

Abundancia y distribución de la cianobacteria picoplanctónica *Synechococcus* en Bahía de La Paz y Cuenca Carmen, Golfo de California (junio, 2001)

Abundance and distribution of the picoplanktonic cyanobacteria *Synechococcus* in La Paz bay and Carmen basin, Gulf of California (June, 2001)

David Uriel Hernández-Becerril¹ y Norberto Pastén-Miranda²

¹Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. postal 70-305, Ciudad Universitaria, Coyoacán, México, D.F. 04510, México

²Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de la Universidad de Sonora (DICTUS), Puerto Peñasco, Sonora, México
e-mail: dhernand@cmarl.unam.mx

Hernández-Becerril D. U. & N. Pastén-Miranda. 2015. Abundancia y distribución de la cianobacteria picoplanctónica *Synechococcus* en Bahía de La Paz y Cuenca Carmen, Golfo de California (junio, 2001). *Hidrobiológica* 25 (3): 357-364.

RESUMEN

La fracción más pequeña del fitoplancton marino, el picofitoplancton (tallas entre 0.2 y 2 μm), ha adquirido recientemente gran importancia, por su diversidad poco explorada y su relevancia en los ecosistemas pelágicos. Durante un crucero oceanográfico efectuado del 21 al 26 de junio, 2001 en el Golfo de California, se midieron variables hidrográficas y se colectaron muestras para estudiar cianobacterias picoplanctónicas en seis estaciones de dos zonas distintas: Bahía de La Paz y Cuenca Carmen. Las observaciones en microscopía de epifluorescencia mostraron la presencia de *Synechococcus* y se hicieron recuentos de células para calcular sus abundancias, que variaron entre 9.1×10^4 y 7.7×10^7 células L^{-1} , y promedio general de 7.78×10^6 células L^{-1} . Estos valores son comparables con los encontrados en la literatura científica. Las condiciones hidrográficas de verano en las estaciones de la Bahía de La Paz, con marcada estratificación de la columna de agua, y termoclinas principales superficiales (10-15 m), así como la distribución vertical de *Synechococcus*, con definidos picos subsuperficiales de máxima abundancia (20-30 m) y algunos picos de menores abundancias más profundos (50-60 m), sugieren el desarrollo de poblaciones de *Synechococcus* con características ecofisiológicas contrastantes: adaptaciones diferenciales a la intensidad y calidad de luz, y a la concentración de nutrientes, en dos capas, subsuperficial y más profunda. En las estaciones de Cuenca Carmen, con condiciones hidrológicas similares, pero con temperaturas superficiales más elevadas, las distribuciones verticales de *Synechococcus* fueron distintas: disminución gradual de la abundancia con la profundidad o distribución relativamente homogénea.

Palabras clave: Cianobacterias, distribución vertical, Golfo de California, picoplancton, *Synechococcus*.

ABSTRACT

Picophytoplankton, the smallest fraction of the marine phytoplankton (sizes between 0.2 and 2 μm), has recently become very important, due to its unexplored diversity and relevance in the pelagic realm. During an oceanographic cruise carried out from 21 to 26 June, 2001 in the Gulf of California, hydrographic variables were measured and samples to study planktonic cyanobacteria were collected, from six stations in two different zones, Bahía de La Paz and Cuenca Carmen. Observations made by epifluorescence microscopy showed the presence of *Synechococcus*, and cell counts were performed to calculate absolute abundances, which varied from 9.1×10^4 to 7.7×10^7 cells L^{-1} , with a general average of 7.78×10^6 cells L^{-1} . These values are comparable with those found in the world literature. Hydrographic conditions in summer at the stations of the Bahía de La Paz indicated well-defined stratification of the water column, with surface main thermoclines (10-15 m), whereas the vertical distributions of *Synechococcus* abundances showed marked peaks of maximum abundances at subsurface (20-30 m), and other deeper peaks (50-60 m) with lower cell densities. This suggests the development of *Synechococcus* populations with contrasting ecophysiological characteristics: differential adaptations to intensity and quality of light, and to nutrient concentrations, in two layers, subsurface and deeper. In Cuenca Carmen, with similar hydrographic conditions, but higher surface temperatures, the vertical distributions of *Synechococcus* were different, one distribution showing a gradual abundance decrement with depth and one having a relative homogeneous distribution.

Key words: Cyanobacteria, Gulf of California, picoplankton, *Synechococcus*, vertical distribution.

INTRODUCCIÓN

El picofitoplancton, formado por organismos planctónicos fotosintéticos de tallas entre 0.2 y 2 μm , ha adquirido recientemente gran importancia, ya que puede contribuir con más del 70% de la biomasa fitoplanctónica, además de ser los organismos dominantes en los océanos tropicales, subtropicales y aguas oligotróficas oceánicas (Fogg, 1986, 1995; Raven, 1998). El picofitoplancton ocupa una posición clave en la base de la cadena trófica marina ya que es responsable de la captación de una gran cantidad de energía, asimilación de carbono orgánico y la liberación de oxígeno a la atmósfera, también participa en los ciclos biogeoquímicos por los componentes que ingresan a la trama trófica a través de la fotosíntesis (Buitenhuis *et al.*, 2012).

Dentro del picofitoplancton existen organismos procariontes y eucariontes. Los procariontes incluyen formas cocoides de cianobacterias, las que se han asignado a dos géneros, *Synechococcus*, de las que se reconocen dos especies "morfológicas" y clones, cepas o razas (ecotipos) con diferentes respuestas fisiológicas y contenidos genéticos, y *Prochlorococcus*, con una sola especie descrita, en amplias regiones de los mares mundiales. Las formas pertenecientes a estos dos géneros son muy posiblemente los organismos más abundantes de los océanos del mundo (Buitenhuis *et al.*, 2012).

