

# GRUPOS FUNCIONALES DEL FITOPLANCTON EN EL NORTE DEL ECOSISTEMA DE LA CORRIENTE DE HUMBOLDT

## PHYTOPLANKTON FUNCTIONAL GROUPS IN THE NORTHERN HUMBOLDT CURRENT ECOSYSTEM (NHCE)

A. Bernales      J. Tam      S. Sánchez      N. Jacobo  
F. Chang      E. Delgado      L. Romero      H. Demarcq

<https://doi.org/10.53554/boletin.v37i1.358>

### RESUMEN

BERNALES, A., TAM, J., SÁNCHEZ, S., JACOBO, N., CHANG, F., DELGADO, E., ROMERO, L., DEMARCO, H. (2022). *Grupos funcionales del fitoplancton en el norte del ecosistema de la Corriente de Humboldt*. Bol Inst Mar Perú. 37(1): 51-76.- El Norte del ecosistema de la Corriente de Humboldt, localizado a lo largo del Sudeste del Océano Pacífico, frente a Perú, es considerado uno de los más productivos sistemas naturales en el mundo, siendo de gran relevancia el estudio del fitoplancton como base de la trama trófica marina. Tomando en cuenta las relaciones entre la superficie celular, biovolumen y máxima dimensión lineal de las células de las especies del fitoplancton, se encontraron 140 especies en el grupo funcional 'R' (especies ruderales, adaptables a condiciones altas de mezcla); 133 especies en el grupo funcional 'S' (especies Stress-tolerantes, predominantes en condiciones oligotróficas y de alta luz) y 19 en el grupo funcional 'C' (especies colonizadoras, oportunistas, predominantes en condiciones mesotróficas y de alta luz). En el grupo funcional R destacaron las diatomeas elongadas, pennadas, dispuestas en cadenas; en el grupo funcional S se encontraron dinoflagelados, diatomeas centrales grandes y silicoflagelados; mientras que, en el grupo funcional C destacaron coccolitofóridos, algunos dinoflagelados mixotróficos y fitoflagelados. Los porcentajes de coincidencia entre la clasificación morfométrica de grupos funcionales del presente estudio y la clasificación ecológica, estuvieron entre 52 y 90%. Se propone el uso de estos grupos para evaluar las variaciones espacio-temporales del fitoplancton y su relación con las condiciones ambientales en el Norte del ecosistema de la Corriente de Humboldt, cuyos niveles de turbulencia son menores al de los fiordos chilenos.

PALABRAS CLAVE: fitoplancton, grupos funcionales, estrategias de vida, ecosistema de la Corriente de Humboldt, Perú

### ABSTRACT

BERNALES, A., TAM, J., SÁNCHEZ, S., JACOBO, N., CHANG, F., DELGADO, E., ROMERO, L., DEMARCO, H. (2022). *Phytoplankton functional groups in the Northern Humboldt Current Ecosystem (NHCE)*. Bol Inst Mar Peru. 37(1): 51-76.- The Northern Humboldt Current ecosystem (NHCE), located in the southeastern Pacific off Peru, is one of the most productive natural systems worldwide. This area is of great relevance for the study of phytoplankton as the basis of the marine trophic web. Based on the relationships between the cell surface area, biovolume, and maximum linear dimension of the cells of the phytoplankton species, we found 140 species in the functional group 'R' (ruderal species, which are adaptable to high mixing conditions); 133 species in functional group 'S' (Stress-tolerant species, predominant in oligotrophic and high light conditions), and 19 species in functional group 'C' (colonizing, opportunistic species, predominant in mesotrophic and high light conditions). These three functional groups (FGs) are respectively formed by elongated, pennate, and chain-forming diatoms (group R); dinoflagellates, large central diatoms, and silicoflagellates (group S), and coccolithophores, some mixotrophic dinoflagellates, and phytoflagellates (group C). The percentages of coincidence between the morphometric classification of the FGs of this study and the ecological classification were between 52% and 90%. We propose the use of FGs to evaluate the spatio-temporal variations of phytoplankton and its relation with environmental conditions in the NHCE, whose turbulence levels are lower than those recorded in Chilean fjords.

KEYWORDS: phytoplankton, functional groups, life strategies, Humboldt Current Ecosystem, Peru

## 1. INTRODUCCIÓN

El norte del ecosistema de la Corriente de Humboldt (NECH) se encuentra entre los más productivos del mundo, constituyendo uno de los cuatro ecosistemas de Borde Oriental, junto con los ecosistemas de California, Benguela y Canarias (SHERMAN & DUDA, 1999). El fitoplancton sustenta la producción biológica, siendo sus

## 1. INTRODUCTION

The northern area of the Humboldt Current (NHCE) is among the most productive ecosystems in the world, being one of the four EBUS (Eastern Boundary Upwelling Systems), together with the ecosystems of California, Benguela, and the Canary Islands (SHERMAN & DUDA, 1999). Phytoplankton sustains biological

especies integrantes, los productores primarios del ecosistema marino (FALKOWSKI, 1994). En el presente estudio se usará la clasificación de Sherman (SHERMAN *et al.*, 2009) que considera el Gran Ecosistema Marino de la Corriente de Humboldt desde 5°S hasta 56°S. Las especies de fitoplancton son altamente sensibles a cambios de temperatura, salinidad y nutrientes, por lo que pueden dar indicios de la presencia de determinadas masas de agua, así como de las condiciones tróficas de determinada área. Por ello, se han establecido métodos de clasificación basados en criterios funcionales, morfométricos y morfológicos (MARGALEF, 1978; REYNOLDS, 1988; KAMENIR *et al.*, 2004; SMAYDA & REYNOLDS, 2001, 2003; KRUK *et al.*, 2011); o una combinación de estos caracteres con rasgos fenológicos, ecológicos y/o taxonómicos (REYNOLDS, 1988; REYNOLDS *et al.*, 2002; SALMASO & PADISAK, 2007; ALLENDE, 2019).

REYNOLDS (1988) propuso una clasificación morfométrica del fitoplancton según el cociente superficie/volumen (S/V) y la máxima dimensión lineal (MDL), en tres grupos funcionales:

1. **Grupo funcional C (colonizadores):** especies invasivas, oportunistas, de tamaño pequeño, crecimiento rápido, alto cociente superficie/volumen (S/V), bajas tasas de hundimiento, y mayor capacidad de incorporar nutrientes. Son susceptibles al pastoreo, predominando en aguas estratificadas con concentraciones medias a altas de nutrientes y con alta disponibilidad de luz.
2. **Grupo funcional S (tolerantes al estrés):** especies de tamaño grande con bajos ratios S/V y lento crecimiento, más sensible a limitación por temperatura. Predominan en condiciones oligotróficas y de alta luz, en las cuales usan estrategias como la mixotrofia y migraciones verticales para obtener nutrientes.
3. **Grupo funcional R (ruderales):** especies de tamaño intermedio, su morfología preserva un alto S/V que le permite aprovechar la energía de la luz y explotar óptimamente los nutrientes bajo condiciones altas de mezcla y concentraciones altas de nutrientes. Son 'aclimatantes' o 'adaptables', sobreviven a

production, and its component species are the primary producers of the marine ecosystem (FALKOWSKI, 1994). According to Sherman's classification (SHERMAN *et al.*, 2009), the Humboldt Current Large Marine Ecosystem (HCLME) covers from 5°S to 56°S and we will consider this in our study. Phytoplankton species are highly sensitive to changes in temperature, salinity, and nutrients, so they can give indications of the presence of certain water masses, as well as of the trophic conditions of a certain area. Therefore, classification methods have been established based on functional, morphometric, and morphological criteria (MARGALEF, 1978; REYNOLDS, 1988; KAMENIR *et al.*, 2004; SMAYDA & REYNOLDS, 2001, 2003; KRUK *et al.*, 2011); or a combination of these characters with phenological, ecological and/or taxonomic traits (REYNOLDS, 1988; REYNOLDS *et al.*, 2002; SALMASO & PADISAK, 2007; ALLENDE, 2019).

REYNOLDS (1988) proposed a morphometric classification of phytoplankton according to the surface/volume ratio (S/V) and the maximum linear dimension (MLD), in three functional groups (FG):

1. **Functional group C (colonizers):** invasive, opportunistic species, small in size, fast-growing, high surface/volume (S/V) ratio, low sink rates, and greater capacity to incorporate nutrients. They are susceptible to grazing, predominating in stratified waters with medium to high nutrient concentrations and high light availability.
2. **Functional group S (stress-tolerant):** large species with low S/V ratios and slow growth, more sensitive to temperature limitation. They predominate in oligotrophic and high light conditions, in which they use strategies such as mixotrophy and vertical migrations to obtain nutrients.
3. **Functional group R (ruderal):** intermediate-sized species, their morphology preserves a high S/V that allows them to take advantage of light energy and optimally exploit nutrients under high mixing conditions and high nutrient concentrations. They are

temperaturas reducidas y notables dosis de luz, no poseen movimiento.

REYNOLDS *et al.* (2002) propuso la clasificación en grupos funcionales de las especies fitoplanctónicas, la cual fue revisada por REYNOLDS (2006) y actualizada por PADISAK *et al.* (2009), resaltando la importancia y utilidad de los grupos funcionales en estudios ecológicos y aplicabilidad a diferentes tipos de ambientes a nivel global (KRUK *et al.*, 2017). Dicha clasificación refleja mejor que la clasificación taxonómica el desempeño ecológico de las especies en el ambiente, pudiendo establecer relaciones entre los grupos funcionales y el estado trófico y la estratificación o turbulencia del ecosistema marino, dada la morfología y requerimientos ambientales de éstos. La aplicación de esta clasificación mejoraría predicciones acerca de la ocurrencia de las especies y dinámica de poblaciones bajo escenarios de cambios ambientales.

En vista de la importancia de contar con una clasificación en grupos funcionales sensibles a las condiciones ambientales, se planteó como objetivo del presente trabajo, clasificar las especies de fitoplancton del NECH en base a la clasificación de REYNOLDS (1988) adaptada al NECH sobre grupos funcionales S, C y R, además de validar dicha clasificación morfométrica con la clasificación ecológica de las especies del fitoplancton, evaluando la aplicabilidad del enfoque de grupos funcionales al NECH.

## 2. MATERIAL Y MÉTODOS

### Muestreo

Para el estudio de los grupos funcionales, se utilizaron 498 muestras de agua, de 10 m de profundidad, recolectadas con botella Niskin de 5 L de capacidad, en los perfiles hidrográficos de Paita, Punta Falsa, Chimbote, Callao y Pisco (5°S-14°S), con una cobertura aproximada de 200 millas náuticas (Fig. 1) Las muestras procedieron de los cruceros estacionales sobre evaluación de recursos pelágicos, así como de la biomasa desovante de la anchoveta, durante el verano, invierno y primavera, entre los años 2000 y 2009.

‘acclimatized’ or ‘adaptable’ and survive at reduced temperatures and high doses of light. Also, they do not possess movement.

REYNOLDS *et al.* (2002) classified the phytoplanktonic species into functional groups (FG), which was revised by REYNOLDS (2006) and updated by PADISAK *et al.* (2009), thus stressing the importance and usefulness of FGs in ecological studies and their applicability to different types of environments globally (KRUK *et al.*, 2017). Such classification reflects better than taxonomic classification the ecological performance of species in the environment, being able to establish relationships between FGs and the trophic state, and stratification or turbulence of the marine ecosystem, given their morphology and environmental requirements. The application of this classification would improve predictions about the occurrence of species and population dynamics under scenarios of environmental change.

Given the importance of having a classification of FGs sensitive to environmental conditions, our goal was to use the classification of REYNOLDS (1988) adapted to the phytoplankton species of the NHCE on functional groups S, C, and R, and to validate this morphometric classification with the ecological classification of phytoplankton species, evaluating the applicability of the FG approach to the NHCE.

## 4. MATERIAL AND METHODS

### Sampling

For the study of the FGs, we used 498 water samples, collected with a 5 L Niskin bottle at a depth of 10 m, in the hydrographic profiles of Paita, Punta Falsa, Chimbote, Callao, and Pisco (5°S-14°S), with an approximate coverage of 200 nm (Fig. 1) The samples came from seasonal cruises on pelagic resource evaluation, as well as anchoveta spawning biomass, during the summer, winter, and spring, between 2000 and 2009.

