

Fernando Paz Pellot
Alma Yeldaquez Rodriguez
Marlen Rojo Martinez
Editores

Serie: Síntesis Nacionales

Estado Actual
del Conocimiento
del Ciclo del Carbono
en Interacciones en México
Síntesis a 2018

Programa Mexicano del Carbono

Programa Mexicano del Carbono
Secretaría de Energía y Recursos Naturales
Instituto de Diagnóstico y Referencia Epidemiológica

PMG

Programa Mexicano del Carbono

del Poder Judicial de la Federación



SECRETARÍA DE ENERGÍA Y RECURSOS NATURALES
INSTITUTO DE DIAGNÓSTICO Y REFERENCIA EPIDEMIOLÓGICA

Estado Actual del Conocimiento del Ciclo del Carbono y sus Interacciones en México: Síntesis a 2018

Fernando Paz, Alma Velázquez y Marlén Rojo

EDITORES

Programa Mexicano del Carbono.
Instituto Tecnológico de Sonora.

Álamos, Sonora

2018

ISBN: 978-607-96490-6-7

ISBN: 978-607-96490-6-7



9 786079 649067

Índice de Revisores

JAIME GARATUZA PAYÁN

Instituto Tecnológico de Sonora

BEN DE JONG

El Colegio de la Frontera Sur

ENRICO YÉPEZ GONZÁLEZ

Instituto Tecnológico de Sonora

FERNANDO PAZ PELLAT

Colegio de Postgraduados

GEORGINA SANDOVAL FABIÁN

Centro de Investigación y Asistencia en Tecnología y Diseño del Estado de Jalisco, A.C.

LUIS CALDERÓN AGUILERA

Centro de Investigaciones Científicas y de Educación Superior de Ensenada

JORGE ALFREDO HERRERA SILVEIRA

Centro de Investigación y de Estudios Avanzados, Unidad Mérida, Instituto Politécnico Nacional

JOSÉ RUBÉN LARA LARA

Centro de Investigaciones Científicas y de Educación Superior de Ensenada

JULIO CÉSAR RODRÍGUEZ

Universidad de Sonora

MARCOS CASIANO DOMÍNGUEZ

Programa Mexicano del Carbono

MARGARET SKUTSCH

Centro de Investigaciones en Geografía Ambiental, Universidad Nacional Autónoma de México

MARIELA FUENTES PONCE

Universidad Autónoma Metropolitana

MARIO MANZANO CAMARILLO

Instituto Tecnológico y de Estudios Superiores de Monterrey

OSCAR BRIONES VILLARREAL

Instituto de Ecología, A.C.

RAMÓN SOSA ÁVALOS

Centro Universitario de Investigaciones Oceanológicas, Universidad de Colima



4.7	Carbono azul en manglares de la Laguna de Términos, Campeche	213
4.8	Almacenes y flujos de carbono en diferentes tipos ecológicos de manglares en Celestun, Yucatán	219
4.9	Efecto en el bentos de las granjas de engorda de atún en la Península de Baja California, México	226
4.10	Almacén y captura de carbono aéreo por <i>Rhizophora mangle</i> y <i>Avicennia germinans</i> en una zona de restauración ecológica	229
4.11	Variabilidad del sistema del CO ₂ en el Parque Nacional Islas Marietas (PNIM), Bahía de Banderas, Nayarit	235
4.12	Estudio del sistema del dióxido de carbono en aguas de un sistema ostrícola	243
4.13	La pesca frente al cambio climático global	246
4.14	Constituyentes del sistema de carbono en una surgencia costera en el Golfo de California	253
4.15	Metanogénesis en los manglares áridos del Noreste de México mediante un balance isotópico de masas	259
4.16	Variación temporal de flujos de carbono, agua y energía en un manglar semiárido del sur de Sonora	266
4.17	Los cultivos de macroalgas como potenciales sumideros artificiales de carbono	273
4.18	Variabilidad temporal de biomasa de carbono de picoplancton en una estación costera de Baja California	280
4.19	Simulación del transporte de carbono orgánico particulado a la Laguna de Términos, Campeche	287
4.20	Distribución espacial y temporal del carbono inorgánico disuelto en la Plataforma de Yucatán	294
4.21	Evaluación de almacén de carbono aéreo de los manglares, en la zona centro de Laguna Madre, Tamaulipas	299
4.22	Flujos de nutrientes y metabolismo neto del estero Siuti (eurihalino, subtropical) en el Golfo de California	306
4.23	Base de datos del balance de nutrientes (C, N, P) en lagunas costeras de México	313
4.24	Sistema del CO ₂ en Bahía de los Ángeles (B.C.) en condiciones de verano e invierno	320