La elevada plasticidad fotofisiológica de las picocianobacterias, así como la incorporación de nutrientes en aguas oligotróficas y su tasa de crecimiento relativamente mayor que la de otros tamaños autotróficos contribuyen a su amplia distribución en todos los océanos del mundo (Partensky *et al.*, 1996; Moore *et al.*, 2002; Ting *et al.*, 2002; Scanlan, 2003; Johnson *et al.*, 2006; Casey *et al.*, 2007; Buitenhuis *et al.*, 2012).

El género *Synechococcus* tiene una talla de aproximadamente 0.9 μm , contiene ficoeritrina y emite una intensa fluorescencia naranja, y como marcador pigmentario multiespecífico presenta zeaxantina (Waterbury *et al.*, 1979; Scanlan, 2003), mientras que *Prochlorococcus* tiene un diámetro aproximado de 0.6 μm y puede ser detectado por la tenue fluorescencia roja emitida por los derivados de divinil clorofila *a*, su marcador pigmentario monoespecífico (Goericke & Repeta 1993; Raven, 1998). *Synechococcus* puede presentar densidades del orden de 10^5 céls mL^{-1} , en regiones sobre la plataforma continental (Li, 1995; Marie *et al.*, 1999; Uysal, 2006), mientras que *Prochlorococcus* puede alcanzar abundancias mayores a 10^5 céls mL^{-1} en aguas oceánicas (Marie *et al.*, 1999; Casey *et al.*, 2007).

En México, el posible primer indicio de la importancia del picoplancton, por su contribución a la biomasa y producción del fitoplancton fue un trabajo efectuado en el Golfo de California por Berman (1975). Una primera evaluación de la abundancia y biomasa de *Synechococcus* en aguas del Pacífico mexicano se presentó en el trabajo de Díaz y Maske (2000), mientras que Lara-Lara y Bazán-Guzmán (2005) calcularon la contribución de varias fracciones de talla del fitoplancton, incluyendo el picoplancton, y encontraron una contribución variable de éste a la biomasa y productividad primaria en aguas del Pacífico mexicano.

Más recientemente, se evaluó una contribución aproximada del 70% de *Prochlorococcus* y otras picocianobacterias a la clorofila *a* total del fitoplancton, frente a las costas occidentales de Baja California, por medio de análisis de pigmentos fotosintéticos (Almazán *et al.*, 2010), y se estudiaron las cianobacterias picoplanctónicas en el Pacífico cen-

tral mexicano, utilizando pigmentos marcadores y citometría de flujo (Santana-Vega, 2013).

En el sur del Golfo de México se estudiaron la composición, abundancia y distribución del picoplancton fotosintético, mediante microscopía de epifluorescencia, citometría de flujo, marcadores pigmentarios y sondas moleculares, y su relación con las condiciones ambientales (Hernández-Becerril *et al.*, 2012; Aquino *et al.*, 2013),

Para la Bahía de La Paz no existen datos previos sobre picofitoplancton, aunque ha habido estudios sobre producción primaria, y concentración y distribución de clorofila *a* (Reyes-Salinas *et al.*, 2003; Cervantes-Duarte *et al.*, 2004; Verdugo-Díaz *et al.*, 2014). En este trabajo se informa de la abundancia y distribución de *Synechococcus* en la Bahía de La Paz y Cuenca Carmen, en el Golfo de California, y sus posibles relaciones con las condiciones hidrográficas, durante un crucero oceanográfico efectuado en junio, 2001.

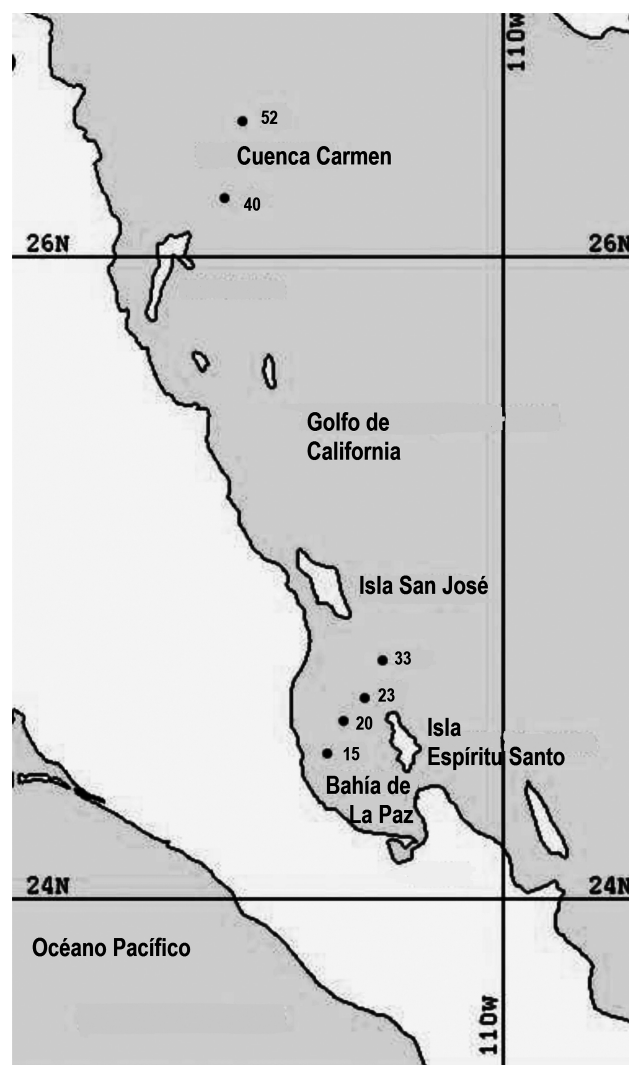


Figura 1. Área de estudio y distribución de las seis estaciones de muestreo en dos zonas distintas: Bahía de La Paz (estaciones 15, 20, 23 y 33) y Cuenca Carmen (estaciones 40 y 52), Golfo de California, México.

