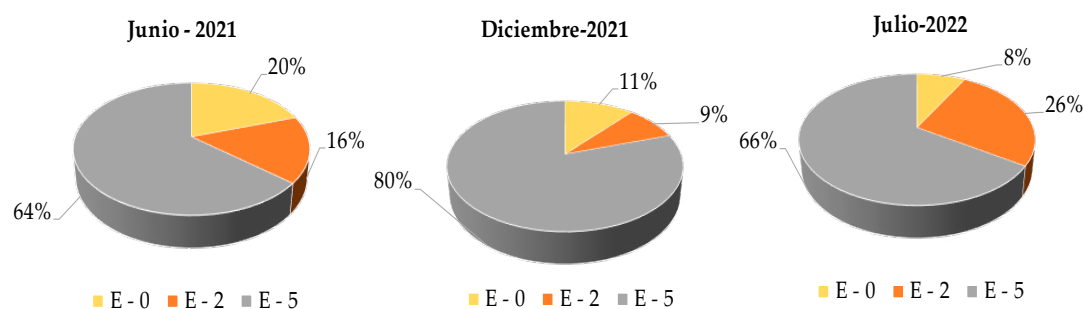


Figura 4.- Contribución porcentual del número de quistes. g^{-1} de sedimento seco de acuerdo con la distancia de costa (E-0: 4 mn, E-2: 8 mn, E-5: 30 mn)

Figure 4. Percentage contribution of the number of cysts. g^{-1} of dry sediment based on the distance from the coast (E-0: 4 nm, E-2: 8 nm, E-5: 30 nm)

En la Figura 4 se muestra la contribución porcentual del total de N° quistes. g⁻¹ de sedimento seco evidenciándose, el mayor porcentaje de quistes de dinoflagelados en la E-5. Cabe destacar el aporte diferenciado del orden Peridiniales, que fue importante en los registros totales y en los resultados de este análisis.

Los resultados del ANOSIM mostraron que no hubo diferencia significativa entre los ensambles de quistes de dinoflagelados registrados en las estaciones (Tabla 4) ubicadas a distintas distancias a la costa (4, 8 y 30 mn). El porcentaje de disimilitud entre grupos fue determinado a través del SIMPER y fluctuó entre 29,11 y 35,55%. La mayor similitud se encontró en el grupo correspondiente a 30 mn (76,41%). Las especies que contribuyeron con la similitud del grupo fueron *Echinidinium* sp. (23,75%), *Selenopenphix quanta* (22,67%) y *Quinquecuspis concreta* (19,80%). La menor disimilitud fue de 29,11 entre los grupos 2 y 8. Los tres taxones que más contribuyeron a esta disimilitud fueron *Trinovantedinium applanatum* (7,45%), *Archaeoperidinium* sp. (6,83%), *Brigantedinium* sp. (5,93%) y Foraminífera (8%).

Figure 4 illustrates the percentage contribution of total cyst concentrations (cysts. g⁻¹ of dry sediment), showing a clear dominance of dinoflagellate cysts at station E-5. Notably, Peridiniales contributed substantially to the total counts and analysis outcomes.

The ANOSIM results indicated no significant differences among dinoflagellate cyst assemblages at varying distances from shore (4, 8, and 30 nm) (Table 4). SIMPER analysis revealed dissimilarity values ranging from 29.11% to 35.55%, with the highest within-group similarity observed at 30 nm (76.41%). The taxa contributing most to this similarity were *Echinidinium* sp. (23.75%), *Selenopenphix quanta* (22.67%), and *Quinquecuspis concreta* (19.80%). The lowest dissimilarity (29.11%) was between the 4 and 8 nm groups. The taxa most responsible for this dissimilarity were *Trinovantedinium applanatum* (7.45%), *Archaeoperidinium* sp. (6.83%), *Brigantedinium* sp. (5.93%), and Foraminifera (8%).

