



Phytoplankton composition and biomass under oligotrophic conditions in the Guaymas Basin (Gulf of California)

Composición y biomasa fitoplanctónica bajo condiciones oligotróficas en la cuenca de Guaymas (golfo de California)

[Eduardo Millán-Núñez](#)¹, [Francisco Delgadillo-Hinojosa](#)², [Cristian Hakspiel-Segura](#)²,
[Eunise Vanessa Torres-Delgado](#)², [Armando Félix-Bermúdez](#)², [José Antonio Segovia-Zavala](#)²,
[Víctor Froylán Camacho-Ibar](#)², [Albino Muñoz-Barbosa](#)^{2*}

¹ Departamento de Ecología Marina, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, 22860 Ensenada, Baja California, Mexico.

² Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Universidad Autónoma de Baja California, 22860 Ensenada, Baja California, Mexico.

* Corresponding author: E-mail: albino@uabc.edu.mx

ABSTRACT. In order to determine the structure and biomass of phytoplankton (picophytoplankton, nanodiatoms, and microdiatoms) under oligotrophic conditions, a study was carried out in the surface layer of the Guaymas Basin, Gulf of California, during the late summer of 2016. This study included the measurement of hydrographic, chemical, and biological variables in the surface layer of the study area. Our results showed a warm, strongly stratified, and nutrient-depleted water column associated with reduced phytoplankton biomass ($<1 \text{ mg Chla} \cdot \text{m}^{-3}$). The average ratios of N:P (0.55 ± 1.34), N:Si (0.13 ± 0.18), and Fe:N (52.70 ± 29.70) indicate N-limiting conditions. The biomass contribution of phytoplankton groups fluctuated widely by depth level, with predominance of picophytoplankton ($85.0 \pm 2.7\%$) at the surface (5 m) and nano-microdiatoms ($91.5 \pm 5.9\%$) at the deepest level (35–40 m), adjacent to the thermocline. Diatoms dominated the integrated biomass between the surface and 50-m depth, with an average contribution ~ 6 times greater than that of picophytoplankton. Despite the ideal conditions for the proliferation of diazotrophs, the presence of *Trichodesmium* spp. and *Richelia intracellularis* was very irregular and in relatively low abundances ($2,220 \pm 1,575 \text{ cell} \cdot \text{L}^{-1}$). Our results are especially relevant as they suggest that, under N-limiting conditions, the paradigm of high biomass and large cell dominance in the Gulf of California may be challenged during the summer season.

Key words: Gulf of California, oligotrophy, picophytoplankton, phytoplankton biomass, diazotrophs.

RESUMEN. Con el propósito de determinar la biomasa y la composición del fitoplancton (picofitoplancton, nanodiatomeas y microdiatomeas) bajo condiciones oligotróficas, se realizó un estudio en la capa superficial de la cuenca de Guaymas, golfo de California, durante el verano tardío de 2016. El estudio contempló la medición de variables hidrográficas, químicas y biológicas en la capa superficial del área de estudio. Nuestros resultados mostraron una columna de agua cálida, fuertemente estratificada, empobrecida en nutrientes y con biomasa fitoplanctónica reducida ($<1 \text{ mg Cl} \cdot \text{m}^{-3}$). Los cocientes promedio de N:P (0.55 ± 1.34), N:Si (0.13 ± 0.18) y Fe:N (52.70 ± 29.70) indicaron condiciones de limitación por N. La contribución de los grupos fitoplanctónicos a la biomasa fluctuó ampliamente por nivel de profundidad, y se observó el predominio del picofitoplancton ($85.0 \pm 2.7\%$) en superficie (5 m) y de las nano-microdiatomeas ($91.5 \pm 5.9\%$) en el nivel más profundo (35–40 m), adyacente a la termoclina. Las diatomeas dominaron la biomasa integrada entre la superficie y 50 m de profundidad, con una contribución promedio ~ 6 veces mayor que la del picofitoplancton. A pesar de que se registraron condiciones ideales para la proliferación de cianobacterias diazótroficas, la presencia de *Trichodesmium* spp. y *Richelia intracellularis* fue muy irregular y en abundancias relativamente bajas ($2,220 \pm 1,575 \text{ célula} \cdot \text{L}^{-1}$). Nuestros resultados son especialmente relevantes, ya que sugieren que, bajo condiciones de limitación por N, el paradigma de la alta biomasa y dominancia de células grandes en el golfo de California puede verse desafiado durante la temporada de verano.

Palabras clave: golfo de California, oligotrofia, picofitoplancton, biomasa fitoplanctónica, diazótroficos.



© Eduardo Millán-Núñez, Francisco Delgadillo-Hinojosa, Cristian Hakspiel-Segura, Eunise Vanessa Torres-Delgado, Armando Félix-Bermúdez, José Antonio Segovia-Zavala, Víctor Froylán Camacho-Ibar, Albino Muñoz-Barbosa.

This is an Open Access article distributed under the terms of the [Creative Commons Attribution 4.0 International License \(CC BY 4.0\)](#), which allows you to share and adapt the work, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons license, and indicate if changes were made. Figures, tables, and other elements in the article are included in the article's CC BY 4.0 license, unless otherwise indicated. You must seek permission from the copyright holder for use of material not covered by this license. The journal title is protected by copyrights owned by Universidad Autónoma de Baja California, and the journal title and logo are not subject to this license.

INTRODUCTION

The Gulf of California (GC) is a highly biodiverse marginal sea with high primary productivity comparable to that of the Bay of Bengal, North Africa, and the California Current (Álvarez-Borrego and Lara-Lara 1991). However, most studies on the composition, diversity, and productivity of phytoplankton in the GC have focused on the coastal zone, which is rich in nutrients due to upwelling events and tidal mixing (e.g., Maciel-Baltazar and Hernández-Becerril 2013). In contrast, notwithstanding that the deep and remote regions in this sea have less productive conditions, studies on these zones are relatively scarce. The Guaymas Basin (GB) stands out as an example of this; in this region, high surface temperatures occur during the summer and they produce strong vertical stratification, which impedes or significantly decreases the flux of nutrients from subsurface waters (Segovia-Zavala et al. 2010, White et al. 2013). This flux produces oligotrophic conditions, which could limit or promote changes in the composition, diversity, and productivity of phytoplankton. Thus, it is extremely important to identify the mechanisms and factors involved in fertilization processes in this area. In this respect, previous studies have reported the prominent role played by diazotrophic cyanobacteria blooms in the GC region, as these bacteria are important nitrogen (N) fixers that significantly support primary productivity in this basin (White et al. 2007, 2013). In this context, the aim of the current study is to assess the taxonomic composition of phytoplankton to identify the factors that determine their behavior in oligotrophic surface waters in the central region of the GC.

MATERIALS AND METHODS

Study area

The GC is located between 23° and 32°N and 108° and 115°W. It has a NW to SE orientation, measures approximately 1,100 km long and 150 km wide, and communicates with the Pacific Ocean on its southern part. In the GC, the surface layer has a thermohaline circulation that depends on seasonal physical processes; on the other hand, subsurface waters associated with the oxygen-minimum layer, which extends from the NE of the tropical Pacific to the central region of the GC, influence some chemical properties (dissolved oxygen, pH, and nutrients) (Delgadillo-Hinojosa et al. 2006). In general, there are 2 distinctive seasons in the GC during the seasonal cycle: the cold season and the warm season. The cold season extends from December to May and is characterized by low surface temperatures and a deep mixed layer, especially in February, as a result of forcing by prevailing winds and thermal convection (Robles and Marinone 1987). By contrast, in the warm season, between June and October, surface temperature increases and the water column stratifies (Valdez-Holguín et al. 1999). During this period, supply of

INTRODUCCIÓN

El golfo de California (GC) es un mar marginal con gran biodiversidad y alta productividad primaria, misma que se compara con las de la bahía de Bengala, norte de África, y la corriente de California (Álvarez-Borrego y Lara-Lara 1991). Sin embargo, la mayoría de los estudios sobre la composición, la diversidad y la productividad del fitoplancton en el GC se han realizado en la zona costera, rica en nutrientes por las surgencias y la mezcla por mareas (e.g., Maciel-Baltazar y Hernández-Becerril 2013). En contraste, a pesar de que las regiones profundas y alejadas de la costa en este mar presentan condiciones menos productivas, los estudios en estas zonas son relativamente escasos. Como un ejemplo de esto último destaca la cuenca de Guaymas (CG), región donde se presentan altas temperaturas superficiales durante el verano, las cuales producen una fuerte estratificación vertical, la cual impide o disminuye de manera importante el flujo de nutrientes desde aguas subsuperficiales (Segovia-Zavala et al. 2010, White et al. 2013). Esto último produce condiciones oligotróficas, las cuales podrían limitar o promover cambios en la composición, la diversidad y la productividad del fitoplancton. Debido a lo anterior, resulta de suma importancia identificar los mecanismos y los factores que intervienen en el proceso de fertilización de esta zona. En este sentido, estudios anteriores han reportado el destacado papel que tienen los florecimientos de cianobacterias diazótroficas en la región de la CG, pues como importantes fijadoras de nitrógeno (N), soportan de manera significativa la producción primaria en esta cuenca (White et al. 2007, 2013). Bajo este contexto, el objetivo del presente estudio es evaluar la composición taxonómica del fitoplancton para identificar los factores que determinan su comportamiento bajo condiciones oligotróficas de la capa de agua superficial en la región central del GC.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El GC se localiza entre los 23° y 32°N y los 108° y 115°W. Presenta una orientación de NW a SE, mide aproximadamente 1,100 km de largo y 150 km de ancho y se comunica en la parte sur con el océano Pacífico. La capa superficial del GC presenta una circulación termohalina que depende de los procesos físicos estacionales; por otro lado, algunas propiedades químicas (oxígeno disuelto, pH y nutrientes) se encuentran influenciadas por aguas subsuperficiales asociadas a la capa del mínimo de oxígeno, misma que se extiende desde el NE del Pacífico tropical hasta la región central del GC (Delgadillo-Hinojosa et al. 2006). En general, en el GC se distinguen 2 temporadas durante el ciclo estacional: la temporada fría y la temporada cálida. La temporada fría se extiende de diciembre a mayo y se caracteriza por mostrar bajas temperaturas

nutrients from deep waters is limited and the surface layer above the nutricline is remarkably depleted in nitrates (White et al. 2007, Torres-Delgado et al. 2013).

Sample collection

From 3 to 5, September 2016, the EXFINIFE cruise was carried out aboard the research vessel *Alpha Helix* in the central region of the GC. During these 3 days, 4 samplings were done at a point located in GB (27°12' N, 111°18' W) (Fig. 1a): 3 September, D1; 4 September, D2; and 5 September, D3-1 and D3-2. Samplings were done in late summer during neap tide conditions. These conditions favor the presence of phytoplankton groups typical of oligotrophic conditions (White et al. 2007, Segovia-Zavala et al. 2010).

