

Sandra Loza Álvarez¹ y
Beatriz Álamo¹

sloza@ceniai.inf.cu

¹Instituto de Oceanología, Ave. 1^{ra} #18406 entre 184 y 186, Playa, La Habana, Cuba.



ESTRUCTURA DEL FITOPLANCTON EN LAS AGUAS DE PLATAFORMA Y OCEÁNICAS ADYACENTES AL GOLFO DE CAZONES Y EL ARCHIPIÉLAGO JARDINES DE LA REINA

Introducción

En los últimos años, el deterioro de los ecosistemas marinos como resultado del efecto del cambio climático ha generado una gran preocupación a nivel mundial. Tanto el aumento de la temperatura como el incremento de las emisiones de gases de efecto invernadero tienen un efecto casi inmediato sobre el medio marino (Watson, Bakker, Ridgwell, Boyd, & Law, 2000).

Ante el aumento de la temperatura en el océano por efecto del cambio climático y el impacto de la contaminación, las comunidades pelágicas responden con cambios en la diversidad de

especies, afectación al proceso de la fotosíntesis y la producción primaria, así como en su distribución y abundancia (De la Lanza, Hernández, & Carvajal, 2000; Feola, Brena, Risso, & Sienna, 2008; Jozwiak, Mazur-Marzec, & Plinski, 2008); con una mayor incidencia de las cianobacterias, flagelados y dinoflagelados (Falkowski *et al.*, 2004; Sogin *et al.*, 2006; Simon, Cras, Foulon, & Lemee, 2009).

El análisis de la estructura de las comunidades fitoplanctónicas constituye una vía idónea para determinar las alteraciones que ocurren en la zona marino-costera, dada la capacidad de responder rápidamente a los cambios ambientales, por lo que constituye un indicador promisorio para predecir los posibles efectos del cambio climático. El aumento de la temperatura en el océano como consecuencia del cambio climático, causa cambios en el conjunto de microorganismos (microalgas y cianobacterias), con un mayor aporte de las cianobacterias, flagelados y dinoflagelados (Sogin *et al.*, 2006; Simon *et al.*, 2009).

La contribución a la diversidad de las microalgas es de importancia, ya que los microorganismos representan la más amplia diversidad química y molecular de la naturaleza, y son el sostén básico de los procesos del ecosistema como son, los ciclos biogeoquímicos y la trama alimentaria. También, son los responsables de mantener las relaciones vitales entre los propios microorganismos y los otros organismos superiores (Sherr & Sherr, 2000).

Para predecir la respuesta de la trama de alimentación marina ante el cambio climático, se requiere de un mayor conocimiento de la estructura y funcionamiento del fitoplancton para comprender mejor el tipo y grado de acoplamiento entre los diferentes niveles tróficos de los ecosistemas marinos (Richardson & Schoeman, 2004).

Dentro de los grupos más representativos del fitoplancton se encuentran las cianobacterias, las que también constituyen microorganismos potencialmente indicadores puesto que poseen características peculiares que les permiten una mayor capacidad de adaptación ante diferentes factores estresantes dentro del ecosistema (Smith & Smith, 2001; Paerl & Huisman, 2009).

Durante los últimos años, muchos autores han encontrado evidencias que muestran el incremento de las cianobacterias a nivel global, con relación a

otros grupos del fitoplancton, asociado con elevadas temperaturas producto del cambio climático. En Cuba, existen algunas evidencias que muestran un cambio en la estructura fitoplanctónica, con un incremento de las cianobacterias en la plataforma NO y SO (Loza, Lugioyo, Martínez, Miravet, Montalvo, & Sánchez, 2007).

Fitoplancton y el cambio climático

El fitoplancton desempeña un papel clave en la configuración del clima global al producir aproximadamente 270 millones de toneladas de O_2 /año, y secuestrar 2,000 millones de toneladas de CO_2 /año. Se plantea que estos organismos absorben un tercio de las emisiones globales de CO_2 , por lo que desempeñan una importante función en la regulación del CO_2 en la atmósfera (Duarte *et al.*, 2006).

El impacto del cambio global sobre el ecosistema marino está alterando los ciclos del carbono y nitrógeno y el reciclaje de los nutrientes, influyendo en su actividad reguladora. El incremento acelerado de las emisiones de gases de efecto invernadero, en los últimos seis años, con respecto a 1980 y 2000, ha tenido un efecto inmediato sobre el medio marino con una pérdida de eficiencia de estos microorganismos al disminuir la capacidad de captura de CO_2 , lo que representa una consecuencia negativa sobre el clima (Duarte *et al.*, 2006).

El aumento de la temperatura en el océano, provoca cambios en la diversidad de especies de fitoplancton y alteraciones en el ecosistema, por aumento de la tasa metabólica de los organismos, con un aumento de la respiración y problemas de hipoxia, por la menor solubilidad del oxígeno en aguas más cálidas; así como una disminución de los tiempos de generación de las especies que propicia la selección de las formas mejor adaptadas a las nuevas condiciones ambientales (Domis, Mooij, & Huisman, 2007).

Este aumento de la temperatura también incrementa la mortalidad de células del fitoplancton, que liberan sus contenidos celulares al medio, lo que estimula la actividad bacteriana y disminuye la capacidad de absorción de CO_2 atmosférico. Se plantea que un aumento entre 2 y 4 °C de la temperatura del océano, puede incrementar la respiración por encima de la producción primaria, y provocar que el plancton oceánico actúe como una fuente de CO_2 , lo que

agravaría el calentamiento global (Watson et al., 2000; Richardson y Shoeman, 2004).

En general, la información referente a la diversidad del fitoplancton es escasa en las dos zonas de estudio. Las investigaciones que existen corresponden a las décadas del 70 y 80 e inicios del 2000, tanto para las aguas oceánicas como de plataforma. Lo anterior expone la necesidad del establecimiento de una línea base que permita evaluar el impacto del cambio climático sobre la biodiversidad. En este sentido, la presente reseña tiene como objetivo, conocer el estado de las investigaciones relacionadas con el comportamiento de las comunidades del fitoplancton al sur de Cuba.

Una de las zonas de interés está ubicada en la plataforma suroriental (SE) de Cuba, y se extiende desde la bahía de Casilda hasta Cabo Cruz, donde se encuentran los golfos de Ana María y Guacanayabo, además del archipiélago Jardines de la Reina que constituye el límite exterior del golfo de Ana María (Borrero, López-Baluja, & Popowski, 1984). En esta plataforma sólo se realizaron investigaciones en los años 1984 y 1989 (Borrero *et al.*, 1984; Delgado & Nodar, 1989). La otra zona se encuentra en el golfo de Cazones, aledaña a la fosa de Jagua; cuyas características oceanográficas corresponden a aguas oceánicas, y limita al O, con el golfo de Batabanó (plataforma suroccidental) (Fernández-Vila, Rondón, Puentes, & Gisbert, 1987).

Debido al constante intercambio que se establece entre las plataformas y las aguas oceánicas adyacentes, es pertinente considerar la información que existe sobre la comunidad fitoplanctónica tanto en el golfo de Batabanó (plataforma suroccidental), como en las aguas oceánicas de la zona suroriental de Cuba, como único antecedente de la diversidad del fitoplancton pelágico.