Tabla 4.- Análisis de similitud de una Vía (ANOSIM)

Table 4. One-Way Similarity Analysis

Grupos	Estadística	R Nivel de significancia %	Permutaciones posibles	Permutaciones actuales	Número ≥ al observado
4, 8	0,259	30	10	10	3
4, 30	0,852	10	10	10	1
8, 30	0,407	10	10	10	1

Factor: Distancia Costa (4, 8, 30 mn)

Global Test

Sample statistic (Global R): 0,498

Pairwise Tests

4. DISCUSIÓN

Composición de ensambles de quistes

Se registró 25 tipos de quistes de dinoflagelados, varios de los cuales ya habían sido documentados por LEMBEYE VALDIVIA (2004), ALVES-DE-SOUZA *et al.* (2008) y SEGUEL *et al.* (2009). Los quistes de Peridiniales heterótrofos, del género *Echinidinium* sp. fueron los más frecuentes y abundantes, representando el 38% del total de los quistes heterótróficos. El estudio de SUESS y VON HUENE (1990) en Pisco, evidenció 22 tipos de quistes de los cuales también destacaron los Peridiniales heterótrofos con la especie *Brigantedinium* sp., que

4. DISCUSSION

Cyst assemblage composition

A total of 25 dinoflagellate cyst types were recorded, several of which had been previously identified by LEMBEYE VALDIVIA (2004), ALVES-DE-SOUZA *et al.* (2008), and SEGUEL *et al.* (2009). Among them, heterotrophic Peridiniales cysts—particularly those belonging to the genus *Echinidinium*—were the most frequent and abundant, representing 38% of the total heterotrophic cysts. This finding aligns with the results of SUESS and VON HUENE (1990) in Pisco, who reported 22 cyst types, with

estuvo de manera frecuente y abundante, resultados que corroboran lo manifestado por WALL *et al.* (1977) acerca del efecto del afloramiento ya que en estas aguas hay gran presencia de nutrientes (GRACO *et al.*, 2019), principal fuente de alimento para grupos heterótrofos como los Protoperidinales (JACOBSON & ANDERSON, 1986).

El 91% de los quistes identificados en este estudio fueron Peridinales heterótrofos, los que obtuvieron las mayores abundancias, similar a lo encontrado por LEWIS *et al.* (1990), quien determinó el predominio de este tipo de quistes en la Cuenca occidental de Pisco-Perú. Este grupo también se ha encontrado en los sedimentos de la parte sur del Perú-bahía Paracas (ALVARADO FERNANDEZ, 2024) donde sus abundancias dependieron del origen del material orgánico, que puede ser marino o terrígeno.

El segundo grupo de quistes que destacó por su alta frecuencia fue el de los Gymnodinales, conformado por *Polykrikos schwartzii* y *P. kofoidii*, alcanzando 53% y 49%, respectivamente del total de quistes heterótrofos. Ambas especies fueron identificadas por MATSUOKA (1999) quien re-examinó la relación del estado móvil-quiste. Estas especies están consideradas como indicadoras de aguas costeras eutróficas o hipertróficas (MATSUOKA *et al.*, 2003; POSPELOVA *et al.*, 2004).

Finalmente, quistes de Gonyaulacales, alcanzaron representatividad en este trabajo con *Spiniferites* spp., especie con distribución nerítica y cosmopolita (WALL *et al.*, 1977). En la costa central del Perú, ALVARADO FERNANDEZ (2024) registró su presencia en bahía Paracas, también fue reportado al sur de Chile por JOYCE (2004) en el canal Puyuhuapi, asociado a un sistema de corrientes estuarinas, al ser corrientes lentas contribuyen con la acumulación de quistes en la zona de estudio (PINILLA MATAMALA *et al.*, 2019).

Distribución espacial de quistes

La variación en la sedimentación de los quistes entre cada estación pudo deberse a características hidrológicas propias de cada una de las zonas de muestreo (DALE, 1976). Varios autores señalan que el factor determinante para la mayor acumulación de quistes es el tipo de sustrato (DALE, 1976; BLANCO, 1988) siendo los sustratos finos donde más tienden a acumularse (LEMBEY VALDIVIA, 2004; PEÑA-MANJARREZ *et al.*, 2005;

Brigantedinium sp. being one of the most prominent heterotrophic Peridinales species. These observations support the conclusions of WALL *et al.* (1977), who highlighted the role of upwelling systems in enhancing nutrient availability (GRACO *et al.*, 2019), which constitutes a primary food source for heterotrophic groups such as the Protoperidinales (JACOBSON & ANDERSON, 1986).

In this study, 91% of the identified cysts were heterotrophic Peridinales, which also exhibited the highest abundance values—results consistent with those of LEWIS *et al.* (1990), who documented similar patterns in the western Pisco Basin. Comparable trends have also been observed in Paracas Bay, southern Peru, where the abundance of these cysts was linked to the source of organic matter, whether marine or terrestrial in origin (ALVARADO FERNANDEZ, 2024).