Hydrographic casts were carried out using a CTD (Sea-Bird Electronics, model SBE 9-11 plus) equipped with conductivity, temperature, dissolved oxygen, and fluorescence sensors, during daylight hours: 5 casts in D1, 6 casts in D2, and 4 casts in D3-1 and D3-2. The depth at the sampling point is ~2,000 m; however, to analyze chlorophyll *a* (Chl_a), phytoplankton, dissolved iron (Fe_d), nitrates plus nitrites (NO₃ + NO₂), phosphates (PO₄), and silicates (SiO₄), water samples were collected at 3 different depths, equal to or less than 50 m (5 m, 25–35 m, and 37–50 m), using 5-L Niskin bottles (General Oceanics) coupled to a rosette. Sampling depths were chosen according to the potential of photosynthetic activity corresponding to the surface (5 m), ~50% of surface irradiance (I₀), and the fluorescence maximum (7–9% of I₀). To analyze Chl_a, 1 L of seawater was filtered through glass fiber filters (GF/F, 25 mm). After the water was filtered, filters were placed in HistoPrep capsules, which were stored in liquid nitrogen until their analysis in the laboratory. To analyze Fe_d, water was collected under ultra-clean conditions (Bruland et al. 2001, Delgadillo-Hinojosa et al. 2006, Segovia-Zavala et al. 2010). Water samples for abundance estimation and phytoplankton identification were preserved in acidified Lugol's solution at 1% final concentration and stored in the dark at 4 °C. To analyze nutrients, water was kept in 20-mL dark plastic bottles at –20 °C until analysis in the laboratory.

Analysis of variables

Dissolved iron and inorganic nutrients

The Fe_d was pre-concentrated using the organic extraction method with the ammonium 1-pyrrolyldithiocarbamate/diethylammonium diethyldithiocarbamate (APDC/DDDC) chelator (Bruland et al. 2001, Segovia-Zavala et al. 2010), and a back-extraction step was added (Félix-Bermúdez et al. 2020). Fe_d concentration was determined by graphite furnace atomic absorption using an Agilent 280Z AA spectrophotometer equipped with Zeeman background correction. Analyses of inorganic nutrients (NO₃ + NO₂, PO₄, and SiO₄) in the

superficiales y una capa de mezcla profunda, especialmente en febrero, como resultado del forzamiento de los vientos predominantes y la convección térmica (Robles y Marinone 1987). En contraste, en la temporada cálida, entre junio y octubre, hay un incremento de la temperatura superficial y estratificación de la columna de agua (Valdez-Holguín et al. 1999). Durante este periodo, el aporte de nutrientes desde aguas profundas es limitado y la capa superficial por encima de la nutriclina se encuentra notablemente empobrecida en nitratos (White et al. 2007, Torres-Delgado et al. 2013).

Recolecta de muestras

Del 3 al 5 de septiembre de 2016, a bordo del buque oceanográfico *Alpha Helix*, se realizó el crucero EXFINIFE en la región central del GC. Durante estos 3 días se realizaron 4 muestreos en un punto localizado sobre la CG (27°12' N, 111°18' W) (Fig. 1a): 3 de septiembre, D1; 4 de septiembre, D2; y 5 de septiembre, D3-1 y D3-2. Los muestreos fueron realizados durante el verano tardío en condiciones de mareas muertas. Estas condiciones favorecen la presencia de grupos fitoplanctónicos propios de condiciones oligotróficas (White et al. 2007, Segovia-Zavala et al. 2010).

Mediante un CTD (SeaBird Electronics, modelo SBE 9-11 plus) equipado con sensores de conductividad, temperatura, oxígeno disuelto y fluorescencia, a lo largo de las horas luz, se realizaron un total de 5 lances en D1, 6 lances en D2 y 4 lances en D3-1 y D3-2. El punto de muestreo tiene una profundidad aproximada de 2,000 m; sin embargo, para el análisis de clorofila *a* (Chl_a), fitoplancton, hierro disuelto (Fe_d), nitratos más nitritos (NO₃ + NO₂), fosfatos (PO₄) y silicatos (SiO₄), se recolectaron muestras de agua a 3 diferentes profundidades, iguales o menores que 50 m (5 m, 25-35 m y 37-50 m), mediante botellas Niskin de 5 L (General Oceanics) acopladas a una roseta. Las profundidades de muestreo se eligieron de acuerdo con el potencial de la actividad fotosintética correspondiente a la superficie (5 m), ~50% de la irradiancia superficial (I₀) y el máximo de fluorescencia (7-9% de I₀). Para el análisis de Chl_a, se filtró 1 L de agua de mar a través de filtros de fibra de vidrio (GF/F, 25 mm). Una vez realizada la filtración, los filtros se colocaron en cápsulas de HistoPrep, las cuales se almacenaron en nitrógeno líquido hasta su análisis en el laboratorio. La recolecta de agua para el análisis de Fe_d se realizó bajo condiciones de ultra limpieza (Bruland et al. 2001, Delgadillo-Hinojosa et al. 2006, Segovia-Zavala et al. 2010). Las muestras de agua para la estimación de la abundancia y la identificación del fitoplancton se preservaron en una solución ácida de Lugol al 1% de concentración final y se almacenaron en oscuridad a 4 °C. El agua para el análisis de nutrientes se mantuvo en frascos de plástico oscuros de 20 mL a –20 °C hasta su análisis en el laboratorio.

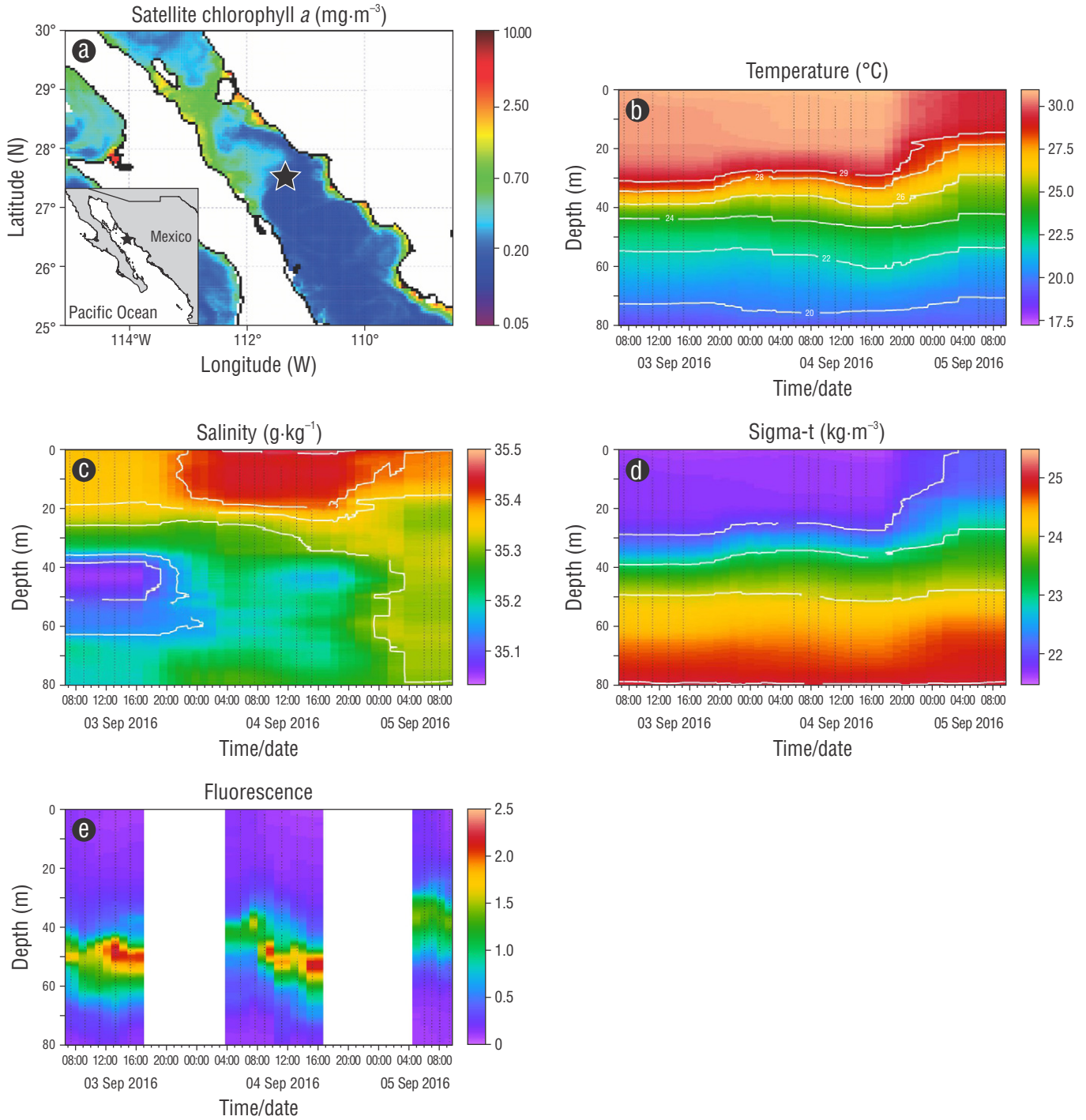


Figure 1. Location of the sampling station (★). Satellite image of chlorophyll *a* (Modis-Aqua, 8-day composite: 28 August to 4 September 2016) (a) and spatiotemporal distribution of temperature (b), salinity (c), sigma-t (d), and fluorescence (e). For the elaboration of the cross sections for temperature, density, salinity, and fluorescence, a linear interpolation scheme was used in the Ocean Data View program.

Figura 1. Localización de la estación de muestreo (★). Imagen satelital de clorofila *a* (Modis-Aqua, composición de 8 días: 28 agosto a 4 de septiembre de 2016) (a) y distribución espaciotemporal de temperatura (b), salinidad (c), sigma-t (d) y fluorescencia (e). Para la elaboración de las secciones transversales de temperatura, densidad, salinidad y fluorescencia, se utilizó un esquema de interpolación lineal en el programa Ocean Data View.

dissolved fraction were done using colorimetric techniques (Gordon et al. 1993) with an AA3 Skalar SANPlus continuous segmented flow autoanalyzer (Seal Analytical, United Kingdom).

In situ chlorophyll a and satellite chlorophyll

Prior to analysis, filters for Chl_a determination were thawed, immediately placed in 10 mL of 90% acetone for 24 h, and kept in the dark at 4 °C. Chl_a concentration was determined using an Agilent Technologies Cary 50 UV-Visible spectrophotometer and the equation by Jeffrey and Humphrey (1975). The satellite chlorophyll (Chl_{sat}) image, derived from the MODIS-Aqua sensor, was an 8-day composite (28 August to 4 September, 2016) with level 3 and spatial resolution of 4 × 4 km. Image processing was performed using the SeaDAS 7.3.2 program (<https://oceancolor.gsfc.nasa.gov>, accessed 3 April 2021).