En correspondencia con lo anterior, se refieren las investigaciones realizadas en la plataforma suroccidental durante los años 1967 y 1978 por López-Baluja & Vinogradova (1974) y López-Baluja (1978), y las más recientes correspondientes a los años 1998, 1999, 2000 y 2003 (Loza, Barrios, Miravet, Lugojo, Perigó, & Sánchez, 2003; Loza *et al.*, 2007) (Fig. 1).

Por otra parte, en las aguas oceánicas al sur de Cuba, se realizó una investigación multidisciplinaria entre los años 1988 y 1990 (Fig. 2) que incluyó el estudio

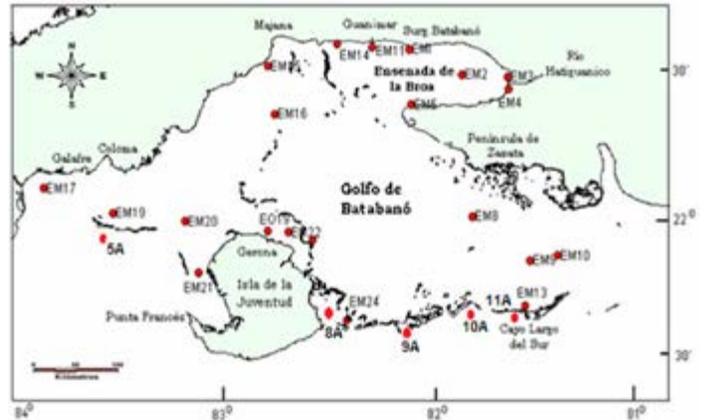


Figura 1. Ubicación de las estaciones de muestreo en la zona litoral y arrecifal del golfo de Batabanó durante los años 1998, 1999, 2000 y 2003

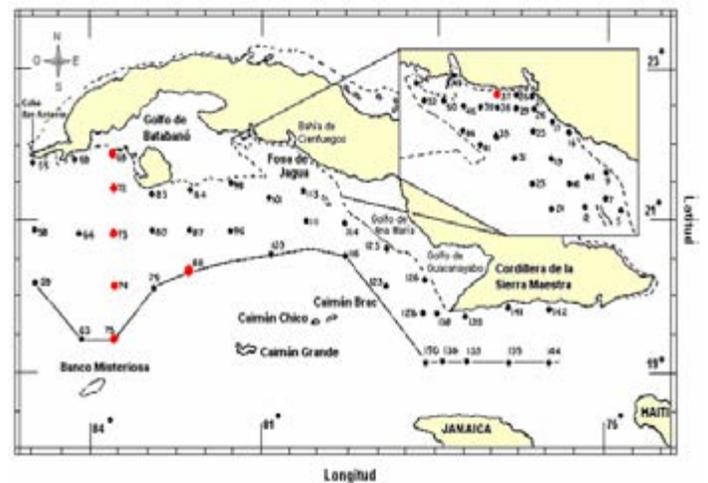


Figura 2. Ubicación de las estaciones de muestreo en las aguas oceánicas al sur de Cuba

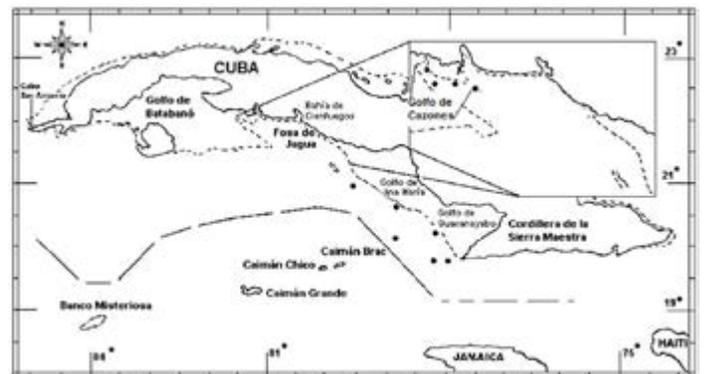


Figura 3. Ubicación de las estaciones en el golfo de Cazones y sur de los golfos de Ana María y Guacanayabo

de la diversidad y distribución espacio-temporal de la concentración y biomasa del fitoplancton y su relación con parámetros bióticos y abióticos (Loza, 2010). De esa red de estaciones en aguas oceánicas, en la figura 3 se muestra aquellas que se encuentran en el golfo de Czones y sur de los golfos de Ana María y Guacanayabo.

Diversidad y abundancia del fitoplancton en aguas de plataforma al sur de Cuba

En la plataforma suroccidental (golfo de Batabanó), los estudios realizados entre 1967 y 1978 por López-Baluja & Vinogradova (1974) y López-Baluja (1978) caracterizan el patrón de distribución de la riqueza fitoplanctónica con los mayores valores de concentración hacia la parte occidental del golfo ($210,721 \times 10^6$ cél./m³ en la superficie y $143,733 \times 10^6$ cél./m³ a 1 m del fondo), en la parte central valores intermedios ($103,170 \times 10^6$ cél./m³ en la superficie y $7,940 \times 10^6$ cél./m³ a 1 m del fondo) y las menores concentraciones en la parte oriental ($3,450 \times 10^6$ cél./m³ en la superficie y $3,857 \times 10^6$ cél./m³ a 1 m del fondo).

En la plataforma suroriental, Borrero *et al.* (1984) reportan valores de concentración de fitoplancton que variaron entre $5,86$ y $18,57 \times 10^6$ cél./m³, para abril y agosto de los años 1972 y 1973, respectivamente, y la zona al S de Santa Cruz del Sur, con los mayores valores en febrero de los años 1972 y 1973 (media = $162,70 \times 10^6$ cél./m³). Con respecto a la biomasa, la plataforma suroriental se caracterizó por tener mayores valores, los que variaron entre 111 y 430 mg/m³, mientras que en la plataforma suroccidental este parámetro resultó inferior, oscilando entre $1,57$ y $113,76$ mg/m³ (López-Baluja & Vinogradova, 1974; López-Baluja, 1978; Borrero *et al.*, 1984). La mayor productividad del fitoplancton en esta plataforma suroriental y en particular el golfo de Guacanayabo, se debe a los aportes terrígenos del río Cauto que posibilita el reciclaje de nutrientes durante todo el año (LLuis-Riera, 1983; Borrero *et al.*, 1984).

En ambas plataformas la comunidad fitoplanctónica estuvo dominada por las diatomeas, seguidas por los dinoflagelados, aunque se manifiesta un patrón estacional que se alterna entre cada época del año y que depende fundamentalmente de la renovación de

las aguas por el intercambio con el océano adyacente (López-Baluja & Vinogradova, 1974; López-Baluja, 1978; Borrero *et al.*, 1984). Según López-Baluja (1978), la comunidad de las diatomeas predomina en primavera e invierno, y la de los dinoflagelados en verano y otoño, mientras en las aguas oceánicas adyacentes al golfo de Czones presentan una gran heterogeneidad (López-Baluja & Vinogradova, 1974).

