

Microfitoplancton a lo largo del Pacífico sudoriental y al norte de la península Antártica Occidental, verano austral 2023-2024

Microphytoplankton along the southeastern Pacific and northern Western Antarctic Peninsula, austral summer 2023-2024

Santiago José Calderón Valderrama^{1,2}

santiago.j.calderonv@utadeo.edu.co

0009-0008-8253-7210

Paulo César Tigreros Benavides^{1,2}

pauloc.tigreros@utadeo.edu.co

0000-0001-9638-9839

María José Nariño Vargas^{1,2,3,4}

mariaj.narinov@gmail.com

0000-0002-7611-1466

Andrés Franco Herrera^{1,2}

andres.franco@utadeo.edu.co

0000-0002-9809-8151

1. Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, Facultad de Ciencias Naturales e Ingeniería, Programa de Biología Marina, Carrera 2 No. 11-68, El Rodadero, Santa Marta, Magdalena, Colombia.
2. Grupo de Investigación Dinámica y Manejo de Ecosistemas Marino-Costeros DIMARCO.
3. Centro Dinámica de Ecosistemas Marinos de Altas Latitudes (IDEAL), Punta Arenas, Chile.
4. Instituto de Acuicultura y Programa Doctorado Ciencias de la Acuicultura, Universidad Austral de Chile, Sede Puerto Montt, Chile.

Recibido / Received: 06/02/2026

Aceptado / Accepted: 27/05/2026

Citación / Citation: Calderón-Valderrama, S.J.; Tigreros-Benavides, P.C.; Nariño-Vargas, M.J.; Franco-Herrera, A. 2026. Microfitoplancton a lo largo del Pacífico sudoriental y al norte de la península Antártica Occidental, verano austral 2023-2024. Bol. Invest. Mar. Cost., 55(2): 101-123.

RESUMEN

El fitoplancton constituye un componente clave de las redes tróficas marinas y del ciclo global del carbono, con un papel relevante en regiones polares y de transición oceánica; sin embargo, la variabilidad del ensamblaje microfitoplanctónico a lo largo de gradientes de gran escala que conectan el océano abierto con la península Antártica Occidental (PAO) sigue siendo poco documentada. Durante el verano austral 2023-2024 se evaluaron los cambios en la composición, densidad y biomasa de carbono del microfitoplancton a lo largo del Pacífico sudoriental y en el norte de la PAO. La mayor densidad y biomasa se registraron en el Pacífico sudoriental (620 cél. L⁻¹ y 1,78 µg C L⁻¹), dominada por dinoflagelados tecados de 20–50 µm, mientras que la PAO presentó valores inferiores (170 cél. L⁻¹ y 0,10 µg C L⁻¹), con predominio de diatomeas céntricas y dinoflagelados atecados de 20–30 µm. Ambos sectores presentaron valores bajos de densidad y biomasa, lo que coincidió con el evento El Niño 2023-2024. En conjunto, los resultados evidencian una marcada variabilidad espacial del microfitoplancton entre ambientes oceánicos y polares y aportan una línea base para futuros estudios sobre su respuesta a la variabilidad climática.

PALABRAS CLAVE: Microfitoplancton, Península Antártica Occidental, biomasa de carbono, variabilidad espacial, El Niño.

ABSTRACT

Phytoplankton constitutes a key component of marine food webs and the global carbon cycle, playing a particularly relevant role in polar and oceanic transition regions. However, the variability of microphytoplankton assemblages along large-scale gradients connecting the open ocean with the Western Antarctic Peninsula remains poorly documented. During the austral summer of 2023-2024, we assessed changes in the composition, density, and carbon biomass of microphytoplankton along the southeastern Pacific route and in the northern West Antarctic Peninsula. The highest density and biomass were recorded along the southeastern Pacific (620 cells L⁻¹ and 1.78 µg C L⁻¹), dominated by thecate dinoflagellates of 20-50 µm, whereas the Western Antarctic Peninsula exhibited lower values (170 cells L⁻¹ and 0.10 µg C L⁻¹), with a predominance of centric diatoms and atecate dinoflagellates of 20-30 µm. Both sectors showed low density and biomass, consistent with the 2023-2024 El Niño event. Overall, these results reveal marked spatial variability in microphytoplankton structure between oceanic and polar environments and provide a baseline for future studies on its response to climate variability.

KEY WORDS: Microphytoplankton, Western Antarctic Peninsula, carbon biomass, spatial variability, El Niño.

INTRODUCCIÓN

El fitoplancton marino desempeña un papel fundamental como conexión entre los procesos atmosféricos y oceánicos, actuando en los ciclos biogeoquímicos y la dinámica de las redes tróficas (Petrou *et al.*, 2016). Aunque representa menos de 1 % de la biomasa fotoautótrofa global, es responsable de aproximadamente 40 % de la fijación de carbono inorgánico (Falkowski, 2004; Jia *et al.*, 2022). De acuerdo con Marañón (2015), desde el punto de vista funcional, se clasifica según el tamaño celular en picofitoplancton (<2 µm), nanofitoplancton (2-20 µm) y microfitoplancton (>20 µm). Estas diferencias en talla determinan características fisiológicas, tasas de crecimiento, eficiencia fotosintética y estrategias de explotación de recursos (Marañón, 2009). Particularmente, el microfitoplancton destaca como la fracción que más contribuye al flujo de carbono hacia niveles tróficos superiores, controlando directamente la eficiencia de transferencia de energía y el destino de la producción primaria en ecosistemas pelágicos (Montecinos y Orlando, 2015).

A diferencia del pico y nanofitoplancton, que predominan en regiones oligotróficas mediante redes microbianas intensamente recicladoras, el microfitoplancton sostiene rutas tróficas más directas al ser consumido eficientemente por mesozooplancton (Marañón, 2009). Esta dinámica favorece tanto la propagación de energía hacia niveles superiores como la exportación vertical de carbono orgánico particulado (Richardson y Jackson, 2007). Bajo condiciones de alta disponibilidad de nutrientes, muchas especies, como las diatomeas formadoras de cadenas, pueden alcanzar tasas de crecimiento aceleradas y acumular biomasa rápidamente, beneficiándose del desfase temporal en la respuesta de sus depredadores; en consecuencia, variaciones en su abundancia, biomasa y composición tienen el potencial de modificar la estructura trófica pelágica y la eficacia del océano como sumidero de CO₂, lo que refuerza la necesidad de evaluar su aporte bajo escenarios oceanográficos contrastantes (Yan *et al.*, 2023). En este contexto, durante el verano austral 2023-2024 y coincidente con un evento El Niño de alta intensidad, se estudió el microfitoplancton en dos regiones de alta productividad primaria y contrastante dinámica oceanográfica: el Pacífico sudoriental y el norte de la Península Antártica Occidental (PAO), con el objetivo de analizar los potenciales cambios en la composición, densidad y biomasa de carbono.

INTRODUCTION

Marine phytoplankton plays a fundamental role as a link between atmospheric and oceanic processes, contributing to biogeochemical cycles and food web dynamics (Petrou *et al.*, 2016). Although it represents less than 1% of global photoautotrophic biomass, it is responsible for approximately 40% of inorganic carbon fixation (Falkowski, 2004; Jia *et al.*, 2022). According to Marañón (2015), from a functional perspective, phytoplankton are classified according to cell size into picophytoplankton (<2 µm), nanophytoplankton (2-20 µm), and microphytoplankton (>20 µm). These size differences determine physiological traits, growth rates, photosynthetic efficiency, and resource exploitation strategies (Marañón, 2009). In particular, microphytoplankton stands out as the fraction that contributes most to the carbon flux toward higher trophic levels, directly influencing the efficiency of energy transfer and the fate of primary production in pelagic ecosystems (Montecinos and Orlando, 2015).

In contrast to pico- and nanophytoplankton, which predominate in oligotrophic regions through highly recycling microbial food webs, microphytoplankton support more direct trophic pathways through efficient grazing by mesozooplancton (Marañón, 2009). This dynamic promotes both energy transfer to higher levels and the vertical export of particulate organic carbon (Richardson and Jackson, 2007). Under conditions of high nutrient availability, many species, such as chain-forming diatoms, can achieve high growth rates and rapidly accumulate biomass, benefiting from the time lag in predator response. Consequently, variations in their abundance, biomass, and composition have the potential to modify pelagic trophic structure and the ocean's efficiency as a CO₂ sink, reinforcing the need to evaluate their contribution under contrasting oceanographic scenarios (Yan *et al.*, 2023).

In this context, during the 2023-2024 austral summer, which coincided with a high-intensity El Niño event, we studied microphytoplankton in two regions characterized by high primary productivity and contrasting oceanographic dynamics: the southeastern Pacific and the northern Western Antarctic Peninsula (WAP). The study aimed to analyze potential changes in microphytoplankton composition, density, and carbon biomass.

ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se desarrolló en dos regiones de alta productividad primaria y fuerte sensibilidad climática (Figura 1). El Pacífico sudoriental se ve influenciado a escala estacional por los movimientos del anticiclón del Pacífico Sur (APS) y la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT), que determinan la dirección e intensidad de los vientos locales (Gutiérrez *et al.*, 2005). A escala interanual, experimenta influencia directa de El Niño-Oscilación del Sur (ENSO), que tiene un impacto notable sobre los patrones de producción primaria y otros componentes ecosistémicos (Grados *et al.*, 2018). El norte de la PAO se encuentra conformado por los estrechos de Bransfield, Gerlache y Lemaire, influenciados por la Corriente Circumpolar Antártica (CCA), la cual fluye cerca del borde de la plataforma continental (Orsi *et al.*, 1995; Rintoul *et al.*, 2001). De la CCA nace una masa de agua de mayor temperatura denominada Agua Circumpolar Profunda (ACP), ubicada a 150 m de profundidad, que marca los ritmos de producción primaria y determina ciclos importantes para la regulación climática, facilitando la conectividad e intercambio de propiedades físicas y biogeoquímicas entre esta masa de agua, la atmósfera y la superficie del océano (Prézelin *et al.*, 2000; Schofield *et al.*, 2010; Henley *et al.*, 2019).

STUDY AREA

The study was conducted in two regions characterized by high primary productivity and strong climate sensitivity (Figure 1). The southeastern Pacific is influenced on a seasonal scale by the movements of the South Pacific High (SPH) and the Intertropical Convergence Zone (ITCZ), which determine the direction and intensity of local winds (Gutiérrez *et al.*, 2005). On an interannual scale, this region is directly influenced by the El Niño-Southern Oscillation (ENSO), which has a marked impact on primary production patterns and other ecosystem components (Grados *et al.*, 2018). The northern WAP comprises the Bransfield, Gerlache, and Lemaire straits, which are influenced by the Antarctic Circumpolar Current (ACC), flowing near the edge of the continental shelf (Orsi *et al.*, 1995; Rintoul *et al.*, 2001). A warmer water mass derived from the ACC, known as Circumpolar Deep Water (CDW), occurs at approximately 150 m depth and regulates primary production dynamics and key cycles involved in climate regulation. This water mass facilitates the connectivity and exchange of physical and biogeochemical properties among the deep ocean, the atmosphere, and the ocean surface (Prézelin *et al.*, 2000; Schofield *et al.*, 2010; Henley *et al.*, 2019).

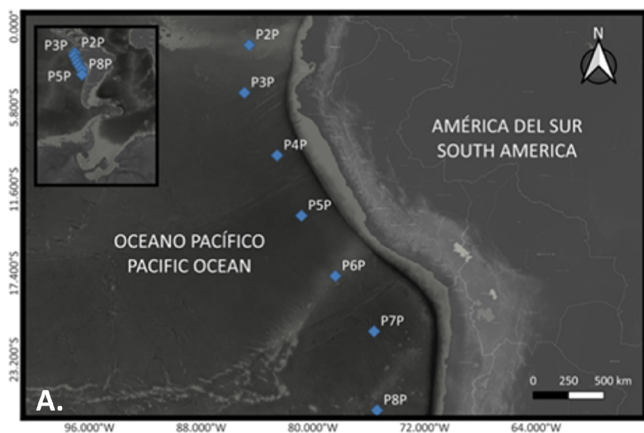


Figura 1. Estaciones de muestreo en el Pacífico sudoriental (A) y el norte de la PAO (B).

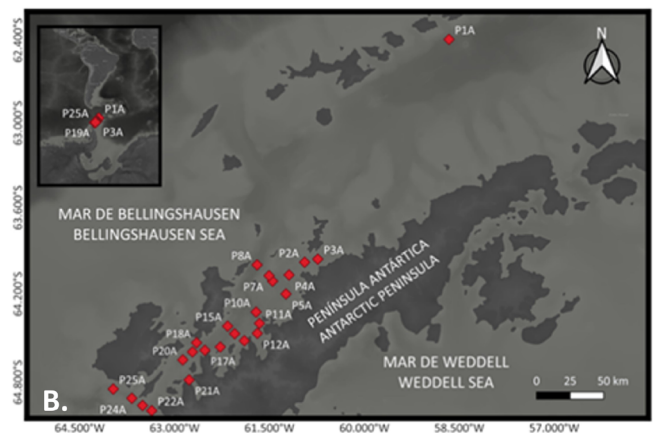


Figure 1. Sampling stations in the southeastern Pacific (A) and the northern WAP (B).

MATERIALES Y MÉTODOS

Trabajo de campo

Los muestreos se realizaron a bordo del ARC Simón Bolívar de la Armada de Colombia en dos períodos: 17-23 de diciembre del 2023 en el Pacífico sudoriental y 14-22 de enero del 2024 al norte de la PAO. Se recolectaron muestras respectivamente en 7 y 24 estaciones empleando botellas Niskin, en todos los casos a la profundidad de máxima clorofila-a determinada mediante un fluorómetro (WETLabs modelo FLNTUR TD). Las muestras fueron fijadas con lugol en una proporción de 2 mL por cada 100 mL de agua. Se tomaron datos de temperatura, salinidad y conductividad por medio de un CTD 19 Plus B2 de titanio equipado con sensores de la serie 7341, complementando con la medición del nitrógeno y oxígeno disuelto por medio del sensor SBE modelo 43, ambos de SEA-BIRD Electronics.