4.18 Variabilidad temporal de biomasa de carbono de picoplancton en una estación costera de Baja California

Linacre Lorena¹; Lara-Lara Rubén¹; Mirabal-Gómez Uriel¹; Durazo Reginaldo² y Bazán-Guzmán Carmen¹

¹Departamento de Oceanografía Biológica, División de Oceanología, CICESE. Carretera Tijuana-Ensenada No. 3918, zona Playitas, CP 22860, Ensenada, Baja California, México.

²Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, Carretera Tijuana-Ensenada No. 3917, zona Playitas, CP 22860, Ensenada, Baja California, México.

Autor para correspondencia: llinacre@cicese.mx

Resumen

Se estudia la variabilidad temporal de la biomasa, estimada en términos de carbono, de tres poblaciones de picoplancton autotrófico (*Prochlorococcus*, *Synechococcus* y Pico-eucariontes) y de bacterias heterotróficas (HB), en un sitio costero de Baja California (estación ENSENADA). Las muestras fueron colectadas en los primeros 100 m de la columna de agua, en 18 cruceros realizados entre septiembre 2007 y octubre del 2015. La variabilidad temporal de la biomasa de estas poblaciones se asocia con las condiciones oceanográficas en el periodo. La estimación del contenido de carbono celular ($\text{fgC}\cdot\text{cel}^{-1}$) y la biomasa ($\mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}$) se realizó mediante factores de conversión a carbono y la abundancia ($\text{cel}\cdot\text{l}^{-1}$) de cada población basados en análisis de citometría de flujo. A lo largo del periodo de muestreo se observó que las poblaciones de picoplancton mostraron una oscilación en su contenido de carbono, biomasa y composición relativa (pico-autótrofos), asociada a los cambios estacionales (surgencia) e interanuales (La Niña y El Niño) en las condiciones fisicoquímicas de este sitio costero. Se encontró que los valores de biomasa promedio por crucero para pico-fitoplancton oscilaron entre 3.70 y 51.34 $\mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}$, mientras que para HB entre 1.62 y 47.62 $\mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}$. Los datos sugieren que las disminuciones en la biomasa de pico-autótrofos respecto a HB en ciertas épocas del año (e.g. ABR'08 y JUL'13) podrían relacionarse no solamente a factores abióticos, sino también bióticos (e.g. pastoreo) que regulan a las poblaciones cuando existen condiciones de enriquecimiento trófico del ecosistema.

Palabras clave: *pico-fitoplancton; bacterias heterotróficas; contenido de carbono celular; estación ENSENADA.*

Abstract

The temporal variability of carbon biomass estimates of three autotrophic (*Prochlorococcus*, *Synechococcus* and Pico-eukaryotes) and heterotrophic (HB) picoplankton populations is studied at a coastal site off Baja California (ENSENADA station). Samples were collected from the upper water column (< 100 m) along 18 cruises conducted between September 2007 and October 2015. Temporal variability of the carbon biomass of picoplankton populations is assessed in terms of the observed oceanographic conditions. Based on flow cytometry analyses, cellular carbon content ($\text{fgC}\cdot\text{cell}^{-1}$) and carbon biomass ($\mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}$) were computed using carbon conversion factors and abundances ($\text{cell}\cdot\text{l}^{-1}$) of each population. Picoplankton populations displayed a temporal variability in cellular carbon content, carbon biomass and specific composition (pico-autotrophs) throughout the study period, associated with seasonal (upwelling) and interannual (La Niña and El Niño) changes in the physical and chemical conditions of this coastal site. Carbon biomass means per cruise for pico-phytoplankton populations ranged between 3.70 and 51.34 $\mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}$, while HB varied between 1.62 and 47.62 $\mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}$. Data suggests that decreasing carbon biomass of pico-autotrophs in regard to HB populations during some

seasons (e.g. APR'08 and JUL'13) could be associated with both abiotic and biotic parameters (e.g. grazing), the latter regulating picoplankton when the trophic state of the ecosystem becomes richer.