En cuanto a las cianobacterias, las especies más representativas en las aguas de las plataformas suroriental y suroccidental son: *Trichodesmium thiebautii* Gomont & Gomont, 1890; *Oscillatoria contortum* De Toni, 1939; *Oscillatoria rubescens* De Candolle & Gomont, 1892; *Oscillatoria pseudogeminata* Schmid, 1914; *Johannesbaptistia pellucida* (Dickie) W. R. Taylor & Drouet, 1938;

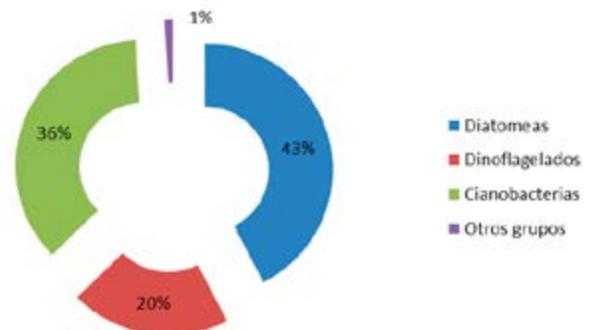


Figura 4. Contribución a la diversidad de especies de los grupos del fitoplancton durante los años 1998 al 2003

Phormidium muscicola Hub-Pest & Naum, 1929; *Spirulina subsalsa* Oerstedt & Gomont, 1892; *Spirulina margaritae* Frémy, 1927 (López-Baluja & Vinogradova, 1974; López-Baluja, 1978; Borrero *et al.*, 1984).

Durante los muestreos realizados desde 1998 al 2003, se evidenció el incremento de las cianobacterias, tanto en diversidad como en abundancia en los arrecifes y la macrolaguna del golfo de Batabanó (Fig. 4, 5 y 6). Las cianobacterias aportaron el 36% al total de especies de la comunidad (Fig. 4); con un importante aumento de la concentración en los ecosistemas arrecifales, fundamentalmente durante el muestreo de 1998, cuya concentración llegó a superar a las diatomeas y a los dinoflagelados (Fig. 5). Por su parte, en la macrolaguna, se observó un mayor aporte de las cianobacterias en las estaciones costeras con mayor

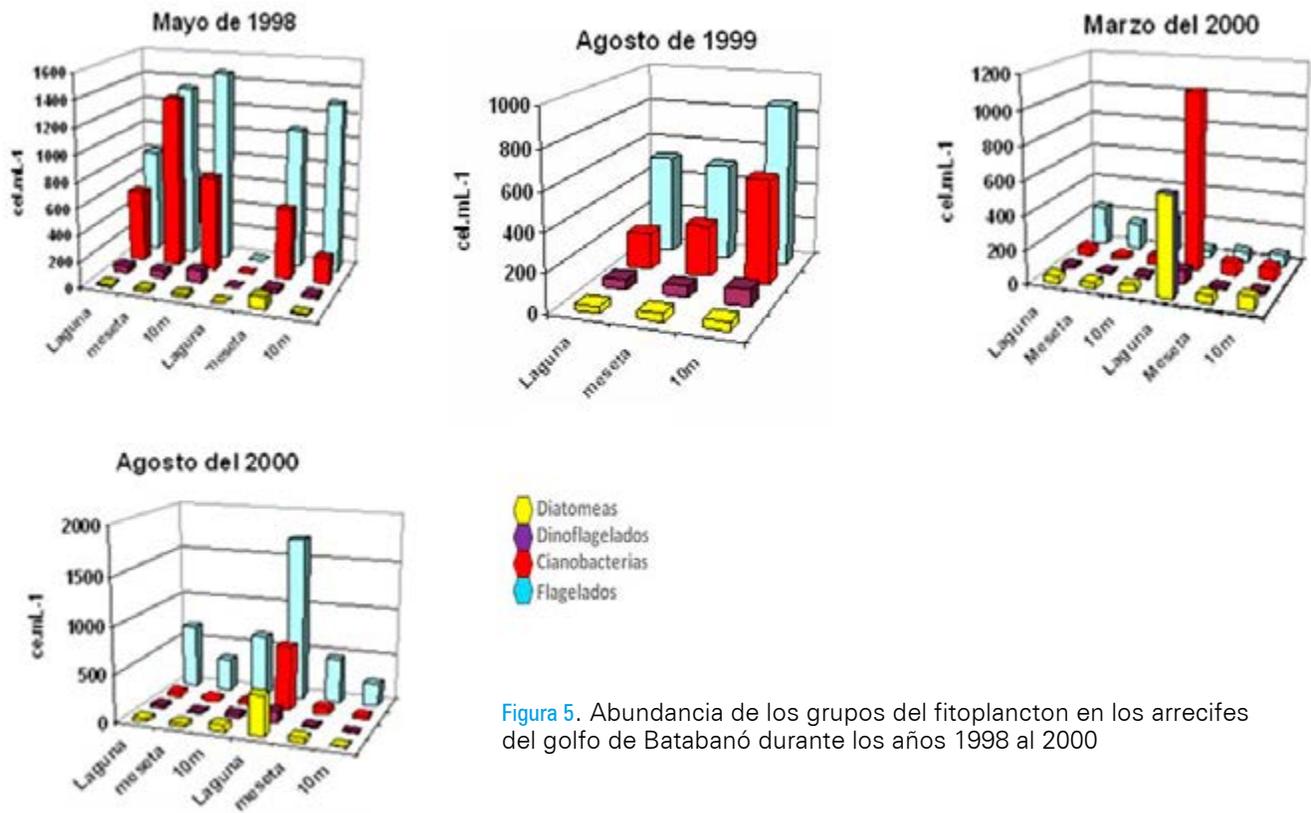


Figura 5. Abundancia de los grupos del fitoplancton en los arrecifes del golfo de Batabanó durante los años 1998 al 2000

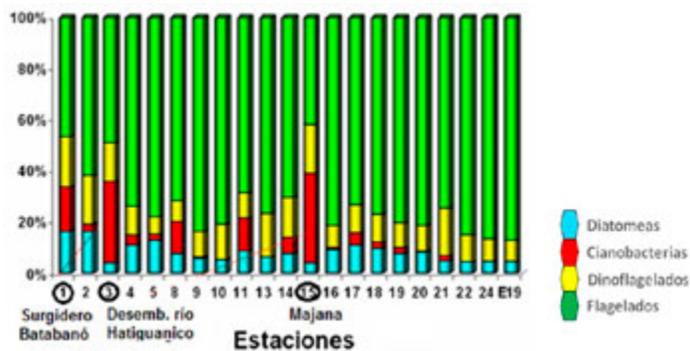


Figura 6. Abundancia relativa de los grupos del fitoplancton en la macrolaguna del golfo de Batabanó durante los años 2000 al 2003

influencia antrópica (Surgidero de Batabanó, Majana y desembocadura del río Hatiguanico) (Fig. 6) (Loza *et al.*, 2003; Loza *et al.*, 2007).