Análisis en laboratorio

Cada muestra se sedimentó en una cámara Hydro-Bios de 100 mL durante 54 h (3 h por cm de altura de la cámara), aplicando el método de [Utermöhl \(1958\)](#). Debido a la baja densidad celular, se examinó por completo el fondo de la cámara a 100x o 400x mediante un barrido en un microscopio invertido Nikon ECLIPSE Ti, considerando las células del microfitoplancton (20 a 200 μm) y aquellas $>200 \mu\text{m}$ por coherencia taxonómica, funcional y por su alta contribución a la biomasa ([Montecinos et al., 2003](#)), como fue el caso de *Planktoniella*. La identificación, basada en caracteres morfológicos, se realizó hasta el menor nivel taxonómico posible; cuando los organismos pudieron identificarse hasta género y correspondían a una única entidad morfológica, se utilizó el sufijo sp., en contraste, cuando dentro del mismo género se reconocieron múltiples entidades morfológicas que no pudieron diferenciarse, se empleó el sufijo spp. Para las diatomeas pennadas y los dinoflagelados, donde no pudieron observarse características clave para su identificación a nivel específico, se crearon respectivamente las categorías “diatomeas pennadas sin identificar” y “dinoflagelados sin identificar”, en este último caso, tampoco fue posible distinguir entre formas tecadas y atecadas debido al reducido tamaño celular y a las limitaciones de resolución óptica del equipo empleado. La diferenciación entre los dinoflagelados autótrofos y heterótrofos fue realizada basándose en información teórica sobre los géneros. En este proceso, se siguió literatura taxonómica especializada de ambientes marinos

MATERIALS AND METHODS

Fieldwork

Sampling was conducted aboard the ARC Simón Bolívar of the Colombian Navy during two periods: 17-23 December 2023, in the southeastern Pacific and 14-22 January 2024, in the northern WAP. Samples were collected at 7 and 24 stations, respectively, using Niskin bottles, in all cases at the depth of maximum chlorophyll-a determined with a fluorometer (WETLabs model FLNTUR TD). Samples were fixed with Lugol's solution at a ratio of 2 mL per 100 mL of water. Temperature, salinity, and conductivity data were recorded using a titanium CTD 19 Plus B2 equipped with 7341-series sensors, complemented by measurements of nitrogen and dissolved oxygen using an SBE model 43 sensor, both from SEA-BIRD Electronics.

Laboratory analysis

Each sample was settled in a 100 mL Hydro-Bios chamber for 54 h (3 h per cm of chamber height), following the Utermöhl method ([Utermöhl, 1958](#)). Due to the low cell density, the entire bottom of the chamber was examined at 100x or 400x magnification using approach under a Nikon ECLIPSE Ti inverted microscope. Microphytoplankton cells (20 to 200 μm) and cell $>200 \mu\text{m}$ were considered to maintain taxonomic and functional consistency and because of their high contribution to biomass ([Montecinos et al., 2003](#)), as in the case of *Planktoniella*. Identification, based on morphological characters, was performed to the lowest possible taxonomic level. When organisms could be identified to genus level and corresponded to a single morphological entity, the suffix sp. was used. In contrast, when multiple morphological entities were recognized within the same genus but could not be differentiated, the suffix spp. was applied. For pennate diatoms and dinoflagellates, for which key diagnostic feature for species-level identification could not be observed, the categories “unidentified pennate diatoms” and “unidentified dinoflagellates” were created, respectively. In the latter case, it was also not possible to distinguish between thecate and atecate forms because of the small cell size and the optical resolution limitations of the equipment used. Autotrophic and heterotrophic dinoflagellates were differentiated based on available information for each genus. This process followed specialized taxonomic literature for temperate and Antarctic marine environments, including [Balech \(1975\)](#), [Gardiner et al. \(1989\)](#), [Tomas \(1997\)](#), [Ho et al. \(2003\)](#), [Scott and Marchant \(2005\)](#),

templados y antárticos como [Balech \(1975\)](#), [Gardiner *et al.* \(1989\)](#), [Tomas \(1997\)](#), [Ho *et al.* \(2003\)](#), [Scott y Marchant \(2005\)](#), [Ferrario *et al.* \(2008\)](#), [Gómez *et al.* \(2008, 2010\)](#), [Kownacka *et al.* \(2013\)](#), [Pesantes \(2014\)](#) y [Gómez \(2021\)](#).

Las mediciones morfométricas para calcular el biovolumen de cada taxón se realizaron capturando imágenes digitales mediante el programa *Imaging Software*® de Nikon *BR (Basic Research)* en Windows®. Para cada uno se midieron los parámetros geométricos relevantes según la morfología celular (largo, ancho, diámetro y altura) en al menos 20 células ([Hillebrand *et al.*, 1999](#)) o en todas las encontradas en caso de no alcanzar esta abundancia.

Análisis de la información

Para verificar la intensidad del ENSO se obtuvieron los Índices Multivariado del ENSO (MEI) y Oceánico de El Niño (ONI) ([NOAA, 2025a, 2025b](#)). Los datos fisicoquímicos fueron analizados mediante un enfoque multivariado para evaluar patrones de variación entre las estaciones de ambos sectores. Inicialmente fueron estandarizados (normalizados), transformando cada variable a una escala de media cero y desviación estándar uno ($Z_i = (x_i - \bar{X})/s$), para reducir el efecto de diferencias unitarias y garantizar comparabilidad ([Clarke y Warwick, 2001](#)). Posteriormente, se calculó la distancia euclidiana entre los sectores y sus estaciones cuantificando las diferencias y generando un clúster, utilizando el método UPGMA.

La densidad se calculó a partir del número de células encontradas por taxón y fue expresada en células por litro (cél. L⁻¹). La caracterización estructural se evaluó a partir de índices de diversidad de Shannon-Wiener (H'), riqueza de Margalef (d) y uniformidad de Pielou (J') utilizando el software R ([R Core Team, 2023](#)) y la interfaz RStudio® junto al paquete *vegan* ([RStudio Team, 2023](#)).

Para calcular el biovolumen se utilizaron las aproximaciones geométricas de [Hillebrand *et al.* \(1999\)](#) y [Sun y Liu \(2003\)](#). Debido a las bajas densidades, se midieron las dimensiones de todas las células encontradas por taxón o categoría establecida (entre 1 y 37 células). La biomasa de carbono (µg C L⁻¹) se estimó a partir del biovolumen utilizando las ecuaciones de conversión de [Menden-Deuer y Lessard \(2000\)](#). La comparación del aporte entre la densidad y el biovolumen a la biomasa en cada uno de los sectores se realizó mediante un análisis de correlación de Spearman utilizando el software R ([R Core Team, 2023](#)) y la interfaz RStudio® ([RStudio Team, 2023](#)) junto a los paquetes *stats* y *psych*.

[Ferrario *et al.* \(2008\)](#), [Gómez *et al.* \(2008, 2010\)](#), [Kownacka *et al.* \(2013\)](#), [Pesantes \(2014\)](#) and [Gómez \(2021\)](#).

Morphometric measurements used to calculate the biovolume of each taxon were obtained from digital images captured with Nikon *BR (Basic Research) Imaging Software*® under Windows®. For each taxon, the relevant geometric parameters according to cell morphology (length, width, diameter, and height) were measured in at least 20 cells ([Hillebrand *et al.*, 1999](#)), or in all cells found when this abundance was not reached.

Data analysis

To verify ENSO intensity, the Multivariate ENSO Index (MEI) and the Oceanic Niño Index (ONI) were obtained from [NOAA \(2025a, 2025b\)](#). Physicochemical data were analyzed using a multivariate approach to evaluate patterns of variation among stations in both sectors. Initially, the data were standardized (normalized) by transforming each variable to a scale with a mean of zero and a standard deviation of one ($Z_i = (x_i - \bar{X})/s$), in order to reduce the effect of differences in measurement units and ensure comparability ([Clarke and Warwick, 2001](#)). Euclidean distances among sectors and stations were then calculated to quantify differences and generate a hierarchical cluster using the UPGMA method.

Density was calculated from the number of cells recorded for each taxon and expressed as cells per liter (cells L⁻¹). Structural characterization was assessed using the Shannon-Wiener diversity index (H'), Margalef richness index (d), and Pielou evenness index (J') in R software ([R Core Team, 2023](#)) and the RStudio® interface, using the *vegan* package ([RStudio Team, 2023](#)).

Biovolume was calculated using the geometric approximations proposed by [Hillebrand *et al.* \(1999\)](#) and [Sun and Liu \(2003\)](#). Due to the low densities observed, the dimensions of all cells found per each taxon or established category were measured (between 1 and 37 cells). Carbon biomass (µg C L⁻¹) was estimated from biovolume using the conversion equations of [Menden-Deuer and Lessard \(2000\)](#). The relationship between density and biovolume contributions to biomass in each sector was assessed through a Spearman correlation analysis using R software ([R Core Team, 2023](#)) and the RStudio® interface ([RStudio Team, 2023](#)), together with the *stats* and *psych* packages.

The combination of standardized environmental variables explaining

La combinación de variables ambientales (datos estandarizados) que explicaron los patrones observados en la composición (densidad y biomasa) por sector, se abordó con un BIO-ENV, utilizando matrices de disimilitud de Bray-Curtis para los datos bióticos y distancia euclidiana para los abióticos. Previamente, las matrices de densidad y biomasa de carbono fueron transformadas ($\log(x+1)$) y los vacíos fueron tratados como ceros para representar ausencias. El procedimiento fue implementado en Python 3.11, utilizando las bibliotecas *pandas*, *numpy*, *scipy* y *scikit-learn*.

Se utilizaron técnicas multivariadas para realizar la comparación de la densidad, presencia-ausencia y biomasa de los taxones entre los sectores; para esto se efectuó la transformación $\log(x+1)$ a la densidad a fin de estabilizar la varianza (Taylor, 1961), mientras que para la biomasa se transformó mediante raíz cuarta para reducir la asimetría positiva y homogenizar la varianza (Tukey, 1977). Se realizó un escalamiento multidimensional no-métrico (NMDS) utilizando el programa PRIMER 6 + PERMANOVA® con el fin de definir posibles asociaciones de acuerdo con el grado de similitud estimado con el índice de Bray-Curtis.

RESULTADOS

Mediante el índice MEI se registró un evento El Niño entre moderado y débil debido a la utilización de diversas variables océano-atmosféricas (presión al nivel del mar, temperatura superficial del mar, componentes zonal y meridional del viento, y radiación de onda larga saliente). En contraste, con el índice ONI la intensidad fue fuerte al basarse únicamente en las anomalías en la temperatura superficial del mar (Tabla 1).

Tabla 1. Índices MEI y ONI obtenidos de la NOAA (N/A: no aplica).

Periodo/Period	MEI	ONI
Octubre-noviembre-diciembre/October-November-December	N/A	1.9
Noviembre-diciembre/November-December	1.1	N/A
Noviembre-diciembre-enero/November-December-January	N/A	2.0
Diciembre-enero/December-January	0.7	N/A
Diciembre-enero-febrero/December-January-February	N/A	1.8
Enero-febrero/January-February	0.7	N/A
Enero-febrero-marzo/January-February-March	N/A	1.5

En referencia a las condiciones fisicoquímicas, se observaron diferencias entre los sectores (Figura 2), lo cual se evidencia en

the observed sector-level patterns in composition, density and carbon biomass was assessed using BIO-ENV analysis, with Bray-Curtis dissimilarity matrices for biotic data and Euclidean distance for abiotic data. Prior to the analysis, the density and carbon biomass matrices were log-transformed ($\log(x+1)$) and missing values were treated as zeros to represent absences. The procedure was implemented in Python 3.11 using the *pandas*, *numpy*, *scipy*, and *scikit-learn* libraries.

Multivariate techniques were used to compare taxon density, presence-absence, and biomass between sectors. Density data were log-transformed ($x+1$) to stabilize variance (Taylor, 1961), whereas biomass data were fourth-root transformed to reduce positive skewness and homogenize variance (Tukey, 1977). Non-metric multidimensional scaling (NMDS) was performed using PRIMER 6 + PERMANOVA® to identify potential associations according to the degree of similarity estimated with the Bray-Curtis index.

RESULTS

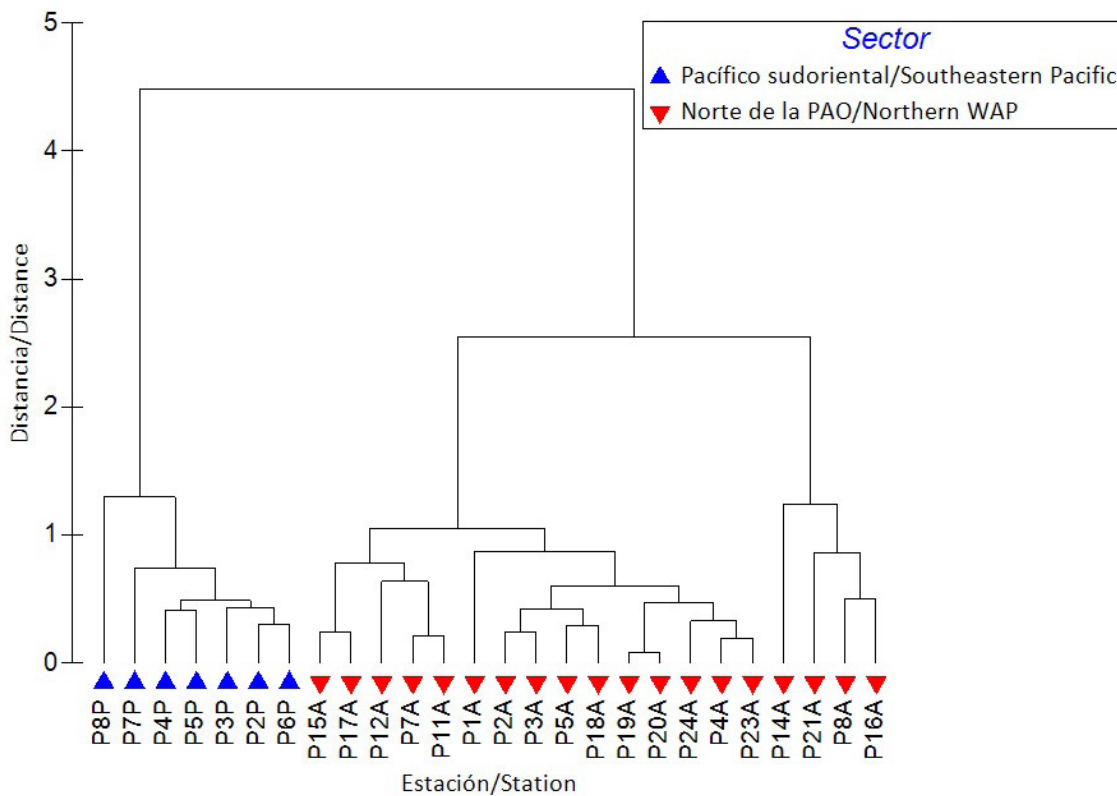
The MEI indicated a weak to moderate El Niño event, as this index integrates several ocean-atmosphere variables, including sea level pressure, sea surface temperature, zonal and meridional wind components, and outgoing longwave radiation. In contrast, the ONI indicated strong El Niño conditions because it is based only on sea surface temperature anomalies (Table 1).