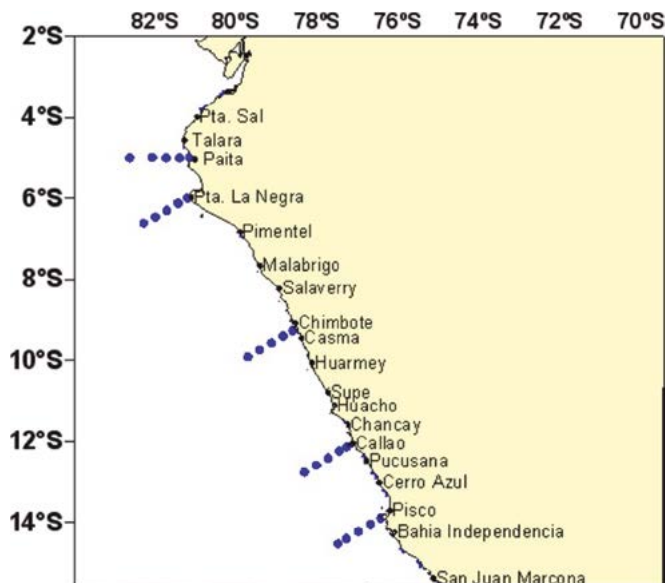


Figura 1.- Estaciones de muestreo de fitoplancton

Figure 1. Phytoplankton sampling stations

### Obtención del biovolumen y clasificación en grupos funcionales

Se estimó los biovolúmenes del fitoplancton a partir de mediciones morfométricas usando un microscopio invertido. La máxima dimensión lineal (MDL,  $\mu\text{m}$ ) se midió con una reglilla micrométrica, de preferencia a aumentos de 400X y 1000X para minimizar errores de medición (MONTAGNES *et al.*, 1994). El biovolumen celular ( $V$ ,  $\mu\text{m}^3.\text{cel}^{-1}$ ) y la superficie celular ( $S$ ,  $\mu\text{m}^2.\text{cel}^{-1}$ ) se calcularon usando las formas geométricas y fórmulas asignadas por SUN & LIU (2003) tomándose en cuenta también algunos valores teóricos para algunas especies (KOCIOLEK *et al.*, 2019). Para hallar el número de células a medir, se calculó el error estándar acumulado como porcentaje del biovolumen promedio, y el tamaño óptimo de muestra se definió cuando el error fue menor al 10% (TAYLOR, 2008). La biomasa celular ( $\text{g}.\text{cel}^{-1}$ ) se estimó asumiendo una densidad citoplasmática de  $1,1 \text{ g}.\text{cm}^{-3}$ .

REYNOLDS (1988) usó un diagrama de dispersión logarítmica con el cociente  $S/V$  en las abscisas y el producto  $S/V * \text{MDL}$  en las ordenadas, definiendo umbrales de  $S/V$  y  $S/V * \text{MDL}$  para separar los tres grupos funcionales (Tabla 1). En el presente estudio, se definieron umbrales específicos para el fitoplancton del NECH con el fin de separar más claramente los tres grupos funcionales.

### Obtaining biovolume and classification into functional groups

We estimated phytoplankton biovolumes from morphometric measurements using an inverted microscope. The maximum linear dimension (MLD,  $\mu\text{m}$ ) was measured with a micrometer ruler, preferably at 400X and 1000X magnifications to minimize measurement errors (MONTAGNES *et al.*, 1994). Cell biovolume ( $V$ ,  $\mu\text{m}^3.\text{cel}^{-1}$ ) and cell surface area ( $S$ ,  $\mu\text{m}^2.\text{cel}^{-1}$ ) were calculated using the geometric shapes and formulas assigned by SUN & LIU (2003) also considering some theoretical values for some species (KOCIOLEK *et al.*, 2019). We estimated the cumulative standard error as a percentage of the mean biovolume to find the number of cells to be measured, and the optimal sample size was defined when the error was less than 10% (TAYLOR, 2008). The cell biomass ( $\text{g}.\text{cel}^{-1}$ ) was estimated assuming a cytoplasmic density of  $1.1 \text{ g}.\text{cm}^{-3}$ .

REYNOLDS (1988) used a logarithmic scatter plot with the  $S/V$  ratio on the x-axis and the  $S/V * \text{MDL}$  product on the y-axis, thus defining  $S/V$  and  $S/V * \text{MDL}$  thresholds to separate the three FGs (Table 1). In our study, we defined specific thresholds for the phytoplankton of the NHCE to separate more clearly the three FGs.

Tabla 1.- Valores umbrales de S/V.MDL y S/V para la clasificación morfométrica de los grupos funcionales (C, S y R), según REYNOLDS (1988) y el presente estudio

Table 1. S/V.MDL and S/V threshold values for morphometric classification of functional groups (C, S, and R), according to REYNOLDS (1988), and this study

| Grupo Funcional/<br>Functional Group | REYNOLDS (1988) |                            | Presente estudio (NECH)<br>This study (NHCE) |                            |
|--------------------------------------|-----------------|----------------------------|----------------------------------------------|----------------------------|
|                                      | S/V. MDL        | S/V ( $\mu\text{m}^{-1}$ ) | S/V. MDL                                     | S/V ( $\mu\text{m}^{-1}$ ) |
| C                                    | 6 - 30          | 0,3 - 3                    | < 10                                         | > 0,27                     |
| S                                    | 6 - 30          | 0,03 - 0,3                 | > 0,1                                        | < 0,27                     |
| R                                    | 15 - 1000       | 0,3 - 2                    | > 10                                         | > 0,27                     |

Asimismo, se realizó la clasificación ecológica de especies en grupos funcionales a partir del conocimiento de expertos en fitoplancton del IMARPE, y consultando trabajos como ALAMO (1989), ROJAS DE MENDIOLA (1981), ROJAS DE MENDIOLA *et al.* (1985), OCHOA *et al.* (1985) y SÁNCHEZ *et al.* (2017), posteriormente se calculó el porcentaje de coincidencia entre la clasificación morfométrica en grupos funcionales del presente estudio con una clasificación ecológica de la siguiente manera:

An ecological classification of the species into FGs was performed based on the knowledge of IMARPE phytoplankton experts, and consulting works such as ALAMO (1989), ROJAS DE MENDIOLA (1981), ROJAS DE MENDIOLA *et al.* (1985), OCHOA *et al.* (1985) and SÁNCHEZ *et al.* (2017). We calculated the percentage of coincidence between the morphometric classification into FGs of this study with an ecological classification as follows:

$$\text{Coincidencia entre clasificación morfométrica y ecológica(\%)} = \frac{\text{Nro coincidencias}}{\text{Nro total de especies}}$$

### 3. RESULTADOS

Los grupos funcionales presentaron una mezcla de grupos taxonómicos (Tabla 2).


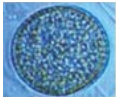






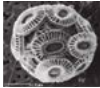
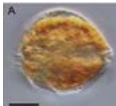
Se determinó 292 especies fitoplanctónicas para el NECH, clasificándose 140 especies en el grupo funcional R, 133 especies en el grupo funcional S y 19 en el grupo funcional C (Fig. 2). La biomasa individual de las especies estudiadas se presenta en el Anexo 1. Cabe destacar la existencia de algunas especies situadas entre dos grupos funcionales, las cuales fueron clasificadas en el grupo funcional más afín, según su morfometría y rol ecológico. En tal sentido, se detectaron especies situadas en el área limítrofe de los 3 grupos funcionales (Anexo 2), denotando características mixtas de grupos funcionales: R-C, S-R y C-S, representando cada grupo mixto cerca del 2% del total de especies evaluadas.

### 5. RESULTS

The FGs had a mixture of taxonomic groups (Table 2).

We determined 292 phytoplanktonic species for the NHCE and classified 140 species in FG R, 133 species in the FG S, and 19 in FG C (Fig. 2). Annex 1 shows the individual biomass of the species studied. It is noteworthy the existence of some species located between two FGs, which were classified in the most related group, according to their morphometry and ecological role. In this sense, we detected species located in the border area of the 3 FGs (Annex 2), with mixed characteristics of FGs: R-C, S-R, and C-S, with each mixed group representing about 2% of the total number of species evaluated.

Tabla 2.- Especies fitoplanctónicas representativas de cada grupo funcional /  
 Table 2. Representative phytoplanktonic species of each functional group

| Especie / SpeciesV                 | C<br>(colonizadores/<br>colonizer)                                                  | S<br>(tolerantes al estrés/<br>Stress tolerant)                                    | R<br>(ruderales/ruderal)                                                              |
|------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------|
| <i>Akashiwo sanguinea</i>          |                                                                                     |  |                                                                                       |
| <i>Coscinodiscus perforatus</i>    |                                                                                     |  |                                                                                       |
| <i>Prorocentrum micans</i>         |                                                                                     |  |                                                                                       |
| <i>Eucampia zoodiacus</i>          |                                                                                     |  |                                                                                       |
| <i>Detonula pumila</i>             |                                                                                     |                                                                                    |    |
| <i>Skeletonema costatum</i>        |                                                                                     |                                                                                    |   |
| <i>Thalassionema nitzschioides</i> |                                                                                     |                                                                                    |  |
| Fitoflagelado (N.D.)               |  |                                                                                    |                                                                                       |
| <i>Emiliania huxleyi</i>           |  |                                                                                    |                                                                                       |
| <i>Alexandrium</i> sp.             |  |                                                                                    |                                                                                       |

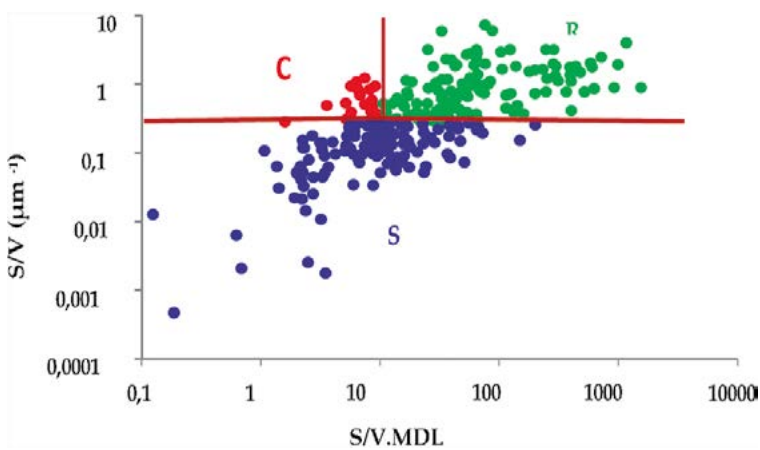


Figura 2.- Ordenación morfométrica de 292 especies del fitoplancton del NECH según la relación superficie/volumen (S/V) y el producto de la máxima dimensión lineal (MDL) con S/V  
 Figure 2. Morphometric ordering of 292 phytoplankton species in the NHCE by surface area/volume ratio (S/V) and the product of the maximum linear dimension (MLD) with S/V

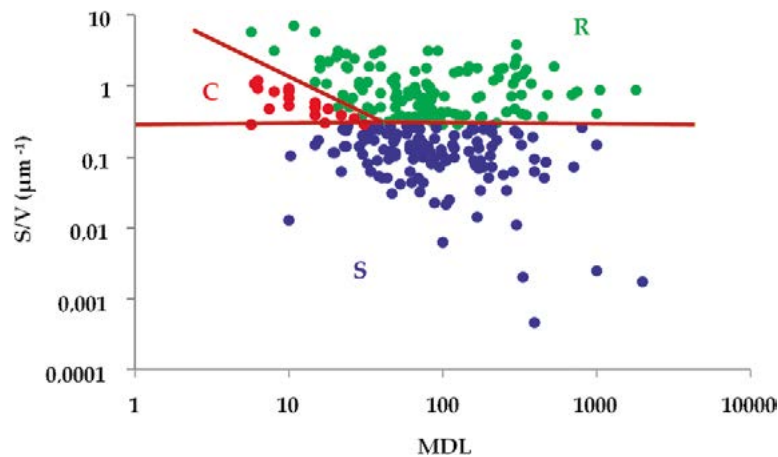


Figura 3.- Ordenación morfométrica de 292 especies del fitoplancton del mar peruano según la relación superficie/volumen (S/V) y la máxima dimensión lineal (MDL)

Figure 3. Morphometric ordering of 292 phytoplankton species in the Peruvian sea by surface area/volume ratio (S/V) and the maximum linear dimension (MLD)

Con el fin de explorar la robustez de la clasificación morfométrica basada en características independientes, se graficaron las 292 especies en el espacio superficie/volumen (S/V) y máxima dimensión lineal (MDL). La ventaja de esta representación es que permite constatar que la agrupación en grupos funcionales no es un artefacto de la dependencia de S/V en ambos ejes. Si bien cambió la distribución de la nube de puntos (de una relación positiva a una relación negativa), la agrupación de las especies en el nuevo espacio morfométrico permaneció invariable (Fig. 3).

### Grupo Funcional C

Estuvo conformado por 19 especies (7%): 1 grupo de fitoflagelados no determinados, 10 de cocolitofóridos, 5 de diatomeas y 3 de dinoflagelados (Fig. 4). Sus cocientes S/V fueron mayores a  $0,27 \mu\text{m}^{-1}$  y sus valores de S/V. MDL menores a 10 (Fig. 2).

El grupo que contribuyó con mayores biomásas, además de ser el más frecuente, fue el grupo de los fitoflagelados con  $0,01 \text{ g. m}^{-3}$  y 98,39% de frecuencia. Cocolitofóridos como *Emiliana huxleyi* (Lohmann, 1967), también tuvieron frecuencia considerable para el presente período de estudio con 58,84%.