MATERIALES Y MÉTODOS

Este estudio se llevó a cabo en dos zonas del Golfo de California, Bahía de La Paz y Cuenca Carmen (Fig. 1), durante el crucero oceanográfico "Paleo X", efectuado del 21 al 26 de junio de 2001, a bordo del B/O "El Puma". Se tomaron muestras de agua (botellas Niskin de 10 L) de 6 profundidades (10, 20, 30, 40, 50 y 60 m), en seis estaciones: cuatro en la Bahía de La Paz (estaciones 15-33) y dos en Cuenca Carmen (estaciones 40 y 52) (Fig. 1), y se midieron temperatura y salinidad *in situ* y de manera continua, mediante lances de CTD (SeaBird SBE 911 Plus). Adicionalmente se adquirieron imágenes satelitales de la temperatura superficial del mar (Fig. 2) por el sensor SeaWiFS, en la página de la NASA, como una composición mensual de junio de 2001.

De cada muestra se colectaron 50 mL de agua, que fueron fijados de inmediato con glutaraldehído al 1%, en la oscuridad, durante al menos una hora. Posteriormente se filtraron las muestras fijadas, utilizando filtros de membrana Millipore de 0.45 micras de poro. Los filtros se mantuvieron congelados hasta su montaje. En laboratorio, se montaron los filtros en portaobjetos con aceite de inmersión.

Los filtros montados fueron examinados con microscopía de epifluorescencia usando excitación azul (480 nm), un filtro dicróico (570 nm) y una emisión de 580 nm para el reconocimiento de *Synechococcus*. Los conteos se efectuaron utilizando 30 campos visuales escogidos aleatoriamente, con un objetivo de 100X y se calcularon las densidades celulares.

RESULTADOS

Condiciones ambientales: temperatura y salinidad. La temperatura superficial medida en este estudio y procedente de las imágenes de satélite (Fig. 2) indicaron valores menores en las estaciones de la Bahía de La Paz (entre 22.8 y 25.3° C) que en las de la Cuenca Carmen (27.4 a 28.1° C). En todas las estaciones se notó una estratificación definida, con termoclinas principales más superficiales, localizadas entre 10-15 m de profundidad, en dos estaciones (estaciones 15 y 20) de la Bahía de La Paz (Figs. 3 a-b), y una marcada termoclina a 30 m en la estación 23 (Fig. 3c). Algunas estaciones muestran más de una termoclina, aunque de menor intensidad (estaciones 20, 33, 40 y 52) (Figs. 3a, d, 4 a-b).

En tanto, la salinidad varió entre 34.8 y 35.6, con el valor más alto en la estación 52, de Cuenca Carmen (Fig. 4b). En las estaciones de la Bahía de la Paz (estaciones 15-33), la salinidad mostró una disminución súbita en los primeros 40 m, y en las estaciones 23 y 52 la salinidad disminuyó ligeramente con la profundidad (Figs. 3-4).

Reconocimiento, abundancia y distribución de *Synechococcus*. Las observaciones en microscopía de epifluorescencia mostraron la presencia de *Synechococcus*, dadas las condiciones específicas de excitación y emisión utilizadas. Las densidades celulares de *Synechococcus* variaron de un mínimo de 91,245 céls L⁻¹, a 10 m en la estación 23, en Bahía de La Paz (Tabla 1, Fig. 3c) a un máximo de 77,193,843 céls L⁻¹, a 10 m en la estación 40, en Cuenca Carmen (Tabla 1, Fig. 4a).

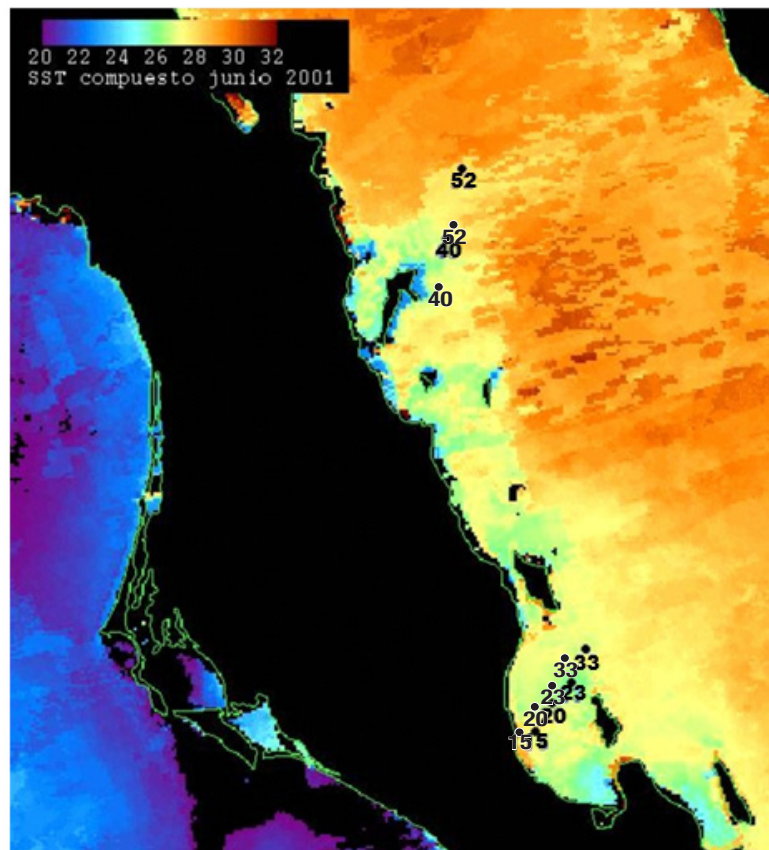


Figura 2. Mapa satelital de distribución de la temperatura superficial del mar para junio, 2001, con las estaciones de muestreo, Golfo de California, México.