Table 1. MEI and ONI indices obtained from NOAA (N/A: not applicable).

el ANOSIM ($R = 0,987$; $p = 0,001$), dando a entender que las estaciones fueron más similares dentro de cada sector y que la diferencia fue significativa ($p < 0,05$). La temperatura ($\bar{x} = 1,09 \pm 0,54$ °C) y salinidad ($\bar{x} = 34,02 \pm 0,16$) fueron menores en el norte de la PAO, mientras que en el Pacífico sudoriental fue $\bar{x} = 21,40 \pm 2,34$ °C y $\bar{x} = 35,23 \pm 0,26$. Las concentraciones de nitrógeno ($\bar{x} = 17,40 \pm 0,22$ mg L⁻¹) y de oxígeno disuelto ($\bar{x} = 6,12 \pm 0,37$ mL L⁻¹) fueron mayores en la PAO respecto al Pacífico sudoriental (respectivamente $\bar{x} = 11,78 \pm 0,43$ mg L⁻¹ y $\bar{x} = 4,21 \pm 0,14$ mL L⁻¹) (Tabla 2).

Regarding physicochemical conditions, differences were observed between the sectors (Figure 2), as evidenced by the ANOSIM results ($R = 0.987$; $p = 0.001$), indicating that stations were more similar within each sector and that the difference was significant ($p < 0,05$). Temperature ($\bar{x} = 1.09 \pm 0.54$ °C) and salinity ($\bar{x} = 34.02 \pm 0.16$) were lower in the northern WAP, whereas in the southeastern Pacific they were $\bar{x} = 21.40 \pm 2.34$ °C and $\bar{x} = 35.23 \pm 0.26$, respectively. Nitrogen ($\bar{x} = 17.40 \pm 0.22$ mg L⁻¹) and dissolved oxygen concentrations ($\bar{x} = 6.12 \pm 0.37$ mL L⁻¹) were higher in the WAP than in the southeastern Pacific ($\bar{x} = 11.78 \pm 0.43$ mg L⁻¹ and $\bar{x} = 4.21 \pm 0.14$ mL L⁻¹, respectively) (Table 2).

Figura 2. Análisis jerárquico clúster basado en distancia euclidiana de las



variables ambientales estandarizadas.

Figure 2. Hierarchical cluster analysis based on Euclidean distance of standardized environmental variables.

Tabla 2. Variables fisicoquímicas presentes en las estaciones (- no registrados por fallas en el sensor).**Table 2.** Physicochemical variables recorded at the stations (- not recorded due to sensor failure).

Sector/Sector	Estación/ Station	Profundidad de máxima clorofila/ Maximum chlorophyll depth (m)	Temperatura/ Temperature (°C)	Nitrógeno disuelto/ Dissolved nitrogen (mg L ⁻¹)	Salinidad/ Salinity	Oxígeno disuelto/ Dissolved oxygen (mL L ⁻¹)
Pacífico sudoriental/ Southeastern Pacific	P2P	25	22.81	-	-	-
Pacífico sudoriental/ Southeastern Pacific	P3P	25	24.48	-	-	-
Pacífico sudoriental/ Southeastern Pacific	P4P	25	23.32	11.24	35.37	3.99
Pacífico sudoriental/ Southeastern Pacific	P5P	20	22.26	11.42	35.49	4.27
Pacífico sudoriental/ Southeastern Pacific	P6P	25	20.53	11.76	35.31	4.13
Pacífico sudoriental/ Southeastern Pacific	P7P	50	18.91	12.08	35.26	4.26
Pacífico sudoriental/ Southeastern Pacific	P8P	60	17.47	12.43	34.73	4.41
Norte-PAO/Northern-WAP	P1A	30	0.96	17.42	34.28	6.43
Norte-PAO/Northern-WAP	P2A	20	-0.40	18.01	34.24	5.95
Norte-PAO/Northern-WAP	P3A	10	0.56	17.60	34.20	5.92
Norte-PAO/Northern-WAP	P4A	33	0.95	17.45	34.10	5.87
Norte-PAO/Northern-WAP	P5A	50	-0.16	17.91	34.23	5.57
Norte-PAO/Northern-WAP	P6A	15	1.68	17.17	33.94	6.43
Norte-PAO/Northern-WAP	P7A	16	1.51	17.24	33.99	6.34
Norte-PAO/Northern-WAP	P8A	20	1.86	17.11	33.91	6.50
Norte-PAO/Northern-WAP	P10A	10	2.00	17.03	33.75	6.52
Norte-PAO/Northern-WAP	P11A	17	1.44	17.25	33.90	6.33
Norte-PAO/Northern-WAP	P12A	10	0.91	17.48	34.03	6.21
Norte-PAO/Northern-WAP	P13A	10	1.47	17.25	33.77	6.84
Norte-PAO/Northern-WAP	P14A	14	1.82	17.15	33.94	6.54
Norte-PAO/Northern-WAP	P15A	20	1.19	17.36	34.14	5.80
Norte-PAO/Northern-WAP	P16A	20	1.37	17.27	33.79	6.46
Norte-PAO/Northern-WAP	P17A	34	0.91	17.47	34.15	5.67
Norte-PAO/Northern-WAP	P18A	34	0.81	17.50	34.14	5.66
Norte-PAO/Northern-WAP	P19A	31	0.92	17.46	34.13	5.60
Norte-PAO/Northern-WAP	P20A	20	1.03	17.41	34.16	5.63
Norte-PAO/Northern-WAP	P21A	20	0.94	17.46	34.07	6.06
Norte-PAO/Northern-WAP	P22A	15	1.12	17.42	33.79	6.26
Norte-PAO/Northern-WAP	P23A	15	0.99	17.44	34.07	5.76
Norte-PAO/Northern-WAP	P24A	15	0.95	17.46	34.02	5.96
Norte-PAO/Northern-WAP	P25A	10	1.40	17.30	33.85	6.66

Se identificaron 15 taxones pertenecientes a los phyla Dinoflagellata y Bacillariophyta, siendo agrupadas en dinoflagelados tecados (*Alexandrium* spp., *Gonyaulax* sp., *Oxytoxum* spp., *Podolampas* spp., *Prorocentrum* spp., *Protoperidinium* spp., *Tripos* spp.), dinoflagelados atecados (*Gymnodinium* sp., *Gyrodinium* spp.), diatomeas pennadas (*Cocconeis* spp.), diatomeas céntricas (*Chaetoceros* cf. *lorenzianus*, *Planktoniella* sp., *Thalassiosira* spp.) y las categorías de dinoflagelados y diatomeas pennadas sin identificar.

En el Pacífico sudoriental se registró un promedio de $5,57 \pm 3,05$ taxones, siendo la estación P5P, ubicada en el territorio marítimo de Perú, la de mayor riqueza taxonómica con 10 taxones (Tabla 3). Este sector mostró un ensamblaje de baja riqueza ($\bar{x}=0,85 \pm 0,47$) y baja diversidad ($\bar{x}=1,25 \pm 0,47$), con uniformidades elevadas ($\bar{x}=0,81 \pm 0,11$) y sin una dominancia clara.

Tabla 3. Datos por estación del número y taxones más representativos (mayor densidad), densidad total e índices ecológicos (N/A: no aplica; H'-diversidad; d-riqueza; J'-uniformidad).

Sector/ Sector	Estación/ Station	Número de taxones/ Number of taxa	Taxones más representativos/ Most representative taxa	Densidad total (cél. L ⁻¹)/ Total density (cells L ⁻¹)	Índices ecológicos / Ecological indices		
					H'	d	J'
Pacífico sudoriental/ Southeastern Pacific	P2P	3	<i>Oxytoxum</i> spp.	60	0.87	0.49	0.79
Pacífico sudoriental/ Southeastern Pacific	P3P	8	<i>Thalassiosira</i> spp.	190	1.89	1.33	0.91
Pacífico sudoriental/ Southeastern Pacific	P4P	4	Dinoflagelados sin identificar / Unidentified dinoflagellates	70	1.15	0.71	0.83
Pacífico sudoriental/ Southeastern Pacific	P5P	10	<i>Prorocentrum</i> spp.	620	1.58	1.40	0.69
Pacífico sudoriental/ Southeastern Pacific	P6P	4	<i>Planktoniella</i> sp.	330	0.92	0.52	0.66
Pacífico sudoriental/ Southeastern Pacific	P7P	2	Diatomeas pennadas sin identificar / Unidentified pennate diatoms	50	0.67	0.26	0.97
Pacífico sudoriental/ Southeastern Pacific	P8P	8	<i>Gonyaulax</i> sp.	230	1.69	1.29	0.81
Norte-PAO/ Northern-WAP	P1A	1	<i>Gyrodinium</i> spp.	30	0.00	0.00	N/A
Norte-PAO/ Northern-WAP	P2A	3	<i>Gyrodinium</i> spp.	120	0.42	0.92	0.84
Norte-PAO/ Northern-WAP	P3A	1	<i>Gyrodinium</i> spp.	20	0.00	0.00	N/A
Norte-PAO/ Northern-WAP	P4A	2	<i>Gyrodinium</i> spp.	50	0.26	0.50	0.72
Norte-PAO/ Northern-WAP	P5A	4	<i>Thalassiosira</i> spp.	60	0.73	1.24	0.90
Norte-PAO/ Northern-WAP	P7A	1	<i>Gyrodinium</i> spp.	40	0.00	0.00	N/A
Norte-PAO/ Northern-WAP	P8A	1	<i>Gyrodinium</i> spp.	20	0.00	0.00	N/A
Norte-PAO/ Northern-WAP	P11A	1	<i>Gyrodinium</i> spp.	50	0.00	0.00	N/A
Norte-PAO/ Northern-WAP	P12A	2	<i>Gyrodinium</i> spp.	30	0.29	0.64	0.92
Norte-PAO/ Northern-WAP	P14A	1	<i>Gyrodinium</i> spp.	10	0.00	0.00	N/A
Norte-PAO/ Northern-WAP	P15A	2	<i>Thalassiosira</i> spp.	60	0.24	0.45	0.65
Norte-PAO/ Northern-WAP	P16A	1	<i>Gyrodinium</i> spp.	40	0.00	0.00	N/A
Norte-PAO/ Northern-WAP	P17A	4	<i>Thalassiosira</i> spp.	100	0.65	1.17	0.84
Norte-PAO/ Northern-WAP	P18A	4	<i>Thalassiosira</i> spp.	160	0.59	0.99	0.71
Norte-PAO/ Northern-WAP	P19A	2	<i>Thalassiosira</i> spp.	50	0.26	0.67	0.97
Norte-PAO/ Northern-WAP	P20A	3	<i>Thalassiosira</i> spp.	170	0.39	0.68	0.62
Norte-PAO/ Northern-WAP	P21A	1	<i>Gyrodinium</i> spp.	20	0.00	0.00	N/A
Norte-PAO/ Northern-WAP	P23A	2	<i>Gyrodinium</i> spp.	70	0.24	0.60	0.86
Norte-PAO/ Northern-WAP	P24A	2	<i>Gyrodinium</i> spp., <i>Thalassiosira</i> spp.	20	0.33	0.69	1.00

We identified 15 taxa belonging to the phyla Dinoflagellata and Bacillariophyta, which were grouped identified, grouped into thecate dinoflagellates (*Alexandrium* spp., *Gonyaulax* sp., *Oxytoxum* spp., *Podolampas* spp., *Prorocentrum* spp., *Protoperidinium* spp., *Tripos* spp.), athecate dinoflagellates (*Gymnodinium* sp., *Gyrodinium* spp.), pennate diatoms (*Cocconeis* spp.), centric diatoms (*Chaetoceros* cf. *lorenzianus*, *Planktoniella* sp., *Thalassiosira* spp.), and the categories of unidentified dinoflagellates and unidentified pennate diatoms.

In the southeastern Pacific, an average of 5.57 ± 3.05 taxa was recorded, with station P5P, located in Peruvian maritime waters, showing the highest taxonomic richness with 10 taxa (Table 3). This sector showed an assemblage with low richness ($\bar{x}=0.85 \pm 0.47$) and low diversity ($\bar{x}=1.25 \pm 0.47$), along with high evenness values ($\bar{x}=0.81 \pm 0.11$) and no clear dominance.

Table 3. Station level data on the number of taxa, most representative taxa (highest density), total density, and ecological indices (N/A: not applicable; H'-diversity; d-richness; J'-evenness).

A excepción de la estación P6P, donde dominaron las diatomeas, en el Pacífico sudoriental dominaron los dinoflagelados tecados, con presencia de *Gyrodinium* spp. como único representante atecado (Figura 3). La estación con la densidad más alta (620 cél. L⁻¹) fue P5P, con *Prorocentrum* spp. como taxón dominante (340 cél. L⁻¹; 54,8 %). Se identificaron tres taxones de diatomeas céntricas (*Chaetoceros* cf. *lorenzianus*, *Planktoniella* sp. y *Thalassiosira* spp.), siendo *Planktoniella* sp. dominante en P6P con 210 cél. L⁻¹ y 10 taxones de dinoflagelados, resaltando *Oxytoxum* spp. (66,7 %) en P2P y la categoría dinoflagelados sin identificar (57,1 %) en P4P.