Key words: *pico-phytoplankton; heterotrophic bacteria; cellular carbon content; ENSENADA station.*

Introducción

Una gran parte del entendimiento de los procesos biogeoquímicos de los ecosistemas marinos depende de las estimaciones de biomasa en términos de carbono de las poblaciones planctónicas. Particularmente, las poblaciones del picoplancton son componentes microbianos que contribuyen a definir la estructura y funcionamiento de los ecosistemas marinos (Azam y Malfatti, 2007). En la región norte de Baja California, se localiza una estación costera (estación ENSENADA) donde en un periodo de un año aproximadamente, se evidenció la gran significancia de las poblaciones de picoplancton autotrófico (*Prochlorococcus*, *Synechococcus* y Pico-eucariontes) y heterotrófico (Bacterias Heterotróficas) dentro de la comunidad planctónica (Linacre *et al.*, 2010a, 2012). Aparentemente, la presencia, abundancia y biomasa de estas poblaciones estuvo asociada a las condiciones oceanográficas de esta región costera, la cual presentó una variabilidad temporal modulada por eventos estacionales (e.g. surgencia costera) e interanuales (e.g. La Niña 2007-2008) (Linacre *et al.*, 2010a), que recurrentemente afectan al sistema de la Corriente de California (SCC) (Durazo *et al.*, 2017, Jacox *et al.*, 2016; Bjorkstedt *et al.*, 2012; Linacre *et al.*, 2010b; McClatchie *et al.*, 2008). Sin embargo, los alcances de este estudio previo sobre la dinámica temporal de estas poblaciones, estuvieron limitados respecto a su variabilidad interanual. Por lo anterior, el presente estudio tiene como objetivo evaluar la variabilidad temporal de la biomasa de carbono de las poblaciones autotróficas y heterotróficas de picoplancton entre septiembre 2007 y octubre 2015 en la estación ENSENADA, asociada a los patrones temporales de variabilidad anual e interanual de las condiciones oceanográficas de la capa superficial (< 100m) de este sitio costero.

Materiales y Métodos

Entre septiembre 2007 y octubre 2015 se realizaron 18 campañas oceanográficas en un sitio de monitoreo costero localizado en 31. 66° N, 116.7° O (Estación ENSENADA, Figura 1). Para el análisis de las poblaciones autotróficas y heterotróficas de picoplancton se colectó agua de mar de 4 a 10 niveles de profundidad dentro de los primeros 100 m de la columna de agua.

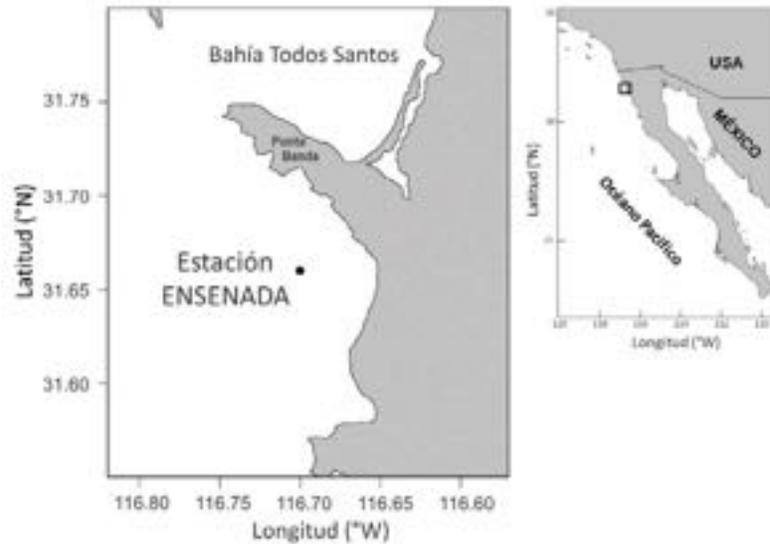


Figura 1. Sitio de monitoreo costero “estación ENSENADA” localizado en las aguas de la región norte de Baja California, México.