Este incremento de la concentración de las cianobacterias en los arrecifes del golfo de Batabanó estuvo relacionado con la ocurrencia del evento ENOS de 1998, mientras en la macrolaguna, se debe al efecto de la nutricación orgánica e inorgánica (Loza

et al., 2003). Lo anterior contrasta con lo informado por otros autores en las décadas de 1960 y 1970, cuando la comunidad fitoplanctónica en las aguas de plataforma estaba dominada por diatomeas (López-Baluja & Vinogradova, 1974; López-Baluja, 1978).

Diversidad y abundancia del fitoplancton en aguas oceánicas al sur de Cuba

En el inventario general del fitoplancton de las aguas oceánicas adyacentes a Cuba, en el período comprendido entre 1999 y 2005, se identificaron un total de 180 taxones, de los cuales 41 especies no habían sido informadas para las aguas oceánicas adyacentes a Cuba; lo que representó un aporte al conocimiento de la diversidad marina, no sólo a escala local, sino también regional (Loza, 2010). En general, las diatomeas fue el grupo más abundante con 84 taxa, seguidas por los dinoflagelados (47). Por

su parte, las cianobacterias contribuyeron con 23 taxa (14 especies) (Fig. 7), y mostraron un aumento en el número de taxones en la época de verano, mientras el de diatomeas resultó inferior en esa época con respecto al invierno (Loza, 2010).

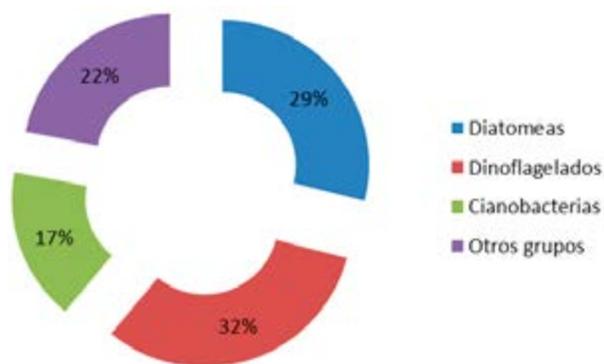


Figura 7. Contribución a la diversidad de especies de los grupos del fitoplancton en las aguas oceánicas al sur de Cuba durante los años 1988 a 1999. Tomado de Loza (2010)

La mayor contribución de las diatomeas y los dinoflagelados a la diversidad del fitoplancton observada durante 1999 y 2005, en las aguas oceánicas, se corresponde con lo informado por Popowski & Campos (1987), López-Baluja & Vinogradova (1972) y López-Baluja, Zernova & Semina (1992). Sin embargo, en ese período la estructura de la comunidad evidenció diferencias relacionadas con el incremento de la diversidad de las cianobacterias, si tenemos en cuenta que Popowski & Campos (1987), López-Baluja & Vinogradova (1972) y López-Baluja *et al.* (1992), informaron sólo cuatro, tres y ocho especies, respectivamente, para la misma zona.

Los cambios en las condiciones ambientales en las aguas oceánicas como consecuencia del cambio climático, se relacionan fundamentalmente, con el incremento de la temperatura superficial del mar (TSM) (Duarte *et al.*, 2006). En las aguas oceánicas de Cuba, se informa que a partir de 1993, la TSM se elevó $0,6\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0,2\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Fernández-Vila, Piñeiro, Pérez, Simanca, & Vega, 2009), por lo que este aumento en el número de cianobacterias pudiera sugerir uno de los primeros indicios de la respuesta de la comunidad fitoplanctónica al cambio climático.

Demarcq, Barlow & Shillington (2003) plantean que a partir de los años 70, en regiones de América Latina y

el Caribe se observa con más fuerza un reforzamiento de la variabilidad climática, sobre todo de los valores extremos, que ha repercutido en el comportamiento general del clima, dando lugar a un evidente cambio climático.

El incremento de las cianobacterias en las aguas oceánicas también pudiera estar favorecido por el aporte de este grupo a partir de las aguas de las plataformas aledañas. Lo anterior se sustenta en el aumento del número de especies de cianobacterias (37) informado por Loza *et al.* (2003) en la plataforma suroccidental, en comparación con los inventarios realizados por López-Baluja & Borrero (1977). Estos incrementos detectados en la zona costera en los últimos años, estuvieron relacionados directamente con un enriquecimiento de amonio y fosfatos, como indicadores de contaminación inorgánica asociada al desarrollo socio-económico y turístico (Loza, 2010).

En este sentido, los antecedentes encontrados en las aguas marinas y costeras de Cuba sustentan que las cianobacterias constituyen adecuados indicadores de las alteraciones ambientales relacionadas con los impactos antrópicos y el cambio climático, como son la contaminación por elevadas concentraciones de fosfatos y amonio y el incremento de la temperatura (Khattak, Noorzaman, & Ghulam, 2005; Fontúrbel, Molina, & Richard, 2006).

Este grupo se distingue por la variedad de características ecofisiológicas que les permite ser exitosas en un amplio rango de condiciones ambientales (Smith & Smith, 2001; Jozwiak *et al.*, 2008; Bonilla, 2009). Las evidencias experimentales y análisis de series históricas han permitido concluir que el aumento de la temperatura propicia la estratificación térmica y cambios en la profundidad de la zona de mezcla (Reynolds, 2006; Domis *et al.*, 2007; Paerl & Huisman, 2008), lo que beneficia el desarrollo de cianobacterias con vesículas de gas (Oliver & Ganf, 2000; Paerl & Huisman, 2009).

Distribución espacio-temporal de la concentración y biomasa de las fracciones del fitoplancton (nanoplancton y microfitoplancton) en las aguas oceánicas al sur de Cuba

La fuerte dependencia que se establece entre los organismos planctónicos y la hidrodinámica de las aguas, garantiza el buen funcionamiento del ecosistema oceánico, sobre todo en condiciones oligotróficas, como es el caso de las aguas oceánicas alrededor de Cuba, ya que las fracciones más pequeñas del plancton responden más rápidamente a los pequeños incrementos de nutrientes que ocurren en el medio, por lo que desempeñan un papel importante en el funcionamiento trófico del ecosistema (Lee & Williams, 2000; Arístegui & Montero, 2005). Además, el componente heterotrófico de la fracción nanoplanctónica interviene en el reciclaje de los nutrientes mediante la descomposición de la materia orgánica (Kirchman, 2000).

En la capa superficial de las aguas oceánicas al S de Cuba, la concentración de nanoplancton autótrofo (NA) en el verano de 1989, varió entre 85 y 6380 cél./mL⁻¹, con un valor promedio de 380 ± 289 cél./mL⁻¹. En la fosa de Jagua, resultó significativamente superior con respecto al resto de las aguas oceánicas ($U = 301,00$; $p = 0,0035$; $n = 65$), registrándose los mayores valores en el golfo de Cazones (media = 1532 cél./mL⁻¹) (Fig. 8) (Loza, 2010).