Entre las especies del grupo funcional C se registró mayor diversidad de especies de cocolitofóridos como *Emiliana huxleyi* y *Gephyrocapsa*

These 292 species were plotted in surface/volume (S/V) and maximum linear dimension (MLD) space to explore the robustness of the morphometric classification based on independent characteristics. This representation has the advantage of showing that the clustering into functional groups is not an artifact of the S/V dependence on both axes. Although the distribution of the point cloud changed (from a positive to a negative ratio), the grouping of species in the new morphometric space remained invariant (Fig. 3).

### Functional Group C

There were 19 species (7%): 1 group of undetermined phytoplankton, 10 coccolithophores, 5 diatoms, and 3 dinoflagellates (Fig. 4). Their S/V ratios were greater than  $0.27 \mu\text{m}^{-1}$  and their S/V. MLD values less than 10 (Fig. 2).

Phytoplankton were the group that contributed the highest biomasses, besides being the most frequent, with  $0.01 \text{ g. m}^{-3}$  and 98.39% frequency. Coccolithophores such as *Emiliana huxleyi* (Lohmann, 1967), also had considerable frequency during the study period with 58.84%.

The FG C was characterized by a greater diversity of coccolithophore species such as *Emiliana huxleyi* and *Gephyrocapsa oceanica* (Kamptner, 1943) and phytoplankton, the

*oceanica* (Kamptner, 1943) y de fitoflagelados, representando estos últimos, el 50% de dicho grupo funcional. Cabe destacar la presencia de 3 dinoflagelados como *Alexandrium* sp. (Balech & Tangen, 1985), *Prorocentrum cordatum* (Ostenfeld) J.D. Dodge, 1975 y *Protoperidinium balechii* (Balech, 1988) por ser las dos primeras especies, productoras de floraciones algales nocivas (Fig. 4).

### Grupo Funcional S

Estuvo conformado por 133 especies (45%): 70 especies de dinoflagelados, 54 de diatomeas, 4 de coccolitofóridos, 3 de silicoflagelados y 2 de fitoflagelados (Fig. 5).

latter representing 50% of this group. We should highlight the presence of 3 dinoflagellates: *Alexandrium* sp. (Balech & Tangen, 1985), *Prorocentrum cordatum* (Ostenfeld) J.D. Dodge, 1975, and *Protoperidinium balechii* (Balech, 1988) because the first two species are harmful algal bloom (HAB) producers (Fig. 4).

### Functional Group S

It was made up of 133 species (45%): 70 dinoflagellates, 54 diatoms, 4 coccolithophores, 3 silicoflagellates, and 2 phytoflagellates (Fig. 5).

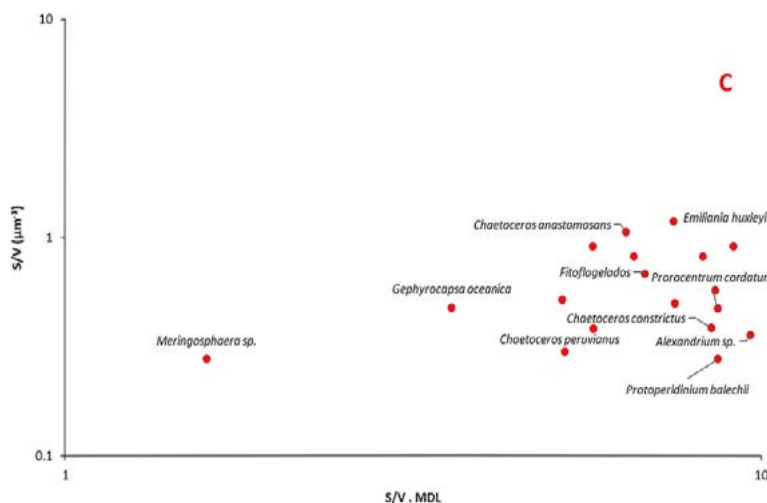


Figura 4.- Diagrama de dispersión logarítmica del grupo funcional C (19 especies)

Figure 4. Logarithmic scatterplot of functional group C (19 species)

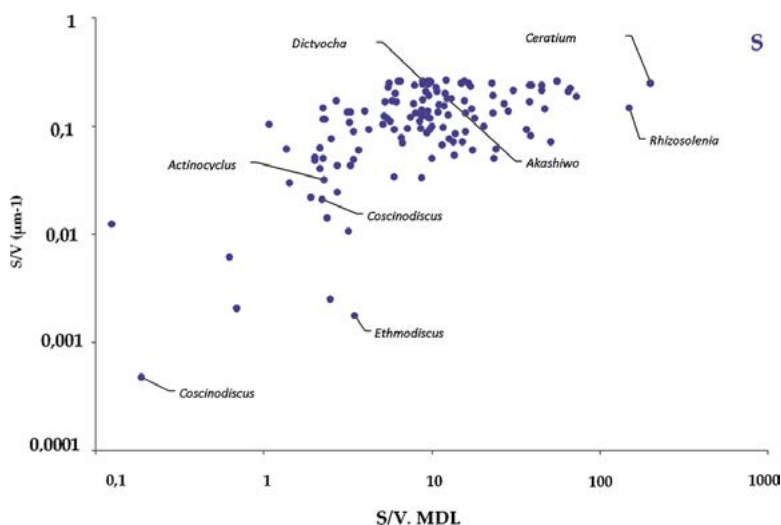


Figura 5.- Diagrama de dispersión logarítmica del grupo funcional S (133 especies)

Figure 5. Logarithmic scatterplot of functional group S (133 species)



Presentaron cocientes S/V menores a  $0,27 \mu\text{m}^{-1}$  y valores de S/V. MDL mayores a 0,1 (Fig. 2). Sin embargo, las especies con mayores biomazas fueron diatomeas como *Ethmodiscus gazellae* (C.Janisch ex Grunow) Hustedt, 1928 ( $0,83 \text{ g. m}^{-3}$ ), así como el dinoflagelado atecado *Akashiwo sanguinea* (Hirasaka, 1922) Hansen & Moestrup, 2000 ( $0,11 \text{ g. m}^{-3}$ ).

Las especies del grupo funcional S de mayor frecuencia fueron, diatomeas centrales como *Coscinodiscus perforatus* (43,57%), *Actinocyclus* sp. (38,76%), y el silicoflagelado *Dictyocha fibula* (Ehrenberg, 1839) (52,21%).

En este grupo funcional se registró mayor diversidad de especies de diatomeas centrales del género *Coscinodiscus* sp. como *C. perforatus* (Ehrenberg, 1844), *C. granii* (Gough, 1905), *C. wailesii* (Gran & Angst, 1931), *C. radiatus* (Ehrenberg, 1840), del género *Thalassiosira*. Como *T. angulata* (Gregory, 1857) Hasle, 1978, *T. anguste-lineata* (Schmidt) G.Fryxell & Hasle, 1977, *T. subtilis* (Ostenfeld, 1899) Gran, 1900, *T. cf. partheneia*, y especies como *Neocalyptrella robusta* (Norman ex Ralfs, 1861) Becerril & Del Castillo, 1997, *Rhizosolenia castracanei* (Peragallo, 1888), *Pseudosolenia calcar-avis* (Schultze, 1858) y *Planktoniella sol* (Wallich, 1860) Schütt, 1892; asimismo, se presentaron dinoflagelados de aguas cálidas como *Tripes extensus* (Gourret, 1883) Cleve-Euler, 1900, *Tripes macroceros* (Ehrenberg, 1841) Gómez, 2013, *T. massiliensis* (Gourret, 1883) Gómez, 2013 y *T. gibberum* (Gourret, 1883), así como el dinoflagelado causante de floraciones algales nocivas *Akashiwo sanguinea*; silicoflagelados como *Dictyocha fibula* y *Octactis octonaria* (Ehrenberg, 1844) Hovasse, 1946, euglenozoos como *Eutreptiella gymnastica* (Thronsen, 1969) y cocolitofóridos como *Helicosphaera carteri* (Wallich, 1877) Kamptner, 1954. Los dinoflagelados conformaron el 64% del grupo funcional S.

### Grupo Funcional R

Estuvo conformado por 140 especies (48%): 95 especies de diatomeas, 36 de dinoflagelados, 7 cocolitofóridos y 2 de fitoflagelados (Fig. 6). Las especies que conformaron este grupo funcional presentaron cocientes S/V mayores a  $0,27 \mu\text{m}^{-1}$  y valores de S/V.MDL mayores a 10 (Fig. 2). Entre

They showed S/V ratios of less than  $0.27 \mu\text{m}^{-1}$  and S/V. MLD values greater than 0.1 (Fig. 2). Nevertheless, the species with the highest biomasses were diatoms such as *Ethmodiscus gazellae* (C.Janisch ex Grunow) Hustedt, 1928 ( $0.83 \text{ g. m}^{-3}$ ), as well as the atecate dinoflagellate *Akashiwo sanguinea* (Hirasaka, 1922) Hansen & Moestrup, 2000 ( $0.11 \text{ g. m}^{-3}$ ).

The most frequent species of FG S were central diatoms such as *Coscinodiscus perforatus* (43.57%), *Actinocyclus* sp. (38.76%), and the silicoflagellate *Dictyocha fibula* (Ehrenberg, 1839) (52.21%).

In this group, there was a greater diversity of species of central diatoms of the genus *Coscinodiscus* sp. such as *C. perforatus* (Ehrenberg, 1844), *C. granii* (Gough, 1905), *C. wailesii* (Gran & Angst, 1931), *C. radiatus* (Ehrenberg, 1840); of the genus *Thalassiosira*, such as *T. angulata* (Gregory, 1857) Hasle, 1978, *T. anguste-lineata* (Schmidt) G.Fryxell & Hasle, 1977, *T. subtilis* (Ostenfeld, 1899) Gran, 1900, *T. cf. partheneia*, and species such as *Neocalyptrella robusta* (Norman ex Ralfs, 1861) Becerril & Del Castillo, 1997, *Rhizosolenia castracanei* (Peragallo, 1888), *Pseudosolenia calcar-avis* (Schultze, 1858), and *Planktoniella sol* (Wallich, 1860) Schütt, 1892. Likewise, we found warm water dinoflagellates such as *Tripes extensus* (Gourret, 1883) Cleve-Euler, 1900, *Tripes macroceros* (Ehrenberg, 1841) Gómez, 2013, *T. massiliensis* (Gourret, 1883) Gómez, 2013, and *T. gibberum* (Gourret, 1883), as well as the HAB dinoflagellate *Akashiwo sanguinea*; silicoflagellates such as *Dictyocha fibula* and *Octactis octonaria* (Ehrenberg, 1844) Hovasse, 1946, euglenozoans such as *Eutreptiella gymnastica* (Thronsen, 1969), and coccolithophores such as *Helicosphaera carteri* (Wallich, 1877) Kamptner, 1954. Dinoflagellates made up 64% of the functional group S.

### Functional Group R

It was formed by 140 species (48%): 95 diatoms, 36 dinoflagellates, 7 coccolithophores, and 2 phytoflagellates (Fig. 6). The species making up this FG showed S/V ratios greater than  $0.27 \mu\text{m}^{-1}$  and S/V.MLD values greater than 10 (Fig. 2). Diatoms such as *Thalassionema nitzschioides*

las especies con mayores biomásas individuales, destacaron diatomeas como *Thalassionema nitzschioides* (Grunow, 1862) Mereschkowsky, 1902 (0,53g.m<sup>-3</sup>), *Porosira* sp. (Jorgensen, 1905) (0.10g.m<sup>-3</sup>), *Detonula pumila* (Castracane, 1886) Gran, 1900 (0,05 g.m<sup>-3</sup>), *Asterionellopsis glacialis* (Castracane, 1886) Gran, 1900 (0,04 g.m<sup>-3</sup>). Las diatomeas representaron el 62% del grupo funcional R.

Las especies con mayor frecuencia para el período de estudio (2000-2009) fueron fitoflagelados como *Leucocryptos marina* (Braarud, 1935) Butcher, 1967 (61,65%), diatomeas pennadas como *T. nitzschioides* (55,02%), diatomeas como las del Grupo *Pseudo-nitzschia delicatissima* (Cleve, 1897) Heiden, 1928 (57,43%), *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg, 1839) Reimann & Lewin, 1964 (55,62%), *Navicula* sp. (Saint-Vincent, 1822) (52%), *Pleurosigma* sp. (Smith, 1852) (38%), *Leptocylindrus danicus* (Cleve, 1889) (32,7%), *Chaetoceros debilis* (Cleve, 1894) (31%), *Skeletonema costatum* (Greville, 1865) Cleve, 1873 (29%) y dinoflagelados como *Triplos furca* (Ehrenberg, 1834) Gómez, 2013 (33,73%).