The second most prevalent group was the Gymnodinales, represented by *Polykrikos schwartzii* and *P. kofoidii*, accounting for 53% and 49% of the total heterotrophic cysts, respectively. These species were previously characterized by MATSUOKA (1999), who redefined the cyst-motile stage relationship. Both are considered indicators of eutrophic and hypertrophic coastal waters (MATSUOKA *et al.*, 2003; POSPELOVA *et al.*, 2004).

Gonyaulacales cysts were also present in the assemblage, most notably *Spiniferites* spp., a cosmopolitan neritic taxon (WALL *et al.*, 1977). Along Peru's central coast, this species was recorded in Paracas Bay (ALVARADO FERNANDEZ, 2024) and further south in Chile's Puyuhuapi Channel (JOYCE, 2004), where it is associated with estuarine circulation systems that promote cyst accumulation due to reduced water movement (PINILLA MATAMALA *et al.*, 2019).

Spatial distribution of cysts

Spatial variability in cyst abundance across stations may reflect differences in local hydrographic conditions (DALE, 1976). The type of sediment has been widely recognized as a key determinant of cyst accumulation (DALE,

MIZUSHIMA *et al.*, 2007). Las razones para estas mayores abundancias se basan en que los quistes encuentran protección en las características físicas y químicas de este sustrato, que favorecen su preservación y viabilidad (SALGADO *et al.*, 2011).

La distribución espacial evidenció mayores abundancias de quistes heterotróficos en E5, la más profunda y alejada de la costa de las tres estaciones estudiadas. Los sedimentos en esta área son predominantemente de fracciones finas (limos y arcillas) lo que, sumado a la escasa bioturbación del sedimento, condiciones anóxicas en el fondo y la ocurrencia de sedimentos laminados brinda mejores condiciones para que los quistes de dinoflagelados se mantengan enquistados (GUTIÉRREZ *et al.*, 2009; SIFEDDINE *et al.*, 2008; SOLÍS *et al.*, 2011). Así mismo, la poca circulación hidrodinámica trae como consecuencia alta concentración de materia orgánica en el sedimento, lo cual también origina mayor demanda de oxígeno disuelto en el fondo, el conjunto de todos estos factores determina finalmente la calidad de la materia orgánica que repercute sobre el asentamiento de las diferentes comunidades bentónicas, incluyendo los quistes (ALVARADO CALLEJAS, 2012; JIMÉNEZ CAMPEÁN, 2016).

Las bajas concentraciones y diversidad de quistes en los sedimentos de la estación E0 de la costa podrían estar relacionadas al tipo de sustrato (arenoso). Este tipo de sustrato, característico de zonas someras, está más influenciado por el movimiento de masas de agua y los vientos, factores que resuspenden partículas finas (incluyendo quistes) lo cual explicaría su naturaleza arenosa y que los quistes y otras partículas finas se asienten en zonas profundas, ya que son fondos con poca influencia de corrientes de agua y vientos (VELAZCO CASTILLO, 2001; GRACO *et al.*, 2019). Asimismo, los sedimentos de la estación E-0 están más influenciados por los efectos de la bioturbación y consecuente mezcla del sedimento (VELAZCO *et al.*, 2021) que los ambientes más profundos de E-2 y E-5 (SIFEDDINE *et al.*, 2008; GUTIÉRREZ *et al.*, 2009).

Las corrientes también intervienen en la estabilidad del sedimento superficial, esto significa que gran parte del material que sedimenta en área someras puede estar localmente afectado por corrientes superficiales, situación que estaría sucediendo en la estación más costera (E-0) (ROMERO *et al.*, 2022). Por otro lado, la presencia de una relativa mayor diversidad de quistes en las estaciones más profundas y

1976; BLANCO, 1988), with finer substrates favoring higher preservation potential (LEMBEYE VALDIVIA, 2004; PEÑA-MANJARREZ *et al.*, 2005; MIZUSHIMA *et al.*, 2007). These substrates provide protective microenvironments that enhance cyst viability and long-term preservation (SALGADO *et al.*, 2011).