La concentración de nanoplancton heterótrofo (NH) en el sur, osciló de 11517 a 40297 cél./mL⁻¹, con una media de 18013 ± 2774 cél./mL⁻¹ (Fig. 8), y no se encontraron diferencias significativas entre las concentraciones en la fosa de Jagua y el resto de las aguas oceánicas. Los valores de concentración de NH resultaron hasta tres órdenes superiores con relación al nanoplancton autótrofo (Loza, 2010).

Los valores de biomasa de NA variaron entre 0,03 y 1,7 mgC/m³, con un promedio de $0,51 \pm 0,24$ mgC/m³, mientras que la biomasa del NH osciló entre 4,8 y 62,4 mgC/m³ (media = $14,4 \pm 4,2$ mgC/m³). La región de la fosa de Jagua se caracterizó por presentar valores de biomasa significativamente mayores con respecto al resto de las aguas oceánicas al sur de Cuba ($U = 262,00$; $p = 0,0006$; $n = 65$) (Fig. 9). El patrón de distribución de la biomasa del NA y del NH fue similar, con zonas de mayores valores ubicadas al O y E de la fosa de Jagua, correspondientes a los golfos de Cazones y de Ana María, respectivamente (Fig. 9) (Loza, 2010).

Las áreas de mayores valores de concentración y biomasa de nanoplancton autótrofo y heterótrofo encontradas al O y E de la fosa de Jagua, están

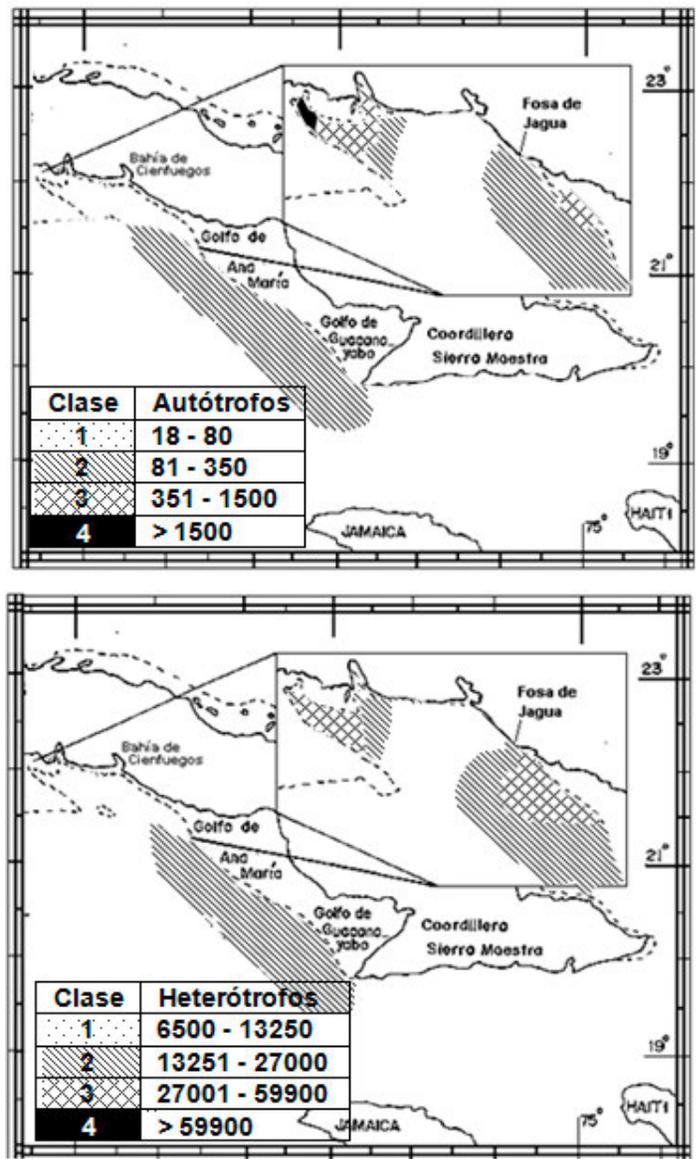


Figura 8. Distribución de la concentración del nanoplancton autótrofo (izquierda) y heterótrofo (derecha) en las aguas oceánicas al sur de Cuba en época de verano. Tomado de Loza (2010)

asociadas con la existencia de un giro ciclónico de permanencia en el tiempo próximo al golfo de Ana María (Andrade & Barton, 2000; Arriaza, Ramírez, Simanca, Rodas, Milian-Lorenzo, & Romero-Suárez, 2008) que propicia la entrada de energía al sistema, ya que favorece la mezcla vertical que fertiliza la capa fótica; así como con los aportes de aguas enriquecidas de materia orgánica y nutrientes provenientes de los golfos de Batabanó (Lorenzo, Simanca, Rodas, Arriaza,

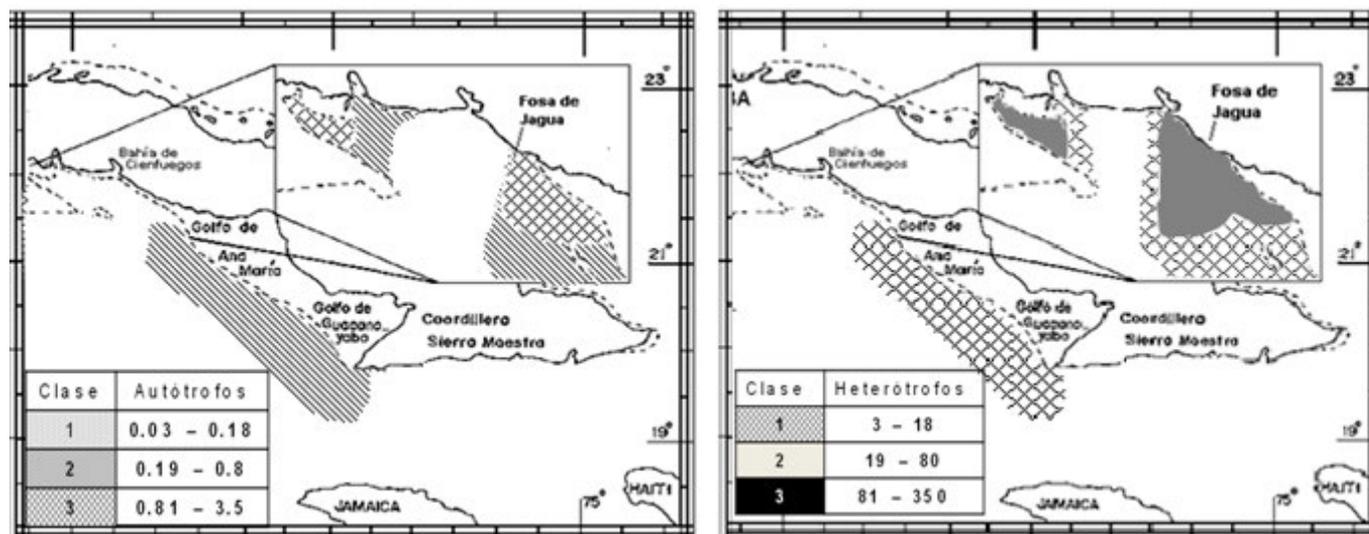


Figura 9. Distribución de la biomasa del nanoplancton autótrofo (izquierda) y heterótrofo (derecha) en las aguas oceánicas al sur de Cuba en época de verano. Tomado de Loza (2010)

Hernández, & Martínez, 2007) y Ana María, cuya importante productividad biológico-pesquera ha sido informada por Claro (2001) y Baisre (2004).