Esto indica una variación de hasta 3 órdenes de magnitud, 9.1×10^4 a 7.7×10^7 céls L^{-1} , con un promedio general de todas las profundidades y estaciones de 7.78×10^6 céls L^{-1} (Tabla 1).

Básicamente se puede apreciar que las densidades celulares fueron más altas en la estación 40 de Cuenca Carmen que en todas las demás (incluyendo la estación 52, también localizada en Cuenca Carmen), donde el promedio de la densidad de *Synechococcus* en dicha estación fue de 22,390,675 céls L^{-1} , mientras que el promedio de las otras estaciones no llegó a 8 millones de céls L^{-1} (Tabla 1).

La distribución vertical de las densidades celulares de *Synechococcus* muestran una tendencia a formar picos de abundancia máxima, localizados entre 20 y 30 m de profundidad en las estaciones 15-33, de la Bahía de La Paz, y con la presencia de otro pico con menor densidad

a 60 m en la estación 15 (Fig. 3a) y otros más pequeños a 50 m en las estaciones 23 y 33 (Figs. 3c-d). En la estación 40 hay un pico de máxima abundancia en superficie, con la densidad celular disminuyendo gradualmente con la profundidad (Fig. 4a). En la estación 52 la distribución vertical aparece un poco más homogénea y las abundancias celulares son moderadamente bajas (Fig. 4b), ya que están por debajo del promedio general (Tabla 1).

DISCUSIÓN

Hidrografía. El comportamiento de la temperatura en este estudio mostró las características propias de un período de estratificación de inicios de verano en el Golfo de California (Lavín *et al.*, 1997), y especialmente en la Bahía de La Paz (Monreal-Gómez *et al.*, 2001; Obeso-

Tabla 1. Abundancias de células de *Synechococcus* (céls L^{-1}) en cada estación y profundidad del Golfo de California, México, y promedios por estación y general.

Profundidad	Est. 15	Est. 20	Est. 23	Est. 33	Est. 40	Est. 52
10 m	1186193	182491	91245	7147578	77193843	2433218
20 m	10919066	7177993	760380	7390899	28377405	608304
30 m	3376090	3284844	12561488	16120069	9641626	4714360
40 m	517058		182491	4896851	9854533	5444325
50 m	395397		2007404	5900553	6782595	3315259
60 m	4197301		1672837	4288546	2494048	1885744
Promedio	3431850	3548442	2879307	7624082	22390675	3066868
Promedio general	7484910					

Nieblas *et al.*, 2007, 2008, 2014), con temperaturas superficiales elevadas y termoclinas bien definidos, algunos más superficiales que otros (estaciones 15 y 20, de la Bahía de La Paz). Las estaciones de Cuenca Carmen mostraron temperaturas más altas (de hasta 28° C) que las de Bahía de La Paz (Fig. 2). Los datos de temperatura obtenidos anteriormente (Monreal-Gómez *et al.*, 2001; Obeso-Nieblas *et al.*, 2008) en la Bahía de La Paz para fechas cercanas a las de este estudio (junio, 1998 y mayo, 2001) son muy similares a los mostrados aquí (Figs. 2-4).

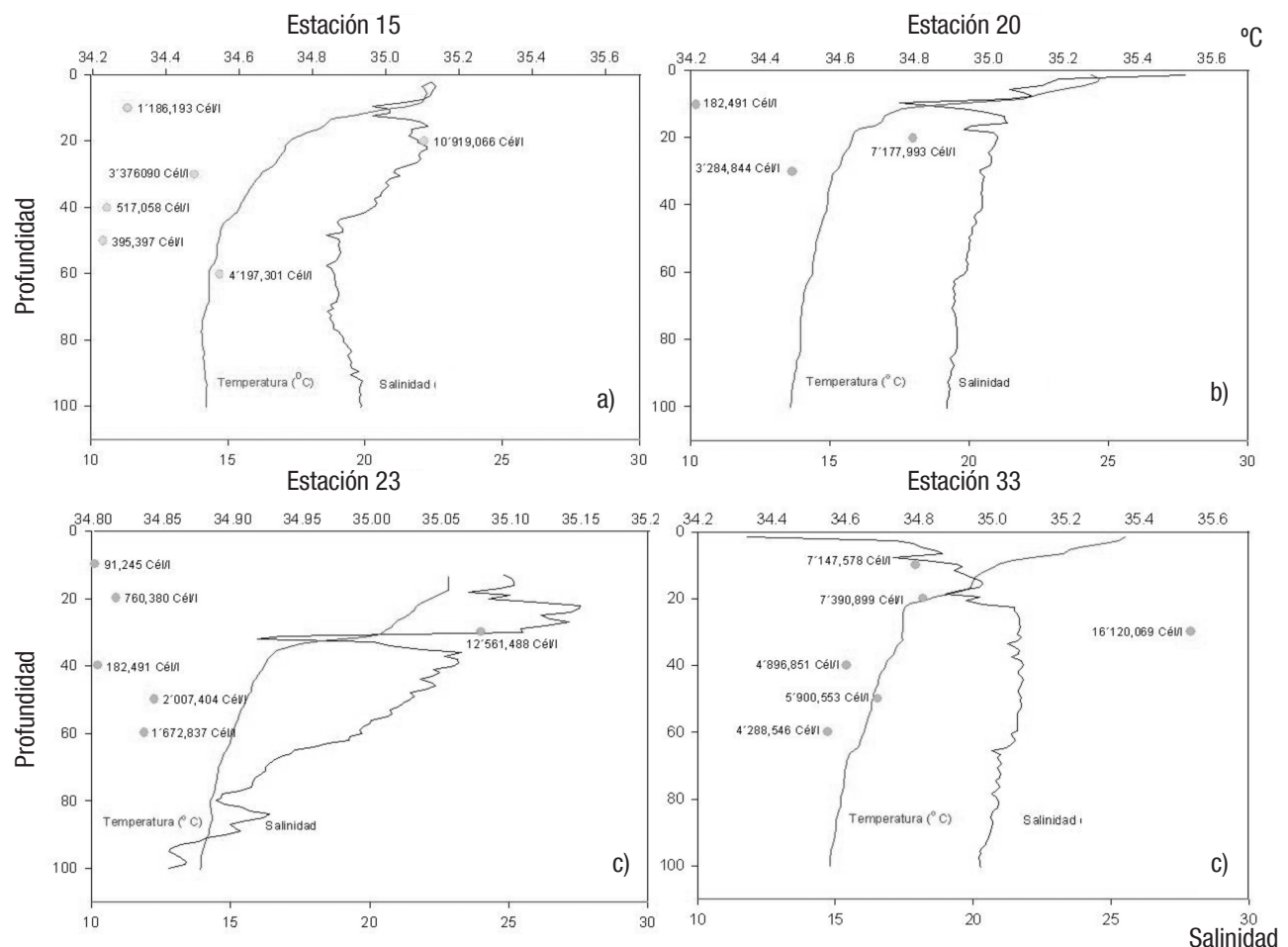
Los valores de salinidad tuvieron una variación superficial (entre 0 y 30 m), con una ligera disminución (estaciones 15-33, Figs. 3a-d), que podría deberse a una intrusión de agua superficial ecuatorial, como se ha señalado previamente (Monreal-Gómez *et al.*, 2001; Obeso-Nieblas *et al.*, 2008) en la Bahía de La Paz. El valor más alto de salinidad, 35.6, coincidió con la temperatura superficial más alta, en la estación 52, como consecuencia de la evaporación, en una localidad casi a la mitad del Golfo de California.