La mayor diversidad de especies se presentó en el grupo funcional R, con diatomeas, principalmente de las fases iniciales de la sucesión, como del género *Chaetoceros*: *Ch. affinis* (Lauder, 1864), *Ch. didymus* (Ehrenberg, 1845), *Ch. lorenzianus* (Grunow, 1863), *Ch. curvisetus* (Cleve, 1889), *S. costatum*, *L. danicus*, *D. pumila*, cuyas células dispuestas en cadena las capacita

(Grunow, 1862) Mereschkowsky, 1902 (0,53 g.m<sup>-3</sup>), *Porosira* sp. (Jorgensen, 1905) (0.10 g.m<sup>-3</sup>), *Detonula pumila* (Castracane, 1886) Gran, 1900 (0,05 g.m<sup>-3</sup>), *Asterionellopsis glacialis* (Castracane, 1886) Gran, 1900 (0,04 g.m<sup>-3</sup>) stood out as the species with the highest individual biomasses. Diatoms accounted for 62% of the functional group R.

During the study period (2000-2009), the most frequent species were phytoflagellates such as *Leucocryptos marina* (Braarud, 1935) Butcher, 1967 (61,65%), pennate diatoms such as *T. nitzschioides* (55,02%), diatoms such as those of the *Pseudo-nitzschia delicatissima* Group (Cleve, 1897) Heiden, 1928 (57,43%), *Cylindrotheca closterium* (Ehrenberg, 1839) Reimann & Lewin, 1964 (55,62%), *Navicula* sp. (Saint-Vincent, 1822) (52%), *Pleurosigma* sp. (Smith, 1852) (38%), *Leptocylindrus danicus* (Cleve, 1889) (32,7%), *Chaetoceros debilis* (Cleve, 1894) (31%), *Skeletonema costatum* (Greville, 1865) Cleve, 1873 (29%), and dinoflagellates such as *Triplos furca* (Ehrenberg, 1834) Gómez, 2013 (33,73%).

In the FG R, the highest species diversity occurred with diatoms, mainly from the early stages of the succession, such as the genus *Chaetoceros*: *Ch. affinis* (Lauder, 1864), *Ch. didymus* (Ehrenberg, 1845), *Ch. lorenzianus* (Grunow, 1863), *Ch. curvisetus* (Cleve, 1889), *S. costatum*, *L. danicus*, *D. pumila*, whose cells arranged in chain enable them

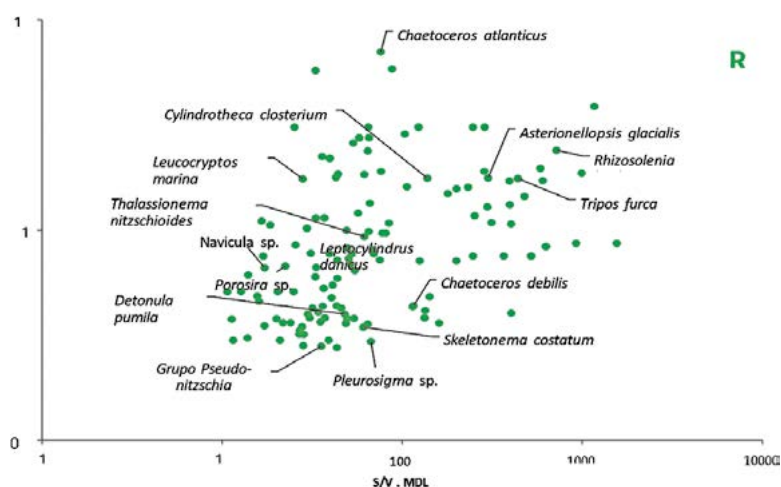


Figura 6.- Diagrama de dispersión logarítmica del grupo funcional R (140 especies)

Figure 6. Logarithmic scatterplot of functional group R (140 species)

para presentar mayor superficie para la captación de nutrientes y luz, siendo generadoras de floraciones algales, principalmente en verano-otoño y primavera. También se presentaron diatomeas de fases intermedias de la sucesión como *Ditylum brightwellii* (West, 1860) Grunow, 1885, *A. glacialis*, *Hemiaulus sinensis* (Greville, 1865), así como diatomeas potencialmente tóxicas del Grupo *P. delicatissima*, *Pseudo-nitzschia pungens* (Cleve, 1897) Hasle, 1993. Entre algunas diatomeas características de aguas cálidas se registraron algunas especies de *Chaetoceros* como *Ch. messanensis* (Castracane, 1875), *Ch. radicans* (Schütt, 1895), *Ch. convolutus* (Castracane, 1886), *Ch. concavicornis* (Mangin, 1917); además de *Lioloma delicatulum* (Cupp, 1943) Hasle, 1996 y *L. pacificum* (Hasle, 1997). Asimismo, dentro del grupo funcional R estuvieron comprendidos dinoflagelados cosmopolitas como *Tripos furca*, *T. fusus* (Ehrenberg, 1834) Dujardin, 1841, *T. muelleri* (Bory de Saint-Vincent, 1824); dinoflagelados potencialmente tóxicos como *Dinophysis caudata* (Bory de Saint-Vincent, 1824); dinoflagelados del género *Prorocentrum* con especies tanto planctónicas como bentónicas, formadoras de floraciones algales nocivas: *P. neogracile* (Schütt, 1895), *P. cf. balticum* (Lohmann, 1908) Loeblich III, 1970, *P. rostratum* (Stein, 1883)); también dinoflagelados de aguas cálidas como *Dinophysis hastata* (Stein, 1883), *D. doryphorum* (Stein, 1883) Balech, 1967, *D. ovum* (Schütt, 1895), *Pyrocystis fusiformis* (Thomson, 1876), *Protoperidinium longipes* (Balech, 1974), *P. tenuissimum* (Kofoid, 1907) Balech, 1974, entre otros. Finalmente, en el grupo funcional R también se presentaron algunas especies de cocolitofóridos (*Anoplosolenia brasiliensis* (Lohmann, 1919) Deflandre, 1952, *Calciosolenia murrayi* (Gran, 1912)) y fitoflagelados (*L. marina*).

#### 4. DISCUSIÓN

##### Comparación de los grupos funcionales determinados con la ecología de las especies

Los grupos funcionales R y S dominaron en el NECH debido a la poca frecuencia de hábitats estables pero eutróficos (Tabla 4), donde prevalece el grupo C. La alta representación del grupo funcional R probablemente obedezca a una alta tasa de eficiencia de asimilación de nutrientes de las especies de este grupo en el mar peruano.

to present a larger surface area for the uptake of nutrients and light, thus forming HABs, mainly in summer-autumn and spring. There were also diatoms of intermediate stages of the succession such as *Ditylum brightwellii* (West, 1860) Grunow, 1885, *A. glacialis*, *Hemiaulus sinensis* (Greville, 1865), as well as potentially toxic diatoms of the *P. delicatissima*, *Pseudo-nitzschia pungens* Group (Cleve, 1897) Hasle, 1993. Some warm water diatoms of the genus *Chaetoceros* were recorded such as *Chaetoceros* como *Ch. messanensis* (Castracane, 1875), *Ch. radicans* (Schütt, 1895), *Ch. convolutus* (Castracane, 1886), *Ch. concavicornis* (Mangin, 1917); as well as *Lioloma delicatulum* (Cupp, 1943) Hasle, 1996 and *L. pacificum* (Hasle, 1997). Also, within the functional group R, cosmopolitan dinoflagellates such as *Tripos furca*, *T. fusus* (Ehrenberg, 1834) Dujardin, 1841, *T. muelleri* (Bory de Saint-Vincent, 1824); potentially toxic dinoflagellates such as *Dinophysis caudata* (Bory de Saint-Vincent, 1824); dinoflagellates belonging to the genus *Prorocentrum* with both planktonic and benthic species, which produce HABs: *P. neogracile* (Schütt, 1895), *P. cf. balticum* (Lohmann, 1908) Loeblich III, 1970, *P. rostratum* (Stein, 1883)); as well as warm-water dinoflagellates such as *Dinophysis hastata* (Stein, 1883), *D. doryphorum* (Stein, 1883) Balech, 1967, *D. ovum* (Schütt, 1895), *Pyrocystis fusiformis* (Thomson, 1876), *Protoperidinium longipes* (Balech, 1974), *P. tenuissimum* (Kofoid, 1907) Balech, 1974, among others. Finally, in functional group R, there were also some coccolithophores (*Anoplosolenia brasiliensis* (Lohmann, 1919) Deflandre, 1952, *Calciosolenia murrayi* (Gran, 1912)) and phytoflagellates (*L. marina*).

#### 4. DISCUSSION

##### Comparison of the functional groups determined with the ecology of the species

In the NHCE, functional groups R and S dominated due to the low frequency of stable but eutrophic habitats (Table 4), in which group C prevails. The high representation of FG R is probably explained by a high rate of nutrient assimilation efficiency of the species of this group in the Peruvian sea.

En el grupo funcional C, además de los fitoflagelados, fueron los cocolitofóridos como *E. huxleyi*, los que caracterizaron dicho grupo; además de 3 especies de dinoflagelados, siendo dos de ellos, *Alexandrium monilatum* y *Prorocentrum cordatum*, especies formadoras de FAN, coincidiendo parcialmente con la literatura clásica que suele asociar al grupo C con todas las especies productoras de FAN (SMAYDA & REYNOLDS, 2003). En este estudio se presentaron 33 especies formadoras de FAN (de acuerdo con MOESTRUP *et al.*, 2009; SÁNCHEZ *et al.*, 2017) en los tres grupos funcionales (2 especies en el grupo C, 13 especies en el grupo S y 18 en el grupo R). Esto se debe a que los dinoflagelados (principal grupo formador de FAN) son un grupo funcionalmente heterogéneo, que puede tener modos de nutrición autotrófica, mixotrófica y heterotrófica, presentando amplio rango de formas y tamaños (ASSMY & SMETACEK, 2009). Además, muestran ventajas competitivas como la habilidad para cambiar modos nutricionales y migrar verticalmente entre la superficie y la nutriclina, por ejemplo, durante la estación de verano, que es pobre en nutrientes.

Además de las características morfológicas distintivas de cada grupo funcional, hay rasgos fisiológicos compartidos como migración vertical y mixotrofia en el grupo funcional S (*Akashiwo sanguinea*, dinoflagelado atecado) y en el grupo funcional C (*Prorocentrum cordatum*, dinoflagelado tecado y fitoflagelados) (BRAVO-SIERRA *et al.*, 2004; BERNALES *et al.*, 2011; STOECKER *et al.*, 1997; STOECKER *et al.*, 2017).

La clasificación de especies en los grupos funcionales C y S tuvo un porcentaje de coincidencia de 89 y 90%, respectivamente, con la clasificación ecológica; mientras que, las especies clasificadas en el grupo funcional R tuvieron un porcentaje de coincidencia del 52% (Tabla 3), posiblemente debido a que las especies en ambientes inestables presentan mayor plasticidad y variabilidad morfológica, generando errores en la clasificación según REYNOLDS (1988), o a la consideración de distintos límites en los rangos en los de S/V y del producto S/V. MDL para la discriminación de los grupos funcionales.

The functional group C was characterized by coccolithophores such as *E. huxleyi*, besides phytoflagellates. There were also 3 species of dinoflagellates, being two of them, *Alexandrium monilatum* and *Prorocentrum cordatum*, partially coinciding with the classical literature that usually associates group C with all HAB-producing species (SMAYDA & REYNOLDS, 2003). In our study, there were 33 HAB-forming species (according to MOESTRUP *et al.*, 2009 and SÁNCHEZ *et al.*, 2017) in the three FGs (2 species in the C group, 13 species in the S group, and 18 in the R group). This is explained because dinoflagellates (the main HAB-forming group) are a functionally heterogeneous group, which can have autotrophic, mixotrophic, and heterotrophic modes of nutrition, presenting a wide range of shapes and sizes (ASSMY & SMETACEK, 2009). They also show competitive advantages such as the ability to switch nutritional modes and migrate vertically between the surface and the nutricline, for example, during the nutrient-poor summer season.

Besides the distinctive morphological characteristics of each FG, there are shared physiological features such as vertical migration and mixotrophy in functional groups S (*Akashiwo sanguinea*, athecate dinoflagellate) and C (*Prorocentrum cordatum*, athecate dinoflagellate, and phytoflagellates) (BRAVO-SIERRA *et al.*, 2004; BERNALES *et al.*, 2011; STOECKER *et al.*, 1997; STOECKER *et al.*, 2017).

The classification of species in functional groups C and S had a percentage of coincidence of 89 and 90%, respectively, with the ecological classification. On the other hand, the species classified in functional group R had a percentage of coincidence of 52% (Table 3), which is possibly caused because species in unstable environments present greater plasticity and morphological variability, generating errors in the classification according to REYNOLDS (1988); or because of the consideration of different limits in the ranges of S/V and the S/V.MDL product for discrimination of functional groups.