El patrón espacial del biovolumen fue congruente con la densidad, a excepción de la estación P4P, que alcanzó valores más altos (233 397,76 µm³) debido a la presencia de células de mayor tamaño (principalmente *Protoberidinium* spp.), superando a P3P (148 652,30 µm³). La estación con mayor biovolumen (741 326,22 µm³) fue P5P, donde *Protoberidinium* spp. representó 56,4 % con tamaños celulares alrededor de 50 µm. En comparación, P6P albergó células de mayor tamaño (>200 µm) como *Planktoniella* sp., pero el biovolumen resultó menor (454 553,5 µm³), debido a la menor densidad respecto a P5P.

En términos de biomasa de carbono, las estaciones P6P y P5P alcanzaron los valores más altos con 1,78 y 1,22 µg C L⁻¹, respectivamente. El máximo alcanzado en P6P se atribuyó a la mayor presencia de *Planktoniella* sp., que, a pesar de obtener un menor biovolumen en comparación con *Protoberidinium* spp. que dominó en P5P, aportó una mayor biomasa (1,40 y 0,45 µg C L⁻¹, respectivamente). Este resultado se explica por el uso de ecuaciones específicas para cada grupo taxonómico, donde las diatomeas presentan un coeficiente más alto en la estimación de carbono por célula. De esta manera, la diferencia observada no se debe únicamente al tamaño sino a la naturaleza taxonómica del organismo dominante.

Except at station P6P, where diatoms dominated, the southeastern Pacific was dominated by thecate dinoflagellates, with *Gyrodinium* spp. as the only atecate representative (Figure 3). The station with the highest density (620 cells L⁻¹) was P5P, where *Prorocentrum* spp. was the dominant taxon (340 cells L⁻¹; 54.8%). Three taxa of centric diatom were identified (*Chaetoceros* cf. *lorenzianus*, *Planktoniella* sp. and *Thalassiosira* spp.), with *Planktoniella* sp. dominating at P6P with 210 cells L⁻¹. Ten dinoflagellate taxa were also identified, with *Oxytoxum* spp. standing out at P2P (66.7%) and the unidentified dinoflagellate category at P4P (57.1%).

The spatial pattern of biovolume was consistent with density, except at station P4P, which reached higher values (233,397.76 µm³) due to the presence of larger cells, mainly *Protoberidinium* spp., exceeding P3P (148,652.30 µm³). The highest biovolume (741,326.22 µm³) was recorded at station P5P, where *Protoberidinium* spp. accounted for 56.4% with cell sizes of approximately 50 µm. In comparison, P6P contained larger cells (>200 µm), such as *Planktoniella* sp., however, biovolume was lower (454,553.5 µm³) due to its lower density relative to P5P.

In terms of carbon biomass, stations P6P and P5P reached the highest values, with 1.78 and 1.22 µg C L⁻¹, respectively. The maximum value recorded at P6P was attributed to the greater presence of *Planktoniella* sp., which, despite having a lower biovolume than *Protoberidinium* spp., which dominated at P5P, contributed greater biomass (1.40 and 0.45 µg C L⁻¹, respectively). This result can be explained by the use of group-specific equations for each taxonomic group, in which diatoms have a higher coefficient for estimating carbon per cell. Thus, the observed difference was not only related to cell size but also to the taxonomic identity of the dominant organism.

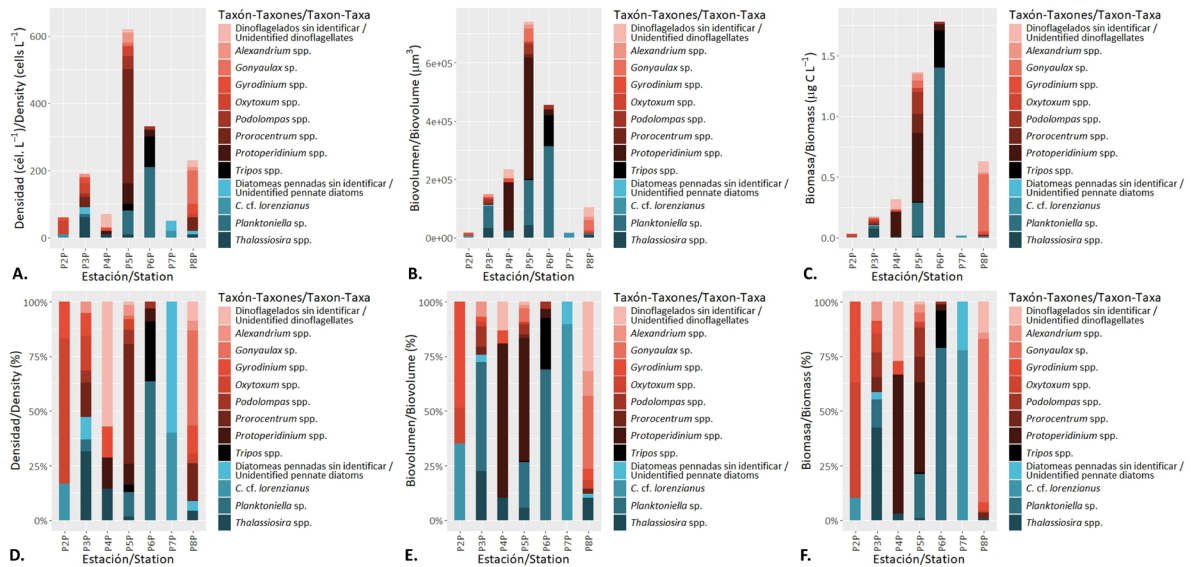


Figura 3. Datos obtenidos en el Pacífico sudoriental junto con la contribución porcentual de densidad (A, D), biovolumen (B, E) y biomasa (C, F).

En el norte de la PAO, el número de taxones fue menor (2.0 ± 1.11), siendo las estaciones P5A, P17A y P18A las que obtuvieron los valores más altos (cuatro taxones en cada una), mientras que en ocho estaciones se identificó únicamente un taxón (Tabla 3). La uniformidad ($\bar{x} = 0.82 \pm 0.13$) fue similar a la del Pacífico sudoriental, pero se asoció a una riqueza más baja ($\bar{x} = 0.23 \pm 0.24$) y una diversidad más reducida ($\bar{x} = 0.45 \pm 0.44$), reflejando una comunidad dominada por pocos taxones, con distribución relativamente homogénea.

Las densidades fueron inferiores a las encontradas en el Pacífico sudoriental (Figura 4). En la mayoría de las estaciones dominaron dinoflagelados, mayormente representados por *Gyrodinium* spp. Sin embargo, las mayores abundancias fueron alcanzadas por diatomeas céntricas como *Thalassiosira* spp., que en estaciones con mayor densidad (P2A, P17A, P18A, P19A y P20A) tuvo una presencia destacada, alcanzando su mayor representación en P20A (170 cél. L^{-1}), llegando a constituir hasta 76,5 % de la densidad total.

Las diatomeas céntricas aportaron más al biovolumen que los dinoflagelados, a pesar de obtener bajas densidades (Figura 4). Esto se puede observar en las estaciones P4A, P23A y P24A, donde *Thalassiosira* spp. no fue la más numerosa, pero sí la que mayor biovolumen aportó (78,6 %, 87,8 % y 65,2 %, respectivamente). El valor máximo ($56\,924,02 \mu\text{m}^3$) se registró

Figure 3. Data obtained in the southeastern Pacific, showing the percentage contribution of density (A, D), biovolume (B, E), and biomass (C, F).

In the northern WAP, the number of taxa was lower (2.0 ± 1.11), with stations P5A, P17A, and P18A showing the highest values, with four taxa each, whereas only one taxon was identified at eight stations (Table 3). Evenness ($\bar{x} = 0.82 \pm 0.13$) was similar to that observed in the southeast Pacific, but it was associated with lower richness ($\bar{x} = 0.23 \pm 0.24$) and reduced diversity ($\bar{x} = 0.45 \pm 0.44$), reflecting a community dominated by few taxa with a relatively homogeneous distribution.

Densities were lower than those recorded in the southeastern Pacific (Figure 4). Dinoflagellates dominated most stations and were mainly represented by *Gyrodinium* spp. However, the highest abundances were reached by centric diatoms such as *Thalassiosira* spp., which showed a marked presence at the stations with the highest density (P2A, P17A, P18A, P19A, and P20A). This taxon reached its highest representation at P20A (170 cells L^{-1}), accounting for up to 76.5% of the total density.

Centric diatoms contributed more to biovolume than dinoflagellates, despite their low densities (Figure 4). This pattern was observed at stations P4A, P23A, and P24A, where *Thalassiosira* spp. was not the most abundant taxon but contributed the greatest biovolume (78.6%, 87.8%, and 65.2%, respectively). The maximum biovolume value ($56,924.02 \mu\text{m}^3$) was recorded at P18A, where unidentified pennate diatoms accounted for 64.7% and *Thalassiosira* spp. 20.3%. As a result of the lower density and biovolume, the carbon

en P18A, representado en 64,7 % por las diatomeas pennadas sin identificar y 20,3 % de *Thalassiosira* spp.

Como resultado de la menor densidad y biovolumen, la biomasa de carbono también fue baja en comparación a la del Pacífico sudoriental, alcanzando un máximo de 0,10 $\mu\text{g C L}^{-1}$ en la estación P18A. En comparación, P20A tuvo mayor densidad; aun así, la biomasa en P18A fue superior debido a que las diatomeas pennadas sin identificar presentaron células de mayor tamaño incrementando el biovolumen. Al igual que en el Pacífico sudoriental, la densidad fue el mayor contribuyente a la biomasa ($r = 0,91$ y $r = 0,84$ respectivamente), lo que se puede constatar en las estaciones P23A y P24A, donde *Gyrodinium* spp., a pesar de aportar menos biovolumen que *Thalassiosira* spp., contribuyó en mayor medida a la biomasa de carbono (53,5 % en P23A; 62,3 % en P24A).

biomass was also lower than that observed in the southeastern Pacific, reaching a maximum of 0.10 $\mu\text{g C L}^{-1}$ at station P18A. In comparison, P20A showed higher density; however, biomass was higher at P18A because unidentified pennate diatoms had larger cells, increasing the biovolume. As in the southeastern Pacific, density was the main contributor to biomass ($r = 0.91$ and $r = 0.84$ respectively). This was evident at stations P23A and P24A, where *Gyrodinium* spp., despite contributing less biovolume than *Thalassiosira* spp., contributed more to the carbon biomass (53.5% at P23A; 62.3% at P24A).

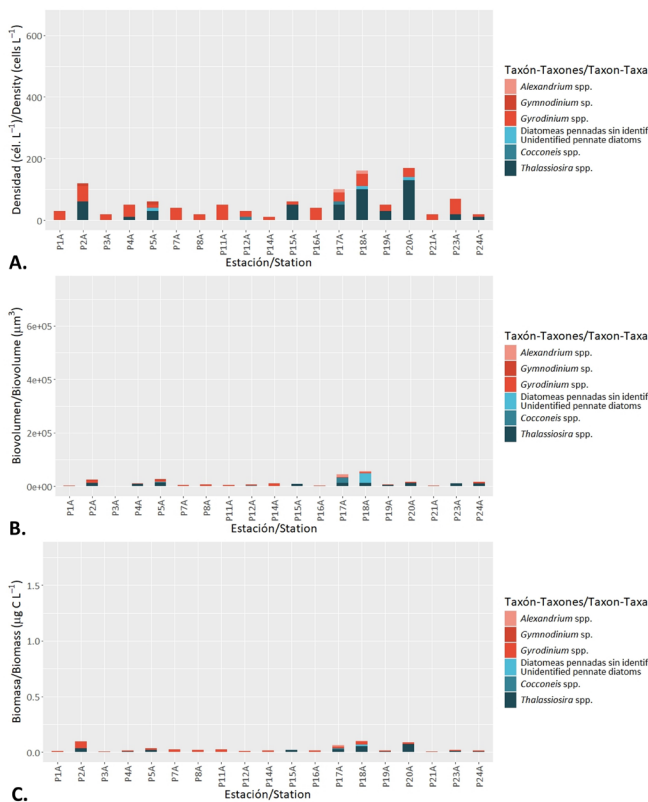


Figura 4. Datos obtenidos en el norte de la PAO junto con la contribución porcentual de densidad (A, D), biovolumen (B, E) y biomasa (C, F).

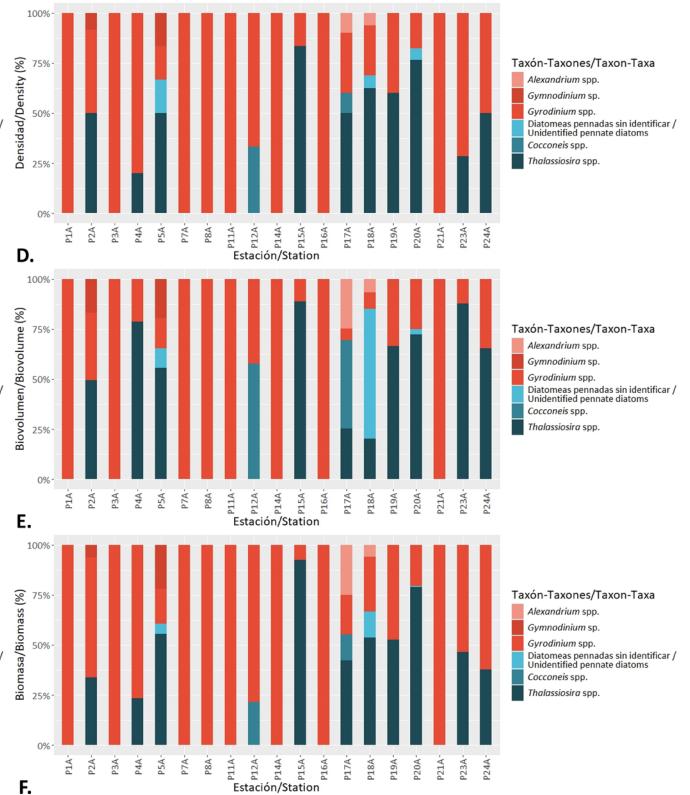


Figure 4. Data obtained in the northern WAP, showing the percentage contribution of density (A, D), biovolume (B, E), and biomass (C, F).