Santamaría del Ángel *et al.* (1999) documentaron la presencia de surgencias débiles en las costas de Baja California en verano, lo cual se puede notar en las zonas de color azul del sur de la Bahía de La Paz y áreas costeras cercanas a la estación 40 de este estudio (Fig. 2). Además, la temperatura superficial de la estación 40 es más baja que en la cercana estación 52 (Figs. 4a-b).

La considerable variabilidad de las poblaciones de *Synechococcus* tuvo más relación con la estratificación de la columna de agua (picos de máxima abundancia coincidentes con la profundidad de las termoclinas), principalmente en la Bahía de La Paz, y con temperaturas superficiales relativamente más bajas en la estación 40, como se discute más adelante.

Con los datos disponibles en este estudio se puede discutir poco del posible efecto sobre las poblaciones de *Synechococcus* del giro ciclónico detectado en junio en la Bahía de La Paz (Monreal-Gómez *et al.*, 2001), aunque se sabe de su influencia sobre otros grupos fitoplanctónicos (Coria-Monter *et al.*, 2014).

Abundancia y distribución de *Synechococcus*. Las abundancias de *Synechococcus* encontradas en este trabajo (entre 91,245 y 77,193,843 céls L^{-1}) variaron considerablemente pero se ajustan a los valores reportados ampliamente en muchas partes del océano mundial, donde pueden variar de 2.8×10^3 hasta 1.48×10^8 céls L^{-1} , de acuerdo a la revisión de Li (1998). Es decir que las densidades celulares varían hasta en 5 órdenes de magnitud. Uysal (2006) encontró un rango de 900 a 1.45×10^8 céls L^{-1} de *Synechococcus* en el Mar Negro, mientras que Li (1998) encontró en la Cuenca Bedford, Canadá, un rango de 7 a 4.45×10^8 céls L^{-1} y un promedio de 6.1×10^6 céls L^{-1} . El promedio general calculado en este trabajo es comparable con ese valor (7.78×10^6 céls L^{-1}) (Tabla 1).



Figuras 3a-d. Distribución vertical de la temperatura, salinidad y abundancia de *Synechococcus* en la Bahía de La Paz, Golfo de California, México. Fig. 3a. Estación 15. Fig. 3b. Estación 20. Fig. 3c. Estación 23. Fig. 3d. Estación 33.

Un trabajo previo proporcionó valores de *Synechococcus* entre 20 y 188 X 10⁶ céls L⁻¹, en el norte del Golfo de California (Cuenca Delfín), y de 60 a 227 X 10⁶ céls L⁻¹, en una estación de la Corriente de California (Díaz & Maske, 2000), cuyos máximos son mayores por un orden de magnitud que los encontrados en este trabajo.

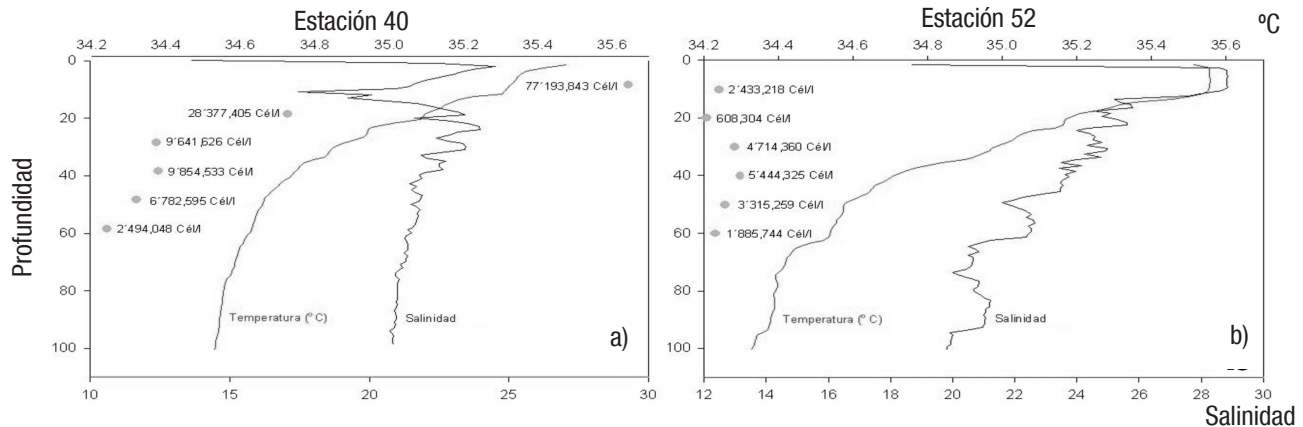
La distribución vertical de las densidades celulares de *Synechococcus* mostró en las cuatro estaciones de la Bahía de La Paz (estaciones 15-33) una tendencia a la formación de picos subsuperficiales (20-30 m) de máxima abundancia, en donde solo uno coincidió con la termoclina principal (estación 23), y otro coincidió con una termoclina secundaria a 20 m en la estación 20. En trabajos previos en Bahía de La Paz en épocas similares a la de este estudio (mayo y junio), la distribución vertical de clorofila *a* ha mostrado picos subsuperficiales de máxima concentración entre 15 y 40 m de profundidad (Monreal-Gómez *et al.*, 2001; Verdugo-Díaz *et al.*, 2014, respectivamente), que parecen coincidir en profundidad con los picos de densidades de *Synechococcus* encontradas aquí.