Otras fuentes de ingresos de materia orgánica e inorgánica al golfo de Cazonos lo constituye el aporte de las aguas provenientes de la bahía de Cochinos (Petrova, Villasuso, & Alfonso, 2007), así como el escurrimiento superficial y subterráneo de las aguas de la ciénaga de Zapata (Lluis-Riera, 1983; Petrova *et al.*, 2007).

Las elevadas concentraciones y biomasa de las componentes nanoplanctónicas encontradas en el *O* y *E* de la fosa de Jagua garantizan el flujo de energía hacia otros niveles de la trama trófica pelágica, lo que se evidencia por las elevadas concentraciones de microzooplancton, de larvas de langosta *Panulirus argus* Latreille, 1804 y de larvas de peces informadas por Orozco (1997), Alfonso (1998) y Gutiérrez, Montolio & Frías (1990) en estas áreas de la cuenca. Existen referencias que en el golfo de Cazonos (*O* de la fosa de Jagua) los valores de clorofila *a* son relativamente altos (media = 0,14 mgC/m³), lo que refleja la existencia de una comunidad fitoplanctónica abundante, joven y activa que se corresponde con el bajo índice de pigmentos fotosintéticos (0,24) informado por Pérez, Gil, Loza & Lugioyo (2009).

Los bajos valores de concentración y biomasa del NA y NH en las aguas oceánicas de la región suroriental de Cuba, pudieran estar asociados a la presencia de extensos remolinos anticiclónicos que se trasladan por el mar Caribe a través del Paso de los Vientos (Andrade & Barton, 2000; Arriaza *et al.*, 2008), que contribuyen a reforzar la baja disponibilidad de nutrientes en estas aguas oceánicas.

La elevada biomasa de los componentes heterotróficos del nanoplancton, confirma el papel fundamental que desempeñan los organismos heterótrofos del nanoplancton en el funcionamiento de la trama trófica pelágica, y sustenta que la actividad remineralizadora de la materia orgánica por parte de estos microorganismos constituye una de las vías fundamentales de entrada de energía en ambientes oligotróficos (Ducklow, 2000; Kirchman, 2000; Sherr & Sherr, 2000). Según estos autores, la descomposición de la materia orgánica, la regeneración de nutrientes y la producción de materia orgánica son procesos fundamentales que caracterizan el estado trófico del ecosistema oceánico.

En el lazo microbiano, los organismos heterótrofos convierten la materia orgánica disuelta, que aportan los autótrofos, en biomasa; de esta forma se transfiere la energía hacia los otros niveles tróficos, cuando ellos son consumidos por los protozoos y el zooplancton (Ducklow, 2000). Legendre & Ressler (1996) y Pérez *et al.* (2005) señalan que en los sistemas caracterizados funcionalmente por redes tróficas microbianas, un porcentaje significativo de la materia circula a través del compartimiento orgánico disuelto.

La concentración celular del microfitoplancton en las aguas oceánicas al sur de Cuba durante los muestreos realizados entre 1989 y 2005, osciló de 1,01 a 264,21 $\times 10^6$ cél./m³, con valores significativamente mayores en la fosa de Jagua, tanto en invierno (U= 11,00; p= 0,02628; n= 40), como en verano (U= 24,00; p= 0,04258; n= 40) (Tabla 1). Los valores de biomasa variaron entre 0,09 y 5,45 mgC/m³ (Tabla 1), y no se encontraron diferencias significativas entre los diferentes grupos, en la época de invierno de ambos años (Loza, 2010).

Tabla 1. Valores máximos, mínimos y promedios (\pm desviación estándar) de la concentración celular y la biomasa del microfitoplancton en las aguas oceánicas adyacentes a Cuba, durante los muestreos de 1989, 1999 y 2005. Tomado de Loza (2010)

| AGUAS OCEÁNICAS AL SUR DE CUBA | | | | | |
|--------------------------------|-------|--|----------------------------------|--|----------------------------------|
| Muestreos | | Fosa de Jagua | | ZEE | |
| | | Concentración ($\times 10^6$ cél./m ³) | Biomasa (mgC/m ³) | Concentración ($\times 10^6$ cél./m ³) | Biomasa (mgC/m ³) |
| Feb-Mar 1989 | Máx. | 8,83 | 1,4 | 4,15 | 4,67 |
| | Min. | 2,95 | 0,36 | 1,11 | 0,09 |
| | Prom. | 4,69 \pm 2,43 | 0,73 \pm 0,42 | 2,56 \pm 0,89 | 0,94 \pm 1,23 |
| May-Jun 1989 | Máx. | 18,85 | 4,66 | 5,65 | 2,54 |
| | Min. | 2,88 | 0,32 | 1,01 | 0,19 |
| | Prom. | 7,04 \pm 4,78 | 1,38 \pm 0,84 | 3,50 \pm 1,09 | 0,87 \pm 0,43 |
| Jul-Ago 1989 | Máx. | 264,21 | 5,45 | 12,33 | 3,83 |
| | Min. | 3,15 | 0,85 | 1,25 | 0,45 |
| | Prom. | 37,49 \pm 5,08 | 2,26 \pm 1,68 | 4,73 \pm 1,37 | 1,15 \pm 0,82 |
| Marzo 2005 | Máx. | * | * | 5,12 | 1,4 |
| | Min. | * | * | 1,01 | 0,17 |
| | Prom. | * | * | 3,09 \pm 1,29 | 0,50 \pm 0,40 |

*No existe información

En la fosa de Jagua, tanto la concentración como la biomasa resultaron mayores en los muestreos del verano de 1989 (media= 22,26 \pm 4,9 $\times 10^6$ cél./m³ y 1,92 \pm 1,2 mgC/m³), con respecto al del invierno (media= 4,69 \pm 2,43 $\times 10^6$ cél./m³ y 0,73 \pm 0,42 mgC.m³) (Tabla 1) (Loza, 2010). Los dinoflagelados y otros grupos fueron los que determinaron los valores de biomasa del microfitoplancton en el verano (Fig. 10), con excepción de la zona aledaña a la bahía de

Cienfuegos, donde las diatomeas fue el grupo de mayor contribución. Sin embargo, en el invierno, el aporte de la biomasa de los dinoflagelados fue mayor con relación al verano (Fig. 10).

En el resto de las aguas oceánicas al sur, se encontró un predominio de la biomasa de los dinoflagelados y de otros grupos, tanto en verano como en invierno de 1989; mientras que la de las diatomeas fue baja (Fig. 11) (Loza, 2010).