The highest concentrations of heterotrophic cysts were recorded at Station E-5, the most offshore and deepest of the three sampling sites. Sediments at this station are predominantly composed of fine-grained particles (silts and clays), and conditions such as low bioturbation, bottom-water anoxia, and laminated sediment layers offer a favorable environment for cyst deposition and retention (GUTIÉRREZ *et al.*, 2009; SIFEDDINE *et al.*, 2008; SOLÍS *et al.*, 2011). Additionally, low hydrodynamic energy in this area leads to the accumulation of organic matter, increasing the oxygen demand at the seafloor. These combined factors ultimately influence the quality of organic material and the composition of benthic communities, including dinoflagellate cysts (ALVARADO CALLEJAS, 2012; JIMÉNEZ CAMPEÁN, 2016).

In contrast, lower cyst diversity and abundance at the nearshore station E-0 may be attributed to its sandy substrate. Shallow sandy areas are more exposed to water column turbulence and wind-driven resuspension of fine sediments, including cysts. These particles are often transported and deposited in deeper, more stable environments (VELAZCO CASTILLO, 2001; GRACO *et al.*, 2019). Furthermore, E-0 is more affected by bioturbation and sediment mixing (VELAZCO *et al.*, 2021), unlike the deeper E-2 and E-5 stations (SIFEDDINE *et al.*, 2008; GUTIÉRREZ *et al.*, 2009).

Hydrodynamic forces also influence surface sediment stability. In shallow zones like E-0, locally intensified currents may resuspend newly settled material, which could explain the lower cyst retention compared to deeper stations (ROMERO *et al.*, 2022). On the other hand, the slightly higher cyst diversity observed at deeper stations may be linked to allochthonous contributions (PALAFOX SILVA, 2013).

alejadas de la plataforma podría estar vinculada al aporte externo (PALAFOX SILVA, 2013).

Finalmente, un aspecto a considerar es la presencia de macrobentos y meiobentos permanente en el área de estudio, ya que los quistes son esencialmente material orgánico y una potencial fuente de alimento para diversos organismos bentónicos (ICHIMI & MONTANI, 2001). Se ha observado la presencia de organismos de diferente tamaño (gastrotricha, poliquetos, nemátodos) en directa convivencia con el fondo, tanto durante períodos fríos (ARAMAYO, 2018) como durante períodos cálidos (ARAMAYO *et al.*, 2021), idea que se refuerza con la extracción frecuente de quistes y de otros organismos en la misma muestra (V. Aramayo, comunicación personal, abril 2023).

5. CONCLUSIONES

La alta abundancia de quistes de dinoflagelados peridiniales y heterótrofos en el área evaluada, fue indicador de condiciones de alta productividad.

La mayor abundancia de quistes de dinoflagelados en E-5 podría deberse más al tipo de sustrato que a la profundidad, siendo el sustrato limo-arcilloso el más favorable para la sedimentación de quistes heterotróficos por su gran cantidad de materia orgánica y menor bioturbación del sedimento.

Los resultados presentados en este estudio ameritan el desarrollo de evaluaciones más periódicas y enfocadas en la naturaleza del sustrato.

En el presente estudio no se registraron quistes de posibles especies de Floraciones de Algas Nocivas (FAN). Se puede complementar este estudio en otras épocas del año.

Agradecimientos

Expresamos nuestro agradecimiento al proyecto Estudio integrado del Afloramiento costero frente a Perú; al personal del Laboratorio de Bentos Marino por la recolecta de las muestras de sedimento, al Ing. André Alvarado por su apoyo en el análisis de las muestras, a la Dra. Lourdes Morquecho y a la Dra. Tomasa Cuéllar Martínez del CICESE, México, por su experta orientación en la identificación de quistes de dinoflagelados.

An additional factor to consider is the presence of permanent macro- and meiofaunal communities in the study area. As dinoflagellate cysts are organic in nature, they serve as a potential food source for various benthic organisms (ICHIMI & MONTANI, 2001). Observations during both cold (ARAMAYO, 2018) and warm periods (ARAMAYO *et al.*, 2021) confirmed the presence of benthic taxa such as gastrotrichs, polychaetes, and nematodes interacting directly with the sediment surface. This is further supported by the consistent co-occurrence of cysts and benthic fauna in collected samples (V. Aramayo, pers. comm., April 2023).

5. CONCLUSIONS

The high abundance of peridinal and heterotrophic dinoflagellate cysts in the evaluated area indicated high productivity conditions.