El análisis BIO-ENV mostró que, en el Pacífico sudoriental, la combinación ambiental que mejor explicó el patrón de densidad incluyó al oxígeno disuelto y la clorofila-a ($\rho = 0,461$; $p = 0,269$), mientras que la biomasa respondió principalmente a la clorofila-a ($\rho = 0,599$; $p = 0,099$); sin embargo, ninguna de estas asociaciones fue significativa. En el norte de la PAO, el oxígeno disuelto fue la variable que mejor explicó el patrón multivariado de la densidad ($\rho = 0,619$; $p = 0,000$) y biomasa ($\rho = 0,470$; $p = 0,001$). Ambos sectores evidenciaron que la variabilidad de los ensamblajes, independientemente de las diferencias oceanográficas, estuvo más estrechamente asociada a variables indicadoras de productividad y condiciones de oxigenación de la columna de agua.

A partir del NMDS se evidenció una clara segregación entre las estaciones de los dos sectores; sin embargo, la estación P4P del Pacífico sudoriental, ubicada frente a las costas de Perú, mostró mayor afinidad con el conglomerado conformado por estaciones del norte de la PAO (Figura 5). La alta segregación entre las estaciones del Pacífico sudoriental demuestra la diversidad de grupos taxonómicos entre los diferentes puntos de muestreo (Ecuador, Perú y Chile), con mayor similitud en las estaciones P3P, P5P y P8P, asociadas a la presencia común de *Planktoniella* sp. y *Prorocentrum* spp. De manera consecuente, la baja diversidad y riqueza observada en el norte de la PAO generó una mayor homogeneidad composicional entre sus estaciones, con patrones de agrupamiento estrechamente definidos en este análisis.

The BIO-ENV analysis showed that, in the southeastern Pacific, the environmental combination that best explained the density pattern included dissolved oxygen and chlorophyll-a ($\rho = 0.461$; $p = 0.269$), whereas biomass was mainly associated with chlorophyll-a ($\rho = 0.599$; $p = 0.099$). However, none of these associations were significant. In the northern WAP, dissolved oxygen was the variable that best explained the multivariate pattern of both density ($\rho = 0.619$; $p = 0.000$) and biomass ($\rho = 0.470$; $p = 0.001$). Both sectors showed that assemblage variability, regardless of oceanographic differences, was more closely associated with variables indicating productivity and oxygenation conditions in the water column.

The NMDS showed a clear segregation between stations from the two sectors; however, station P4P of the southeastern Pacific, located off the coast of Peru, showed greater affinity with the cluster formed by stations from the northern WAP (Figure 5). The high segregation among stations in the southeastern Pacific reflected the diversity of taxonomic groups across the different sampling areas (Ecuador, Peru, and Chile), with greater similarity among stations P3P, P5P, and P8P, associated with the shared presence of *Planktoniella* sp. and *Prorocentrum* spp. Accordingly, the low diversity and richness observed in the northern WAP resulted in greater compositional homogeneity among its stations, with closely defined clustering patterns in this analysis.

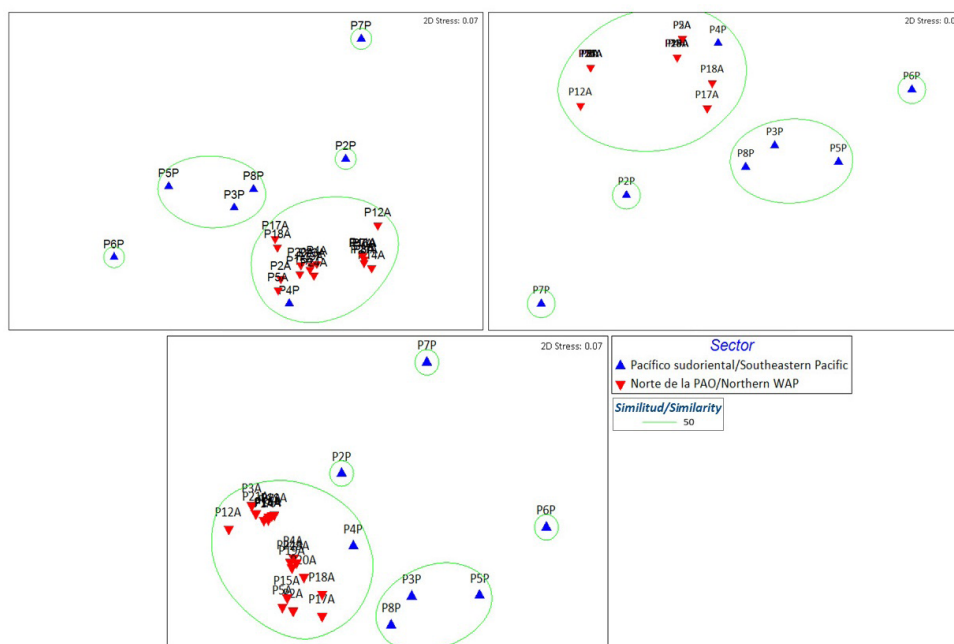


Figura 5. Ordenación NMDS basada en densidad (A), presencia-ausencia (B) y biomasa (C).

Figure 5. NMDS ordination based on density (A), presence-absence (B), and biomass (C).

DISCUSIÓN

Pacífico sudoriental

Se presentaron altos niveles de producción primaria y biomasa, quizás relacionados con los nutrientes llevados a la superficie por surgencias costeras; sin embargo, bajo condiciones de El Niño, estos se ven afectados negativamente promoviendo condiciones oligotróficas (Riquelme-Bugueño *et al.*, 2020). Iriarte y González (2004) describieron que durante este evento se incrementa la dominancia de dinoflagelados pequeños (<23 μm) y algunas diatomeas coloniales como resultado del hundimiento de la isoterma de 15 a 16 °C, lo que puede llegar a suprimir la influencia de las surgencias, favoreciendo la dominancia del pico- y nanofitoplancton, manteniendo bajas las densidades del microfitoplancton, en un patrón similar al observado en el presente estudio (Tabla 4).

Trabajos previos han registrado densidades superiores a las del presente estudio, fluctuando entre 1700 y 5 800 000 cél. L^{-1} (Tabla 4); sin embargo, la presencia del microfitoplancton fue mínima, manteniendo dominancia del nano- y picofitoplancton (Delgado *et al.*, 2015; Jacob *et al.*, 2018; Riquelme-Bugueño *et al.*, 2020). Gómez *et al.* (2007) reportaron densidades de microfitoplancton de 31 000 cél. L^{-1} bajo condiciones de baja intensidad (ONI= 0,7 entre octubre y diciembre de 2004). Las estimaciones de biomasa de carbono durante eventos El Niño, como el registrado por Iriarte y González (2004) en la costa chilena durante 1997, oscilaron entre 0,03 y 0,65 $\mu\text{g C L}^{-1}$, con una comunidad compuesta por diatomeas coloniales y dinoflagelados atecados (*Gymnodinium* spp.). Estos valores se encuentran dentro del intervalo de biomasa de este sector en el presente estudio (0,016 a 1,779 $\mu\text{g C L}^{-1}$), aunque con menores densidades (50 a 620 cél. L^{-1}).

DISCUSSION

Southeastern Pacific

High levels of primary production and biomass were observed, possibly associated with nutrients brought to the surface by coastal upwelling. However, under El Niño conditions, these processes are negatively affected, promoting oligotrophic conditions (Riquelme-Bugueño *et al.*, 2020). Iriarte and González (2004) reported that, during this event, the dominance of small dinoflagellates (<23 μm) and some colonial diatoms increased as a result of the deepening of the 15–16 °C isotherm, which may suppress the influence of upwelling. This process favors the dominance of pico- and nanophytoplankton while maintaining low microphytoplankton densities, following a pattern similar to that observed in the present study (Table 4).

Previous studies have reported densities higher than those recorded in the present study, ranging from 1,700 and 5,800,000 cells. L^{-1} (Table 4). However, the contribution of microphytoplankton was minimal, with nano- and picophytoplankton remaining dominant (Delgado *et al.*, 2015; Jacob *et al.*, 2018; Riquelme-Bugueño *et al.*, 2020). Gómez *et al.* (2007) reported microphytoplankton densities of 31,000 cells. L^{-1} under low-intensity El Niño conditions (ONI= 0.7 between October and December 2004). Carbon biomass estimates during El Niño events, such as those reported by Iriarte and González (2004) along the Chilean coast in 1997, ranged between 0.03 and 0.65 $\mu\text{g C L}^{-1}$, with a community composed of colonial diatoms and athecate dinoflagellates (*Gymnodinium* spp.). These values fall within the biomass range recorded for this sector in the present study (0.016 to 1.779 $\mu\text{g C L}^{-1}$), although with lower densities (50 to 620 cells. L^{-1}).

Tabla 4. Densidades y biomásas de carbono recolectadas en aguas del Pacífico sudoriental y el norte de la PAO.

Table 4. Densities and carbon biomasses recorded in the southeastern Pacific and the northern WAP waters.

Área/Area	Intervalo de densidad (cél. L ⁻¹) / Density range (cells. L ⁻¹)	Intervalo de biomasa / Biomass range (µg C L ⁻¹)	Periodo de muestreo / Sampling period	Grupo funcional/ Functional group	Autor/ Author
Chile/ Chile	-	0.03-0.65	Enero y julio 1997/ January and July 1997	Pico-, nano- y microfitoplancton/ Pico-, nano-, and microphytoplankton	Iriarte y González (2004)
Chile/ Chile	-	500-900	1998 al 2002		
Perú/Peru	2000-966 000	-	Septiembre a noviembre 2002/ September to November 2002	Pico-, nano- y microfitoplancton/ Pico-, nano-, and microphytoplankton	Delgado <i>et al.</i> (2015)
Chile/Chile	31 000	-	Octubre a diciembre 2004/ October to December 2004	Microfitoplancton/ Microphytoplankton	Gómez <i>et al.</i> (2007)
Chile/Chile	2800-5 800 000	-	2003-2006	Nano - y microfitoplancton/ Nano-, and microphytoplankton	Jacob <i>et al.</i> (2018)
Chile/Chile	0-1 500 000	-	2006-2008		
Chile/Chile	1700-700 000	-	2009-2013		
Chile/Chile	4 250 000	-	Enero 2013 a agosto 2014/ January 2013 to August 2014	Nano - y microfitoplancton/ Nano-, and microphytoplankton	Riquelme-Bugueño <i>et al.</i> (2020)
Pacífico sudoriental/ Southeastern Pacific	50-620	0.016-1.779	Diciembre 2023/ December 2023	Microfitoplancton/ Microphytoplankton	Presente estudio
PAO/WAP	2 320 000-5 890 000	46-1563	Verano austral 1996/ Austral summer 1996	Pico-, nano- y microfitoplancton/ Pico-, nano-, and microphytoplankton	Garibotti <i>et al.</i> (2005)
PAO/WAP	620 000-11 500 000	10-967	Verano austral 1997/ Austral summer 1997	Pico-, nano- y microfitoplancton/ Pico-, nano-, and microphytoplankton	Garibotti <i>et al.</i> (2003)
PAO/WAP	2 530 000-7 330 000	25-888	Verano austral 1997/ Austral summer 1997	Pico-, nano- y microfitoplancton/ Pico-, nano-, and microphytoplankton	Garibotti <i>et al.</i> (2005)
PAO/WAP	4 260 000-11 410 000	40-1442	Verano austral 1999/ Austral summer 1999		
PAO/WAP	310 000-105 000 000	1.1-1686.8	Noviembre a marzo 2016-2017/ November to March 2016-2017	Pico-, nano- y microfitoplancton/ Pico-, nano-, and microphytoplankton	Mascioni <i>et al.</i> (2019)
Caleta Cierva; Bahía Wilhelmina/ Cierva Cove; Wilhelmina Bay	15 810 000 ± 25 780 000	29.9 ± 37.8	Noviembre a marzo 2016-2017/ November to March 2016-2017		
Islas Cuverville y Danco; Puerto Neko; Bahía Paraíso/ Cuverville and Danco Islands; Neko Harbor; Paradise Bay	990 000 ± 25 780 000	118.6 ± 373	Noviembre a marzo 2016-2017/ November to March 2016-2017		
Caleta Cierva; Bahía Wilhelmina/ Cierva Cove; Wilhelmina Bay	2 910 000 ± 3 710 000	3.8 ± 5.2	Noviembre a marzo 2017-2018/ November to March 2017-2018		
Islas Cuverville y Danco; Puerto Neko; Bahía Paraíso/ Cuverville and Danco Islands; Neko Harbor; Paradise Bay	14 780 000 ± 17 730 000	74 ± 155.5	Noviembre a marzo 2017-2018/ November to March 2017-2018	Pico-, nano- y microfitoplancton/ Pico-, nano-, and microphytoplankton	Mascioni <i>et al.</i> (2023)
Caleta Cierva; Bahía Wilhelmina/ Cierva Cove; Wilhelmina Bay	13 180 000 ± 17 390 000	11.9 ± 12.3	Noviembre a marzo 2018-2019/ November to March 2018-2019		
Islas Cuverville y Danco; Puerto Neko; Bahía Paraíso/ Cuverville and Danco Islands; Neko Harbor; Paradise Bay	10 930 000 ± 11 540 000	8.6 ± 8.2	Noviembre a marzo 2018-2019/ November to March 2018-2019		
Estrecho de Gerlache/ Gerlache Strait	539-5644	-	Verano austral 2018-2019/ Austral summer 2018-2019	Microfitoplancton/ Microphytoplankton	De La Hoz-Barrientos <i>et al.</i> (2020)
Norte-PAO/ North-WAP	10-170	0.003-0.102	Enero 2024/ January 2024	Microfitoplancton/ Microphytoplankton	Presente estudio/ Present study

La influencia de El Niño en el Pacífico sudoriental se manifiesta mediante la reducción de la densidad y biomasa del microfitoplancton debido a temperaturas altas que favorecen taxones oportunistas de menor tamaño (entre 15 y 40 μm), como *Prorocentrum* spp. (Jeong *et al.*, 2010), capaces de mixotrofia, que aprovechan mejor los nutrientes y, a la vez, son menos sensibles a los aumentos de temperatura, a diferencia de las diatomeas (Chisholm, 1992). Las temperaturas en las estaciones dominadas por estos dinoflagelados (P5P= 22,3 °C), se ubicaron dentro de su rango óptimo de crecimiento de 15-25 °C (Tabla 5). En la estación P6P, donde la temperatura descendió a ~20 °C y la profundidad de muestreo se situó entre 20 y 25 m, se registró la mayor abundancia de diatomeas céntricas, representadas por *Planktoniella* sp., consistente con sus requerimientos óptimos de menores temperaturas (12-20 °C) y mayor disponibilidad lumínica (Iriarte y González, 2004). En contraste, en P7P y P8P, con las temperaturas más bajas del sector (18,9 °C y 17,5 °C, respectivamente), no se observaron densidades elevadas de diatomeas ya que las muestras fueron recolectadas a mayor profundidad (50 y 60 m, respectivamente), donde la disponibilidad lumínica es un factor limitante.