Las muestras, que se colectaron en criotubos de 2 ml, se fijaron con 100 μl de paraformaldehído (0.5% concentración final) y se conservaron en nitrógeno líquido hasta su análisis por citometría de flujo en el laboratorio de Citometría de Flujo SOEST de la Universidad de Hawaii (<http://www.soest.hawaii.edu/sfcf>). En dicho laboratorio se realizó un análisis simultáneo de las poblaciones de picoplancton autótrofo y las bacterias heterotróficas con base en la técnica descrita por Monger y Landry (1993). Los análisis se llevaron a cabo en un citómetro Altra (Beckman-Coulter) configurado con 2 láseres de excitación de argón para UV (200 mW) y 488 nm (1 W). Este equipo permitió obtener las señales de refracción frontal (FSC) y lateral (SCC), así como la de fluorescencia (ADN-Hoechst, ficoeritrina y clorofila). Ambas señales se normalizaron con perlas de poliestireno amarillo-verde de 0.5 y 1.0 μm de diámetro (Polysciences Inc., Warrington, PA, USA). Los parámetros obtenidos durante el análisis de dispersión y fluorescencia para estimar la abundancia de las poblaciones fueron procesados con el programa Flow Jo (Treestar, Inc., www.flowjo.com). Las abundancias ($\text{cel}\cdot\text{l}^{-1}$) de bacterias heterotróficas (BH), *Prochlorococcus spp.* (PRO), *Synechococcus spp.* (SYN) y Picoeucariontes (PEU) se convirtieron a biomasa ($\mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}$) basado en cálculos del contenido de carbono por célula que fueron realizados para cada población por crucero y profundidad. Para ello, se utilizaron los factores de conversión a carbono de la literatura de 20, 39, 82 y 1 000 $\text{fgC}\cdot\text{cel}^{-1}$ como valores iniciales para BH, PRO, SYN y PEU, respectivamente (Lee and Fuhrman, 1987; Worden *et al.*, 2004; Sherr *et al.*, 2005). La información de la señal FSC se usó como una medida relativa de la variabilidad del biovolumen celular (BV) asumiendo una densidad de carbono celular constante (C:BV), con la cual se calculó la razón $(FSC_{\text{muestra}}: FSC_{\text{promedio capa mezcla}})^{0.55}$ como un factor de escala para la variabilidad del tamaño celular de cada categoría taxonómica (Linacre *et al.*, 2010a y 2012). Para cada profundidad por crucero, se promedió el contenido de carbono y la biomasa estimada por población (\pm error estándar, EE). Este promedio y los porcentajes de la biomasa relativa promedio para todo el periodo de estudio se graficaron en una serie de tiempo.

Resultados y Discusión

Las condiciones oceanográficas en la columna de agua mostraron una variabilidad estacional asociada principalmente a los eventos de surgencia predominantes en primavera-verano y a la estratificación superficial por calentamiento durante el verano-otoño (Figura 2). Esta variabilidad de la columna de agua se vio influenciada por eventos interanuales como El Niño (*e.g.* OCT'2015) y La

Niña (e.g. ABR'08, MAR'11), que han sido caracterizados para el SCC (Durazo *et al.*, 2017; Jacox *et al.*, 2016; Bjorkstedt *et al.*, 2012; Linacre *et al.*, 2010b; McClatchie *et al.*, 2008). Es por tanto pertinente evaluar si las poblaciones de picoplancton responden a las mismas escalas de variabilidad oceanográfica que sugieren las observaciones realizadas por Linacre *et al.* (2010b).