Nano-microphytoplankton and diazotrophic cyanobacteria

For the phytoplankton analysis, cells were counted and measured according to Hasle (1978). The technique consists in concentrating 100 mL of seawater in a sedimentation chamber for a 48-h period. Phytoplanktons were mostly classified at the highest taxonomic level using the techniques used by Gómez (2013). Diatoms and diazotrophic cyanobacteria were measured with a micrometer adapted to a Zeiss Axio Vert.A1 microscope. Subsequently, diatom measurements were transformed to biovolume (μm³) using the stereometric forms suggested by Strathmann (1967) and Edler (1979). Diatom biomass was determined by size fraction: nanodiatoms (5–20 μm) and microdiatoms (>20 μm). The abundance of *Trichodesmium* spp. and *Richelia* sp. was determined in cells per liter. The following equation was used to calculate diatom and picophytoplankton biomass:

$$B_p = (C_p) \times (V_p) \times (F_p) \quad ,$$

where B_p is the biomass of the cell population (μg C·L⁻¹), C_p is the abundance of organisms (cell·L⁻¹), V_p is the cell biovolume (μm³ cell·L⁻¹), and F_p is the biovolume to carbon conversion factor using the equation $\text{pg C} \cdot \text{cell}^{-1} = 0.443 \times (\mu\text{m}^3)^{0.863}$ (Verity et al. 1992).

Picophytoplankton

For the picophytoplankton analysis, seawater samples were fixed in formaldehyde, which was neutralized with sodium borate to a final concentration of 1%, and stored at -4 °C under dark conditions (this fixative may cause count underestimation). Subsequently, in the laboratory, they were filtered with a 0.2-μm polycarbonate membrane and mounted on slides with low-fluorescence immersion oil for

Análisis de variables

Hierro disuelto y nutrientes inorgánicos

El Fe_d fue preconcentrado utilizando el método de extracción orgánica con el quelante 1-pirrodil ditiocarbamato de amonio/dietilamonio dietilditiocarbamato (APDC/DDDC) (Bruland et al. 2001, Segovia-Zavala et al. 2010), y se agregó un paso de retroextracción (Félix-Bermúdez et al. 2020). La concentración de Fe_d fue determinada por absorción atómica en horno de grafito utilizando un espectrofotómetro Agilent 280Z AA equipado con corrección de fondo Zeeman. Los análisis de los nutrientes inorgánicos (NO₃ + NO₂, PO₄ y SiO₄) en la fracción disuelta se efectuaron mediante técnicas colorimétricas (Gordon et al. 1993) utilizando un autoanalyzer de flujo segmentado continuo AA3 Skalar SANPlus (Seal Analytical, Reino Unido).

Clorofila a in situ y clorofila satelital

Previo al análisis, los filtros destinados para la determinación de Cla se descongelaron, se colocaron inmediatamente en 10 mL de acetona al 90% durante 24 h y se mantuvieron en la oscuridad a 4 °C. La concentración de Cla se determinó utilizando un espectrofotómetro UV-Visible Cary 50 Agilent Technologies y la ecuación de Jeffrey y Humphrey (1975). Por otro lado, la imagen de clorofila satelital (Cl_{sat}) se obtuvo a través del sensor MODIS-Aqua en composición de 8 días (28 de agosto a 4 de septiembre de 2016), nivel 3 y resolución espacial de 4 × 4 km. El procesamiento de la imagen se realizó mediante el programa SeaDAS 7.3.2 (<https://oceancolor.gsfc.nasa.gov>, accedida el 03 de abril de 2021).

Nano-microfitoplancton y cianobacterias diazóticas

El análisis del fitoplancton se llevó a cabo mediante conteos y medición de células de acuerdo con Hasle (1978). La técnica consiste en concentrar 100 mL de agua de mar en una cámara de sedimentación por un periodo de 48 h. En su mayoría, el fitoplancton se clasificó al nivel taxonómico más alto mediante las técnicas utilizadas por Gómez (2013). Las diatomeas y las cianobacterias diazotróficas se midieron con un micrómetro adaptado a un microscopio Zeiss Axio Vert.A1. Posteriormente, las mediciones de diatomeas se transformaron a biovolumen (μm³) utilizando las formas estereométricas sugeridas por Strathmann (1967) y Edler (1979). La biomasa de diatomeas se determinó por fracciones de tamaño: nanodiatomeas (5-20 μm) y microdiatomeas (>20 μm). La abundancia de *Trichodesmium* spp. y *Richelia* sp. se determinó en células por litro. El cálculo de biomasa de diatomeas y picofitoplancton se realizó mediante la siguiente ecuación:

$$B_p = (C_p) \times (V_p) \times (F_p) \quad ,$$

epifluorescence counting (MacIsaac and Stockner 1993). Cells with circular and ovoid morphology and red-orange autofluorescence were counted at 1,200× magnification with excitation light of blue wavelength (450–490 nm).

Statistical analysis

To find associations between the physicochemical and biological variables and phytoplankton species under the prevailing oligotrophic condition, a correlation analysis was performed using Spearman's nonparametric rank test.

RESULTS

Hydrographic conditions

During 3 days of sampling, the water column changed from strongly stratified to partially mixed. The depth of the 22 kg·m⁻³ isopycnal was approximately 30 m during the first 2 days of sampling (D1 and D2) (Fig. 1d). This was caused by higher average values of salinity (35.41 ± 0.06) and temperature (30.69 ± 0.11 °C) recorded in the layer above 30 m (hereinafter called the surface layer) than average values of salinity (35.23 ± 0.10) and temperature (24.82 ± 2.91 °C) recorded below 30 m (hereinafter called the deep layer). Nonetheless, a decrease in salinity and average temperature in the surface layer (35.34 ± 0.05 and 28.30 ± 1.60 °C) during the third day of sampling (D3-1 and D3-2) resulted in an abrupt uplift of the 22 kg·m⁻³ isopycnal, which indicated a change from stability to relative instability in the water column (Fig. 1d).

Biogeochemical variables

Chemical variables

Inorganic nutrients behaved similarly during the 3 days of sampling, with low concentrations in the surface layer and high concentrations in the deep layer (Fig. 2a–c). Averages found for NO₃ + NO₂, PO₄, and SiO₄ were, respectively, 0.02 ± 0.00, 0.58 ± 0.17, and 3.49 ± 1.12 μM in the surface layer and 2.29 ± 2.08, 0.95 ± 0.22, and 8.16 ± 3.44 μM in the deep layer (Table 1). On the first day of sampling (D1), the vertical distribution of Fe_d showed lower mean concentrations in the surface layer and higher in the deep layer (2.50 ± 0.00 nM and 4.60 ± 2.40 nM, respectively; Fig. 2d). In contrast, means for samplings of the second (D2) and third (D3) days had very similar values for the surface layer and the deep layer (1.19 ± 0.46 and 1.29 ± 0.22 nM, respectively; Table 1).

Biological variables

TAXONOMIC COMPOSITION OF PHYTOPLANKTON (>5 μM)

Diatom richness (>5 μm) consisted of 42 taxa in total, of which 7 belonged to *Chaetoceros*, 6 to *Rhizosolenia*, 3

donde B_p es la biomasa de la población de células (μg C·L⁻¹), C_p es la abundancia de organismos (célula·L⁻¹), V_p es el biovolumen celular (μm³ célula·L⁻¹) y F_p es el factor de conversión de biovolumen a carbono utilizando la ecuación $pg\ C \cdot célula^{-1} = 0.443 \times (\mu m^3)^{0.863}$ (Verity et al. 1992).

Picofitoplancton

Para el análisis del picofitoplancton, las muestras de agua de mar se fijaron en formaldehído neutralizado con borato de sodio a una concentración final del 1% y se almacenaron a -4 °C bajo condiciones de oscuridad (este fijador puede provocar subestimación del conteo). Posteriormente, en el laboratorio se filtraron con membrana de policarbonato de 0.2 μm y se montaron en portaobjetos con aceite de inmersión de baja fluorescencia para el conteo por epifluorescencia (MacIsaac y Stockner 1993). Las células con morfología circular y ovoide y autofluorescencia roja-naranja se contabilizaron a una magnificación de 1200× con luz de excitación de longitud de onda del azul (450-490 nm).

Análisis estadístico

Con el objetivo de encontrar asociaciones entre las variables físicoquímicas, biológicas y las especies fitoplanctónicas bajo la condición oligotrófica imperante, se realizó un análisis de correlación mediante la prueba no paramétrica de rango de Spearman.

RESULTADOS

Condiciones hidrográficas

A lo largo de los 3 días de muestreo, la columna de agua pasó de una estratificación fuerte a una mezcla parcial. En los primeros 2 días de muestreo (D1 y D2), la isopícnica de los 22 kg·m⁻³ se mantuvo a una profundidad aproximada de 30 m (Fig. 1d). Esto se debió a que los valores promedio de salinidad (35.41 ± 0.06) y temperatura (30.69 ± 0.11 °C) en la capa por encima de los 30 m (llamada capa superficial de aquí en adelante) fueron mayores que los de salinidad (35.23 ± 0.10) y temperatura (24.82 ± 2.91 °C) registrados por debajo de los 30 m (llamada capa profunda de aquí en adelante). Sin embargo, como resultado de una disminución de salinidad y temperatura promedio en la capa superficial (35.34 ± 0.05 y 28.30 ± 1.60 °C), durante el tercer día de muestreo (D3-1 y D3-2), la isopícnica de 22 kg·m⁻³ presentó un levantamiento abrupto, lo que indica un cambio de estabilidad a relativa inestabilidad en la columna de agua (Fig. 1d).

Variables biogeoquímicas

Variables químicas

Los nutrientes inorgánicos presentaron un comportamiento similar durante los 3 días de muestreo, con

to *Coscinodiscus*, 2 to *Guinardia*, 2 to *Actinopterychus*, and 2 to *Bacteriastrum* (Table 2). Likewise, 20 genera were identified, each with a morphospecies. Dinoflagellates (not included in Table 2) showed 26 taxa, distributed in 7 *Tripos* species (*Tripos fusus*, *Tripos furca*, *Tripos azoricus*, *Tripos macroceros*, *Tripos candelabrus*, *Tripos lineatum*, and 1 *Tripos* sp.), 3 *Gymnodinium* (*Gymnodinium catenatum* and 2 *Gymnodinium* spp.), 2 *Gyrodinium* (*Gyrodinium spirale* and 1 *Gyrodinium* sp.), 3 *Oxytoxum* (*Oxytoxum laticeps*, *Oxytoxum sceptrum*, and *Oxytoxum scolopax*), 2 *Prorocentrum* (*Prorocentrum gracile* and *Prorocentrum micans*), 2 *Protoperidinium* (*Protoperidinium corniculum* and *Protoperidinium acutum*), *Scrippsiella trochoidea*,

concentraciones bajas en la capa superficial y altas en la capa profunda (Fig. 2a-c). Los promedios encontrados para $\text{NO}_3 + \text{NO}_2$, PO_4 y SiO_4 fueron, respectivamente, 0.02 ± 0.00 , 0.58 ± 0.17 y $3.49 \pm 1.12 \mu\text{M}$ en la capa superficial y 2.29 ± 2.08 , 0.95 ± 0.22 y $8.16 \pm 3.44 \mu\text{M}$ en la capa profunda (Tabla 1). En el primer día de muestreo (D1), la distribución vertical del Fe_d presentó concentraciones promedio menores en la capa superficial y mayores en la capa profunda ($2.50 \pm 0.00 \text{ nM}$ y $4.60 \pm 2.40 \text{ nM}$, respectivamente; Fig. 2d). En contraste, los promedios para los muestreos del segundo (D2) y del tercer (D3) día presentaron valores muy similares para la capa superficial y la capa profunda (1.19 ± 0.46 y $1.29 \pm 0.22 \text{ nM}$, respectivamente; Tabla 1).