The pronounced cyst concentrations observed at Station E-5 are likely more influenced by sediment composition than depth. Specifically, the silty-clay substrate found at this site favors the accumulation and preservation of heterotrophic cysts due to its elevated organic matter content and lower levels of bioturbation.

These findings underscore the importance of conducting regular monitoring efforts, with a particular emphasis on sediment characteristics, to better understand the dynamics of dinoflagellate cyst deposition in this region.

No cysts associated with harmful algal bloom (HAB) species were detected during this study. Future work should consider extending sampling to different seasons.

Acknowledgments

We thank the project Integrated Study of Coastal Upwelling off Peru for supporting this research. We are also grateful to the team from the Marine Benthos Laboratory for collecting the sediment samples and to Engineer André Alvarado for his assistance in processing and analyzing the samples. Special recognition is extended to Dr. Lourdes Morquecho and Dr. Tomasa Cuéllar Martínez from CICESE, Mexico, for their expert guidance in the identification of dinoflagellate cysts.

6. REFERENCIAS

- ALVARADO FERNANDEZ, Y. A. (2024). *Análisis paleoambiental de la eutrofización mediante el estudio de dinocistas y parámetros geoquímicos en la bahía de Paracas durante el Antropoceno* [Tesis de pregrado, Universidad Nacional de Ingeniería]. Repositorio Institucional UNI. <http://hdl.handle.net/20.500.14076/27692>
- ALVARADO CALLEJAS, Y. L. (2012). *Abundancia y distribución vertical de quistes de dinoflagelados (Goniaulacales y Peridinales) en sedimentos del golfo de Fonseca, departamento de La Unión* [Tesis de Licenciatura, Universidad de El Salvador]. Repositorio UES. <https://hdl.handle.net/20.500.14492/11650>
- ALVES-DE-SOUZA, C., VARELA, D., NAVARRETE, F., FERNÁNDEZ, P. & LEAL, P. (2008). Distribution, abundance and diversity of modern dinoflagellate cyst assemblages from southern Chile (43–54°S). *Botanica Marina*, 51, 399–410. <https://doi.org/10.1515/BOT.2008.052>
- ANDERSON, M. J. & SANTANA-GARCON, J. (2015). Measures of precision for dissimilarity-based multivariate analysis of ecological communities. *Ecology Letters*, 18, 66–73. <https://doi.org/10.1111/ele.12385>
- ARAMAYO, V. (2018). Diversidad, densidad y distribución vertical de la meiofauna bentónica en sedimentos fangosos frente a Perú central (12°S). *Bol Inst Mar Perú*, 33(1), 90–97. <https://revistas.imarpe.gob.pe/index.php/boletin/article/view/56>
- ARAMAYO, V., ROMERO, D., QUIPÚZCOA, L., GRACO, M., MARQUINA, R., SOLÍS, J. & VELAZCO, F. (2021). Respuestas de los bentos marino frente a El Niño Costero 2017 en la plataforma continental de Perú central (Callao, 12°S). *Bol Inst Mar Perú*, 36(2), 476–509. <https://doi.org/10.53554/boletin.v36i2.349>
- BLANCO, J. (1988). Distribución vertical y asociación al sedimento de quistes de dinoflagelados en la ría de Ares y Betanzos. *Inv. Pesq.*, 52(3), 335–342.
- BOGUS, K., MERTENS, K. N., LAUWAERT, J., HARDING, I. C., VRIELINCK, H., ZONNEVELD, K. A. & VERSTEEGH, G. J. (2014). Differences in the chemical composition of organic-walled dinoflagellate resting cysts from phototrophic and heterotrophic dinoflagellates. *Journal of Phycology*, 50, 254–266. <https://doi.org/10.1111/jpy.12170>
- BOLCH, C. J. & HALLEGRAEFF, G. M. (1990). Dinoflagellate cysts in recent marine sediments from Tasmania, Australia. *Botanica Marina*, 33(2), 173–192. <https://doi.org/10.1515/botm.1990.33.2.173>
- CLARKE, K. R. & AINSWORTH, M. (1993) A method of linking multivariate community structure to environmental variables. *Marine Ecology Progress Series*, 92, 205–219. <https://www.jstor.org/stable/24832527>