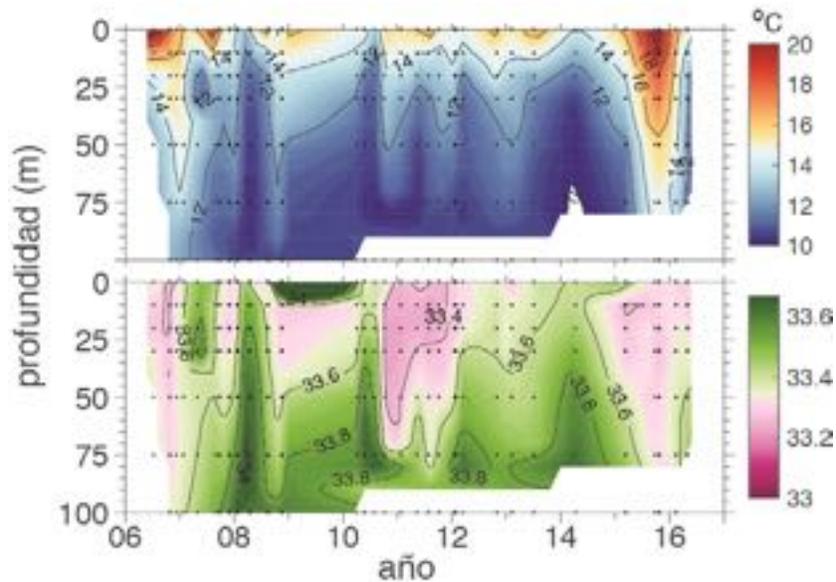


Figura 2. Variabilidad temporal de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) y salinidad (ups) en la columna de agua durante 10 años de monitoreo en la estación ENSENADA.

A lo largo del periodo de muestreo se observó que el promedio por crucero del contenido de carbono en las poblaciones de picoplancton mostró una oscilación en la capa superficial (Figura 3). Particularmente, el carbono promedio atribuido a HB osciló entre 19 y 22 $\text{fgC}\cdot\text{cel}^{-1}$, seguido por PRO entre 37 y 46 $\text{fgC}\cdot\text{cel}^{-1}$, SYN entre 75 y 100 $\text{fgC}\cdot\text{cel}^{-1}$ y PEU, que mostró una mayor variación entre 977 y 1 690 $\text{fgC}\cdot\text{cel}^{-1}$. Este amplio intervalo en PEU fue posiblemente debido a que esta categoría está compuesta por diversas taxa, comparado a los pocos géneros de cianobacterias. Además, ciertos grupos de eucariontes incluyeron algunas mediciones de células más grandes ($\sim 3\ \mu\text{m}$) que el tamaño formal categorizado como “pico” ($0.2\text{-}2\ \mu\text{m}$). Con la excepción de un notorio incremento en el promedio del carbono celular durante SEP'07, no solo en PEU sino también en PRO y SYN, en general no se evidenció un patrón temporal definido entre las poblaciones (Figura 3). Los mayores incrementos de carbono se registraron en las poblaciones de PEU, principalmente en épocas de primavera-verano (SEP'07, MAR'11, JUN'12, MAR'15), aunque ocasionalmente también en otoño (NOV'11, OCT'12). Estos incrementos están aparentemente asociados a una mayor disponibilidad de nutrientes en la zona eufótica causado por el afloramiento de aguas subsuperficiales ricas en nutrientes durante esas épocas de vientos intensos. Estos forzamientos de tipo local se intensifican durante eventos La Niña (v.g. 2011-2012) e incrementan el enriquecimiento de la columna de agua superficial como ocurre en otros sitios del SCC (Bjorkstedt *et al.*, 2012).