Este patrón de distribución aparece muy a menudo en las comunidades de fitoplancton de mares templados y tropicales (Blanchot *et*

al., 2001), y está relacionado con picos de máxima concentración de clorofila *a* y productividad primaria. En el Bósforo y el Mar Negro, Uysal (2006) encontró picos máximos de *Synechococcus* entre 25 y 30 m, similares a los encontrados en este estudio.

En la estación 40 de Cuenca Carmen, en superficie, se encontró la mayor densidad de *Synechococcus* (Tabla 1), que coincide con una temperatura superficial más baja que en la cercana estación 52, que podría ser la posible consecuencia de enriquecimiento de nutrientes por el efecto de una surgencia débil (Fig. 2) (Santamaría del Ángel *et al.*, 1999).

Un aspecto interesante es la presencia de picos más profundos (entre 50 y 60 m) de *Synechococcus*, de menor abundancia que los subsuperficiales (estaciones 15, 23 y 33) en la Bahía de La Paz (Figs. 3 a-b, d), y que también han sido detectados por otros autores en varias zonas geográficas del mundo (Partensky *et al.*, 1996; Blanchot *et al.*, 2001; Scanlan, 2003) y el mismo Golfo de California (Álvarez-Borrego, 2012). En ciertos casos, los picos más profundos son producidos por organismos distintos, como *Prochlorococcus* (Goericke *et al.*, 2000; Jo-



Figuras 4a-b. Distribución vertical de la temperatura, salinidad y abundancia de *Synechococcus* en Cuenca Carmen, Golfo de California, México. Fig. 4a. Estación 40. Fig. 4b. Estación 52.

hnson *et al.*, 2006; Casey *et al.*, 2007; Cepeda *et al.*, 2009; Santana-Vega, 2013). Estos picos profundos sugieren mecanismos distintos para aprovechar la baja intensidad de luz, de longitudes de onda azules, a mayores profundidades, pero en donde también existen concentraciones elevadas de nutrientes.

En otros estudios se han podido detectar distintas poblaciones de cianobacterias picoplantónicas, unas que habitan aguas más superficiales, con características fisiológicas particulares: adaptación a relativas altas intensidades de luz y bajas concentraciones de nutrientes, y otras poblaciones que prefieren capas más profundas, con capacidades fisiológicas de adaptación cromática a menores intensidades de luz y a mayores concentraciones de nutrientes (Palenik, 2001; Moore *et al.*, 2002; Scanlan & West, 2002; Ting *et al.*, 2002; Zubkov *et al.*, 2003).

Es plausible que en este estudio, dadas las condiciones de verano encontradas en la Bahía de La Paz, con mayor grado de estratificación de la columna de agua y mayor intensidad luminosa que en invierno, se desarrollen estas poblaciones de Cianobacterias picoplantónicas (principalmente *Synechococcus*) con características ecofisiológicas diferentes (ecotipos) en por lo menos dos capas, subsuperficiales (10-30 m) y más profundas (50-60 m). En Cuenca Carmen la situación parece distinta, dado que la distribución vertical de *Synechococcus* en la estación 52 fue relativamente homogénea y en la estación 40 se encontró un pico en superficie y hubo una marcada disminución de la abundancia de *Synechococcus* con la profundidad, de manera muy similar a la mostrada por Uysal (2006, Fig. 8) para el Mar Egeo, en octubre. Algunos estudios efectuados mediante citometría de flujo y biología molecular han mostrado la presencia de más de una población, o de ecotipos diferentes, de *Synechococcus* y *Prochlorococcus* (Scanlan & West, 2002; Van Dongen-Vogels *et al.*, 2011; Biller *et al.*, 2015).

De acuerdo a las observaciones hechas en este trabajo, es claro que la distribución vertical de *Synechococcus* está relacionada con la estructura termohalina de la columna de agua durante la época de estudio, pero también deberemos considerar factores de los cuales no tenemos información actual, como la concentración de nutrientes y su distribución vertical, y la intensidad luminosa.

AGRADECIMIENTOS

Al finado Dr. Adolfo Molina, quien hizo la invitación a D.U. H.-B. para participar en el crucero oceanográfico "Paleo X" y proporcionó los datos de CTD para este trabajo. Para el análisis en microscopía de epifluorescencia contamos con el apoyo especializado en el Instituto de Fisiología Celular, UNAM. Los comentarios de tres revisores contribuyeron a la notable mejoría de este trabajo.