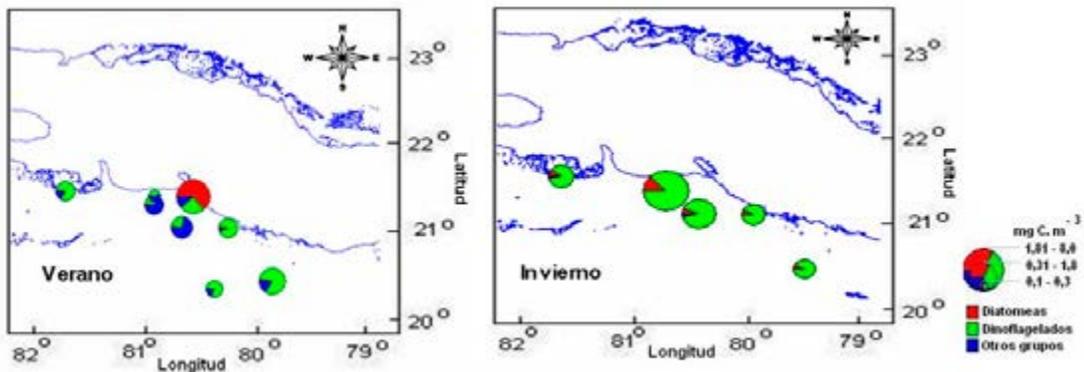


Figura 10. Distribución de la biomasa de los diferentes grupos del microfitoplancton en la fosa de Jagua y al sur de Cuba en el verano e invierno de 1989. Tomado de Loza (2010).

Con relación a la contribución de los diferentes grupos a la biomasa total del microfitoplancton en las aguas oceánicas al sur de Cuba, se encontró que los dinoflagelados fueron los que más aportaron en 1989 (Fig. 12). No obstante, se apreciaron diferencias entre la fosa de Jagua y el resto de las aguas oceánicas, determinado por el aporte significativamente mayor que las diatomeas (20%) en el verano, con relación al invierno (9%) ($U = 109,50$; $p < 0,0001$; $n = 59$); mientras otros grupos representaron un 20% (Fig. 12). En el resto de las aguas oceánicas al sur, no se observó una diferencia marcada entre épocas, en cuanto a la contribución relativa de los tres grupos fitoplanctónicos (Fig. 12) (Loza, 2010).

La composición y distribución de la fracción del microfitoplancton en las aguas oceánicas adyacentes a Cuba, estuvo igualmente relacionada con las características oceanográficas y con los cambios en la disponibilidad de nutrientes en el medio, asociado a las variaciones estacionales entre el verano y

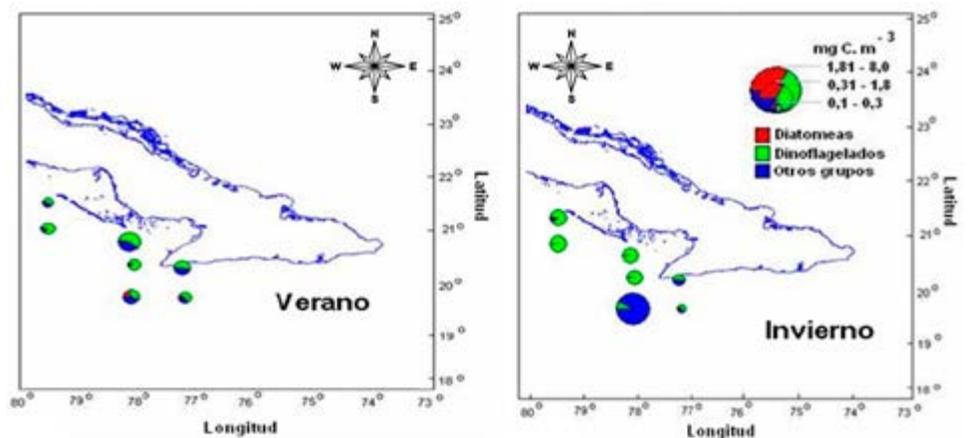


Figura 11. Distribución de la biomasa de los diferentes grupos del microfitoplancton en las aguas oceánicas al sur de Cuba, en el verano e invierno de 1989. Tomado de Loza (2010)

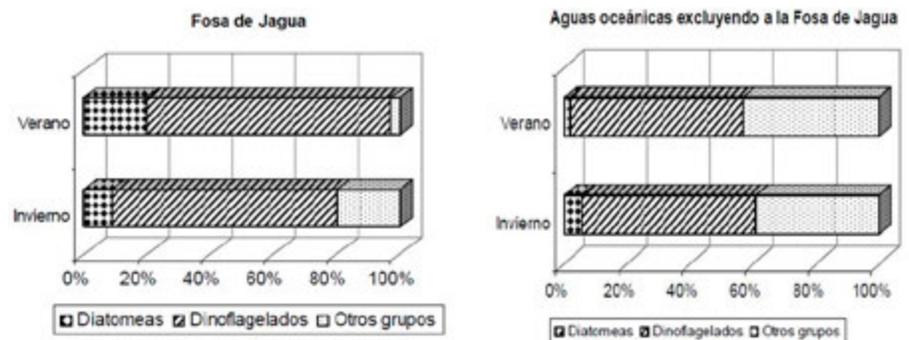


Figura 12. Contribución relativa de los principales grupos a la biomasa del microfitoplancton en las aguas oceánicas al sur de Cuba, en el verano e invierno de 1989. Tomado de Loza (2010)

el invierno y a los requerimientos fisiológicos de los grupos de las microalgas (Loza, 2010).

La elevada contribución de los dinoflagelados a la biomasa total del microfitoplancton, en ambas épocas, guarda relación con las características fisiológicas de este grupo, que le permiten su desarrollo en aguas oligotróficas. Los dinoflagelados tienen bajos requerimientos de nutrientes y sus óptimos de temperatura e iluminación son altos (Sorokin, 2002), además pueden adoptar diferentes formas de nutrición (autótrofa, heterótrofa y mixotrófica) en dependencia de las características del medio (Gaines & Elbrächter, 1987; Gamboa-Márquez, Sánchez-Suárez, & Barbera-Sánchez, 1994).

Sin embargo, el aporte de las diatomeas a la biomasa total del microfitoplancton está más relacionado con la disponibilidad de nutrientes en las aguas oceánicas. El incremento obtenido en la fosa de Jagua, en el verano, se favorece por el mayor aporte de las aguas enriquecidas en nutrientes procedentes de las plataformas aledañas y las bahías en la época lluviosa. En el resto de las aguas oceánicas, las diatomeas responden al enriquecimiento relativo en nutrientes que ocurre en el invierno, por el debilitamiento de la estratificación térmica de la columna de agua que incrementa el espesor de la capa superior mezclada y favorece la incorporación de nutrientes desde capas profundas, al presentar altos requerimientos de nitrógeno de nitratos y nitritos, y bajos niveles de iluminación y temperatura (Sorokin, 2002; Hopcroft & Roff, 2003; Órnólfsdóttir, Lumsden, & Pinckney, 2004).