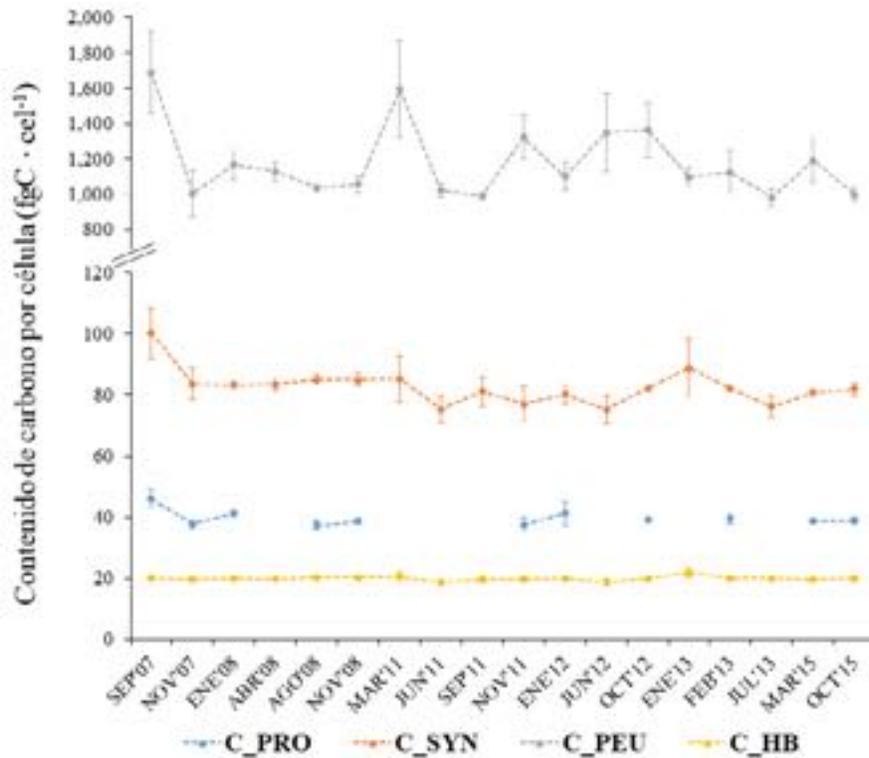


Figura 3. Serie temporal del promedio (\pm EE) del contenido de carbono (fgC) por célula de picoplancton de la capa superficial en la estación ENSENADA para el periodo septiembre 2007-octubre 2015.

Durante los casi 10 años de estudio la biomasa promedio por crucero de las poblaciones de pico-fitoplancton osciló entre 3.70 y $51.34 \mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}$, mientras que este parámetro para HB varió entre 1.62 y $47.62 \mu\text{gC}\cdot\text{l}^{-1}$, y siguió una tendencia similar a la observada para las poblaciones de autótrofos (Figura 4a). En términos relativos, la biomasa de las poblaciones de pico-fitoplancton y HB por crucero estuvieron balanceadas a lo largo de la serie temporal (Figura 4b), con excepción de aquellas épocas de intensa surgencia costera como ABR'08, cuando las células de mayor tamaño (*e.g.* diatomeas y dinoflagelados) dominaron la comunidad fitoplanctónica en este sitio costero (Linacre *et al.*, 2012). Asimismo, los cambios estacionales e interanuales en las condiciones fisicoquímicas de la columna de agua superficial están aparentemente reflejados en la composición relativa de pico-fitoplancton. Por ejemplo, PRO, una cianobacteria característica de ambientes oligotróficos tropicales y subtropicales (Chisholm *et al.*, 1988), desaparece durante la época de primavera-verano (*e.g.* ABR'08, MAR-JUN-SEP'11, JUN'12, JUL'13), aparentemente por efecto de las bajas temperaturas (Figuras 2 y 4b), aunado posiblemente al mayor aporte de nutrientes durante las surgencias, tales como el nitrato, el cual no puede ser utilizado por estos organismos debido a su carencia funcional para incorporar este compuesto (Moore *et al.*, 2002; Martiny *et al.*, 2009). Asimismo, los intensos eventos interanuales como La Niña 2007-2008 (McClatchie *et al.*, 2008) o El Niño 2015-2016 (Jacox *et al.*, 2016; Durazo *et al.*, 2017) que han sido registrados en el SCC y particularmente en la estación ENSENADA durante ABR'08 y OCT'15 respectivamente (Linacre *et al.*, 2010b; 2017), también parecen afectar la composición relativa de pico-autótrofos. En efecto, durante La Niña de ABR'08, PRO estuvo ausente, SYN mostró bajas biomásas en contraste a las mayores de PEU, mientras que durante El Niño de OCT'15, las poblaciones de cianobacterias incrementaron su aporte relativo, incluso desde MAR'15 (Figura 4). Este patrón temporal entre las poblaciones de cianobacterias y de PEU, parece estar asociado al mayor enriquecimiento de nutrientes nuevos dentro de la capa superficial durante eventos La Niña por una intensificación de las surgencias. En contraste, durante eventos El Niño, se espera un menor aporte de

nutrientes en la zona eufótica por un hundimiento de la termoclina. Ambos patrones son reflejados en la variabilidad temporal observada en las condiciones fisicoquímicas de la columna de agua (Figura 2).