Tabla 3.- Características ambientales de los grupos funcionales C, S y R (REYNOLDS, 2006; BRUN *et al.* 2015)

Table 3. Environmental characteristics of functional groups C, S, and R (REYNOLDS, 2006; BRUN *et al.* 2015)

| Grupo funcional<br>Functional group                                                                                                                    | C (colonizadores)<br>C (colonizer)                                                            | S (tolerantes al estrés)<br>S (stress-tolerant)                                   | R (ruderales)<br>R (ruderal)                                                                                                               |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Tamaño<br>Size                                                                                                                                         | Pequeño<br>Small                                                                              | Grande<br>Large                                                                   | Intermedio<br>Intermediate                                                                                                                 |
| Columna de agua<br>Water column                                                                                                                        | Estratificación media e<br>iluminación alta<br>Medium stratification<br>and high illumination | Estratificación e<br>iluminación altas<br>High stratification and<br>illumination | Turbulencia y turbidez<br>alta y frecuentes<br>fluctuaciones de luz<br>High turbulence and<br>turbidity and frequent<br>light fluctuations |
| Estado trófico<br>Trophic state                                                                                                                        | Mesotrófico<br>Mesotrophic                                                                    | Oligotrófico<br>Oligotrophic                                                      | Eutrófico<br>Eutrophic                                                                                                                     |
| Coincidencia entre el<br>presente estudio y la<br>clasificación ecológica (%)<br>Coincidence between our<br>study and the ecological<br>classification | 89%                                                                                           | 90%                                                                               | 52%                                                                                                                                        |

### Algunas especies representativas en los grupos funcionales determinados

Son pocos los antecedentes que clasifiquen a los cocolitofóridos dentro de un grupo funcional determinado, sin embargo, YOUNG (1994) consideró a *Emiliania huxleyi* como una especie de estrategia “r- seleccionada” por su naturaleza oportunista y alta abundancia encontrada en un área eutrófica, características que clasificarían a la especie dentro del grupo funcional C. En el presente estudio, los cocolitofóridos se encontraron en los tres grupos funcionales (por ejemplo, *Helicosphaera carteri* en el grupo funcional S y *Calciosolenia murrayi* en el grupo funcional R), pero la mayoría en el grupo funcional C, generalmente entre 40 mn y 100 mn. Si bien es cierto hay mayor biodiversidad de cocolitofóridos en aguas oligotróficas y oceánicas, la abundancia y el grado de calcificación de especies como *E. huxleyi* cerca a costa son significativas. El alto cociente S/V de los cocolitofóridos les capacita para asimilar rápidamente los nutrientes, pudiendo proliferar en ambientes mesotróficos. Así también, ALVITES (2016) encontró que el grado de calcificación disminuye en un gradiente costa-oceano en sistemas de afloramiento como el situado frente a Callao, donde la presencia de cocósferas con mayor calcificación se da en la costa, disminuyendo hacia la zona oceánica. La preferencia de los cocolitofóridos (grupo funcional C) por aguas estratificadas con alta

### Some representative species in the determined functional groups

There are few precedents classifying coccolithophores within a particular FG. Nevertheless, YOUNG (1994) considered *Emiliania huxleyi* as an “r-selected” strategy species due to its opportunistic nature and high abundance found in a eutrophic area, characteristics that would classify the species within the group C. Coccolithophores, in our study, were found in all three FGs (e.g., *Helicosphaera carteri* in FG S and *Calciosolenia murrayi* in FG R), but mostly in functional group C, generally between 40 nm and 100 nm. While it is true that there is greater biodiversity of coccolithophores in oligotrophic and oceanic waters, the abundance and degree of calcification of species such as *E. huxleyi* nearshore are significant. The high S/V ratio of coccolithophores enables them to rapidly assimilate nutrients and proliferate in mesotrophic environments. ALVITES (2016) found that the degree of calcification decreases in a coast-to-ocean gradient in upwelling systems such as the one located off Callao, where the presence of coccospheres with higher calcification occurs on the coast and decreases towards the oceanic zone. The preference of coccolithophores (FG C) for stratified waters

concentración de nutrientes, observada por BALCH (2018), GODRIJAN *et al.* (2018), los harían buenos indicadores de dichas condiciones, siendo *Gephyrocapsa* spp. al igual que *E. huxleyi* buenos proxies de productividad costera y disponibilidad de nutrientes.

Respecto a *A. sanguinea* (grupo funcional S), ciertos rasgos ecofisiológicos del dinoflagelado lo caracterizan como una especie euriterma y eurihalina (SHIKATA *et al.*, 2008) que le confieren un alto grado de ventaja competitiva en los ecosistemas marinos (BADYLAK *et al.*, 2014), siendo capaz también de producir mucus extracelular, lo que según SMAYDA & REYNOLDS (2003), altera la estructura física y química de la columna de agua, reduciendo la turbulencia en ésta. Dicho mucus le daría ventajas en la disponibilidad de nutrientes, en la competencia con otras especies del fitoplancton y en la reducción de pérdidas por pastoreo (REYNOLDS, 2006).

#### **Comparación de los grupos funcionales determinados en el presente estudio con lo obtenido en otros hábitats del ecosistema de la Corriente de Humboldt**

Existen pocos estudios sobre grupos funcionales del fitoplancton en Latinoamérica. NÁQUIRA (2011) clasificó 175 especies de fitoplancton de las bahías de Sechura, Samanco y Lagunillas según los grupos funcionales de Reynolds, y de manera similar al presente estudio, predominó el grupo funcional R (65%), en su mayoría diatomeas (Tabla 4). En el grupo funcional C (15%) encontró especies comunes con el presente estudio, en especies de dinoflagelados como *P. cordatum*. En el grupo funcional S (20%) encontró especies comunes en diatomeas centrales como *Thalassiosira* sp., dinoflagelados como *Prorocentrum micans*, *P. pellucidum*, y silicoflagelados como *Dictyocha fibula* y *Octactis octonaria*. Por otro lado, hubo ciertas diferencias en la consideración de diatomeas como *Ditylum brightwellii* y *Pleurosigma* sp. en el grupo funcional S (las cuales fueron clasificadas en el grupo funcional R en el presente estudio); y en las clasificaciones del fitoflagelado *Eutreptiella* sp. con el dinoflagelado *P. gracile* dentro del grupo funcional C (que fueron considerados como grupo funcional S y R, respectivamente

with high nutrient concentration, observed by BALCH (2018), GODRIJAN *et al.* (2018), would make them good indicators of such conditions, with *Gephyrocapsa* spp. as well as *E. huxleyi* being good proxies of coastal productivity and nutrient availability.

Regarding *A. sanguinea* (functional group S), it is characterized as a eurythermal and euryhaline species due to certain ecophysiological features (SHIKATA *et al.*, 2008) that give it a high degree of competitive advantage in marine ecosystems (BADYLAK *et al.*, 2014), being also capable of producing extracellular mucus, which according to SMAYDA & REYNOLDS (2003), alters the physical and chemical structure of the water column, thus reducing turbulence. This mucus would give this species advantages in nutrient availability, in competition with other phytoplankton species, and the reduction of grazing losses (REYNOLDS, 2006).

#### **Comparison of the functional groups determined in this study with those obtained in other habitats of the Humboldt Current Ecosystem (HCE)**

There are few studies on phytoplankton FGs in Latin America. NÁQUIRA (2011) classified 175 species of phytoplankton from the bays of Sechura, Samanco, and Lagunillas based on Reynolds functional groups. In that work, the author obtained similar results to those found in our study, with a predominance of the FG R (65%), mostly diatoms (Table 4). In the FG C (15%), it was found species in common with our study, dinoflagellate species like *P. cordatum*. In the FG S (20%), the author found common species in central diatoms such as *Thalassiosira* sp., dinoflagellates such as *Prorocentrum micans*, *P. pellucidum*, and silicoflagellates such as *Dictyocha fibula* and *Octactis octonaria*. Conversely, there were some differences when considering diatoms such as *Ditylum brightwellii* and *Pleurosigma* sp. in the functional group S (which were classified in the FG R in our study); and in the classifications of the phytoflagellate *Eutreptiella* sp. with the dinoflagellate *P. gracile* within the functional group C (which were

en este estudio). Tales diferencias podrían atribuirse a la naturaleza distinta de los hábitats evaluados que conllevó a la consideración de distintos límites en los rangos de S/V y del producto S/V. MDL para la discriminación de los grupos funcionales, así como a variaciones estacionales e interanuales del biovolumen y fisiología de estas especies, y a factores limitantes de su desarrollo a micro y mesoescala, que propiciaría cierta plasticidad de las especies ante condiciones adversas o preferencia exclusiva de ciertos hábitats (HONG-XIAN YU *et al.*, 2012; SEVINDIK *et al.*, 2017). Por tal motivo, dado que la disponibilidad de nutrientes, luz, profundidad de capa de mezcla y estacionalidad modulan la estructura y composición fitoplanctónica, sería necesario ampliar los estudios sobre la variación espacio-temporal de los grupos funcionales del fitoplancton, a la franja costera, columna de agua y a todas las estaciones del año, evitando que muestras de alguna estación estén subrepresentadas.

ALVES *et al.* (2008) clasificó 36 especies de fitoplancton de fiordos chilenos según los grupos funcionales de REYNOLDS (1988), determinando también la predominancia del grupo funcional R (29 especies), sobre los grupos funcionales S (4 especies) y C (3 especies), situación que difiere con lo encontrado para el NECH donde se da casi una codominancia entre el grupo funcional R (140 especies, 48%) y el grupo funcional S (133 especies, 45%), seguidas del grupo funcional C (19 especies, 7%) (Tabla. 4). Si bien es cierto, que en ambos ecosistemas se da predominancia de las diatomeas en el grupo funcional R y de los

considered as FGs S and R, respectively in this study). We may attribute such differences to the different nature of the habitats evaluated, which led to the consideration of different limits on the S/V ranges and the S/V.MDL product for the discrimination of FGs, as well as to seasonal and interannual variations in the biovolume and physiology of these species, and to limiting factors of their development at micro-and mesoscale, which would favor certain plasticity of the species under adverse conditions or exclusive preference for certain habitats (HONG-XIAN YU *et al.*, 2012; SEVINDIK *et al.*, 2017). Therefore, given that nutrient availability, light, mixing layer depth, and seasonality modulate phytoplankton structure and composition, it would be necessary to extend studies on the spatio-temporal variation of phytoplankton functional groups to the coastal strip, water column, and all seasons, to prevent underrepresentation of samples from any season.

ALVES *et al.* (2008) classified 36 species of phytoplankton from Chilean fjords following the functional groups of REYNOLDS (1988). They also found a predominance of FG R (29 species) over FGs S (4 species) and C (3 species), which differs from what was found for the NHCE, where there is almost a codominance between FG R (140 species, 48%) and FG S (133 species, 45%), followed by FG C (19 species, 7%) (Table. 4). Although there is indeed a predominance of diatoms in functional group R and dinoflagellates in functional group S

Tabla 4.- Composición porcentual de grupos funcionales (CSR) en riqueza de especies en diferentes hábitats. Entre paréntesis, especies limítrofes con otros grupos funcionales

Table 4. Percentage composition of functional groups (CSR) in species richness in different habitats. In parentheses, species bordering other FGs

| Hábitat/ Habitat                                                                                                                  | R %     | C %     | S %     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------|---------|---------|
| Fitoplancton de plataforma (NECH) (presente estudio)<br>Phytoplankton from platform (NHCE) (this study)                           | 48      | 7       | 45      |
| Fitoplancton de fiordos chilenos (ALVES <i>et al.</i> , 2008)<br>Phytoplankton from Chilean fjords (ALVES <i>et al.</i> , 2008)   | 81      | 8       | 11      |
| Fitoplancton de bahías (NÁQUIRA <i>et al.</i> , 2011)<br>Phytoplankton from bays (NÁQUIRA <i>et al.</i> , 2011)                   | 65      | 15      | 20      |
| Fitoplancton de lago (adaptado de RUIZ <i>et al.</i> , 2015)<br>Phytoplankton from lakes (adapted from RUIZ <i>et al.</i> , 2015) | 52 (+7) | 23 (+2) | 11 (+5) |

dinoflagelados en el S, en el NECH hay más especies del grupo funcional S que en los fiordos de Chile donde predominó el grupo funcional R (81%) sobre el S (11%) y C (8%), lo que puede ser atribuido al fuerte patrón de turbulencia en el extremo sur de Chile en comparación al sistema de afloramiento peruano, por lo que las especies deben estar adaptadas a masas de agua más frías con altas condiciones de mezcla y altas concentraciones de nutrientes, características del grupo funcional R (Tabla 3). En tal sentido, para entender el rol fisiológico y ecológico de los grupos funcionales, se deben realizar análisis sobre las preferencias ecológicas de los grupos funcionales, así como correlaciones entre los grupos funcionales y los factores ambientales.