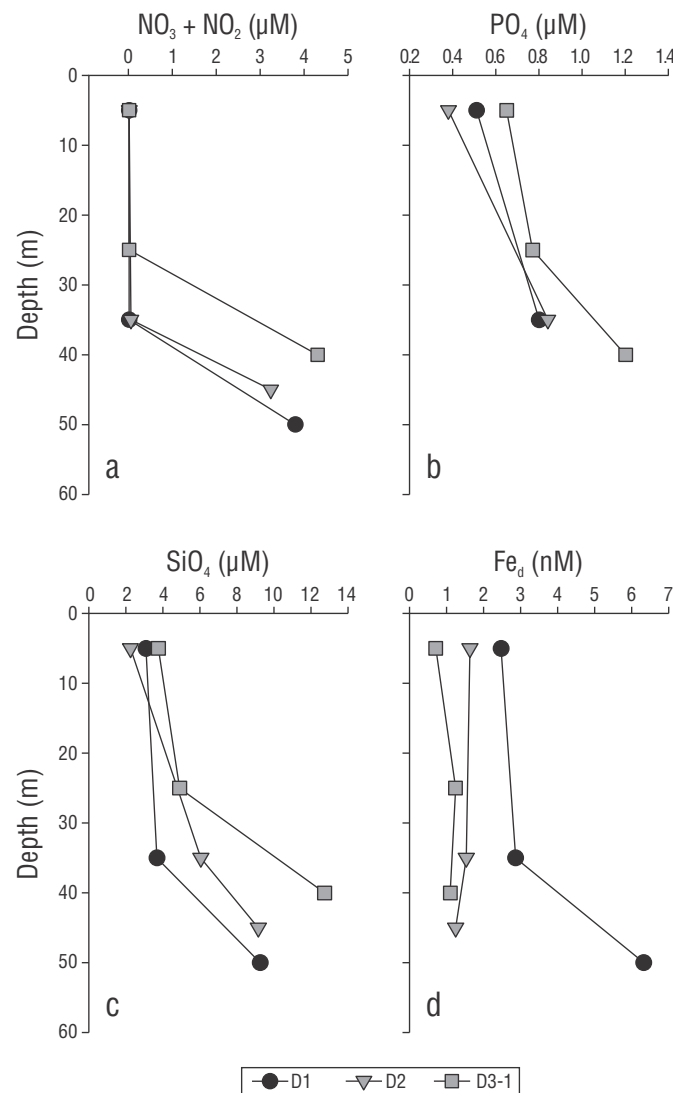


Figure 2. Vertical distribution of nitrates plus nitrites ($\text{NO}_3 + \text{NO}_2$) (a), phosphates (PO_4) (b), silicates (SiO_4) (c), and dissolved iron (Fe_d) (d) in the samples from the Guaymas Basin during the late summer of 2016.

Figura 2. Distribución vertical de nitratos más nitritos ($\text{NO}_3 + \text{NO}_2$) (a), fosfatos (PO_4) (b), silicatos (SiO_4) (c) y hierro disuelto (Fe_d) (d) en las muestras de la cuenca de Guaymas durante el verano tardío de 2016.

Podolampas palmipes, *Gonyaulax polygramma*, *Ornithocercus magnificus*, *Amphisolenia bidentata*, *Brachidinium capitatum*, and *Peridinium* sp.

Of the trichome-forming diazotrophic cyanobacteria, 2 species of *Trichodesmium* (*Trichodesmium erythraeum* Ehrenberg ex Gomont, 1892 and *Trichodesmium* sp.) and one symbiotic species (*Richelia intracellularis* J. Schmidt, 1901) associated with diatoms of the genus *Rhizosolenia* were detected. Within the group of silicoflagellates, *Distephanus speculum*, *Dictyochoa fibula*, and one unidentified morphospecies in the group of coccolithophores were identified. Other abundant phytoplankton individuals, with unidentified cells <13 μm , were grouped into the phytoflagellate category considering their morphology.

BIOMASS AND ABUNDANCE OF PHYTOPLANKTON

Figure 3 shows the vertical profiles of Chl a concentrations and the biomass as quantified from 2 groups of phytoplankton (diatoms plus autotrophic picophytoplankton). Although considerable temporal variability of Chl a and phytoplankton biomass was observed, both variables were closely correlated (Spearman's $r = 0.75$, $n = 12$, $P < 0.05$). With the exception of the Chl a profile for sampling D1, where there was little vertical variability, the maximum values of Chl a and biomass were observed in the subsurface (Fig. 3a–b). Overall, average surface biomass, characterized by contributions of autotrophic picophytoplankton, nanodiatoms, and microdiatoms (~85.0%, 2.0%, and 13.0%, respectively), was ~20 times lower than that in the deep layer (10.0%, 8.0%, and 82.0%, respectively). In particular, biomass maxima in D2 (1,718 $\mu\text{g C}\cdot\text{L}^{-1}$) and D3-1 (1,944 $\mu\text{g C}\cdot\text{L}^{-1}$) were 4 times higher than in D3-2 (403 $\mu\text{g C}\cdot\text{L}^{-1}$).

Phytoplankton (>5 μm) had higher abundances in D2 than in the other samplings, with a maximum of $60 \times 10^3 \text{ cell}\cdot\text{L}^{-1}$ at 35 m (Fig. 4). Meanwhile, picophytoplankton (<2 μm) showed subsurface maxima, although of lesser magnitude in D1 and D2 than in D3-1 and D3-2 (134 and $147 \times 10^6 \text{ cell}\cdot\text{L}^{-1}$, respectively) (Fig. 4). Regarding the contribution of phytoplanktonic groups to the abundance of the >5 μm fraction, indeterminate phytoflagellates and dinoflagellates predominated in surface samples (average: 44.0% and 39.0%, respectively); conversely, diatoms predominated in samples from the deepest stratum (43.0%). In the intermediate stratum, the average contribution was similar between the 3 groups (30.0–32.0%). The records of trichome-forming diazotrophic cyanobacteria were, in general, very irregular, and relatively low abundances were recorded (between undetectable and $5.21 \times 10^3 \text{ cell}\cdot\text{L}^{-1}$), with *Trichodesmium* spp. being observed mainly in D1 and D2 at 5 m. In contrast, *Richelia intracellularis* was not detected in D1, but it was found in D2 at 35 and 45 m and in D3-1 at 5 m (Table 1). These diazotrophs and other phytoplanktonic groups (coccolithophores and silicoflagellates) contributed, respectively, up to 22.0% (e.g., in D1 at 35 m) and 1.2% (e.g., in D2 at 35 m) of the abundance of the >5 μm fraction (Fig. 4).

Variables biológicas

COMPOSICIÓN TAXONÓMICA DEL FITOPLANCTON (>5 μm).

La riqueza de diatomeas (>5 μm) estuvo constituida por un total de 42 taxones, de los cuales 7 pertenecieron a *Chaetoceros*, 6 a *Rhizosolenia*, 3 a *Coscinodiscus*, 2 a *Guinardia*, 2 a *Actinopterychus* y 2 a *Bacteriastrum* (Tabla 2). Asimismo, se identificaron 20 géneros, cada uno con una morfoespecie. Los dinoflagelados (no incluidos en la Tabla 2) mostraron 26 taxones, distribuidos en 7 especies de *Tripes* (*Tripes fusus*, *Tripes furca*, *Tripes azoricus*, *Tripes macroceros*, *Tripes candelabrus*, *Tripes lineatum* y 1 *Tripes* sp.), 3 de *Gymnodinium* (*Gymnodinium catenatum* y 2 *Gymnodinium* spp.), 2 de *Gyrodinium* (*Gyrodinium spirale* y 1 *Gyrodinium* sp.), 3 de *Oxytoxum* (*Oxytoxum laticeps*, *Oxytoxum sceptrum* y *Oxytoxum scolopax*), 2 de *Prorocentrum* (*Prorocentrum gracile* y *Prorocentrum micans*), 2 de *Protoperidinium* (*Protoperidinium corniculum* y *Protoperidinium acutum*), *Scrippsiella trochoidea*, *Podolampas palmipes*, *Gonyaulax polygramma*, *Ornithocercus magnificus*, *Amphisolenia bidentata*, *Brachidinium capitatum* y *Peridinium* sp.

Dentro de las cianobacterias diazótropas en tricomas, se detectaron 2 especies de *Trichodesmium* (*Trichodesmium erythraeum* Ehrenberg ex Gomont, 1892 y *Trichodesmium* sp.) y una simbiótica (*Richelia intracellularis* J. Schmidt, 1901) asociada a diatomeas del género *Rhizosolenia*. Dentro del grupo de los silicoflagelados, se identificaron a *Distephanus speculum*, *Dictyochoa fibula*, así como una morfoespecie no identificada del grupo de los coccolitofóridos. Otros individuos fitoplanctónicos abundantes, con células no identificadas <13 μm , fueron agrupados por su morfología dentro de la categoría de fitoflageladas.

BIOMASA Y ABUNDANCIA DEL FITOPLANCTON

En la Figura 3 se muestran los perfiles verticales de la concentración de Chl a y de la biomasa cuantificada a partir de 2 grupos de fitoplancton (diatomeas más picofitoplancton autótrofo). Aunque se observó una considerable variabilidad temporal de Chl a y de biomasa fitoplanctónica, ambas variables estuvieron estrechamente correlacionadas (r de Spearman = 0.75, $n = 12$, $P < 0.05$). Con excepción del perfil de Chl a para el muestreo D1, donde se presentó escasa variabilidad vertical, los máximos valores de Chl a y biomasa se observaron en la subsuperficie (Fig. 3a–b). En general, la biomasa superficial promedio, caracterizada por las contribuciones de picofitoplancton autótrofo, nanodiatomeas y microdiatomeas (~85.0%, 2.0% y 13.0%, respectivamente), fue ~20 veces menor que la de la capa profunda (10.0%, 8.0% y 82.0%, respectivamente). Particularmente, los máximos de biomasa en D2 (1,718 $\mu\text{g C}\cdot\text{L}^{-1}$) y D3-1 (1,944 $\mu\text{g C}\cdot\text{L}^{-1}$) fueron 4 veces mayores que los registrados en D3-2 (403 $\mu\text{g C}\cdot\text{L}^{-1}$).

El fitoplancton (>5 μm) presentó mayores abundancias en D2 respecto a los otros muestreos, con un máximo de

Table 1. Physicochemical and biological variables measured during the EXFINIFE cruise carried out in the Guaymas Basin from 3 to 5 September 2016. Depth (Z, m); temperature (T, °C); salinity (S); chlorophyll *a* (Chl*a*, mg·m⁻³); diatoms (Diat., cell·L⁻¹); dinoflagellates (Dino., cell·L⁻¹); *Trichodesmium* spp. (Trich., cell·L⁻¹); *Richelia* sp. (Rich., cell·L⁻¹); picophytoplankton (Pico., cell × 10⁶·L⁻¹); nano-microdiatom biomass (BND-BMD, µg C·L⁻¹); picophytoplankton biomass (BPico., µg C·L⁻¹); irradiance (I₀, %); nitrate plus nitrites (NO₃ + NO₂), phosphates (PO₄), and silicates (SiO₄) (detection limit of 0.02, 0.02, and 0.04 µM, respectively); and dissolved iron (Fe_d, 0.04 nM detection limit).