Tabla 5. Condiciones fisicoquímicas óptimas para la proliferación de algunos grupos de fitoplancton (Basada en Smayda (1997), Falkowski y Raven (1998), Garibotti *et al.* (2003), Reynolds (2006), Annett *et al.* (2010), Morales y Anabalón (2012), Hernando *et al.* (2015), Schofield *et al.* (2017), Mendes *et al.* (2018), Torstensson *et al.* (2019) y Antoni *et al.* (2020)).

Sector/Sector	Grupo/Group	Temperatura/ Temperature (°C)	Oxígeno disuelto/ Dissolved oxygen (mg L ⁻¹)	Salinidad/Salinity
Pacífico sudoriental/ Southeastern Pacific	Dinoflagelados tecados/ Thecate dinoflagellates	15-25	>4.0	30-35
Pacífico sudoriental/ Southeastern Pacific	Dinoflagelados atecados/ Athebate dinoflagellates	18-28	>3.5	25-35
Pacífico sudoriental/ Southeastern Pacific	Diatomeas pennadas/ Pennate diatoms	10-22	>4.0	30-35
Pacífico sudoriental/ Southeastern Pacific	Diatomeas céntricas/ Centric diatoms	12-20	>5.0	32 - 35
Norte-PAO/ Northern- WAP	Dinoflagelados tecados/ Thecate dinoflagellates	-1-5	>5.0	29-34
Norte-PAO/ Northern- WAP	Dinoflagelados atecados/ Athebate dinoflagellates	0-5	>5.0	32-34
Norte-PAO/ Northern- WAP	Diatomeas pennadas/ Pennate diatoms	0-6	>4.0	30-34
Norte-PAO/ Northern- WAP	Diatomeas céntricas/ Centric diatoms	-1.8-3.0	>5.5	30-34

The influence of El Niño in the southeastern Pacific is reflected in the reduction of microphytoplankton density and biomass due to high temperatures that favor smaller opportunistic taxa (between 15 and 40 μm), such as *Prorocentrum* spp. (Jeong *et al.*, 2010), which are capable of mixotrophy, can make better use of nutrients, and are less sensitive to temperature increases than diatoms (Chisholm, 1992). Temperatures at the stations dominated by these dinoflagellates (P5P= 22.3 °C) fell within their optimal growth range of 15-25 °C (Table 5). At station P6P, where temperature decreased to ~20 °C and the sampling depth ranged between 20 and 25 m, the highest abundance of centric diatoms was recorded, represented by *Planktoniella* sp., consistent with their optimal requirements for lower temperatures (12-20 °C) and greater light availability (Iriarte and González, 2004). In contrast, at P7P and P8P, which showed the lowest temperatures in the sector (18.9 °C and 17.5 °C, respectively), high diatom densities were not observed because samples were collected at greater depths (50 and 60 m, respectively), where light availability is a limiting factor.

Table 5. Optimal physicochemical conditions for the proliferation of selected phytoplankton groups. (Based on Smayda (1997), Falkowski and Raven (1998), Garibotti *et al.* (2003), Reynolds (2006), Annett *et al.* (2010), Morales and Anabalón (2012), Hernando *et al.* (2015), Schofield *et al.* (2017), Mendes *et al.* (2018), Torstensson *et al.* (2019) and Antoni *et al.* (2020)).

Península Antártica occidental

En el norte de la PAO, la combinación de El Niño y el SAM negativo generan alteraciones en la circulación océano-atmosférica debilitando los vientos del sur, lo que aumenta la cobertura del hielo marino durante el invierno y la primavera y retrasa su derretimiento (Costa *et al.*, 2021). En consecuencia, se generaron temperaturas bajas a la profundidad de muestreo (-0,4 a 2,0 °C) que beneficiaron organismos mejor adaptados a estas condiciones, como los dinoflagelados tecados y atecados, favoreciendo su dominancia durante la etapa inicial de sucesión fitoplanctónica. En esta región se han registrado densidades entre 539 y 11 500 000 cél. L⁻¹ (Garibotti *et al.*, 2003; De La Hoz-Barrientos *et al.*, 2020) y biomasa de carbono entre 1,1 y 1 686,8 µg C L⁻¹ (Mascioni *et al.*, 2019). En contraste, los valores obtenidos en el presente estudio fueron inferiores (densidad: 10 a 170 cél. L⁻¹; biomasa: 0,003 a 0,102 µg C L⁻¹). Los trabajos de Garibotti *et al.* (2003, 2005), enfocados en el estrecho de Gerlache y la zona oceánica del mar de Bellingshausen, registraron que el nanofitoplancton, caracterizado por Cryptophyta y fitoflagelados no identificados, dominó la densidad alrededor de 90 % y la biomasa de carbono en 40 %. Los estudios de Mascioni *et al.* (2019, 2023) y De La Hoz-Barrientos *et al.* (2020) se centraron en los estrechos de Gerlache y Bransfield, observando una dominancia de flagelados pequeños no identificados y una importante contribución de las diatomeas a la biomasa total de carbono (40 %). Por otro lado, la dominancia de cada grupo mostró alta variabilidad entre noviembre y marzo durante 2016-2019, destacando que el nano- y picofitoplancton fueron los más representativos a finales de la primavera y principios del verano (diciembre/enero), mientras que en el verano tardío (febrero/marzo) predominaron grandes diatomeas céntricas.

Las densidades en este trabajo fueron menores a las citadas tanto en el estrecho de Gerlache como en otros puntos de la PAO, lo cual se atribuye principalmente a la fracción de tamaño incluida en este trabajo (microfitoplancton), mientras que los resultados de la Tabla 4 incluyeron además al nanofitoplancton y al picofitoplancton, que suelen dominar previo a los florecimientos de diatomeas durante el verano austral y en las zonas más alejadas de la costa (Garibotti *et al.*, 2003, 2005; Schofield *et al.*, 2017). Aun así, se puede encontrar una similitud con el estudio de De La Hoz-Barrientos *et al.* (2020), donde los dinoflagelados dominaron cerca del estrecho de Bransfield, resaltando condiciones donde el nitrato fue más bajo, debido a que, contrario a las diatomeas, no dependen de concentraciones altas de este nutriente.

Western Antarctic Peninsula

In the northern WAP, the combination of El Niño and the negative SAM generates changes in ocean-atmosphere circulation by weakening southerly winds, which increases sea ice cover during winter and spring and delays its melting (Costa *et al.*, 2021). Consequently, low temperatures occurred at the sampling depth (-0.4 to 2.0 °C), benefiting organisms better adapted to these conditions, such as thecate and atecate dinoflagellates, and favoring their dominance during the early stage of phytoplankton succession. In this region, densities between 539 and 11,500,000 cells L⁻¹ (Garibotti *et al.*, 2003; De La Hoz-Barrientos *et al.*, 2020) and carbon biomass between 1.1 and 1,686.8 µg C L⁻¹ (Mascioni *et al.*, 2019) have been reported. In contrast, the values obtained in the present study were lower, with densities ranging from 10 to 170 cells L⁻¹ and biomass from 0.003 to 0.102 µg C L⁻¹. Garibotti *et al.* (2003, 2005), who focused on the Gerlache Strait and the oceanic area of the Bellingshausen Sea, reported that nanophytoplankton, characterized by Cryptophyta and unidentified phytoflagellates, dominated density by approximately 90% and contributed 40% of carbon biomass. The studies by Mascioni *et al.* (2019, 2023) and De La Hoz-Barrientos *et al.* (2020), focused on the Gerlache and Bransfield straits, observed dominance of small unidentified flagellates and an important contribution of diatoms to total carbon biomass (40%). In addition, the dominance of each group showed high variability between November and March during 2016-2019, with nano- and picophytoplankton being the most representative groups in late spring and early summer (December/January), whereas large centric diatoms predominated in late summer (February/March).

Densities in this study were lower than those reported for both the Gerlache Strait and other areas of the WAP, which is mainly attributed to the size fraction considered in this work (microphytoplankton). In contrast, the studies summarized in Table 4 also included nanophytoplankton and picophytoplankton, which usually dominate before diatom blooms during the austral summer and in areas farther from the coast (Garibotti *et al.*, 2003, 2005; Schofield *et al.*, 2017). Even so, a similarity can be found with the study by De La Hoz-Barrientos *et al.* (2020), in which dinoflagellates dominated near the Bransfield Strait, particularly under conditions of lower nitrate availability, since, unlike diatoms, they do not depend on high concentrations of this nutrient.

Según el modelo de sucesión de [Nardelli et al. \(2023\)](#), las condiciones observadas en el presente estudio relacionadas al retraso en el derretimiento del hielo marino corresponden a la segunda fase de sucesión del fitoplancton, caracterizada por una baja disponibilidad de nutrientes y una capa de mezcla poco profunda que beneficia la dominancia de dinoflagelados atecados (Gymnodinales) y Cryptophyta durante la transición de la primavera tardía al verano temprano. Además de los efectos de El Niño sobre los factores fisicoquímicos en el norte de la PAO, la presencia extendida de hielo marino durante el verano temprano limita la entrada lumínica en la columna de agua ([Schofield et al., 2017](#)), favoreciendo a grupos mejor adaptados a bajas intensidades, como Cryptophyta, dinoflagelados atecados y Prasinophyta, mientras que restringen el crecimiento de diatomeas céntricas como *Thalassiosira* spp. Sin embargo, estas últimas pueden proliferar en áreas donde la capa de hielo es delgada, presenta grietas o se ha derretido completamente, facilitando la formación de florecimientos entre febrero y marzo ([Cañón y Santamaría, 2021](#)), a lo que se suma que las de pequeño tamaño (entre 20 a 30 µm) pueden realizar fotosíntesis a baja irradiación debido a la fucoxantina ([Figueroa, 2002; Varela et al., 2002; De La Hoz-Barrientos et al., 2020; Cañón y Santamaría, 2021](#)). Por otro lado, el predominio de *Gyrodinium* spp. en algunas estaciones puede estar relacionado con la capacidad fagotrófica que presentan los representantes de este género frente a limitaciones lumínicas y de nutrientes ([Rodríguez et al., 2006; Torres et al., 2020](#)).

Contraste entre sectores

La ordenación NMDS permitió observar una segregación por sectores asociada a las características oceanográficas ampliamente contrastantes; sin embargo, la estación P4P se agrupó con varias del norte de la PAO lo que sugiere una mayor similitud en la composición y estructura que la esperada por su distancia geográfica. Aunque otras estaciones del Pacífico sudoriental compartieron algunos taxones con la PAO, P4P presentó la mayor similitud multivariada debido a la combinación de una baja riqueza taxonómica, menores densidades y la dominancia de organismos cosmopolitas como *Gyrodinium* spp. y *Thalassiosira* spp., frecuentes en condiciones de mezcla. A diferencia de estaciones como P5P o P6P, P4P careció de varios dinoflagelados característicos de aguas más cálidas y oligotróficas del Pacífico sudoriental, como *Prorocentrum* spp., *Oxytoxum* spp. y otros dinoflagelados tecados, generando una estructura

According to the succession model proposed by [Nardelli et al. \(2023\)](#), the conditions observed in the present study, associated with delayed sea ice melt, correspond to the second phase of phytoplankton succession. This phase is characterized by low nutrient availability and a shallow mixing layer, which favor the dominance of atecate dinoflagellates (Gymnodinales) and Cryptophyta during the transition from late spring to early summer. In addition to the effects of El Niño on physicochemical factors in the northern WAP, the extended presence of sea ice during early summer limits light penetration into the water column ([Schofield et al., 2017](#)), favoring groups better adapted to low irradiance, such as Cryptophyta, atecate dinoflagellates, and Prasinophyta, while restricting the growth of centric diatoms such as *Thalassiosira* spp. However, these diatoms can proliferate in areas where the ice cover is thin, cracked, or has completely melted, facilitating bloom development between February and March ([Cañón and Santamaría, 2021](#)). In addition, small-sized diatoms (between 20 to 30 µm) can photosynthesize under low irradiance due to the presence of fucoxanthin ([Figueroa, 2002; Varela et al., 2002; De La Hoz-Barrientos et al., 2020; Cañón and Santamaría, 2021](#)). On the other hand, the predominance of *Gyrodinium* spp. at some stations may be related to the phagotrophic capacity shown by representatives of this genus under light and nutrient limitation ([Rodríguez et al., 2006; Torres et al., 2020](#)).

Contrast between sectors

The NMDS ordination revealed sector-level segregation associated with strongly contrasting oceanographic characteristics. However, station P4P grouped with several stations from the northern WAP, suggesting greater similarity in composition and structure than expected based on geographic distance. Although other stations in the southeastern Pacific shared some taxa with the WAP, P4P showed the greatest multivariate similarity due to the combination of low taxonomic richness, lower densities, and the dominance of cosmopolitan organisms such as *Gyrodinium* spp. and *Thalassiosira* spp., which are common under mixed conditions. In contrast to stations such as P5P or P6P, P4P lacked several dinoflagellates characteristic of warmer and more oligotrophic waters of the southeastern Pacific, such as *Prorocentrum* spp., *Oxytoxum* spp. and other thecate dinoflagellates, resulting in a community structure more similar to that observed at Antarctic stations. This pattern was also reflected in carbon biomass, where P4P showed relatively low contributions dominated by intermediate-

comunitaria más cercana a la observada en estaciones antárticas. Este patrón también se reflejó en la biomasa de carbono, donde presentó aportes relativamente bajos y dominados por organismos de tamaño intermedio, más similares a los observados al norte de la PAO que a los registrados en el Pacífico sudoriental con mayores biovolúmenes y biomasa.