- DALE, B. (1976). Cyst formation, sedimentation and preservation: factors affecting dinoflagellate assemblages in recent sediments from Trondheimsfjord. Norway. *Review of Paleobotany and Palynology*, 22, 39–60. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(76\)90010-5](https://doi.org/10.1016/0034-6667(76)90010-5)
- EVITT, W. R. (1986). Sporopollenin dinoflagellate cysts: their morphology and interpretation. *Micropaleontology*, 32(3), 282–285. <https://doi.org/10.2307/1485622>
- FENSOME, R. A., TAYLOR, F. J. R., NORRIS, G., SARJEANT, W. A. S., WHARTON, D. I. & WILLIAMS, G. L. (1993). A classification of living and fossil dinoflagellate. (Special Publication Nº 7). *Micropaleontology*, 39(2), 1–192.
- GRACO, M., ANCULLE, T., ARAMAYO, V., BERNALES, A., CARHUAPOMA, W., CORREA, D., ERNESTO, J. C., GARCÍA, W., LEDESMA, J., MARQUINA, R., QUIPÚZCOA, L., ROMERO, D., SARMIENTO, M. & SOLÍS, J. (2019). Análisis de las condiciones oceanográficas y biológicas del afloramiento costero frente a Callao en periodos contrastantes durante el 2018. *Bol Inst Mar Perú*, 34(2), 519–543. <https://hdl.handle.net/20.500.12958/3389>
- GUTIÉRREZ, D., SIFEDDINE, A., FIELD, D. B., ORTLIEB, L., VARGAS, G., CHÁVEZ, F. P., VELAZCO, F., FERREIRA, V., TAPIA, P., SALVATTECI, R., BOUCHER, H., MORALES, M. C., VALDÉS, J., REYSS, J. L., CAMPUSANO, A., BOUSSAFIR, M., MANDENG-YOGO, M., GARCÍA, M. & BAUMGARTNER, T. (2009). Rapid reorganization in ocean biogeochemistry off Peru towards the end of the Little Ice Age. *Biogeosciences*, 6, 835–848. <https://doi.org/10.5194/bg-6-835-2009>
- ICHIMI, K. & MONTANI, S. (2001). Effects of deposit feeder ingestion on the survival and germination of marine flagellate cysts. *Fisheries Science*, 67, 1178–1180. <https://doi.org/10.1046/j.1444-2906.2001.00378.x>
- JACOBSON, D. M. & ANDERSON, D. M. (1986). Thecate heterotrophic dinoflagellates: Feeding behavior and mechanisms. *Journal of Phycology*, 22, 249–258. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1986.tb00021.x>
- JIMÉNEZ CAMPEÁN, A. (2016). *Asentamiento y reclutamiento de poliquetos bentónicos en la plataforma continental frente a Callao desde verano a invierno de 2015* [Tesis de Maestría, Universidad Peruana Cayetano Heredia]. Repositorio Institucional UPCH. <https://hdl.handle.net/20.500.12866/10014>
- JOYCE, L. B. (2004). Dinoflagellate cysts in recent marine sediments from Scapa Flow, Orkney, Scotland. *Botanica Marina*, 47, 173–183. <https://doi.org/10.1515/BOT.2004.018>
- KREMP, A., HINNERS, J., KLAIS, R., LEPPÄNEN, A.-P. & KALLIO, A. (2018). Patterns of vertical cyst distribution and survival in 100-year-old sediment archives of three spring dinoflagellate species from the Northern Baltic Sea. *European Journal of Phycology*, 53(2), 135–145. <https://doi.org/10.1080/09670262.2017.1386330>
- LEMBEYE VALDIVIA, G. (2004). Distribución de quistes de *Alexandrium catenella* y otros dinoflagelados en sedimentos en la zona sur-austral de Chile. *Cienc. Tecnol. Mar.*, 27(2), 21–31. <http://hdl.handle.net/1834/4126>
- LEWIS, J., DODGE, J. D. & POWELL, A. J. (1990). Quaternary dinoflagellates cysts from the upwelling system offshore Perú, Hole 686B, ODP Leg 112. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results*, 112, 323–328. <https://app.ingemmet.gob.pe/biblioteca/pdf/Geral-46.pdf>
- LUNDHOLM, N., RIBEIRO, S., ANDERSEN, T. J., KOCH, T., GODHE, A., EKELEND, F. & ELLEGAARD, M. (2011). Buried alive germination of up to a century old marine protist resting stages. *Phycologia*, 50(6), 629–640. <https://doi.org/10.2216/11-16.1>