Table 1. Variables fisicoquímicas y biológicas medidas durante el crucero EXFINIFE realizado en la cuenca de Guaymas del 3 al 5 de septiembre de 2016. Profundidad (Z, m); temperatura (T, °C); salinidad (S); clorofila *a* (Chl*a*, mg·m⁻³); diatomeas (Diat., célula·L⁻¹); dinoflagelados (Dino., célula·L⁻¹); *Trichodesmium* spp. (Trich., célula·L⁻¹); *Richelia* sp. (Rich., célula·L⁻¹); picofitoplancton (Pico., célula × 10⁶·L⁻¹); biomasa de nano-microdiatomeas (BND-BMD, µg C·L⁻¹); biomasa del picofitoplancton (BPico., µg C·L⁻¹); irradiancia (I₀, %); nitratos más nitritos (NO₃ + NO₂), fosfatos (PO₄), y silicatos (SiO₄) (límite de detección de 0.02, 0.02 y 0.04 µM, respectivamente); y hierro disuelto (Fe_d, límite de detección de 0.04 nM).

Survey	Z	T	S	Chl <i>a</i>	Diat.	Dino.	Trich.	Rich.	Pico.	BND-BMD	BPico.	I ₀	NO ₃ + NO ₂	SiO ₄	PO ₄	Fe _d
D1	5	30.61	35.37	0.33	1,717	8,623	1,043	28.8	28.8	1.39–3.42	32.70	100	0.02	3.08	0.51	2.47
	35	28.94	35.25	0.32	1,770	5,379	3,128	33.8	33.8	0.54–89.30	37.40	15	0.02	3.67	0.80	2.86
	50	22.20	35.09	0.39	10,872	5,050	5,214	18.3	18.3	42.90–122.60	20.70	5	3.80	9.24		6.31
D2	5	30.77	35.46	0.48	677	6,088	2,085	23.3	23.3	0.12–5.25	26.41	100	0.02	2.24	0.38	1.63
	35	24.57	35.22	0.78	31,285	11,411		1,564	49.7	71.73–1,590.00	56.30	15	0.06	6.03	0.84	1.53
	45	23.59	35.35	0.80	17,747	11,091		417	21.6	20.41–422.30	24.50	5	3.24	9.14		1.24
D3-1	5	29.08	35.36	0.33	1,408	4,629		2,086	28.1	1.00–4.96	31.90	100	0.02	3.75	0.65	0.71
	25	26.45	35.29	0.61	4,218	6,190		134.0	134.0	3.70–105.19	151.90	20	0.02	4.89	0.77	1.24
	40	24.45	35.29	0.94	8,861	4,421		89.7	89.7	14.94–1,828.00	101.70	10	4.31	12.70	1.20	1.10
D3-2	5	29.23	35.38	0.19	989	5,261		31.1	31.1	0.59–5.01	35.30	100				
	33	25.59	35.34	0.74	5,269	4,612		147.0	147.0	6.18–230.24	166.60	20				
	37	25.06	35.35	1.02	8,729	4,878		64.9	64.9	11.07–293.90	72.40	10				

Table 2. List of marine phytoplankton diatoms (Bacillariophyta) identified during the EXFINIFE cruise carried out in the Guaymas Basin from 3 to 5 September 2016. The symbols indicate the size (<20 μm , >20 μm) of the taxon determined from the volume of the sphere.

Tabla 2. Listado de diatomeas del fitoplancton marino (Bacillariophyta) identificadas durante el crucero EXFINIFE realizado en la cuenca de Guaymas del 3 al 5 de septiembre de 2016. Los signos indican el tamaño (<20 μm , >20 μm) del taxón determinado a partir del volumen de la esfera.

	Survey/depth											
	D1	D1	D1	D2	D2	D2	D3-1	D3-1	D3-1	D3-2	D3-2	D3-2
Nano-microdiatoms	5 m	35 m	50 m	5 m	35 m	45 m	5 m	25 m	40 m	5 m	33 m	37 m
<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehrenberg)	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<	<
<i>Nitzschia longissima</i> (Kützing)					<				<			<
<i>Pseudo-nitzschia seriata</i> (Cleve)	<		<		<	<	<	<	<			<
<i>Rhizosolenia longissima</i> (Grunow)	>	>	>	>	>	>	<	<	>	>	>	<
<i>Rhizosolenia clevei</i> (Ostenfeld)					>	>	>		>	>	>	>
<i>Rhizosolenia bergonii</i> (Peragallo)					>	>		>	>		>	
<i>Rhizosolenia imbricata</i> (Brightwell)			>	>								>
<i>Rhizosolenia acuminata</i> (Peragallo)	>											
<i>Rhizosolenia setigera</i> (Brightw)			<		>	>		<		<	<	>
<i>Pseudosolenia calcar-avis</i> (Schultze)				>			>					
<i>Proboscia alata</i> (Brightwell)		>	>			>					>	>
<i>Coscinodiscus radiatus</i> (Ehrenberg)	>		>		>		>	>	>	>	>	>
<i>Coscinodiscus gigas</i> (Ehrenberg)		>			>	>		>	>		>	>
<i>Coscinodiscus curvatulus</i> (Grunow)			>	>	>	>		<	<		<	<
<i>Leptocylindrus danicus</i> (Cleve)	<		<		<	<	<	<	<			<
<i>Chaetoceros affinis</i> (Gran)			<								<	
<i>Chaetoceros messanensis</i> (Castracane)	<	<	<		<	<		<	<	<	<	<
<i>Chaetoceros lorenzianus</i> (Grunow)					>	>					>	
<i>Chaetoceros radicans</i> (Schütt)	<	<	<			<		<	<	<	<	<
<i>Chaetoceros pseudoaurivilli</i> (Ikari)					>							
<i>Chaetoceros peruvianus</i> (Brightwell)								>	>			
<i>Chaetoceros curvisetus</i> (Cleve)			<		<			<				
<i>Guinardia delicatula</i> (Cleve)	>		>						>			
<i>Guinardia striata</i> (Stolterfoth)				>	>	>	>	>	>		>	>
<i>Actinoptychus splendens</i> (Shadbolt)		>		>	>							
<i>Actinoptychus senarius</i> (Ehrenberg)			>		>	>			>			
<i>Bacteriastrum elegans</i> (Pavillard)												>
<i>Bacteriastrum delicatulum</i> (Cleve)			<		<							

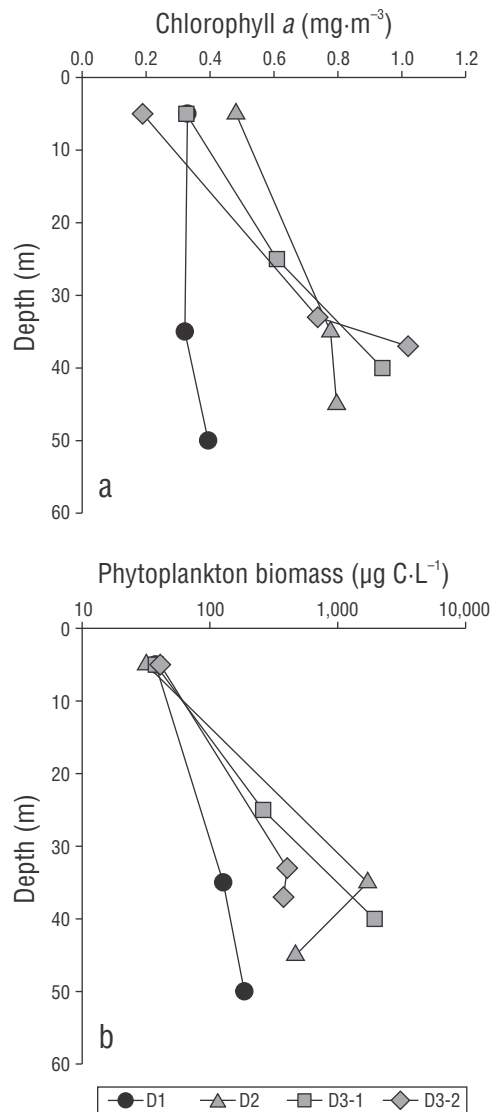


Figure 3. Vertical profiles of chlorophyll *a* concentration and biomass of phytoplankton groups (diatoms plus autotrophic picophytoplankton) in samples collected during the 3 days of sampling (D1, D2, D3-1, and D3-2) in the Guaymas Basin during the late summer of 2016.

Figura 3. Perfiles verticales de la concentración de clorofila *a* y la biomasa de los grupos fitoplanctónicos (diatomeas más picofitoplancton autótrofo) en las muestras recolectadas durante los 3 días de muestreo (D1, D2, D3-1 y D3-2) en la cuenca de Guaymas durante el verano tardío de 2016.

DISCUSSION

Hydrography

In the study area, vertical stability was well-defined in D1 and D2 (Fig. 1b, c). However, in D3-1 and D3-2, temperature and salinity decreased in the surface layer. The change from vertical stability to a partial mixture observed during samplings D3-1 and D3-2 could be related to the increase in

60×10^3 célula·L⁻¹ a 35 m (Fig. 4). Por su parte, el picofitoplancton (<2 µm) presentó máximos subsuperficiales, aunque de menor magnitud en D1 y D2 en comparación con D3-1 y D3-2 (134 y 147×10^6 célula·L⁻¹, respectivamente) (Fig. 4). En cuanto a la contribución de los grupos fitoplanctónicos a la abundancia de la fracción >5 µm, las fitoflageladas indeterminadas y los dinoflagelados fueron predominantes en las muestras superficiales (promedio: 44.0% y 39.0%, respectivamente), a diferencia de las diatomeas que predominaron en las del estrato más profundo (43.0%). En el estrato intermedio, la contribución promedio fue similar entre los 3 grupos (30.0–32.0%). Los registros de las cianobacterias diazótrofes en tricomas fueron, en general, muy irregulares, y se registraron abundancias relativamente bajas (entre indetectables y 5.21×10^3 célula·L⁻¹), con observaciones de *Trichodesmium* spp., principalmente, en D1 y D2 a 5 m. En contraste, *Richelia intracellularis* no se detectó en D1, pero se encontró en D2 a 35 y 45 m y en D3-1 a 5 m (Tabla 1). Estos diazótrofes y otros grupos fitoplanctónicos (cocolitofóridos más silicoflagelados) contribuyeron, respectivamente, hasta el 22.0% (e.g., en D1 a 35 m) y el 1.2% (e.g., en D2 a 35 m) de la abundancia de la fracción >5 µm (Fig. 4).

DISCUSIÓN

Hidrografía

El área de estudio presentó una estabilidad vertical bien definida en D1 y D2 (Fig. 1b, c). Sin embargo, en D3-1 y D3-2 se observó una disminución de temperatura y salinidad en la capa superficial. Este cambio de una estabilidad vertical a una mezcla parcial pudo ser debido a que durante los muestreos D3-1 y D3-2, la región experimentó un incremento en la velocidad del viento y la altura del oleaje debido a la influencia del huracán Newton (<https://www.nhc.noaa.gov/archive/2016/ep15/ep152016.publica.005.shtml?>, accedida en octubre de 2016), lo que, además de limitar la continuidad del estudio, disminuyó en 10 m la zona eufótica (de 70 a 60 m) y en un 50% la profundidad de la capa de mezcla (de 30 a 15 m).