En ambos sectores la densidad fue el principal determinante de la biomasa de carbono, superando el efecto del biovolumen, lo que se asocia a que la mayoría de los organismos observados presentaron tamaños relativamente chicos dentro del microfitoplancton (entre 20 y 50 μm), lo que determina que la abundancia tenga una mayor injerencia sobre la determinación de la biomasa total. Se identificaron casos particulares en las estaciones P5P y P6P del Pacífico sudoriental, donde *Protoperdinium* spp. y *Planktoniella* sp. alcanzaron biovolúmenes elevados a pesar de sus densidades relativamente bajas (60 y 210 cél. L^{-1} , respectivamente) y contribuyeron con biomásas de carbono altas (0,56 y 1,40 $\mu\text{g C L}^{-1}$) respecto de otros componentes más abundantes, pero de menor tamaño (ej. 0,12 $\mu\text{g C L}^{-1}$ aportados por *Prorocentrum* spp. en P5P). Estos resultados evidencian que el tamaño celular puede compensar una baja densidad, generando un impacto significativo en la biomasa total.

Este patrón contrasta con lo registrado por [Varela et al. \(2002\)](#) en el estrecho de Gerlache, donde el biovolumen fue el factor determinante de la biomasa de carbono, ya que diatomeas grandes ($>10 \mu\text{m}$) aportaron 70-80 % de la biomasa total (70-120 $\mu\text{g C L}^{-1}$), superando a las fracciones de mayor densidad, pero más pequeñas ($<10 \mu\text{m}$). Además, las diferencias fisiológicas entre grupos taxonómicos también explican la variabilidad, ya que las diatomeas, por sus frústulas de sílice, optimizan la captura de luz y mantienen altas tasas fotosintéticas, presentando una mayor proporción de carbono celular en comparación con dinoflagelados de tamaño similar, alcanzando de dos a cinco veces más carbono por unidad de volumen ([Menden-Deuer y Lessard, 2000](#)). Por otro lado, algunos dinoflagelados pueden combinar la fotosíntesis con fagotrofia, limitando la fijación de carbono ([Falkowski, 2004](#)).

Durante el verano austral 2023-2024, variables asociadas a la productividad y al estado de oxigenación de la columna de agua, desempeñaron un papel importante en la estructuración del microfitoplancton. Aunque en el Pacífico sudoriental las asociaciones no fueron significativas, la relación observada entre la biomasa y la clorofila-a, así como entre la densidad y el oxígeno

sized organisms, resembling the pattern observed in the northern WAP rather than that recorded at southeastern Pacific stations with higher biovolumes and biomass.

In both sectors, density was the main determinant of carbon biomass, exceeding the effect of biovolume. This pattern was associated with the fact that most of the organisms observed were relatively small within the microphytoplankton size range (between 20 and 50 μm), meaning that abundance had a greater influence on total biomass. Particular cases were identified at stations P5P and P6P in the southeastern Pacific, where *Protoperdinium* spp. and *Planktoniella* sp. reached high biovolumes despite their relatively low densities (60 and 210 cells L^{-1} , respectively) and contributed high carbon biomass values (0.56 and 1.40 $\mu\text{g C L}^{-1}$) compared with other more abundant but smaller components, such as *Prorocentrum* spp., which contributed 0.12 $\mu\text{g C L}^{-1}$ at P5P. These results show that cell size can compensate for low density, generating a significant effect on total biomass.

This pattern contrasts with that reported by [Varela et al. \(2002\)](#) in the Gerlache Strait, where biovolume was the determining factor of carbon biomass, as large diatoms ($>10 \mu\text{m}$) contributed 70-80% of total biomass (70-120 $\mu\text{g C L}^{-1}$), exceeding the contribution of denser but smaller fractions ($<10 \mu\text{m}$). In addition, physiological differences among taxonomic groups also explain this variability. Diatoms, due to their silica frustules, optimize light capture and maintain high photosynthetic rates, showing a higher cellular content than dinoflagellates of similar size, reaching two to five times more carbon per unit volume ([Menden-Deuer and Lessard, 2000](#)). In contrast, some dinoflagellates can combine photosynthesis with phagotrophy, limiting carbon fixation ([Falkowski, 2004](#)).

During the 2023-2024 austral summer, variables associated with productivity and the oxygenation state of the water column played an important role in structuring microphytoplankton. Although the associations in the southeastern Pacific were not significant, the observed relationship between biomass and chlorophyll-a, as well as between density and dissolved oxygen, could reflect the influence of El Niño driven oligotrophic conditions on resource availability and organism distribution. In contrast, in the northern WAP, dissolved oxygen showed significant associations, suggesting a greater dependence of microphytoplankton spatial dynamics on mixing conditions in water column.

disuelto, podría reflejar la influencia de las condiciones oligotróficas generadas por El Niño sobre la disponibilidad de recursos y la distribución de los organismos. En contraste, al norte de la PAO, el oxígeno disuelto presentó asociaciones significativas, lo que sugiere una mayor dependencia de las condiciones de mezcla y ventilación de la columna de agua en la dinámica espacial del microfitoplancton.

CONCLUSIONES

Las diferencias observadas en la estructura y biomasa del microfitoplancton entre sectores reflejan tanto la influencia de la variabilidad climática del verano austral 2023-2024 como las características oceanográficas propias de cada región. Esto fue consistente con el análisis BIO-ENV, que relacionó la variabilidad del microfitoplancton con variables fisicoquímicas asociadas a dichos eventos. En el Pacífico sudoriental se observaron tendencias vinculadas con la clorofila-a y el oxígeno disuelto, variables influenciadas por la estratificación y las condiciones oligotróficas características de El Niño. Al norte de la PAO, el oxígeno disuelto mostró relaciones significativas con la densidad y biomasa, coherentes con los cambios en la mezcla de la columna de agua y la cobertura de hielo asociados a la interacción entre El Niño y un SAM negativo.

En el Pacífico sudoriental se registró mayor diversidad y riqueza taxonómica, aunque con densidades y biomasa de carbono inferiores a las registradas en la literatura para condiciones normales, reflejando un escenario oligotrófico inducido por aguas cálidas y la supresión de surgencias. En contraste, el norte de la PAO presentó una dominancia de diatomeas céntricas pequeñas (*Thalassiosira* spp.) y dinoflagelados atecados (*Gyrodinium* spp.), favorecidos por temperaturas bajas, limitada penetración lumínica y una capa de mezcla superficial asociada al retraso en el derretimiento del hielo marino. En ambos sectores, la biomasa de carbono estuvo principalmente determinada por la densidad celular debido al predominio de organismos de tamaño relativamente pequeño (20-50 μm), salvo por el caso de *Planktoniella* sp. y en menor medida de *Protoberidinium* spp. en el Pacífico sudoriental, cuyo mayor tamaño (>200 μm) generó una contribución desproporcionada a la biomasa.

CONCLUSIONS

The observed differences in microphytoplankton structure and biomass between sectors reflect both the influence of the climatic variability during the 2023–2024 austral summer and the oceanographic characteristics of each region. This was consistent with the BIO-ENV analysis, which related microphytoplankton variability to physicochemical variables associated with these events. In the southeastern Pacific, trends linked to chlorophyll-a and dissolved oxygen were observed, both of which are variables influenced by the stratification and oligotrophic conditions characteristic of El Niño. In the northern WAP, dissolved oxygen showed significant relationships with density and biomass, consistent with changes in water column mixing and ice cover associated with the interaction between El Niño and a negative SAM.

In the southeastern Pacific, greater taxonomic diversity and richness, although density and carbon biomass were lower than those reported in the literature under normal conditions, reflecting an oligotrophic scenario induced by warm waters and the suppression of upwelling. In contrast, the northern WAP was dominated by small centric diatoms (*Thalassiosira* spp.) and atecate dinoflagellates (*Gyrodinium* spp.), favored by low temperatures, limited light penetration, and a surface mixed layer associated with the delayed sea ice melt. In both sectors, carbon biomass was mainly determined by cell density due to the predominance of relatively small-sized organisms (20-50 μm), except for *Planktoniella* sp. and to a lesser extent, *Protoberidinium* spp. in the southeastern Pacific, whose larger size generated a disproportionate contribution to biomass.

AGRADECIMIENTOS

Al grupo Dinámica y Manejo de Ecosistemas Marino-Costeros (Dimarco) de la Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, al Programa Antártico Colombiano y al buque de investigación oceanográfica de la Armada de Colombia ARC Simón Bolívar, junto a sus tripulantes y miembros de la X Expedición de Colombia a la Antártica, cuya colaboración fue fundamental para la realización de esta investigación.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank the Marine-Coastal Ecosystem Dynamics and Management Group (DIMARCO) of Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano, the Colombian Antarctic Program, and the Colombian Navy oceanographic research vessel ARC Simón Bolívar, together with its crew and the members of the 10th Colombian Antarctic Expedition, whose collaboration was essential for the carrying out this research.

BIBLIOGRAFÍA / LITERATURE CITED

- Annett, A.L., Carson, D.S., Crosta, X., Clarke, A. and Ganeshram, R.S. (2010). Seasonal progression of diatom assemblages in surface waters of Ryder Bay, Antarctica. *Polar Biology*, 33(1), pp. 13–29. doi: <https://doi.org/10.1007/s00300-009-0681-7>
- Antoni, J.S., Almandoz, G.O., Ferrario, M.E., Hernando, M.P., Varela, D.E., Rozema, P.D., Buma, A.G.J., Papparazzo, F.E. and Schloss, I.R. (2020). Response of a natural Antarctic phytoplankton assemblage to changes in temperature and salinity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 532, pp. 151444–151444. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2020.151444>
- Balech, E. 1975. *Clave ilustrada de dinoflagelados antárticos*. Publicación IAA No. 11. Buenos Aires: Instituto Antártico Argentino, Dirección Nacional del Antártico, pp. 1–99.
- Cañón, M. and Santamaría, E. (2021). Identification of phytoplankton blooms in the Gerlache Strait, West Antarctic Peninsula. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 50(SuplEsp), pp. 13–30. doi: <https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.2021.50.suplesp.922>
- Chisholm, S.W. (1992). Phytoplankton Size, in Falkowski, P.G., Woodhead, A.D. and Vivirito, K. (eds.) *Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea*. Boston, MA: Springer eBooks, 43, pp. 213–237. doi: https://doi.org/10.1007/978-1-4899-0762-2_12
- Clarke, K.R. and Warwick, R.M. (2001) *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. 2nd edn. Plymouth: PRIMER-E Ltd, Plymouth Marine Laboratory.
- Costa, R.R., Mendes, C.R.B., Ferreira, A., Tavano, V.M., Dotto, T.S. and Secchi, E.R. (2021). Large diatom bloom off the Antarctic Peninsula during cool conditions associated with the 2015/2016 El Niño. *Communications Earth & Environment*, [online] 2(1), pp. 1–11. doi: <https://doi.org/10.1038/s43247-021-00322-4>
- De La Hoz-Barrientos, L.A., Cañón, M.L. and Rojas, D. (2020). Estructura y distribución de la comunidad microfitoroplanctónica a lo largo del estrecho de Gerlache durante el verano austral 2018-2019. *Boletín Científico CIOH*, 39(1), pp. 13–22. doi: <https://doi.org/10.26640/22159045.2020.501>
- Delgado, E., Sánchez, S., Chang, F., Villanueva, P. and Fernández, C. (2015) Fitoplancton del mar peruano en la primavera austral 2002. *Informe IMARPE*, 42(2), pp. 143–149.
- Falkowski, P.G. (2004). The evolution of modern eukaryotic phytoplankton. *Science*, [online] 305(5682), pp. 354–360. doi: <https://doi.org/10.1126/science.1095964>
- Falkowski, P.G. and Raven, J.A. (1998). Aquatic photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, 49(320), pp. 621–621. doi: <https://doi.org/10.1093/jxb/49.320.621>
- Ferrario, M.E., Sar, E.A., Godoi, S.S. and Garibotti, I.A. (2008) Species of *Coscinodiscus* (Bacillariophyta) from the Gulf of Mexico, Argentina and Antarctic waters: morphology and distribution, *Nova Hedwigia*, Beiheft 133, pp. 187–216.
- Figueroa, F.L. (2002). Bio-optical characteristics of Gerlache and Bransfield Strait waters during an Antarctic summer cruise. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 49(4-5), pp. 675–691. doi: [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(01\)00118-7](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(01)00118-7)
- Gardiner, W., Rushing, A.E. and Dawes, C.J. (1989). Ultrastructural observations of *Gyrodinium estuariale* (dinophyceae)¹. *Journal of Phycology*, 25(1), pp. 178–183. doi: <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1989.00178.x>
- Garibotti, I.A., Vernet, M., Ferrario, M., Smith, R., Ross, R. and Quetin, L. (2003). Phytoplankton spatial distribution patterns along the western Antarctic Peninsula (Southern Ocean). *Marine Ecology Progress Series*, 261, pp. 21–39. doi: <https://doi.org/10.3354/meps261021>
- Garibotti, I.A., Vernet, M. and Ferrario, M.E. (2005). Annually recurrent phytoplanktonic assemblages during summer in the seasonal ice zone west of the Antarctic Peninsula (Southern Ocean). *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 52(10), pp. 1823–1841. doi: <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2005.05.003>
- Gómez, F. (2021). Speciation and infrageneric classification in the planktonic dinoflagellate *Tripos* (Gonyaulacales, Dinophyceae). *Current Chinese Science*, 1(3), pp. 346–372. doi: <https://doi.org/10.2174/2210298101999210101231020>
- Gómez, F., Claustre, H., Raimbault, P. and Souissi, S. (2007) Two high-nutrient low-chlorophyll phytoplankton assemblages: the tropical central Pacific and the offshore Peru-Chile current, *Biogeosciences*, 4, pp. 1101–1113. doi: <https://doi.org/10.5194/bg-4-1101-2007>
- Gómez, F., Claustre, H. and Souissi, S. (2008). Rarely reported dinoflagellates of the genera *Ceratium*, *Gloeodinium*, *Histioneis*, *Oxytoxum* and *Prorocentrum* (Dinophyceae) from the open southeast Pacific Ocean. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 43(1), pp. 25–40. doi: <https://doi.org/10.4067/s0718-19572008000100004>