- MAEDA, S. & KISHIMOTO, R. (1970). Upwelling off the coast of Peru. *Journal of the Oceanographical Society of Japan*, 26(5), 300-309. <https://doi.org/10.1007/BF02769471>
- MARGALEF, R. (1978). Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanologica acta*, 1(4), 493-509. <https://archimer.ifremer.fr/doc/00123/23403/>
- MATSUOKA, K. (1999). Eutrophication process recorded in dinoflagellate cyst assemblages a case of Yokohama Port, Tokyo Bay, Japan. *The Science of the Total Environment*, 231, 17-35. [https://doi.org/10.1016/S0048-9697\(99\)00087-X](https://doi.org/10.1016/S0048-9697(99)00087-X)
- MATSUOKA, K. & FUKUYO, Y. (2000). *Guía técnica para el estudio de quistes de dinoflagelados actuales*. WESTPAC-HAB/WESTPAC/IOC.
- 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. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbg111>
- MENÉNDEZ MEZA, M. V. (2020). *Composición, diversidad y abundancia de dinoflagelados del mar ecuatorial, durante el Crucero Regional Conjunto CO-I XXII- 2019* [Trabajo de Titulación, Universidad Estatal Península de Santa Elena]. Repositorio UPSE.
- MERTENS, K. N., PRICE, A. M. & POSPELOVA, V. (2012). Determining the absolute abundance of dinoflagellate cysts in recent marine sediments II: Further tests of the *Lycopodium* marker-grain method. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 184, 74-81. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2012.06.012>
- MIZUSHIMA, K., MATSUOKA, K. & FUKUYO, Y. (2007). Vertical distribution of *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* (Dinophyceae) cysts in Ambon Bay and Hurun Bay, Indonesia. *Plankton Benthos Res.*, 2(4), 163-174. <https://doi.org/10.3800/pbr.2.163>
- MONTES, I. (2023). El afloramiento costero frente a la costa peruana. *Boletín científico El Niño, Instituto Geofísico del Perú*, 10(1), 4-7. <http://hdl.handle.net/20.500.12816/5405>
- PALAFOS SILVA, L. H. (2013). *Registro palinológico en sedimentos laminados de la cuenca La Paz, Baja California Sur y su relación con cambios paleoceanográficos y paleoclimáticos* [Tesis de Maestría, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada]. Repositorio CICESE. <https://acortar.link/SlvKm1>
- PEÑA-MANJARREZ, J. L., HELENES, J., GAXIOLA-CASTRO, G. & ORELLANA-CEPEDA, E. (2005). Dinoflagellate cysts and bloom events at Todos Santos Bay, Baja California, México, 1999–2000. *Continental Shelf Research*, 25, 1375–1393. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2005.02.002>
- PINILLA MATAMALA, E., SOTO SOTO, G. & SOTO RIQUELME, C. (2019). *Convenio de desempeño 2018: Determinación de las escalas de intercambio de agua en fiordos y canales de la Patagonia sur, Etapa II* (Informe Final). Instituto de Fomento Pesquero (IFOP). <https://acortar.link/ZfctKd>
- POSPELOVA, V., CHMURA, G. L. & WALKER, H. A. (2004). Environmental factors influencing the spatial distribution of dinoflagellate cyst assemblages in shallow lagoons of southern New England (USA). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 128, 7-34. [https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(03\)00110-6](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(03)00110-6)
- ROJAS DE MENDIOLA, B. (1979). Red tide Along the Peruvian Coast. In D. L. Tylor & H. H. Seliger (Eds.), *Toxic Dinoflagellate Blooms* (pp. 183-190). Elsevier.
- ROMERO, C. Y., TAM, J. & DOMÍNGUEZ, N. (2022). Modelado de la circulación climatológica en la Bahía de Miraflores y sus áreas adyacentes (Lima, Perú). *Inf Inst Mar Perú*, 49(1), 137-146. <https://hdl.handle.net/20.500.12958/4043>
- SALGADO, P., TRONCOSO, V. A., MONTRESOR, M., SALAMANCA, M. & LANGE C. B. (2011). First record of *Lingulodinium polyedrum* (Dinophyceae) resting cysts in coastal sediments from the Inner Sea of Chiloé, Los Lagos Region, southern Chile (~41°-43°S). *Gayana Bot.*, 68(1), 106-109. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-66432011000100012>
- SÁNCHEZ, S. & DELGADO, E. (1996). Mareas rojas en el área de Callao (12°S) 1980 -1995. *Inf Prog Inst Mar Perú*, (44), 19-37. <https://hdl.handle.net/20.500.12958/1231>
- SÁNCHEZ, S., DELGADO, E., BERNALES, A., JACOBO, N., FRANCO, A. & CORREA, D. (2021). Floraciones algales nocivas en la costa peruana durante El Niño Costero 2017 y su relación con las condiciones ambientales. *Bol Inst Mar Perú*, 36(2), 452-462. <https://doi.org/10.53554/boletin.v36i2.347>
- SEGUEL, M., SFEIR, A. & LABRA, G. (2009). *Distribución de quistes de Alexandrium catenella y otros dinoflagelados en la zona comprendida entre el Golfo de Penas y canal Concepción. Crucero CIMAR 14. Fiordos* (Informes preliminares). Comité Oceanográfico Nacional.
- SIFEDDINE, A., GUTIÉRREZ, D., ORTLIEB, L., BOUCHER, H., VELAZCO, F., FIELD, D., VARGAS, G., BOUSSAFIR, M., SALVATTECI, R., FERREIRA, V., GARCÍA, M., VALDÉS, J., CAQUINEAU, S., MANDENG-YOGO, M., CETIN, F., SOLÍS, J., SOLER, P. & BAUMGARTNER, T. (2008). Laminated sediments from the central Peruvian continental slope: A 500-year record of upwelling system productivity, terrestrial runoff and redox conditions. *Progress in Oceanography*, 79, 190-197. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.024>
- SOLÍS, J., VELAZCO, F., FERNÁNDEZ, E. & CARHUAPOMA, W. (2011). Características geoquímicas de sedimentos del perfil Callao, octubre 2008. *Bol Inst Mar Perú*, 26(1-2), 25-31. <https://hdl.handle.net/20.500.12958/2157>
- STOVER, L. E., BRINKHUIS, H., DAMASSA, S. P., DE VERTEUIL, L., HELBY, R. J., MONTEIL, E., PARTRIDGE, A. D., POWELL, A. J., RIDING, J. B., SMELROR, M. & WILLIAMS, G. L. (1996). Mesozoic-Tertiary dinoflagellates, acritarchs and prasinophytes. En J. Jansonius & D. C. McGregor (Eds.), *Palynology: principles and applications* (Cap. 19, pp. 641-750). Association of Stratigraphic Palynologists Foundation. <https://acortar.link/qmr62f>
- SUESS, E. & VON HUENE, R. (1990). *Proceedings, scientific results, Ocean Drilling Program, Leg 112, Peru continental margin*. ODP, Texas A&M University.
- VELAZCO CASTILLO, F. A. (2001). *Geología marina y ambiental del área entre la bahía del Callao y Ventanilla* [Tesis de Titulación, Universidad Nacional de Ingeniería]. Repositorio IMARPE. <https://hdl.handle.net/20.500.12958/2095>