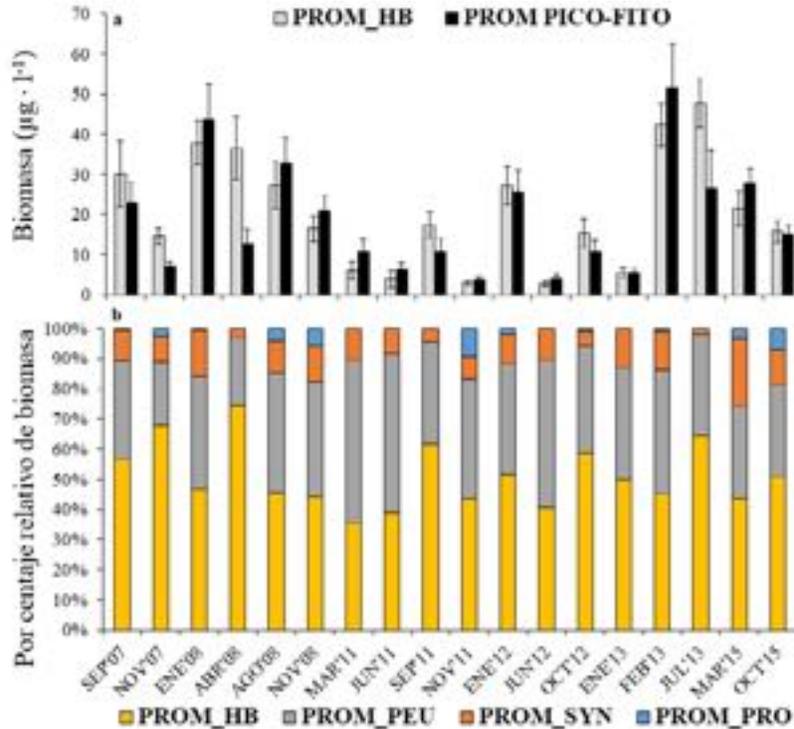


Figura 4. Serie temporal del promedio (\pm EE) de la biomasa de carbono ($\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) de (a) pico-fitoplancton (PROM PICO-FITO) y bacterias heterotróficas (PROM_HB) y (b) porcentaje relativo de la biomasa de las tres poblaciones autotróficas, *Prochlorococcus* (PROM_PRO), *Synechococcus* (PROM_SYN) y Pico-Eucariontes (PROM_PEU) con respecto a bacterias heterotróficas (PROM_HB), registradas en la columna de agua durante el periodo septiembre 2007-octubre 2015.

Finalmente, aunque los factores abióticos como temperatura, salinidad, nutrientes y la mezcla vertical aportan en gran medida a la variabilidad temporal observada en la biomasa de pico-fitoplancton, es importante destacar que ante un enriquecimiento del ecosistema (*i.e.* concentraciones de clorofila-*a* $> 1\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$), los factores bióticos como el pastoreo del microzooplancton también pueden jugar un papel preponderante. Este hecho es recientemente descrito por la hipótesis de la “intensificación del enlace microbiano” (Taylor y Landry, 2018), que explica cómo el incremento de materia orgánica proveniente del micro-fitoplancton promueve una mayor actividad y crecimiento bacteriano, pero a su vez una mayor pérdida por pastoreo de poblaciones de pico-fitoplancton que comparten predadores comunes con HB, generando con ello, un decremento de la biomasa de pico-autótrofos con respecto a la biomasa de HB. Se sugiere que este mecanismo podría haber dado lugar a mínimos valores de biomasa de pico-autótrofos respecto al aporte de HB de $> 70\%$ durante ABR’08 (Figura 4).

Conclusiones

Las estimaciones de biomasa de carbono que se han realizado a través del tiempo en este sitio de monitoreo costero que forma parte del SCC, resultan esenciales para comprender la función dentro del ciclo global del carbono de una fracción de la comunidad planctónica que es significativa en términos de abundancia y biomasa. Por lo tanto, los esfuerzos de monitoreo temporal como los descritos en esta investigación, son absolutamente necesarios para una mejor comprensión de la importancia relativa de

grupos funcionales autotróficos y heterotróficos dentro las tramas tróficas pelágicas marinas y su papel en los ciclos biogeoquímicos de los diversos ecosistemas marinos.