También se encontraron especies comunes pertenecientes al mismo grupo funcional en el NECH y en los fiordos chilenos (Tabla 5): en el grupo funcional R las especies comunes fueron diatomeas dispuestas en cadena del género *Chaetoceros* (*Ch. debilis*, *Ch. lorenzianus*, *Ch. didymus*, *Ch. socialis*, *Ch. radicans*), *Skeletonema costatum*, *Leptocylindrus danicus*, con algunas pennates como Grupo *Pseudo-nitzschia delicatissima*, *Cylindrotheca closterium* y *Thalassionema nitzschioides*; además de dinoflagelados cosmopolitas como *Tripes pentagonus*, *T. fusus*; en el grupo funcional S se presentaron 7 especies comunes de *Coscinodiscus* spp. (*C. perforatus*, *C. radiatus*, *C. eccentricus*, *C. granii* y *C. wailesii*) y una especie común, *Dinophysis acuta*; y en el grupo funcional C los nanoflagelados fueron comunes a ambos ecosistemas.

Por otro lado, otras especies fueron clasificadas en diferentes grupos funcionales en ambos hábitats. En los fiordos chilenos, *D. acuminata* fue clasificada en el grupo funcional S, mientras que en el NECH *D. acuminata* y *D. caudata* pertenecieron al grupo funcional R; y *Phalacroma mitra* y *P. rotundatum* fueron clasificados en el grupo funcional S. En el grupo C se presentó el género común *Alexandrium* sp. que es un organismo pequeño formador de FAN, sin embargo, a nivel de especies se ha registrado *A. monilatum* en el NECH y *A. catenella* en los fiordos chilenos.

in both ecosystems, there are more species of FG S in the NHCE than in the Chilean fjords, where FG R (81%) predominates over S (11%) and C (8%), which may be attributed to the strong turbulence pattern in the extreme south of Chile compared to the Peruvian upwelling system, so the species must be adapted to colder water masses with high mixing conditions and high nutrient concentrations, which are characteristic of functional group R (Table 3). In this regard, analyses of the ecological preferences of the functional groups, as well as correlations between them and environmental factors, should be carried out to understand the physiological and ecological role of the FGs.

Common species belonging to the same FG were also found in the NHCE and the Chilean fjords (Table 5): in functional group R, the common species were chain-forming diatoms of the genus *Chaetoceros* (*Ch. debilis*, *Ch. lorenzianus*, *Ch. didymus*, *Ch. socialis*, *Ch. radicans*), *Skeletonema costatum*, *Leptocylindrus danicus*, with some pennates such as the *Pseudo-nitzschia delicatissima* Group, *Cylindrotheca closterium*, and *Thalassionema nitzschioides*; as well as cosmopolitan dinoflagellates such as *Tripes pentagonus*, *T. fusus*. In the FG S, there were 7 common species of *Coscinodiscus* spp. (*C. perforatus*, *C. radiatus*, *C. eccentricus*, *C. granii*, and *C. wailesii*) and a common species, *Dinophysis acuta*; while in the FG C, the nanoflagellates were common to both ecosystems.

Other species were classified in different functional groups in both habitats. In the Chilean fjords, *D. acuminata* was classified in the FG S, while in the NHCE, *D. acuminata* and *D. caudata* belonged to FG R; and *Phalacroma mitra* and *P. rotundatum* were classified in the FG S. In the group C, there was the common genus *Alexandrium* sp. which is a small HAB-forming organism; however, at the species level, *A. monilatum* has been recorded in the NHCE and *A. catenella* in the Chilean fjords.



Tabla 5.- Especies de grupos funcionales (C, S, R) comunes a diferentes hábitats

Table 5. Species of functional groups (C, S, R) that are common to different habitats

| Grupo funcional<br>Functional group | Especies comunes a NECH y a fiordos chilenos<br>Species common to the NHCE and Chilean fjords | Especies comunes a plataforma y bahías (NECH)<br>Species common to platform and bays NHCE                                                                                                                             |                                             |
|-------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------|
| C                                   | Fitoflagelados/ Phytoflagellates                                                              | <i>P. cordatum</i> (dinoflagelado tecado / thecate dinoflagellate)                                                                                                                                                    |                                             |
| S                                   | <i>D. acuta</i> (dinoflagelado tecado / thecate dinoflagellate)                               | <i>Thalassiosira</i> spp. (diatomea en cadena/ Chain-arranged diatoms)                                                                                                                                                |                                             |
|                                     | <i>Coscinodiscus</i> spp. (diatomea individual / individual diatom)                           | <i>P. micans</i> (dinoflagelado tecado/ thecate dinoflagellate)<br><i>P. pellucidum</i> (dinoflagelado tecado/ thecate dinoflagellate)<br><i>D. fibula</i> (silicoflagelado)<br><i>O. octonaria</i> (silicoflagelado) |                                             |
| R                                   | <i>Asterionellopsis glacialis</i>                                                             | <i>P. pungens</i>                                                                                                                                                                                                     |                                             |
|                                     | <i>Ch. debilis</i>                                                                            | <i>A. glacialis</i>                                                                                                                                                                                                   |                                             |
|                                     | <i>Ch. didymus</i>                                                                            | <i>Ch. Didymus</i>                                                                                                                                                                                                    |                                             |
|                                     | <i>Ch. convolutus</i>                                                                         | <i>Ch. socialis</i>                                                                                                                                                                                                   |                                             |
|                                     | <i>Ch. lorenzianus</i>                                                                        | <i>D. pumila</i>                                                                                                                                                                                                      |                                             |
|                                     | <i>Ch. radicans</i>                                                                           | <i>L. danicus</i>                                                                                                                                                                                                     | Diatomeas en cadena/ Chain-arranged diatoms |
|                                     | <i>Ch. socialis</i>                                                                           | <i>G. P. delicatissima</i>                                                                                                                                                                                            |                                             |
|                                     | <i>D. pumila</i>                                                                              | <i>Ch. lorenzianus</i>                                                                                                                                                                                                |                                             |
|                                     | <i>L. danicus</i>                                                                             | <i>Th. mendiolana</i>                                                                                                                                                                                                 |                                             |
|                                     | <i>G. P. delicatissima</i>                                                                    | <i>Ch. affinis</i>                                                                                                                                                                                                    |                                             |
|                                     | <i>S. costatum</i>                                                                            | <i>Ch. debilis</i>                                                                                                                                                                                                    |                                             |
|                                     | <i>T. nitzschioides</i>                                                                       | <i>Ch. compressus</i>                                                                                                                                                                                                 |                                             |
|                                     |                                                                                               | <i>S. costatum</i>                                                                                                                                                                                                    |                                             |
|                                     | <i>T. nitzschioides</i>                                                                       |                                                                                                                                                                                                                       |                                             |
|                                     | <i>Cylindrotheca closterium</i>                                                               | Diatomeas solitarias / individual diatom                                                                                                                                                                              |                                             |
|                                     | <i>Rhizosolenia</i>                                                                           | <i>E. alata</i> v. <i>alata</i><br><i>N. longissima</i>                                                                                                                                                               | Diatomeas solitarias / individual diatom    |
|                                     |                                                                                               | <i>T. furca</i> (dinoflagelado tecado/ thecate dinoflagellate)                                                                                                                                                        |                                             |

### 5. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

El diagrama CSR permitió clasificar 292 especies fitoplanctónicas en grupos funcionales, a partir de las 10 mn: 140 especies en el grupo funcional R, asociados a ambientes eutróficos; 133 especies en el grupo funcional S, a ambientes oligotróficos y 19 especies en el grupo funcional C, a ambientes mesotróficos.

Se detectaron 16 especies situadas en el área limítrofe de los 3 grupos funcionales (Anexo 2), denotando características mixtas de grupos funcionales: R-C, S-R y C-S, representando cada uno de estos grupos mixtos, cerca del 2% del total de especies evaluadas.

Las especies de fitoplancton clasificadas en grupos funcionales en el presente estudio presentaron porcentajes de coincidencia con la clasificación ecológica de 89% para el grupo funcional C, 90% para el grupo funcional S y 52% para el grupo funcional R.

### 5. CONCLUSIONS AND RECOMMENDATIONS

The CSR diagram allowed the classification of 292 phytoplanktonic species into functional groups, starting at 10 nm: 140 species in FG R, associated with eutrophic environments; 133 species in FG S, with oligotrophic environments; and 19 species in FG C, with mesotrophic environments.

We detected 16 species located in the border area of the 3 FGs (Annex 2), showing mixed characteristics of functional groups: R-C, S-R, and C-S, each of these mixed groups representing about 2% of the total number of species evaluated.

In our study, the phytoplankton species classified into FGs presented percentages of coincidence with the ecological classification of 89% for group C, 90% for group S, and 52% for group R.

Los grupos funcionales R y S fueron los que comprendieron a la mayoría de especies, destacando en el primer caso, las diatomeas elongadas, de tamaño intermedio, pennadas, y dispuestas en cadenas; mientras que, en el segundo, destacaron los dinoflagelados, diatomeas centrales grandes y silicoflagelados.

En el grupo funcional C destacaron los coccolitofóridos, algunos dinoflagelados productores de FAN y fitoflagelados, los cuales, para sobrevivir a ambientes ácidos y mesotróficos, han generado estrategias adaptativas como un mayor grado de calcificación en el caso de los coccolitofóridos y mixotrofia en el caso de coccolitofóridos, fitoflagelados y dinoflagelados.

Se encontraron 14 especies de diatomeas en el grupo funcional R en común para el NECH y los fiordos chilenos, lo cual evidencia características del afloramiento costero en ambos hábitats.

Se recomienda usar el enfoque de grupos funcionales para evaluar las variaciones espacio-temporales, horizontales y verticales del fitoplancton, así como sus relaciones con los factores ambientales, ampliando en dicho estudio, la cobertura espacial a la parte costera, así como el uso de una adecuada ventana temporal.

### Agradecimientos

Expresamos nuestro agradecimiento a los profesionales del IMARPE (Laboratorio de Fitoplancton y Producción Primaria y del Laboratorio de Modelado Oceanográfico, Ecosistémico y de Cambio Climático), y al Director General de Investigaciones en Oceanografía y Cambio Climático, Dr. Dimitri Gutiérrez, quienes colaboraron en la presente publicación con sus valiosos comentarios y revisiones. Esta publicación fue realizada con el apoyo del JEAI "EMACEP" (Ecología Marina Cuantitativa del Ecosistema de Afloramiento Peruano) de IMARPE-IRD. A. Bernales reconoce el apoyo financiero del Proyecto Concytec - Banco Mundial "Caracterización y pronóstico de eventos extremos en el mar peruano usando un sistema operacional de información oceánica", a través de su unidad ejecutora el Fondo Nacional de Desarrollo Científico, Tecnológico y de Innovación Tecnológica (Fondecyt).

The FGs R and S included the majority of species, with elongated diatoms of intermediate size, pennate, and arranged in chains standing out in the first case, while in the second, dinoflagellates, large central diatoms, and silicoflagellates were the most important.

The FG C included coccolithophores, some HAB-forming dinoflagellates, and phytoflagellates, which, to survive acidic and mesotrophic environments, have generated adaptive strategies such as a higher degree of calcification in the case of coccolithophores and mixotrophy in the case of coccolithophores, phytoflagellates, and dinoflagellates.

A total of 14 diatom species in functional group R were found in common for both the NHCE and the Chilean fjords, which is evidence of coastal upwelling characteristics in both habitats.

We recommend using the functional group approach to evaluate the spatio-temporal, horizontal and vertical variations of phytoplankton, as well as their relationships with environmental factors, by extending the spatial coverage of the study to the coastal area, as well as the use of an adequate time window.

### Acknowledgments

We would like to thank the IMARPE staff (Phytoplankton and Primary Production Laboratory and the Oceanographic, Ecosystem, and Climate Change Modeling Laboratory), and the General Director of Oceanography and Climate Change Research, Dr. Dimitri Gutiérrez, who collaborated on this publication with their valuable comments and revisions. This work was carried out with the support of the JEAI "EMACEP (Ecología Marina Cuantitativa del Ecosistema de Afloramiento Peruano in Spanish)" of IMARPE-IRD. A. Bernales acknowledges the financial support of the Concytec - World Bank Project "Characterization and forecasting of extreme events in the Peruvian sea using an operational ocean information system", through its executing unit, the National Fund for Scientific, Technological Development and Technological Innovation (Fondecyt in Spanish).