REFERENCIAS

- ALMAZÁN-BECERRIL, A., E. GARCÍA-MENDOZA & D. RIVAS. 2010. Distribución de pigmentos fotosintéticos y grupos de fitoplancton durante octubre de 2003. In: G. Gaxiola-Castro y R. Durazo (Comp.). *Dinámica del ecosistema pelágico frente a Baja California 1997-2007*. SEMARNAT, INE, CICESE y UABC. pp. 263-276.
- ÁLVAREZ-BORRERO, S. 2012. Phytoplankton biomass and production in the Gulf of California: a review. *Botanica Marina* 55: 119-128.
- AQUINO-CRUZ, A., D. U. HERNÁNDEZ-BECERRIL, M. SIGNORET-POILLON, D. A. SALAS-DE-LEÓN & M. A. MONREAL-GÓMEZ. 2013. Studies on picophytoplankton in the southern Gulf of Mexico: recognition of picoprokaryotes and abundances of picophytoplankton during "dry season". *Brazilian Journal of Oceanography* 61: 265-276.
- BERMAN, T. 1975. Size fractionation of natural aquatic populations associated with autotrophic and heterotrophic Carbon uptake. *Marine Biology* 33: 215-220.
- BILLER, S. J., P. M. BEBUREL, D. LINDELL & S. W. CHISHOLM. 2015. *Prochlorococcus*: the structure and function of collective diversity. *Nature Reviews* 13: 13-27.
- BLANCHOT, J., J. M. ANDRÉ, C. NAVARETTE, J. NEVEUX & M. H. RADENAC. 2001. Picophytoplankton in the equatorial Pacific: vertical distributions in the warm pool and in the high nutrient low chlorophyll conditions. *Deep-Sea Research* 48: 297-314.

- BUITENHUIS, E. T., W. K. W. LI, D. VAULOT, M. W. LOMAS, M. R. LANDRY, F. PARTENSKY, D. M. KARL, O. ULLOA, L. CAMPBELL, S. JACQUET, F. LANTOINE, F. CHAVEZ, D. MACIAS, M. GOSSELIN & G. B. McMANUS. 2012. Picophytoplankton biomass distribution in the global ocean. *Earth System Science Data Discussions* 5: 221-242.
- CASEY, J., M. LOMAS, J. MANDECKI & D. WALKER. 2007. *Prochlorococcus* contributes to new production in the Sargasso Sea deep chlorophyll maximum. *Geophysical Research Letters* 34: L10604.
- CEPEDA, M. J., E. BEIER, G. C. GAXIOLA, M. F. LAVÍN & V. M. GODÍNEZ. 2009. Efecto de la zona del mínimo de oxígeno en el segundo máximo de clorofila *a* en el Pacífico Oriental Tropical Mexicano. *Ciencias Marinas* 35: 389-403.
- CERVANTES-DUARTE R., J. E. VALDEZ-HOLGUÍN & A. REYES-SALINAS. 2004. Comparación de reflectancia *in situ* 443/555 y 490/555 con clorofila *a* y materia suspendida total en Bahía de la Paz, B.C.S., México. *Hidrobiológica* 14: 11-17.
- CORIA-MONTER, E., M. A. MONREAL-GÓMEZ, D. A. SALAS-DE-LEÓN, J. ALDECO-RAMÍREZ & M. MERINO-IBARRA. 2014. Differential distribution of diatoms and dinoflagellates in a cyclonic eddy confined in the Bay of La Paz, Gulf of California. *Journal of Geophysical Research Oceans* 119: 6258-6268.
- DÍAZ, C. & H. MASKE. 2000. Abundance of coccoid cyanobacteria, hydrographic parameters and the possible underestimation of *in situ* chlorophyll *a* in the northern Gulf of California and the Mexican California Current. *Ciencias Marinas* 26: 441-461.
- Fogg, G. E. 1986. Picoplankton. *Proceedings of the Royal Society of London B* 228: 1-30.
- Fogg, G. E. 1995. Some comments on picoplankton and its importance in the pelagic ecosystem. *Aquatic Microbial Ecology* 9: 33-39.
- GOERICKE, R. & D. J. REPETA. 1993. Chlorophylls *a* and *b* and divinyl-chlorophylls *a* and *b* in the open subtropical North Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 101: 307-313.
- GOERICKE, R., R. J. OLSON & A. SHALAPYONOK. 2000. A novel niche for *Prochlorococcus* sp. in low-light suboxic environments in the Arabian Sea and the Eastern Tropical North Pacific. *Deep-Sea Research* 47: 1183-1205.
- HERNÁNDEZ-BECERRIL, D. U., A. AQUINO-CRUZ, D. A. SALAS-DE-LEÓN, M. SIGNORET-POILLON & M. A. MONREAL-GÓMEZ. 2012. Studies on picophytoplankton in the southern Gulf of Mexico: pigment analysis and potential importance of the picoeukaryote Prasinophyte *Micromonas pusilla*. *Marine Biology Research* 8: 331-340.
- JOHNSON, Z. I., E. R. ZINER, A. COE, N. P. McNULTY, E. M. S. WOODWARD & S. W. CHISHOLM. 2006. Niche partitioning among *Prochlorococcus* ecotypes along ocean-scale environmental gradients. *Science* 311: 1737-1740.
- LARA-LARA, J. R. & M. C. BAZÁN-GUZMÁN. 2005. Distribución de clorofila *a* y producción primaria por clases de tamaño en la costa del Pacífico mexicano. *Ciencias Marinas* 31: 11-21.
- LAVÍN, M. F., E. BEIER & A. BADÁN. 1997. Estructura hidrográfica y circulación del Golfo de California: escalas estacional e interanual. In: M.F. Lavín (Comp.). *Contribuciones a la Oceanografía Física en México*. Monografía No. 3, Unión Geofísica Mexicana. pp. 141-171.
- LI, W. K. W. 1995. Annual average abundance of heterotrophic bacteria and *Synechococcus* in surface ocean waters. *Limnology and Oceanography* 43: 1746-1753.
- MARIE, D., F. PARTENSKY, D. VAULOT, & C. BRUSSAARD. 1999. Enumeration of phytoplankton, bacteria, and viruses in marine samples. En: J.P. Robingson, Z. Darzynkiewicz, P.N. Dean, A. Orfao, P. Rabinovitch, C. C. Stewart, H.J. Tanke y L.L. Wheelless (Comp.) *Current Protocols in Cytometry*. Supplement 10, Unit 11.11, John Wiley y Sons Inc. pp. 1-15.
- MONREAL-GÓMEZ, M. A., A. MOLINA-CRUZ & D. A. SALAS-DE-LEÓN. 2001. Water masses and cyclonic circulation in Bay of La Paz, Gulf of California, during June 1998. *Journal of Marine Systems* 30: 305-315.
- MOORE, L., A. POST, G. ROCAP & S. W. CHISHOLM. 2002. Utilization of different nitrogen sources by the marine cyanobacteria *Prochlorococcus* and *Synechococcus*. *Limnology and Oceanography* 47: 989-996.
- OBESO-NIEBLAS, M., B. SHIRASAGO-GERMÁN, J. H. GAVIÑO-RODRÍGUEZ, H. OBESO-HUERTA, E. L. PÉREZ-LEZAMA & A. R. JIMÉNEZ-ILLESAS. 2007. Hidrografía en la boca norte de la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. *Ciencias Marinas* 33: 281-291.
- OBESO-NIEBLAS, M., B. SHIRASAGO-GERMÁN, J. H. GAVIÑO-RODRÍGUEZ, E. PEREZ-LEZAMA, H. OBESO-HUERTA, E. L. PÉREZ-LEZAMA & A. R. JIMÉNEZ-ILLESAS. 2008. Variabilidad hidrográfica en Bahía de La Paz, Golfo de California, México (1995-2005). *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 43: 559-567.
- OBESO-NIEBLAS, M., J. H. GAVIÑO-RODRÍGUEZ, H. OBESO-HUERTA & S. A. MUÑOZ-CASILLAS. 2014. Variabilidad espacial termohalina, masas de agua y circulación geostrofica en Bahía de La Paz, Golfo de California. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 49: 413-426.
- PALENIK, B. 2001. Chromatic adaptation in marine *Synechococcus* strains. *Applied and Environmental Microbiology* 67: 991-994.
- Partensky, F., J. Blanchot, F. Lantoine, J. Neveux & D. Marie. 1996. Vertical structure of picophytoplankton at different trophic sites of the tropical northeastern Atlantic Ocean. *Deep-Sea Research* 43: 1191-1213.
- RAVEN, J. A. 1998. The twelfth Tansley Lecture. Small is beautiful: the picophytoplankton. *Functional Ecology* 12: 503-513.
- REYES-SALINAS, A., R. CERVANTES-DUARTE, R. A. MORALES-PÉREZ & J. E. VALDEZ-HOLGUÍN. 2003. Variabilidad estacional de la productividad primaria y su relación con la estratificación vertical en la Bahía de La Paz, B.C.S. *Hidrobiológica* 13: 103-110.
- SANTAMARÍA DEL ÁNGEL, E., S. ÁLVAREZ-BORREGO, R. MILLÁN-NÚÑEZ & F. E. MÜLLER-KARGER. 1999. Sobre el efecto débil de las surgencias de verano en la biomasa fitoplanctónica del Golfo de California. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 49: 207-212.
- SANTANA-VEGA, Z. 2013. Picofitoplancton del Pacífico tropical mexicano, crucero MareaR III: cuantificación y distribución. Tesis de Maestría en Ciencias. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, UNAM.
- SCANLAN, J. D. 2003. Physiological diversity and niche adaptations in marine *Synechococcus*. *Advances in Microbial Physiology* 47: 1-64.
- SCANLAN, J. D. & J. N. WEST. 2002. Molecular ecology of the marine cyanobacterial genera *Prochlorococcus* and *Synechococcus*. *FEMS Microbiology Ecology* 40: 1-12.