Literatura citada

- Azam, F. and F. Malfatti. 2007. Microbial structuring of marine ecosystems. *Nature Reviews Microbiology* 5(10):782–791.
- BjorkstEdt, E.P., R. Goericke, S. McClatchie, E. Weber, W. Watson, N. Lo, W.T. Peterson *et al.* 2012. State of the California Current 2011–2012: ecosystems respond to local forcing as La Niña wavers and wanes. *CalCOFI Report* 53:42-76.
- Chisholm, S.W., R.J. Olson, E.R. Zettler, R. Goericke,, J.B. Waterbury, N.A. Welschmeyer. 1988. A novel free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone. *Nature* 334:340–343.
- Durazo, R., R. Castro, L.E. Miranda, F. Delgadillo-Hinojosa, A. Mejía-Trejo. 2017. Condiciones hidrográficas anómalas frente al noroeste de la península de Baja California durante 2014–2016. *Ciencias Marinas* 43(2): 81–92.
- Linacre, L., M.R. Landry, R. Lara-Lara, J.M. Hernández-Ayón, C. Bazán- Guzmán. 2010a. Picoplankton dynamics during contrasting seasonal oceanographic conditions at a coastal upwelling station off Northern Baja California, México. *Journal of Plankton Research* 32(4): 539–557 DOI: 10.1093/plankt/fbp148.
- Linacre, L., R. Durazo, J.M. Hernández-Ayón, F. Delgadillo-Hinojosa, G. Cervantes-Díaz, J.R. Lara-Lara, V. Camacho-Ibar, A. Siqueiros-Valencia, C. Bazán-Guzmán. 2010b. Temporal variability of the physical and chemical water characteristics at a coastal monitoring observatory: Station ENSENADA. *Continental Shelf Research* 30(16): 1730–1742. DOI: 10.1016/j.csr.2010.07.011.
- Linacre, L., M.R. Landry, R. Cajal-Medrano, J.R. Lara-Lara, J.M. Hernández-Ayón, R.R. Mouriño-Pérez, E. García-Mendoza, C. Bazán-Guzmán. 2012. Temporal dynamics of carbon flow through the microbial plankton community in a coastal upwelling system off northern Baja California, México. *Marine Ecology Progress Series* 461: 31–46 DOI: 10.3354/meps09782.
- Lee, S. and J. A. Fuhrman. 1987. Relationships between biovolume and biomass of naturally derived marine bacterioplankton. *Applied and Environmental Microbiology* 53: 1298–1303.
- Martiny, A. C., S. Kathuria and P. M. Berube. 2009. Widespread metabolic potential for nitrite and nitrate assimilation among *Prochlorococcus* ecotypes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 10787–10792.
- McClatchie, S., R. Goericke, A. Leising, T. Auth, E. Bjorkstedt, R. Robertson, R. Brodeur, X. Du, E. Daly, C. Morgan, *et al.* 2016. State of the California Current 2015–16: Comparisons with the 1997–98 El Niño. *CalCOFI Report* 57: 5–61.
- Monger, B.C. y M.R. Landry. 1993. Flow cytometric analysis of marine bacteria with Hoechst 33342. *Applied and Environmental Microbiology* 59:905–911.
- Moore, L.R., A.F. 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.
- Jacox, M.G., E.L. Hazen, K.D. Zaba, D.L. Rudnick, C.A. Edwards, A.M. Moore and S.J. Bograd. 2016. Impacts of the 2015–2016 El Niño on the California Current System: Early assessment and comparison to past events. *Geophysical Research Letters* 43(13): 7072–7080 DOI: 10.1002/2016GL069716.
- Sherr, E. B., B.F. Sherr and P. A. Wheeler. 2005. Distribution of coccoid cyanobacteria and small eukaryotic phytoplankton in the upwelling ecosystem off the Oregon coast during 2001 and 2002. *Deep-Sea Research II* 52: 317–330.
- Taylor, A. G., and M.R. Landry. 2018. Phytoplankton biomass and size structure across trophic gradients in the southern California Current and adjacent ocean ecosystems. *Marine Ecology Progress Series* 592: 1-17.
- Worden, A. Z., J. K. Nolan and B. Palenik. 2004. Assessing the dynamics and ecology of marine picophytoplankton: the importance of the eukaryotic component. *Limnology and Oceanography* 49:168–179.