Variabilidad espacial y temporal de los nutrientes

A pesar del debilitamiento parcial de la estratificación vertical en D3-1 y D3-2, la condición de oligotrofia se mantuvo durante todo el estudio. Los cocientes promedio de N:P (0.55 ± 1.34), N:Si (0.13 ± 0.18) y Fe:N (52.70 ± 29.70) indicaron que el nutriente limitante durante este estudio fue el N. El principal abastecimiento de N a la capa superficial en la región central del GC proviene desde las capas más profundas y es modulado por procesos de convección, advección y difusión diapical y/o turbulenta (Lavín et al. 1995, Torres-Delgado et al. 2013). Sin embargo, las aguas de estas capas más profundas suelen presentar deficiencias en el contenido de N (N:P < 16) disponible para productores primarios

wind speed and wave height experienced in the region with the influence of Hurricane Newton (<https://www.nhc.noaa.gov/archive/2016/ep15/ep152016.publica.005.shtml?>, accessed October 2016), which, in addition to limiting the continuity of the study, decreased the euphotic area by 10 m (70 to 60 m) and the depth of the mixed layer by 50% (30 to 15 m).

Spatial and temporal variability of nutrients

Despite partial weakening of the vertical stratification in D3-1 and D3-2, oligotrophic conditions were observed throughout the study. Average ratios of N:P (0.55 ± 1.34),

no diazotófos (Dutkiewicz et al. 2012, Torres-Delgado et al. 2013). Esto es debido a que las masas de agua a las que pertenecen experimentaron procesos de desnitrificación en la zona del mínimo de oxígeno del Pacífico nororiental tropical (Delgadillo-Hinojosa et al. 2006), lo cual reduce el contenido de N utilizable por productores primarios no diazotófos (Dutkiewicz et al. 2012).

Estructura del fitoplancton

La composición fitoplanctónica fue representativa de zonas de transición, con especies de condiciones tanto costeras

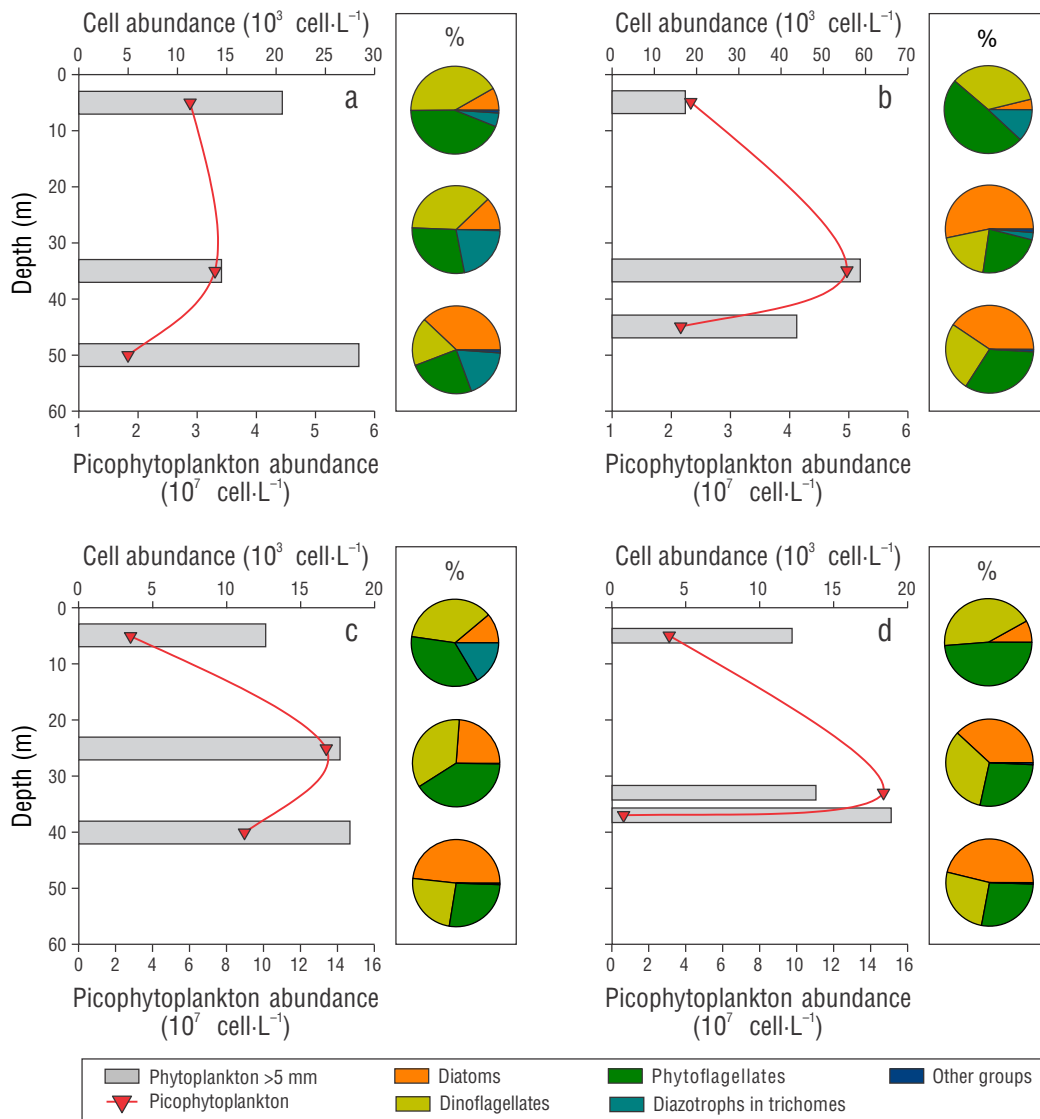


Figure 4. Vertical profiles of the total abundance of phytoplankton >5 µm and diagrams of the relative contribution of the main phytoplankton groups (%) to the abundance of samples collected in the Guaymas Basin during the late summer of 2016: September 3, D1 (a); September 4, D2 (b); and September 5, D3-1 (c) and D3-2 (d).

Figura 4. Perfil vertical de la abundancia total de fitoplancton >5 µm y diagramas de la contribución relativa de los principales grupos de fitoplancton (%) a la abundancia de las muestras recolectadas en la cuenca de Guaymas durante el verano tardío de 2016: 3 de septiembre, D1 (a); 4 de septiembre, D2 (b); y 5 de septiembre, D3-1 (c) y D3-2 (d).

N:Si (0.13 ± 0.18), and Fe:N (52.70 ± 29.70) indicated that the limiting nutrient during this study was N. The main supply of N to the surface layer in the central region of the GC comes from the deeper layers and is modulated by processes of convection, advection, and diapycnal and/or turbulent diffusion (Lavín et al. 1995, Torres-Delgado et al. 2013). However, the waters of these deeper layers tend to be deficient in the content of N (N:P < 16) available to non-diazotrophic primary producers (Dutkiewicz et al. 2012, Torres-Delgado et al. 2013). This occurs because the water masses they belong to underwent denitrification processes in the oxygen minimum zone of the tropical northeastern Pacific (Delgadillo-Hinojosa et al. 2006), which reduces the usable N content for non-diazotrophic primary producers (Dutkiewicz et al. 2012).

Phytoplankton structure

The phytoplankton composition was representative of transition zones, with species from both coastal and oceanic conditions, and is characterized by an important contribution of diatoms, dinoflagellates, and phytoflagellates. Comparable to our results, Hernández-Becerril (1987) reported a richness of 60 species and 3 unidentified morphotypes in the central region of GC during June 1982, with a contribution of diatoms and dinoflagellates of 48.0% and 33.0%, respectively, in relation to total phytoplankton taxa >5 μm .

The high contribution of some dinoflagellate species (e.g., *Triplos fusus*, *Triplos furca*, *Triplos macroceros*, *Triplos candelabrus*, *Prorocentrum gracile*, *Prorocentrum micans*, *Oxytoxum sceptrum*, and *Oxytoxum scolopax*) to phytoplankton >5 μm in the surface layer was characterized by the presence of species that show high motility, the capacity to regulate their position in the water column, and slower growth to conserve biomass and manage resources in oligotrophic and high irradiance conditions (Reynolds 1991). At intermediate depths, we detected an important component of centric nanodiatoms (e.g., *Chaetoceros messanensis*, *Chaetoceros radicans*, *Chaetoceros curveetus*, *Leptocylindrus danicus*) and dinoflagellates (e.g., *S. trochoidea*, *Oxytoxum laticeps*), characterized by a high surface-to-volume ratio. This high ratio allows them to assimilate nutrients rapidly and achieve high growth rates in environments with low levels of disturbance (Reynolds et al. 2002). Under oligomesotrophic conditions of the thermocline, we observed the coexistence of diatoms with strategies similar to those of diatoms in the intermediate level and populations of diatoms of larger size and morphology (e.g., *Rhizosolenia clevei*, *Rhizosolenia bergonii*, *Rhizosolenia imbricata*, *Coscinodiscus gigas*, *Coscinodiscus radiatus*, and *Actinopterychus senarius*), with high uptake and nutrient requirements (Reynolds 1991).

Phytoplankton biomass

The results indicate that diatoms tended to accumulate in deeper levels and showed a vertical distribution similar to

como oceánicas, y se caracterizó por una contribución importante de diatomeas, dinoflagelados y fitoflageladas. Comparable con nuestros resultados, Hernández-Becerril (1987) reportó una riqueza de 60 especies y 3 morfotipos no identificados en la región central del GC durante junio de 1982, con una contribución de diatomeas y dinoflagelados del 48.0% y 33.0%, respectivamente, en relación con el total de taxones de fitoplancton >5 μm .

La alta contribución de algunas especies de dinoflagelados (e.g., *Triplos fusus*, *Triplos furca*, *Triplos macroceros*, *Triplos candelabrus*, *Prorocentrum gracile*, *Prorocentrum micans*, *Oxytoxum sceptrum* y *Oxytoxum scolopax*) al fitoplancton >5 μm en la capa superficial se caracterizó por la presencia de especies con alta motilidad, capaces de regular su posición en la columna de agua y de crecimiento más lento para conservar biomasa y administrar recursos en condiciones oligotróficas y de alta irradiancia (Reynolds 1991). En profundidades intermedias se detectó un importante componente de nanodiatomeas céntricas (e.g., *Chaetoceros messanensis*, *Chaetoceros radicans*, *Chaetoceros curvisetus*, *Leptocylindrus danicus*) y dinoflagelados (e.g., *S. trochoidea*, *Oxytoxum laticeps*), caracterizados por una elevada relación superficie-volumen. Esto último les confiere una rápida asimilación de nutrientes, así como altas tasas de crecimiento en entornos con bajos niveles de perturbación (Reynolds et al. 2002). Bajo las condiciones oligomesotróficas de la termoclina, coexisten diatomeas con similares estrategias a las de las diatomeas del nivel intermedio, y poblaciones de diatomeas de mayor tamaño y morfología (e.g., *Rhizosolenia clevei*, *Rhizosolenia bergonii*, *Rhizosolenia imbricata*, *Coscinodiscus gigas*, *Coscinodiscus radiatus* y *Actinopterychus senarius*), con alta captación y altos requerimientos de nutrientes (Reynolds 1991).