- Gómez, F., Moreira, D. and López-García, P. (2010). Molecular phylogeny of the dinoflagellates *Podolampas* and *Blepharocysta* (Peridinales, Dinophyceae). *Phycologia*, 49(3), pp. 212–220. doi: <https://doi.org/10.2216/ph09-29.1>
- Grados, C., Chaigneau, A., Echevin, V. and Dominguez, N. (2018). Upper ocean hydrology of the Northern Humboldt Current System at seasonal, interannual and interdecadal scales. *Progress in Oceanography*, 165, pp. 123–144. doi: <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.05.005>
- Gutiérrez, D., Aronés, K., Chang, F., Quipúzcoa, L. and Villanueva, P. (2005). Impacto de la variación oceanográfica estacional e interanual sobre los ensambles de microfitoplancton, mesozooplancton, ictioplancton y macrozoobentos de dos áreas costeras del norte del Perú entre 1994 y 2002. *Boletín del Instituto del Mar del Perú*, 22(1□2), pp. 1□60. Callao: Instituto del Mar del Perú (IMARPE).
- Henley, S., Schofield, O.M., Hendry, K.R., Schloss, I.R., Steinberg, D.K., Moffat, C., Peck, L.S., Costa, D.P., Bakker, D.C.E., Hughes, C., Rozema, P.D., Ducklow, H.W., Abele, D., Stefels, J., Van Leeuwe, M.A., Brussaard, C.P.D., Buma, A.G.J., Kohut, J., Sahade, R. and Friedlaender, A.S. (2019). Variability and change in the west Antarctic Peninsula marine system: Research priorities and opportunities. *Progress in Oceanography*, [online] 173, pp. 208–237. doi: <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.03.003>
- Hernando, M., Schloss, I.R., Malanga, G., Almandoz, G.O., Ferreyra, G.A., Aguiar, M.B. and Puntarulo, S. (2015). Effects of salinity changes on coastal Antarctic phytoplankton physiology and assemblage composition. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, [online] 466, pp. 110–119. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2015.02.012>
- Hillebrand, H., Dürselen, C.-D., Kirschtel, D., Pollinger, U. and Zohary, T. (1999). Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology*, 35(2), pp. 403–424. doi: <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.1999.3520403.x>
- Ho, K.-C., Kang, S.-H., Lam, I.H.Y. and Hodgkiss, I.J. (2003). Distribution of *Alexandrium tamarense* in Drake Passage and the threat of harmful algal blooms in the Antarctic Ocean. *Ocean and Polar Research*, 25(4), pp. 625–631. doi: <https://doi.org/10.4217/opr.2003.25.4.625>
- Iriarte, J. and González, H. (2004). Phytoplankton size structure during and after the 1997/98 El Niño in a coastal upwelling area of the northern Humboldt Current System. *Marine Ecology Progress Series*, 269, pp. 83–90. doi: <https://doi.org/10.3354/meps269083>
- Jacob, B.G., Tapia, F.J., Quiñones, R.A., Montes, R., Sobarzo, M., Schneider, W., Daneri, G., Morales, C.E., Montero, P. and González, H.E. (2018). Major changes in diatom abundance, productivity, and net community metabolism in a windier and dryer coastal climate in the southern Humboldt Current. *Progress in Oceanography*, 168, pp. 196–209. doi: <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.10.001>
- Jeong, H.J., Yoo, Y.D., Kim, J.S., Seong, K.A., Kang, N.S. and Kim, T.H. (2010). Growth, feeding and ecological roles of the mixotrophic and heterotrophic dinoflagellates in marine planktonic food webs. *Ocean Science Journal*, 45(2), pp. 65–91. doi: <https://doi.org/10.1007/s12601-010-0007-2>
- Jia, J., Gao, Y., Sun, K., Lu, Y., Wang, J. and Shi, K. (2022). Phytoplankton community composition, carbon sequestration, and associated regulatory mechanisms in a floodplain lake system. *Environmental Pollution*, 306, p. 119411. doi: <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2022.119411>
- Kownacka, J., Edler, L., Gromisz, S., Łotocka, M., Olenina, I., Ostrowska, M. and Piwosz, K. (2013). Non-indigenous species *Chaetoceros* cf. *lorenzianus* Grunow 1863 – A new, predominant component of autumn phytoplankton in the southern Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 119, pp. 101–111. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.01.010>
- Marañón, E. (2009). Phytoplankton size structure. *Encyclopedia of Ocean Sciences*, pp. 445–452. doi: <https://doi.org/10.1016/b978-012374473-9.00661-5>
- Marañón, E. (2015). Cell size as a key determinant of phytoplankton metabolism and community structure. *Annual Review of Marine Science*, 7(1), pp. 241–264. doi: <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015955>
- Mascioni, M., Almandoz, G.O., Cefarelli, A.O., Cusick, A., Ferrario, M.E. and Vernet, M. (2019). Phytoplankton composition and bloom formation in unexplored nearshore waters of the western Antarctic Peninsula. *Polar Biology*, 42(10), pp. 1859–1872. doi: <https://doi.org/10.1007/s00300-019-02564-7>
- Mascioni, M., Almandoz, G.O., Cusick, A., Pan, B.J. and Vernet, M. (2023). Phytoplankton dynamics in nearshore regions of the western Antarctic Peninsula in relation to a variable frontal zone in the Gerlache Strait. *Frontiers in Marine Science*, 10. doi: <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1139293>
- Menden-Deuer, S. and Lessard, E.J. (2000). Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnology and Oceanography*, 45(3), pp. 569–579. doi: <https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.3.0569>
- Mendes, C.R.B., Tavano, V.M., Dotto, T.S., Kerr, R., de Souza, M.S., Garcia, C.A.E. and Secchi, E.R. (2018). New insights on the dominance of cryptophytes in Antarctic coastal waters: A case study in Gerlache Strait. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 149, pp. 161–170. doi: <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2017.02.010>
- Montecinos, V. and Orlando, J. (2015) *Ciencias Ecológicas 1983–2013: Treinta años de investigaciones chilenas*. Santiago de Chile: Editorial Universitaria, 328 pp. ISBN 956112467.
- Montecinos, V., Paredes, M.A., Vargas, C., Manley, M. and Pizarro, G. (2003). *Composición por tamaños del fitoplancton, abundancia de clorofila y gradientes de productividad primaria en la región de Aysén noviembre 2002. Resultados del Crucero CIMAR 8 Fiordos*. Comité Oceanográfico Nacional, Valparaíso. Libro de Resúmenes: 123-137.
- Morales, C.E. and Anabalón, V. (2012). Phytoplankton biomass and microbial abundances during the spring upwelling season in the coastal area off Concepción, central-southern Chile: Variability around a time series station. *Progress in Oceanography*, 92-95, pp. 81–91. doi: <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2011.07.004>
- Nardelli, S.C., Gray, P.C., Stammerjohn, S. and Schofield, O. (2023). Characterizing coastal phytoplankton seasonal succession patterns on the West Antarctic Peninsula. *Limnology and Oceanography*, 68(4), pp. 845–861. doi: <https://doi.org/10.1002/lno.12314>
- NOAA. (2025a). Multivariate ENSO Index (MEI) v2. National Oceanic and Atmospheric Administration. Available at: <https://psl.noaa.gov/enso/mei/>. (Accessed: 31 July 2025).
- NOAA. (2025b). Oceanic Niño Index (ONI). National Oceanic and Atmospheric Administration. Available at: https://origin.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ONI_v5.php. (Accessed: 31 July 2025).
- Orsi, A.H., Whitworth, T. and Nowlin, W.D. (1995). On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 42(5), pp. 641–673. doi: [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(95\)00021-w](https://doi.org/10.1016/0967-0637(95)00021-w)

- Pesantes, F. (2014). Dinoflagelados del fitoplancton del golfo de Guayaquil. *Acta Oceanográfica del Pacífico*, 19(1), pp. 91–207. doi: <http://hdl.handle.net/1834/8292>
- Petrou, K., Kranz, S.A., Trimborn, S., Hassler, C.S., Ameijeiras, S.B., Sackett, O., Ralph, P.J. and Davidson, A.T. (2016). Southern Ocean phytoplankton physiology in a changing climate. *Journal of Plant Physiology*, 203, pp. 135–150. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2016.05.004>
- Prézelin, B.B., Hofmann, E.E., Mengelt, C. and Klinck, J.M. (2000). The linkage between Upper Circumpolar Deep Water (UCDW) and phytoplankton assemblages on the west Antarctic Peninsula continental shelf. *Journal of Marine Research*, 58(2), pp. 165–202. doi: <https://doi.org/10.1357/002224000321511133>
- Reynolds, C.S. (2006). *Phytoplankton ecology and aquatic ecosystem: mechanisms and management*. 397-436. In: The ecology of phytoplankton (1.a ed.). Cambridge University Press. 614 pp. doi: <https://doi.org/10.1017/CBO9780511542145>
- Richardson, T.L. and Jackson, G.A. (2007). Small phytoplankton and carbon export from the surface ocean. *Science*, 315(5813), pp. 838–840. doi: <https://doi.org/10.1126/science.1133471>
- Rintoul, S.R., Hughes, C.W. and Olbers, D. (2001). Chapter 4.6 The antarctic circumpolar current system. *International Geophysics*, pp. XXIX–XXXVI. doi: [https://doi.org/10.1016/s0074-6142\(01\)80124-8](https://doi.org/10.1016/s0074-6142(01)80124-8)
- Riquelme-Bugueño, R., Pantoja-Gutiérrez, S., Jorquera, E., Anabalón, V., Srain, B. and Schneider, W. (2020). Fatty acid composition in the endemic Humboldt Current krill, *Euphausia mucronata* (Crustacea, Euphausiacea) in relation to the phytoplankton community and oceanographic variability off Dichato coast in central Chile. *Progress in Oceanography*, 188, pp. 102425–102425. doi: <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2020.102425>
- Rodríguez, F., Chauton, M., Johnsen, G., Andresen, K., Olsen, L.M. and Zapata, M. (2006). Photoacclimation in phytoplankton: implications for biomass estimates, pigment functionality and chemotaxonomy. *Marine Biology*, 148(5), pp. 963–971. doi: <https://doi.org/10.1007/s00227-005-0138-7>
- RStudio Team. (2023). RStudio: Integrated Development Environment for R. Boston, MA: Posit Software, PBC.
- R Core Team. (2023). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Schofield, O., Ducklow, H.W., Martinson, D.G., Meredith, M.P., Moline, M.A. and Fraser, W.R. (2010). How do polar marine ecosystems respond to rapid climate change? *Science*, 328(5985), pp. 1520–1523. doi: <https://doi.org/10.1126/science.1185779>
- Schofield, O., Saba, G., Coleman, K.E., Carvalho, F., Couto, N., Ducklow, H.W., Finkel, Z.V., Irwin, A.J., Kahl, A., Miles, T., Montes-Hugo, M.A., Stammerjohn, S. and Waite, N. (2017). Decadal variability in coastal phytoplankton community composition in a changing West Antarctic Peninsula. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 124(124), pp. 42–54. doi: <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2017.04.014>
- Scott, F. and Marchant, H.J. (2005). *Antarctic marine protist*. Australian Biological Resources Study, Canberra. 563 p.
- Smayda, T.J. (1997). Harmful algal blooms: Their ecophysiology and general relevance to phytoplankton blooms in the sea. *Limnology and Oceanography*, 42(5part2), pp. 1137–1153. doi: https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.5_part_2.1137
- Sun, J. and Liu, D. (2003). Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 25(11), pp. 1331–1346. doi: <https://doi.org/10.1093/plankt/fbg096>
- Taylor, L.R. (1961). Aggregation, variance and the mean. *Nature*, 189(4766), pp. 732–735. doi: <https://doi.org/10.1038/189732a0>
- Tomas, C.R. (1997). *Identifying Marine Phytoplankton*. [online] Elsevier eBooks. Elsevier BV. doi: <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-693018-4.x5000-9>
- Torres, R.R., Caicedo, A.L. and Iriarte, J.D. (2020). Hydrographic conditions during two austral summer situations (2015 and 2017) in the Gerlache and Bismarck straits, northern Antarctic Peninsula. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 161, p. 103278. doi: <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2020.103278>
- Torstensson, A., Jiménez, C., Nilsson, A.K. and Wulff, A. (2019). Elevated temperature and decreased salinity both affect the biochemical composition of the Antarctic sea-ice diatom *Nitzschia lecontei*, but not increased pCO₂. *Polar Biology*, 42(11), pp. 2149–2164. doi: <https://doi.org/10.1007/s00300-019-02589-y>
- Tukey, J.W. 1977. *Exploratory data analysis*. Addison-Wesley pub. Co. 688 p. ark:/13960/t76t97d30.
- Utermöhl, H. (1958). Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *SIL Communications*, 1953-1996, 9(1), pp. 1–38. doi: <https://doi.org/10.1080/05384680.1958.11904091>
- Varela, M., Fernandez, E. and Serret, P. (2002). Size-fractionated phytoplankton biomass and primary production in the Gerlache and south Bransfield Straits (Antarctic Peninsula) in Austral summer 1995–1996. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 49(4-5), pp. 749–768. doi: [https://doi.org/10.1016/s0967-0645\(01\)00122-9](https://doi.org/10.1016/s0967-0645(01)00122-9)
- Yan, W., Chen, Z., Zhang, L., Wang, F., Zhang, G. and Sun, J. (2023). Nanophytoplankton and microphytoplankton in the western tropical Pacific Ocean: its community structure, cell size and carbon biomass. *Frontiers in Marine Science*, 10. doi: <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1147271>