## 6. REFERENCIAS

- ALAMO, A. (1989). Stomach contents of anchoveta (*Engraulis ringens*) 1974-1982, p. 105-108. In D. Pauly, P. Muck, J. Mendo and I. Tsukayama (eds.) The Peruvian upwelling ecosystem: dynamics and interactions. ICLARM Conference Proceedings 18, 438 p. Instituto del Mar del Perú (IMARPE), Callao, Perú; Deutsche Gesellschaft für Technische Zusammenarbeit (GTZ) GmbH, Eschborn, Federal Republic of Germany; and International Center for living Aquatic Resources Management (ICLARM), Manila, Philippines.
- ALLENDE. (2019). Phytoplankton functional group classifications as a tool for biomonitoring shallow lakes: a case study. *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.*, 420 (5).
- ALVES DE SOUZA, C., GONZÁLES, M., IRIARTE, J. (2008). Functional groups in marine phytoplankton assemblages dominated by diatoms in fjords of southern Chile. *Journal of Plankton Research*, 30(11), 1233-1243.
- ALVITES, D. (2016). Variabilidad espacial y calcificación de las comunidades de cocolitofóridos en el sistema de afloramiento costero frente al Callao-Perú. Tesis Maestría Ciencias del Mar. UPCH.
- ASSMY, P., SMETACEK, V., (2009). Algal blooms. *Encyclopedia of Microbiology*. Elsevier, Oxford, 27-41. <https://doi.org/10.13140/2.1.4051.8081>
- BADYLAK, S., EDWARD, J., PHILIPS, L. MATHEWS, L. (2014). *Akashiwo sanguinea* (Dinophyceae) blooms in a subtropical estuary. An alga for all seasons. *Plankton Benthos Res*, 9(3), 1-9.
- BALCH, W. I. M. (2018). The Ecology, Biogeochemistry, and Optical Properties of Coccolithophores. *Annu. Rev. Mar. Sci.*, 10, 71-98.
- BERNALES, A., CHANG, F., SÁNCHEZ, S., LEDESMA, J., NELLY, J., QUISPE, J., ARAMAYO, V. (2011). Comportamiento nictimeral del fitoplancton frente al Callao (12°S), Perú. *Bol Inst Mar Perú*, 26 (1-2), 33 - 38.
- BRAVO-SIERRA, E. (2004). Fitoflagelados potencialmente tóxicos y nocivos de costas del Pacífico mexicano. *Rev. Biol. Trop.*, 52 (Suppl. 1), 5-16.
- BRUN, P., VOGT, M., PAYNE, M. R., GRUBER, N., O'BREIN COLLEEN, J., BUITENHUIS, E. T., LE QUERE, C., LEBLANC K., LUO YA-WEI. (2015). *Limnol. Oceanogr.*, 60, 1020-1038
- FALKOWSKI, P. G. (1994). The role of phytoplankton photosynthesis in global biogeochemical cycles. *Photosynth Res. Mar*, 39(3), 235-258. doi: 10.1007/BF00014586
- GODRIJAN, J., YOUNG, J., MARIC, D., PRECALI, R. (2018). Coastal zones as important habitats of coccolithophores: A study of species diversity, succession, and life-cycle phases. *Limnol. Oceanogr*, 63, 1692-1710.
- HONG-XIAN YU, JUN-HUA WU, CHENG-XUE MA, XUE-BO QIN. (2012). Seasonal dynamics of phytoplankton functional groups and its relationship with the environment in river: a case study in northeast China, *Journal of Freshwater Ecology*, 27, 3, 429-441, DOI: 10.1080/02705060.2012.667371
- KAMENIR, Y., DUBINSKY, Z., ZOHARY, T. (2004). Phytoplankton size structure stability in a meso-eutrophic. Subtropical lake. *Hidrobiologia*, 520, 89. Doi. [Org/10.1023/B:hydr.0000027729.53348.c7](http://dx.doi.org/10.1023/B:hydr.0000027729.53348.c7)
- KOIOLEK, J. P., BALASUBRAMANIAN, K., BLANCO, S., COSTE, M., ECTOR, L., LIU, Y., KULIKOVSKIY, M., LUNDHOLM, N., LUDWIG, T., POTAPOVA, M., RIMET, F., SABBE, K., SALA, S., SAR, E., TAYLOR, J., VAN DE VIJVER, B., WETZEL, C. E., WILLIAMS, D. M., WITKOWSKI, A., WITKOWSKI, J. (2019). DiatomBase. *Neocalyptrella robusta* (G. Norman ex Ralfs) Hernández- Becerril & Meave del Castillo, 1997. Accessed through: World Register of Marine Species at: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=345491> on 2019-09-16
- KRUK, C., PEETERS E., VAN NES EH, HUSZAR V. L. M., COSTA L. S., SCHEFFER, M. (2011). Phytoplankton community composition can be predicted best in terms of morphological groups. *Limnol Oceanogr*, 56, 110-118.
- KRUK, C., DEVERCELLI, M., HUSZAR, V. L. M., HERNÁNDEZ, E., BEAMUD, G., DIAZ, M., SILVA, L. H. S., SEGURA, A. M. (2017). Classification of Reynolds phytoplankton functional groups using individual traits and machine learning techniques. *Freshwater Biology*, 62(10), 1681- 1692. <https://doi.org/10.1111/fwb.12968>
- MARGALEF, R. (1978). Life forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanol. Acta*, 1, 493-509.
- MOESTRUP, Ø., AKSELMANN-CARDELLA, R., CHURRO, C., FRAGA, S., HOPPENRATH, M., IWATAKI, M., LARSEN, J., LUNDHOLM, N., ZINGONE, A. (Eds) (2009 en adelante). Lista de referencia taxonómica de la COI y la UNESCO de microalgas nocivas. Consultado en <http://www.marinespecies.org/hab> el 2020-09-03. doi: 10.14284 / 362
- MONTAGNES, D., BERGES, J., HARRISON, J., TAYLOR, F. (1994). Estimating carbon, nitrogen, protein, and chlorophyll a from volume in marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 39, 1044- 60.
- NÁQUIRA, T. (2011). Caracterización de la estructura y diversidad funcional del fitoplancton de las bahías de Samanco, Sechura y Lagunillas, Perú. Tesis Maestría en Ecología Aplicada. UNALM.
- OCHOA, N., ROJAS DE MENDIOLA, B., GÓMEZ, O. (1985). Identificación del fenómeno "El Niño" a través de los organismos fitoplanctónicos. En: *El Niño. Su impacto en la fauna marina*. Bol Inst Mar Perú, vol. Volumen extraordinario, pp. 23-31.
- PADISÁK, J., CROSSETTI, L. O., NASELLI-FLORES, L. (2009). Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia*, 621, 1-19.
- REYNOLDS, C. S. (1988). Functional morphology and the adaptive strategies of freshwater phytoplankton. In Sandgren, C. D.eds. *Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton* Cambridge University Press Cambridge 388-483

- REYNOLDS, C. S. (2006). Ecology of Phytoplankton. Cambridge University Press, Cambridge, 535 pp.
- REYNOLDS, C. S., HUSZAR, V., KRUK, C., NASELLI-FLORES, L., MELO, S. (2002). Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 24, 417–428, <http://plankt.oxfordjournals.org/cgi/content/abstract/24/5/417>
- ROJAS DE MENDIOLA, B. (1981). Seasonal phytoplankton distribution along the Peruvian coast. En: Coastal upwelling. F.A. Richards (ed.), American Geophysical Union, Washington D.C. 348-356.
- ROJAS DE MENDIOLA, B., GÓMEZ, O., OCHOA, N. (1985). Efectos del Fenómeno “El Niño” sobre el fitoplancton. En: El Niño. Su impacto en la fauna marina.
- RUIZ, G., MAC DONAGH M. E., QUAINI, K., SOLARI, L. (2015). Life strategists and morpho-functional groups applied to the phytoplankton of a Pampean shallow lake, New Zealand *Journal of Marine and Freshwater Research*, 49, 1, 3-19. DOI: 10.1080/00288330.2014.920890
- SALMASO, N., PADISAK, J. (2007). Morpho-Functional Groups and phytoplankton development in two deep lakes (Lake Garda, Italy and Lake Stechlin, Germany). *Hydrobiologia*, 578, 97–112.
- SÁNCHEZ, S., BERNALES, A., DELGADO, E., CHANG, F. C., JACOBO, N. (2017). Variability and Biogeographical Distribution of Harmful Algal Blooms in Bays of High Productivity off Peruvian Coast (2012-2015). *J Environ. Anal. Toxicol.*, 7, 530. doi: 10.4172/2161-0525.1000530
- SEVINDIK, T. O., CELIK, K., NASELLI-FLORES, L. (2017). Spatial heterogeneity and seasonal succession of phytoplankton functional groups along the vertical gradient in a mesotrophic reservoir. *Ann. Limnol. - Int. J. Lim*, 53, 129–141.
- SHERMAN, K., DUDA, A. M. (1999). An ecosystem approach to global assessment and management of coastal waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 190, 271-287.
- SHERMAN, K., HEMPEL, G. (EDITORS). (2009). The UNEP Large Marine Ecosystem Report: A perspective on changing conditions in LMEs of the world’s Regional Seas. UNEP Regional Seas Report and Studies, United Nations Environment Programme. Nairobi, Kenya. N° 182.
- SHIKATA, T., NAGASOE, S., OH, S., MATSUBARA, T., YAMASAKI, Y., SHIMASAKI, Y., OSHIHIMA, Y., HONJO, T. (2008) Effects of down- and upshocks from rapid changes of salinity on survival and growth of estuarine phytoplankters. *J Fac Agr Kyushu Univ*, 53, 81–87.
- SMAYDA, T. J., REYNOLDS, C. S. (2001). Community assembly in marine phytoplankton: application of recent models to harmful dinoflagellate blooms. *J. Plankton Research*, 23, 5, 447-461.
- SMAYDA, T. J., REYNOLDS, C. S. (2003). Strategies of marine dinoflagellate survival and some rules of assembly. *Journal of Sea Research*, 49(2), 95–106. doi: 10.1016/s1385-1101(02)00219-8
- STOECKER, D., LI, A., WAYNE, D., GUSTAFSON D. (1997). Mixotrophy in the dinoflagellate *Prorocentrum minimum*. *Mar Ecol Prog Ser*, 152, 1-12.
- STOECKER, D., HANSEN, P., CARON, D., MITRA, A. (2017). Mixotrophy in the Marine Plankton. *Annual Review of Marine Science*, 9, 1, 311- 335.
- SUN, J., LIU, D. (2003). Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *J. Plankton Research*, 25, 11, 1331-1346.
- TAYLOR, M. H. (2008). The Northern Humboldt Current Ecosystem and its resource dynamics: Insights from a trophic modeling and time series analysis. PhD Thesis. Bremen University.
- YOUNG, J. R. (1994). Variation in *Emiliania huxleyi* coccolith morphology in samples from the Norwegian EHUX experiment, 1992. *Sarsia*, 79, 417-425. doi: 10.1080/00364827.1994.10413573