Biomasa del fitoplancton

Los resultados indican que las diatomeas tendieron a acumularse en los niveles más profundos y presentaron una distribución vertical similar a la de la fluorescencia (Figs. 1e, 4). Esta acumulación de diatomeas se produce debido a que en las aguas más profundas se encuentran las mayores concentraciones de nutrientes, principalmente de $\text{NO}_3 + \text{NO}_2$, y a que las diatomeas cuentan con adaptaciones ecofisiológicas de fotoaclimatación dadas por el aumento de *Cla* por célula con la profundidad (Latasa et al. 2017). En contraste, otros grupos relativamente abundantes en la capa superficial, constituidos por algunas especies de dinoflagelados y ecotipos de picofitoplancton, se caracterizan por una mayor afinidad a condiciones oligotróficas (e.g., aquellos con capacidad heterotrófica o mixotrófica) y de adaptación a altas irradiancias (e.g., bajos cocientes de clorofila b_2/a_2 y variaciones en su contenido de ficoeritrina) (Ong y Glazer 1991, Moore y Chisholm 1999) (Fig. 4).

La resolución temporal de los perfiles de fluorescencia, como indicador de la biomasa fitoplanctónica, confirma la

that of fluorescence (Figs. 1e, 4). This accumulation of diatoms occurs because the deepest waters contain the highest concentrations of nutrients, mainly $\text{NO}_3 + \text{NO}_2$, and because diatoms are ecophysiologicaly adapted with photoacclimation capacities, as *Chla* per cell increases with depth (Latasa et al. 2017). In contrast, other relatively abundant groups in the surface layer, composed of dinoflagellate species and picophytoplankton ecotypes, are characterized by greater affinities to oligotrophic conditions (e.g., those with heterotrophic or mixotrophic capacity) and adaptations to high irradiances (e.g., low chlorophyll b_2/a_2 ratios and variations in their phycoerythrin content) (Ong and Glazer 1991, Moore and Chisholm 1999) (Fig. 4).

The temporal resolution of the fluorescence profiles, as an indicator of phytoplankton biomass, confirms the association of phytoplankton dynamics with photoadaptation to light intensity combined with availability of inorganic nutrients (Fig. 1e). This distribution shows a predominantly oligotrophic layer in the first few meters, and a subsurface maximum between ~40 and 55 m that tends to deepen slightly and increase in magnitude during the afternoon hydrographic casts (Figs. 1e, 4c). The latter is reflected by the significant correlations ($P < 0.05$) observed between *Chla* and depth and temperature ($\rho = 0.58$ and $\rho = -0.61$, respectively; $n = 12$). The subsurface maximum of *Chla* is a common feature in vertically stratified environments and, in general, coincides with the shallowest part of the nutricline and with optimal irradiance conditions (Cullen 2015). This indicates that low concentrations of *Chla* detected at surface levels in this study could be a consequence of excessive irradiance ($>1,500 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) and low concentrations of $\text{NO}_3 + \text{NO}_2$, which may limit phytoplanktonic growth. On the other hand, in intermediate-to-deep waters, abundance of nutrients and acclimation of phytoplankton to irradiation and its spectral quality stimulate the growth of microphytoplankton cells and, therefore, increase the concentration of photosynthetic pigments and biomass (Klausmeier and Litchman 2001). This increase is observed in the significant correlations ($P < 0.05$) of *Chla* with the concentration of $\text{NO}_3 + \text{NO}_2$ ($\rho = 0.68$, $n = 9$) and depth ($r = 0.58$, $n = 12$). In summary, low concentrations of $\text{NO}_3 + \text{NO}_2$ and excess irradiance at the surface do not favor the proliferation of diatoms, which is in agreement both with the significant correlation between diatoms and *Chla* ($P < 0.05$, $\rho = 0.68$, $n = 12$) and with the high contribution of *Chla* to the biomass of nano-microdiatoms. This observation is consistent with the Chl_{sat} values from MODIS-Aqua at the first optical depth (~20 m, Fig. 1a), which were very similar to the *Chla* concentration of the D1 sampling at 5 and 35 m (Table 1, Fig. 3a).

Low *Chla* concentrations detected at the surface coincide with a relative increase in picophytoplankton biomass of 85.0% with respect to diatoms. This predominance can be explained by the high surface-to-volume ratio that characterizes very small cells and, consequently, by how efficiently these absorb nutrients compared to larger fractions

dinámica del fitoplancton en relación con la fotoadaptación a la intensidad de luz en combinación con la disponibilidad de nutrientes inorgánicos (Fig. 1e). Esta distribución muestra una capa predominantemente oligotrófica en los primeros metros, así como un máximo subsuperficial entre ~40 y 55 m que tiende, ligeramente, a profundizarse e incrementarse en magnitud durante los lances de la tarde. (Figs. 1e, 4c). Esto último se ve reflejado en las correlaciones significativas ($P < 0.05$) que la *Chla* tiene con la profundidad y la temperatura ($\rho = 0.58$ y $\rho = -0.61$, respectivamente; $n = 12$). El máximo subsuperficial de *Chla* es una característica común en ambientes estratificados verticalmente y, en general, coincide con la parte menos profunda de la nutriclina y con condiciones óptimas de irradiancia (Cullen 2015). Esto indica que las bajas concentraciones de *Chla* detectadas en los niveles superficiales en este trabajo pueden ser consecuencia de la irradiancia excesiva ($>1,500 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) y las bajas concentraciones de $\text{NO}_3 + \text{NO}_2$, lo cual puede limitar el crecimiento fitoplanctónico. Por otro lado, en aguas intermedias-profundas, la abundancia de nutrientes y la aclimatación del fitoplancton a la irradiación y su calidad espectral estimulan el crecimiento de células de microfitoplancton y, por tanto, aumentan la concentración de pigmentos fotosintéticos y biomasa (Klausmeier y Litchman 2001). Esto último se ve reflejado en las correlaciones significativas ($P < 0.05$) de *Chla* con la concentración de $\text{NO}_3 + \text{NO}_2$ ($\rho = 0.68$, $n = 9$) y la profundidad ($r = 0.58$, $n = 12$). En síntesis, las bajas concentraciones de $\text{NO}_3 + \text{NO}_2$ y el exceso de irradiancia en la superficie no favorecen la proliferación de diatomeas, lo cual está de acuerdo tanto con la correlación significativa entre estas últimas y la *Chla* ($P < 0.05$, $\rho = 0.68$, $n = 12$) como con la alta contribución de la *Chla* a la biomasa de las nano-microdiatomeas. Esta observación, es consistente con los valores de Chl_{sat} del MODIS-Aqua a la primera profundidad óptica (~20 m, Fig. 1a), los cuales fueron muy similares a la concentración de *Chla* del muestreo D1 a 5 y 35 m (Tabla 1, Fig. 3a).

Por otro lado, las bajas concentraciones de *Chla* detectadas en superficie coinciden con el incremento relativo de biomasa del picofitoplancton en un 85.0% en relación con las diatomeas. Este predominio puede ser explicado por la elevada relación superficie-volumen que caracteriza a células muy pequeñas y, en consecuencia, por su eficiencia para la absorción de nutrientes respecto a las fracciones más grandes (Chisholm 1992, Raven et al. 2005). Esta contribución a la biomasa es similar al 75.0% aportado por el picofitoplancton (*Synechococcus* y *Prochlorococcus*) que reportaron Miranda-Alvarez et al. (2020) para las aguas superficiales de la región noreste del Pacífico tropical. De la misma manera, la relación entre los intervalos de *Chla* y los valores de la contribución relativa a la biomasa autotrófica de las fracciones por tamaño observada aquí es muy similar a la reportada para la región sur de la corriente de California (Taylor y Landry 2018).

Lo anteriormente descrito indica que el aporte de nutrientes, el cual depende del grado de estabilidad de la

(Chisholm 1992, Raven et al. 2005). This contribution to biomass is similar to the 75.0% contributed by picophytoplankton (*Synechococcus* and *Prochlorococcus*) reported by Miranda-Alvarez et al. (2020) for the surface waters of the northeastern region of the tropical Pacific. Moreover, the association between intervals of Chl_a and values of the relative contribution to autotrophic biomass of the size fractions observed here is very similar to that reported for the southern region of the California Current (Taylor and Landry 2018).

The above-mentioned association indicates that the supply of nutrients, which depends on the degree of stability in the water column (Karl and Lukas 1996, Falkowski 1997), and the degree of photoadaptation to light intensity controlled the presence and abundance of certain phytoplankton groups in surface waters of the GC.

Spatiotemporal variability of diazotrophic cyanobacteria

The presence of diazotrophic cyanobacteria in this work was very irregular and showed relatively low abundances ($2,220 \pm 1,575 \text{ cell} \cdot \text{L}^{-1}$). These abundances are comparable to the indirect quantifications from *Richelia intracellularis* trichomes ($<40\text{--}1,700 \text{ trichomes} \cdot \text{L}^{-1}$, assuming a range of 3–5 vegetative cells in symbiosis per trichome), and *Trichodesmium* spp. *nifH* genes (0–624 copies of cDNA $\cdot \text{L}^{-1}$) previously performed by White et al. (2007, 2013) in the GB in summer. *Trichodesmium* spp. was found at all depths in D1 and at 5 m in D2, but was absent in D3-1 and D3-2 (Table 1). Conversely, *Richelia intracellularis* was not detected in D1, but was found at 35 and 45 m in D2 and 5 m in D3-1 (Table 1). This suggests that, despite favorable conditions of vertical stratification, high temperature, and low concentrations of inorganic N, the proliferation of these organisms could have been limited by factors not evaluated in this study (e.g., concentration of micronutrients, grazing, competition, etc.).

ACKNOWLEDGMENTS

This study was carried out thanks to funding from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Mexico, code CB-2011-01-166897). We thank the crew of the R/V *Alpha Helix* and, in addition, the technical staff and collaborators for their support during sample collection and laboratory analyses.

English translation by Claudia Michel-Villalobos.

REFERENCES

Álvarez-Borrego S, Lara-Lara JR. 1991. The physical environment and primary productivity of the Gulf of California. In: Dauphin JP, Simoneit BRT (eds.), *The Gulf and Penninsular Province of the Californias*. AAPG Memoir 47. McLean (VA): GSW. p. 555–567.
<https://doi.org/10.1306/M47542C26>
 Bruland KW, Rue EL, Smith GJ. 2001. Iron and macronutrients in California coastal upwelling regimes: implications for diatoms

columna de agua (Karl y Lukas 1996, Falkowski 1997), y el grado de fotoadaptación a la intensidad de luz controlaron la presencia y la abundancia de ciertos grupos de fitoplancton en las aguas superficiales del GC.