- TING, C. S., G. ROCAP, J. KING & S. W. CHISHOLM. 2002. Cyanobacterial photosynthesis in the oceans: the origins and significance of divergent light-harvesting strategies. *Trends in Microbiology* 10: 134-142.
- UYSAL, Z. 2006. Vertical distribution of marine cyanobacteria *Synechococcus* spp. in the Black, Marmara, Aegean, and eastern Mediterranean seas. *Deep-Sea Research II* 53: 1976-1987.
- VAN DONGEN-VOGELS, V., J. R. SEYMOUR, J. E. MIDDLETON, J. G. MITCHELL & L. SEURONT. 2011. Influence of local physical events on picophytoplankton spatial and temporal dynamics in South Australian continental shelf waters. *Journal of Plankton Research* 33: 1825-1841.
- VERDUGO-DÍAZ, G., A. MARTÍNEZ-LÓPEZ, M. M. VILLEGAS-AGUILERA & G. GAXIOLA-CASTRO. 2014. Producción primaria y eficiencia fotosintética en Cuenca Alfonso, Bahía de La Paz, Golfo de California, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 49: 527-536.
- WATERBURY, J. B., S. W. WATSON, R. R. GUILLARD & L. E. BRAND. 1979. Widespread occurrence of a unicellular, marine planktonic, cyanobacterium. *Nature* 277: 293-294.
- ZUBKOV, M. V., B. M. FUCHS, G. A. TARRAN, P. H. BURKILL & R. AMANN. 2003. High rate of uptake of organic nitrogen compounds by *Prochlorococcus* Cyanobacteria as a key to their dominance in oligotrophic oceanic waters. *Applied and Environmental Microbiology* 69: 1299-1304.

Recibido: 27 de noviembre de 2014.

Aceptado: 25 de junio de 2015.