## Anexo 1 (continuación)/ Annex 1 (continued)

| Especie / Specie                                   | Biovolumen celular / Cell biovolume<br>( $\mu\text{m}^3.\text{cel}^{-1}$ ) | Biomasa celular / Cell biomass<br>( $\text{g}.\text{cel}^{-1}$ ) | Biomasa celular / Cell biomass<br>( $\mu\text{g}.\text{cel}^{-1}$ ) | Área celular / Cell area<br>( $\mu\text{m}^2.\text{cel}^{-1}$ ) | MDL<br>( $\mu\text{m}$ ) | S/V.<br>MDL | S/V<br>( $\mu\text{m}^{-2}$ ) | Grupo funcional / Functional group<br><br>(clasificación morfométrica/morphometric classification) | Grupo funcional / Functional group<br><br>(clasificación ecológica/ecological classification) |
|----------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------|--------------------------|-------------|-------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>DINOFLAGELADOS</b>                              |                                                                            |                                                                  |                                                                     |                                                                 |                          |             |                               |                                                                                                    |                                                                                               |
| <i>Protoperidinium obtusum</i> (ACF)               | 67815                                                                      | 7.4596E-08                                                       | 0.0746                                                              | 9073.44                                                         | 65                       | 8.70        | 0.13                          | S                                                                                                  | S                                                                                             |
| <i>Protoperidinium oceanicum</i>                   | 186374                                                                     | 2.0501E-07                                                       | 0.2050                                                              | 16021.49                                                        | 162                      | 13.93       | 0.09                          | S                                                                                                  | S                                                                                             |
| <i>Protoperidinium pellucidum</i>                  | 10601                                                                      | 1.1661E-08                                                       | 0.0117                                                              | 2591.01                                                         | 39                       | 9.53        | 0.24                          | S                                                                                                  | S                                                                                             |
| <i>Protoperidinium pentagonum</i>                  | 258604                                                                     | 2.8446E-07                                                       | 0.2845                                                              | 22972.05                                                        | 106                      | 9.42        | 0.09                          | S                                                                                                  | S                                                                                             |
| <i>Protoperidinium peruvianum</i>                  | 10601                                                                      | 1.1661E-08                                                       | 0.0117                                                              | 2591.01                                                         | 39                       | 9.53        | 0.24                          | S                                                                                                  | S                                                                                             |
| <i>Protoperidinium pyrnum</i>                      | 29307                                                                      | 3.2238E-08                                                       | 0.0322                                                              | 2081.92                                                         | 95                       | 6.75        | 0.07                          | S                                                                                                  | S                                                                                             |
| <i>Protoperidinium subinermis</i>                  | 258604                                                                     | 2.8446E-07                                                       | 0.2845                                                              | 22972.05                                                        | 106.25                   | 9.44        | 0.09                          | S                                                                                                  | S                                                                                             |
| <i>Protoperidinium steinii</i>                     | 5914                                                                       | 6.5051E-09                                                       | 0.0065                                                              | 1894.16                                                         | 84                       | 26.91       | 0.32                          | R                                                                                                  | S                                                                                             |
| <i>Protoperidinium tenuissimum</i>                 | 9161                                                                       | 1.0077E-08                                                       | 0.0101                                                              | 26299.33                                                        | 36.00                    | 103.35      | 2.87                          | R                                                                                                  | S                                                                                             |
| <i>Protoperidinium thulesense</i>                  | 59716                                                                      | 6.5688E-08                                                       | 0.0657                                                              | 8296.50                                                         | 68.80                    | 9.56        | 0.14                          | S                                                                                                  | S                                                                                             |
| <i>Protoperidinium tristylum</i>                   | 77500                                                                      | 8.5250E-08                                                       | 0.0853                                                              | 25826.11                                                        | 81.00                    | 26.99       | 0.33                          | R                                                                                                  | S                                                                                             |
| <i>Protoperidinium sp.</i>                         | 16724                                                                      | 1.8397E-08                                                       | 0.0184                                                              | 2081.92                                                         | 42.00                    | 5.23        | 0.12                          | S                                                                                                  | S                                                                                             |
| <i>Pyrocystis elegans</i>                          | 18937                                                                      | 2.0830E-08                                                       | 0.0208                                                              | 5039.90                                                         | 58.80                    | 15.65       | 0.27                          | S                                                                                                  | S                                                                                             |
| <i>Pyrocystis fusiformis</i>                       | 12379                                                                      | 1.3617E-08                                                       | 0.0136                                                              | 5039.90                                                         | 84.00                    | 34.20       | 0.41                          | R                                                                                                  | S                                                                                             |
| <i>Pyrocystis lunula</i>                           | 356047                                                                     | 3.9165E-07                                                       | 0.3917                                                              | 5039.90                                                         | 168.56                   | 2.39        | 0.01                          | S                                                                                                  | S                                                                                             |
| <i>Pyrocystis noctiluca</i>                        | 5821                                                                       | 6.4034E-09                                                       | 0.0064                                                              | 1546.31                                                         | 24.50                    | 6.51        | 0.27                          | S                                                                                                  | S                                                                                             |
| <i>Pyrocystis sp.</i>                              | 19635                                                                      | 2.1599E-08                                                       | 0.0216                                                              | 1546.31                                                         | 84.00                    | 6.62        | 0.08                          | S                                                                                                  | S                                                                                             |
| <i>Pyrophacus horologium</i>                       | 40896                                                                      | 4.4986E-08                                                       | 0.0450                                                              | 8709.81                                                         | 51.00                    | 10.86       | 0.21                          | S                                                                                                  | S                                                                                             |
| <i>Pyrophacus steinii</i>                          | 34600                                                                      | 3.8060E-08                                                       | 0.0381                                                              | 8709.81                                                         | 60.00                    | 15.10       | 0.25                          | S                                                                                                  | S                                                                                             |
| <i>Pyrophacus vancampoeae</i>                      | 34600                                                                      | 3.8060E-08                                                       | 0.0381                                                              | 8709.81                                                         | 60.00                    | 15.10       | 0.25                          | S                                                                                                  | S                                                                                             |
| <i>Scrippsiella trochoidea</i>                     | 6414                                                                       | 7.0552E-09                                                       | 0.0071                                                              | 699.28                                                          | 30.00                    | 3.27        | 0.11                          | S                                                                                                  | C                                                                                             |
| <b>SILICOFLAGELADOS</b>                            |                                                                            |                                                                  |                                                                     |                                                                 |                          |             |                               |                                                                                                    |                                                                                               |
| <i>Dictyocha fibula</i>                            | 5435                                                                       | 5.9786E-09                                                       | 0.0060                                                              | 1448.04                                                         | 33.37                    | 8.89        | 0.27                          | S                                                                                                  | S                                                                                             |
| <i>Dictyocha octonaria</i>                         | 5435                                                                       | 5.9786E-09                                                       | 0.0060                                                              | 1448.04                                                         | 23.94                    | 6.38        | 0.27                          | S                                                                                                  | S                                                                                             |
| <i>Octactis octonaria</i>                          | 9026                                                                       | 9.9282E-09                                                       | 0.0099                                                              | 2075.95                                                         | 23.94                    | 5.51        | 0.23                          | S                                                                                                  | S                                                                                             |
| <b>COCOLITOFORIDOS</b>                             |                                                                            |                                                                  |                                                                     |                                                                 |                          |             |                               |                                                                                                    |                                                                                               |
| <i>Acanthoica quatuorospina</i>                    | 412                                                                        | 4.5320E-10                                                       | 0.0005                                                              | 337.71                                                          | 10.06                    | 8.25        | 0.82                          | C                                                                                                  | C                                                                                             |
| <i>Acanthoica sp.</i>                              | 412                                                                        | 4.5320E-10                                                       | 0.0005                                                              | 337.71                                                          | 8.00                     | 6.56        | 0.82                          | C                                                                                                  | C                                                                                             |
| <i>Anoplosolenia brasiliensis</i>                  | 88                                                                         | 9.7060E-11                                                       | 0.0001                                                              | 90.10                                                           | 29.00                    | 29.61       | 1.02                          | R                                                                                                  | C                                                                                             |
| <i>Anoplosolenia sp.</i>                           | 88                                                                         | 9.7060E-11                                                       | 0.0001                                                              | 90.10                                                           | 29.00                    | 29.61       | 1.02                          | R                                                                                                  | C                                                                                             |
| <i>Calciosolenia granii v. cylindrothecaformis</i> | 282                                                                        | 3.0980E-10                                                       | 0.0003                                                              | 322.50                                                          | 32.29                    | 36.98       | 1.15                          | R                                                                                                  | C                                                                                             |
| <i>Calciosolenia murrayi</i>                       | 663                                                                        | 7.2930E-10                                                       | 0.0007                                                              | 322.50                                                          | 32.29                    | 15.71       | 0.49                          | R                                                                                                  | C                                                                                             |
| <i>Calciosolenia sinuosa</i>                       | 282                                                                        | 3.0980E-10                                                       | 0.0003                                                              | 322.50                                                          | 32.29                    | 36.98       | 1.15                          | R                                                                                                  | C                                                                                             |
| <i>Calciosolenia sp.</i>                           | 282                                                                        | 3.0980E-10                                                       | 0.0003                                                              | 322.50                                                          | 29.00                    | 33.21       | 1.15                          | R                                                                                                  | C                                                                                             |
| <i>Coccolithus pelagicus</i>                       | 2145                                                                       | 2.3595E-09                                                       | 0.0024                                                              | 105.18                                                          | 41.00                    | 2.01        | 0.05                          | S                                                                                                  | C                                                                                             |
| <i>Emiliana huxleyi</i>                            | 88                                                                         | 9.7004E-11                                                       | 0.0001                                                              | 105.18                                                          | 6.27                     | 7.48        | 1.19                          | C                                                                                                  | C                                                                                             |
| <i>Gephyrocapsa oceanica</i>                       | 815                                                                        | 8.9649E-10                                                       | 0.0009                                                              | 389.76                                                          | 7.50                     | 3.59        | 0.48                          | C                                                                                                  | C                                                                                             |
| <i>Halopappus adriaticus</i>                       | 436                                                                        | 4.7960E-10                                                       | 0.0005                                                              | 249.32                                                          | 15.00                    | 8.58        | 0.57                          | C                                                                                                  | C                                                                                             |
| <i>Helicosphaera carteri</i>                       | 1590                                                                       | 1.7487E-09                                                       | 0.0017                                                              | 397.57                                                          | 22.50                    | 5.63        | 0.25                          | S                                                                                                  | S                                                                                             |
| <i>Michaelsarsia splendens</i>                     | 498                                                                        | 5.4821E-10                                                       | 0.0005                                                              | 249.32                                                          | 15.00                    | 7.50        | 0.50                          | C                                                                                                  | C                                                                                             |
| <i>Michaelsarsia sp.</i>                           | 498                                                                        | 5.4821E-10                                                       | 0.0005                                                              | 249.32                                                          | 15.00                    | 7.50        | 0.50                          | C                                                                                                  | C                                                                                             |
| <i>Ophiaster hydroideus</i>                        | 43                                                                         | 4.7763E-11                                                       | 0.0000                                                              | 249.32                                                          | 5.75                     | 33.02       | 5.74                          | R                                                                                                  | C                                                                                             |
| <i>Pontosphaera sp.</i>                            | 5964                                                                       | 6.5604E-09                                                       | 0.0066                                                              | 74.42                                                           | 10.00                    | 0.12        | 0.01                          | S                                                                                                  | C                                                                                             |
| <i>Rhabdosphaera sp.</i>                           | 82                                                                         | 8.9715E-11                                                       | 0.0001                                                              | 74.42                                                           | 10.00                    | 9.12        | 0.91                          | C                                                                                                  | C                                                                                             |
| <i>Syracosphaera sp.</i>                           | 498                                                                        | 5.4821E-10                                                       | 0.0005                                                              | 74.42                                                           | 15.06                    | 2.25        | 0.15                          | S                                                                                                  | C                                                                                             |
| <i>Cocolito (NI)</i>                               | 82                                                                         | 8.9715E-11                                                       | 0.0001                                                              | 74.42                                                           | 6.27                     | 5.72        | 0.91                          | C                                                                                                  | C                                                                                             |
| <b>EUGLENOZOOS</b>                                 |                                                                            |                                                                  |                                                                     |                                                                 |                          |             |                               |                                                                                                    |                                                                                               |
| <i>Eutreptiella gymnastica</i>                     | 10522                                                                      | 1.1574E-08                                                       | 0.0116                                                              | 526.11                                                          | 69.00                    | 3.45        | 0.05                          | S                                                                                                  | S                                                                                             |
| <i>Eutreptia sp.</i>                               | 8466                                                                       | 9.3123E-09                                                       | 0.0093                                                              | 526.11                                                          | 22.00                    | 1.37        | 0.06                          | S                                                                                                  | S                                                                                             |
| <b>FITOFLAGELADOS</b>                              |                                                                            |                                                                  |                                                                     |                                                                 |                          |             |                               |                                                                                                    |                                                                                               |
| <i>Leucocryptos marina</i>                         | 384                                                                        | 4.2257E-10                                                       | 0.0004                                                              | 673.71                                                          | 16.00                    | 28.06       | 1.75                          | R                                                                                                  | C                                                                                             |
| <i>Tetraselmis sp.</i>                             | 300                                                                        | 3.3000E-10                                                       | 0.0003                                                              | 673.71                                                          | 16.00                    | 35.93       | 2.25                          | R                                                                                                  | C                                                                                             |
| <i>Meringosphaera sp.</i>                          | 268                                                                        | 2.9480E-10                                                       | 0.0003                                                              | 74.42                                                           | 5.75                     | 1.60        | 0.28                          | C                                                                                                  | C                                                                                             |
| Fitoflagelados (NI)                                | 76                                                                         | 8.3214E-11                                                       | 0.0001                                                              | 51.51                                                           | 10.00                    | 6.81        | 0.68                          | C                                                                                                  | C                                                                                             |

## Anexo 2.- Tabla con especies de los 3 grupos funcionales situadas en áreas limítrofes

## Annex 2. Table with species of the 3 functional groups located in bordering areas

| R-C                                                    | tS-R                                                          | C-S                                                              |
|--------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------|
| <i>Chaetoceros compressus</i><br>(diatomea / diatom)   | Grupo <i>Pseudo-nitzschia seriata</i><br>(diatomea / diatom)  | <i>Bacteriastrum comosum</i><br>(diatomea / diatom)              |
| <i>Chaetoceros costatus</i> (diatomea / diatom)        | <i>Leptocylindrus minimus</i><br>(diatomea / diatom)          | <i>Bacteriastrum hyalinum</i><br>(diatomea / diatom)             |
| <i>Detonula confervacea</i> (diatomea / diatom)        | <i>Guinardia delicatula</i> (diatomea / diatom)               | <i>Podolampas spinifera</i><br>(dinoflagelado / dinoflagellate ) |
| <i>Thalassiosira rotula</i> (diatomea / diatom)        | <i>Rhizosolenia styliformis</i><br>(diatomea / diatom)        | <i>Syracosphaera</i> sp. (coccolitofórido / coccolitophore)      |
| <i>Thalassiosira mendiolana</i><br>(diatomea / diatom) | <i>Tripes minutus</i> (dinoflagelado / dinoflagellate)        |                                                                  |
|                                                        | <i>Tripes kofoidii</i> (dinoflagelado / dinoflagellate)       |                                                                  |
|                                                        | <i>Pyrophacus steinii</i><br>(dinoflagelado / dinoflagellate) |                                                                  |