Variabilidad espaciotemporal de cianobacterias diazótroficas

La presencia de cianobacterias diazótroficas en este trabajo fue muy irregular y en abundancias relativamente bajas ($2,220 \pm 1,575 \text{ célula} \cdot \text{L}^{-1}$). Esto último es comparable a las cuantificaciones indirectas a partir de tricomas de *Richelia intracellularis* ($<40\text{--}1,700 \text{ tricoma} \cdot \text{L}^{-1}$, con el supuesto de un intervalo de 3–5 células vegetativas en simbiosis por tricoma) y de genes *nifH* de *Trichodesmium* spp. (0–624 copias de ADNc $\cdot \text{L}^{-1}$) realizadas previamente en la CG en verano por White et al. (2007, 2013). *Trichodesmium* spp. fue encontrada en todas las profundidades en D1 y a 5 m en D2, pero estuvo ausente en D3-1 y D3-2 (Tabla 1). En contraste, *Richelia intracellularis* no se detectó en D1, pero se encontró a 35 y 45 m en D2 y a 5 m en D3-1 (Tabla 1). Esto sugiere que, a pesar de las condiciones favorables de estratificación vertical, alta temperatura y bajas concentraciones de N inorgánico, la proliferación de estos organismos pudo estar limitada por factores no evaluados en este estudio (e.g., concentración de micronutrientes, pastoreo, competencia, etc.).

AGRADECIMIENTOS

Este estudio se realizó gracias al financiamiento del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (México, código CB-2011-01-166897). Agradecemos a la tripulación del B/O *Alpha Helix*, así como al personal técnico y colaboradores por su apoyo en la toma de muestras y el análisis de laboratorio.

blooms. *Limnol Oceanogr.* 46(7):1661–1674.
<https://doi.org/10.4319/lo.2001.46.7.1661>
 Chisholm SW. 1992. Phytoplankton size. In: Falkowski PG, Woodhead AD (eds.), *Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea*. New York (NY): Plenum Press. p. 213–237.
https://doi.org/10.1007/978-1-4899-0762-2_12
 Cullen JJ. 2015. Subsurface chlorophyll maximum layers: enduring enigma or mystery solved? *Annu Rev Mar Sci.* 7:207–239.
<https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010213-135111>
 Delgadillo-Hinojosa F, Segovia-Zavala JA, Huerta-Diaz MA, Atilano-Silva H. 2006. Influence of geochemical and physical processes on the vertical distribution of manganese in the Gulf of California waters. *Deep Sea Res Part I.* 53(8):1301–1319.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr.2006.06.002>
 Dutkiewicz S, Ward BA, Monteiro F, Follows MJ. 2012. Interconnection of nitrogen fixers and iron in the Pacific Ocean: Theory and numerical simulations. *Global Biogeochem Cycles.* 26(1):GB1012.
<https://doi.org/10.1029/2011GB004039>
 Edler L. 1979. Recommendations for marine biological studies in the Baltic Sea: Phytoplankton and chlorophyll. *Baltic Mar Biol.* 5:1–38.

- Falkowski PG. 1997. Evolution of the nitrogen cycle and its influence on biological sequestration of CO₂ in the oceans. *Nature*. 387:272-275.
<https://doi.org/10.1038/387272a0>
- Félix-Bermúdez A, Delgadillo-Hinojosa F, Torres-Delgado EV, Muñoz-Barbosa A. 2020. Does sea surface temperature affect solubility of iron in mineral dust? The Gulf of California as a case study. *J Geophys Res Oceans*. 125(9):e2019JC015999.
<https://doi.org/10.1029/2019JC015999>
- Gómez F. 2013. Reinstatement of the dinoflagellate genus *Triplos* to replace *Neoceratium*, marine species of *Ceratium* (Dinophyceae, Alveolata). *CICIMAR Oceanides*. 28(1):1-22.
<https://doi.org/10.37543/oceanides.v28i1.119>
- Gordon LI, Jennings JC Jr, Ross AA, Krest JM. 1993. A Suggested protocol for continuous flow automated analysis of seawater nutrients (phosphate, nitrate, nitrite and silicic acid) in the WOCE Hydrographic Program and the Joint Global Ocean Fluxes Study. WOCE Hydrographic Program Office, Methods Manual WHP0: Oregon State University College of Oceanography. p. 91-100.
- Hasle GR. 1978. Using the inverted microscope. In: Sournia A (ed.), *Phytoplankton Manual*. Paris (France): UNESCO. p. 191-196.
- Hernández-Becerril DU. 1987. Vertical distribution of phytoplankton in the central and northern part of the Gulf of California (June 1982). *Mar Ecol*. 8(3):237-251.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1987.tb00186.x>
- Jeffrey SW, Humphrey GF. 1975. New spectrophotometric equations for determination chlorophylls *a*, *b*, *c*₁ and *c*₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochem Physiol Pflanz*. 167(2):191-194.
[https://doi.org/10.1016/S0015-3796\(17\)30778-3](https://doi.org/10.1016/S0015-3796(17)30778-3)
- Karl DM, Lukas R. 1996. The Hawaii Ocean Time-series (HOT) program: Background, rationale and field implementation. *Deep-Sea Res., Part A*. 43(2-3):129-156.
[https://doi.org/10.1016/0967-0645\(96\)00005-7](https://doi.org/10.1016/0967-0645(96)00005-7)
- Klausmeier CA, Litchman E. 2001. Algal games: The vertical distribution of phytoplankton in poorly mixed water columns. *Limnol Oceanogr*. 46(8):1998-2007.
<https://doi.org/10.4319/lo.2001.46.8.1998>
- Latasa M, Cabello AM, Morán XAG, Massana R, Scharek R. 2017. Distribution of phytoplankton groups within the deep chlorophyll maximum. *Limnol Oceanogr*. 62(2):665-685.
<https://doi.org/10.1002/lno.10452>
- Lavin MF, Gaxiola-Castro G, Robles JM, Richter K. 1995. Winter water masses and nutrients in the northern Gulf of California. *J Geophys Res*. 100(C5):8587-8605.
<http://dx.doi.org/10.1029/95JC00138>
- Maciel-Baltazar E, Hernández-Becerril DU. 2013. Especies de dinoflagelados atecados (Dinophyta) de la costa de Chiapas, sur del Pacífico mexicano = Species of atecate dinoflagellates (Dinophyta) from coasts of Chiapas, southern Mexican Pacific. *Rev Biol Mar Oceanogr*. 48(2):245-259.
<http://dx.doi.org/10.4067/S0718-19572013000200005>
- MacIsaac EA, Stockner JG. 1993. Enumeration of phototrophic picoplankton by autofluorescence microscopy. In: Kemp PF, Sherr BF, Sherr EB, Cole JJ (eds.), *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology*, 1st ed. Boca Raton (FL): CRC Press. p. 187-198.
<https://doi.org/10.1201/9780203752746>
- Miranda-Alvarez C, González-Silvera A, Santamaría-del-Angel E, López-Calderón J, Godínez VM, Sánchez-Velasco L, Hernández-Walls R. 2020. Phytoplankton pigments and community structure in the northeastern tropical Pacific using HPLC-CHEMTAX analysis. *J Oceanogr*. 76:91-108.
<https://doi.org/10.1007/s10872-019-00528-3>
- Moore LR, Chisholm SW. 1999. Photophysiology of the marine cyanobacterium *Prochlorococcus*: ecotypic differences among cultured isolates. *Limnol Oceanogr*. 44(3):628-638.
<https://doi.org/10.4319/lo.1999.44.3.0628>
- Ong LJ, Glazer AN. 1991. Phycoerythrins of marine unicellular cyanobacteria. I. Bilin types and locations and energy transfer pathways in *Synechococcus* spp. *phycoerythrins*. *J Biol Chem*. 266(15):9515-9527.
[https://doi.org/10.1016/S0021-9258\(18\)92851-6](https://doi.org/10.1016/S0021-9258(18)92851-6)
- Raven JA, Finkel ZV, Irwin AJ. 2005. Picophytoplankton: bottom-up and top down controls on ecology and evolution. *Vie et Milieu*. 55(3-4):209-215.
- Robles JM, Marinone SG. 1987. Seasonal and interannual thermohaline variability in the Guaymas Basin of the Gulf of California. *Cont Shelf Res*. 7(7):715-733.
[https://doi.org/10.1016/0278-4343\(87\)90013-6](https://doi.org/10.1016/0278-4343(87)90013-6)
- Reynolds CS. 1991. Functional morphology and adaptive strategies of freshwater phytoplankton. In: Sandgren C (ed.), *Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge (MA): Cambridge University Press. p. 388-426.
- Reynolds CS, Huszar V, Kruk C, Naselli-Flores L, Melo S. 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *J Plankton Res*. 24(5):417-428.
<https://doi.org/10.1093/plankt/24.5.417>
- Segovia-Zavala JA, Lares ML, Delgadillo-Hinojosa F, Tovar-Sánchez A, Sañudo-Wilhelmy SA. 2010. Dissolved iron distributions in the central region of the Gulf of California, México. *Deep-Sea Res Part I*. 57(1):53-64.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr.2009.10.007>
- Strathmann RR. 1967. Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma. *Limnol Oceanogr*. 12(3):411-418.
<https://doi.org/10.4319/lo.1967.12.3.0411>
- Taylor AG, Landry MR. 2018. Phytoplankton biomass and size structure across trophic gradients in the southern California Current and adjacent ocean ecosystems. *Mar Ecol Prog Ser*. 592:1-17.
<https://doi.org/10.3354/meps12526>
- Torres-Delgado EV, Delgadillo-Hinojosa F, Camacho-Ibar VF, Huerta-Díaz MA, Segovia-Zavala JA, Hernández-Ayón JM, Galindo-Bect S. 2013. Wintertime enrichment of inorganic nutrients in the Ballenas Channel, Gulf of California = Enriquecimiento invernal de nutrientes inorgánicos en el canal de Ballenas, golfo de California. *Cienc Mar*. 39(2):165-182.
<http://dx.doi.org/10.7773/cm.v39i2.2236>
- Valdez-Holguín JE, Álvarez-Borrego S, Trees CC. 1999. Seasonal and spatial characterization of the Gulf of California phytoplankton photosynthetic parameters = Caracterización estacional y espacial de los parámetros fotosintéticos del fitoplankton del golfo de California. *Cienc Mar*. 25(4):445-467.
<https://doi.org/10.7773/cm.v25i4.732>
- Verity PG, Robertson CY, Tronzo CR, Andrews MG, Nelson JR, Sieracki ME. 1992. Relationships between cell volume and the carbon and nitrogen content of marine photosynthetic nanoplankton. *Limnol Oceanogr*. 37(7):1434-1446.
<https://doi.org/10.4319/lo.1992.37.7.1434>
- White AE, Prah FG, Letelier RM, Popp BN. 2007. Summer surface waters in the Gulf of California: Prime habitat for biological N₂ fixation. *Global Biogeochem Cy*. 21(2):GB2017.
<https://doi.org/10.1029/2006GB002779>
- White AE, Foster RA, Benitez-Nelson CR, Masqué P, Verdeny E, Popp BN, Arthur KE, Prah FG. 2013. Nitrogen fixation in the Gulf of California and the Eastern Tropical North Pacific. *Prog Oceanogr*. 109:1-17.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.pocan.2012.09.002>