- VELAZCO, F., MENDOZA, U., SOLÍS, J., FERNÁNDEZ, E., CAQUINEAU, S., SIFEDDINE, A., GRACO, M., BOULOUBASSI, I., TURCQ, B., LEIGH, B., SÓCOLA, M., CARHUAPOMA, W., CARRASCO, E. & GUTIÉRREZ, D. (2021). Flujos de material particulado y formación de una lámina de sedimentos en la plataforma continental interna frente al Callao durante El Niño Costero 2017. *Bol Inst Mar Perú*, 36(2), 428-451. <https://doi.org/10.53554/boletin.v36i2.346>
- 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. [https://doi.org/10.1016/0377-8398\(77\)90008-1](https://doi.org/10.1016/0377-8398(77)90008-1)
- ZINGONE, A. & OKSFELDT, H. (2000). The diversity of harmful algal blooms: a challenge for science and management. *Ocean & Coastal Management*, 43(8-9), 725-748. [https://doi.org/10.1016/S0964-5691\(00\)00056-9](https://doi.org/10.1016/S0964-5691(00)00056-9)
- ZONNEVELD, K. A. F. & POSPELOVA, V. (2015). A determination key for modern dinoflagellate cysts. *Palynology*, 39(3), 387-409. <https://doi.org/10.1080/01916122.2014.990115>