Los resultados informados por Loza (2010) sobre la variación de las concentraciones de fósforo de fosfatos y de nitrógeno de nitratos más nitritos entre el verano y el invierno de 1989 y 2005, en las aguas oceánicas al sur confirman lo anteriormente planteado. Esa autora detectó concentraciones significativamente superiores en el invierno, con relación al verano ($F_{(1,128)} = 44,35$; $p < 0,0001$ y $F_{(1,128)} = 26,32$; $p = 0,00001$), respectivamente. En invierno, el valor promedio de P-PO₄ fue de $0,152 \pm 0,07 \mu\text{mol/L}^{-1}$ y de NO₂ + NO₃ de $0,89 \pm 0,71 \mu\text{mol/L}^{-1}$, mientras que en el verano el promedio de P-PO₄ fue de $0,081 \pm 0,05 \mu\text{mol/L}^{-1}$ y de NO₂ + NO₃ de $0,11 \pm 0,08 \mu\text{mol/L}^{-1}$. Estos resultados sustentan los incrementos de clorofila *a* obtenidos en el invierno por la NASA para el área (Melo, Pérez, & Cerdeira, 1995; Melo, Muller-Karger, Pérez, Victoria, Cárdenaz, & Mitrani, 2000).

El mayor aporte de la biomasa de los otros grupos al microfitoplancton total ocurre fundamentalmente en la época de verano, debido al desarrollo de la cianobacteria *Trichodesmium thiebautii* Gomont & Gomont, 1890. Lo anterior pudiera guardar relación con el incremento de la estratificación térmica asociado a las elevadas temperaturas propias de esta época, lo que propicia condiciones ambientales de microaerofilia necesarias para estimular la capacidad que tiene esta especie de fijar el nitrógeno molecular del aire (Carpenter & Romas, 1991; Berman-Frank, Lundgren, & Falkowski, 2003; Wojciechowska, Poniewozik, & Pasztaleniec, 2004; Sant'Anna, Azevedo, Agujaro, Carvalho, & Souza, 2005).

La presencia de cianobacterias en las aguas oceánicas oligotróficas de Cuba se corresponde con lo observado por Tyrrell (1999), quien concluye que en el mar, el nitrógeno es el principal nutriente limitante y que en las capas menos profundas se hace más acentuado el déficit de este elemento, lo que favorece el desarrollo de organismos fijadores del nitrógeno molecular. Las cianobacterias diazotróficas sin heterocistos son consideradas como los contribuidores más importantes de nitrógeno en los océanos (Karl, 2000). Estas especies han desarrollado adaptaciones temporales y espaciales para que ocurra un balance entre la fotosíntesis y la fijación del N² (Berman-Frank *et al.*, 2003).

Loza (2010) plantea que en la capa superficial de las aguas oceánicas de Cuba existe un déficit de nitrógeno inorgánico que actúa como nutriente limitante para el desarrollo de los productores primarios, y favorece el aumento de especies diazotróficas, ya que la relación nitrógeno inorgánico-fósforo inorgánico en la capa fótica (0-200 m) resultó 4 veces inferior al valor de la relación para el agua de mar (15-16):1 (Redfiel, Ketchum, & Richards, 1963).

Distribución del fitoplancton y su relación con algunas variables bióticas y abióticas en las aguas oceánicas de Cuba

Loza (2010) señala que en las aguas oceánicas de Cuba se encontró correlación positiva entre la biomasa del nanoplancton con el microzooplancton ($r = 0,52$; $p < 0,05$; $n = 23$) y con la concentración de nitratos ($r = 0,31$; $p < 0,05$; $n = 25$); entre el microfitoplancton

con los nitratos ($r = 0,36$; $p < 0,05$; $n = 18$) y con el oxígeno disuelto ($r = 0,36$; $p < 0,05$; $n = 18$); la biomasa del nanoplancton autótrofo se correlacionó con la del heterótrofo ($r = -0,39$; $p < 0,05$; $n = 23$), con la clorofila *a* ($r = 0,34$; $p < 0,05$; $n = 25$) y con la biomasa del microzooplancton ($r = 0,52$; $p < 0,05$; $n = 23$). También, el NH y NA se correlacionaron positivamente con los fosfatos ($r = 0,47$ y $0,32$; $p < 0,05$; $n = 23$, respectivamente) (Loza, 2010).

La relación existente entre la biomasa del nanoplancton y el microfitoplancton con la concentración de nitrógeno de nitratos más nitritos, sugiere que la mayor disponibilidad de estos nutrientes favorece la producción de biomasa de estas fracciones, y también estimulan la liberación de oxígeno mediante la fotosíntesis (Loza, 2010).

La biomasa del nanoplancton autótrofo se correlacionó con la clorofila *a*, lo que se explica por la contribución que tiene el nanoplancton autótrofo en la concentración de pigmentos y en la productividad primaria total (Loza, 2010).

Conclusiones

1. La estructura del fitoplancton, en las aguas de la plataforma suroccidental y en las aguas oceánicas de la zona suroriental de Cuba, desde finales del siglo XX presentó diferencias con respecto a las décadas del 60 al 70, por el notable aumento de las cianobacterias tanto en diversidad como en abundancia, lo que pudiera sugerir uno de los primeros indicios de la respuesta de la comunidad fitoplanctónica al cambio climático.
2. El incremento de las cianobacterias en las aguas de plataforma y oceánicas tiene relación con la contaminación inorgánica por elevadas concentraciones de fosfatos y amonio y el incremento de la temperatura superficial de las aguas, por lo que este grupo constituye un adecuado indicador de las alteraciones ambientales relacionadas con los impactos antrópicos y el cambio climático.
3. La concentración y la biomasa de las fracciones del fitoplancton entre 1989 y 2005, en la fosa de Jagua, fueron mayores en el verano con respecto al invierno, y significativamente superiores con respecto al resto de las aguas oceánicas, con los mayores valores en los golfos de Cazonés y de Ana María.

Referencias

- Alfonso, I. (1998).** Abundancia y distribución larval de la langosta espinosa *Panulirus argus* en aguas oceánicas cubanas, Universidad de la Habana, La Habana, Cuba. 41p.
- Andrade, C. A., & Barton, E. D. (2000).** Eddy development and motion in the Caribbean Sea. *J. Geoph. Res.*, 105(C11), 26 p.
- Arístegui, J., & Montero, M. F. (2005).** Temporal and spatial changes in plankton respiration and biomass in the Canary Islands region: the effect of mesoscale variability. *J. Mar. Syst.*, 54, 65-82.
- Arriaza, L., Ramírez, O. J., Simanca, L., Rodas, D. E., Milian-Lorenzo, D. E., & Romero-Suárez, P. L. (2008).** Determinación de corrientes marinas para la gestión ambiental marino-costera cubana. Contribución a la Educación y la Protección Ambiental. 8: 185-196.
- Baisre, J. (2004).** Marco Ecológico, Cap.1. En: La pesca marítima en Cuba. Ed. Científico-Técnica, La Habana, 372 p.
- Berman-Frank, I., Lundgren, P., & Falkowski, P. (2003).** Nitrogen fixation and photosynthetic oxygen evolution in cyanobacteria. En: *Microbiology*. 154, 157-164.
- Bonilla, S. (Ed.) (2009).** Cianobacterias planctónicas del Uruguay. Manual para la identificación y medidas de gestión. Uruguay: Programa Hidrológico Internacional. ISBN 978-92-9089-138-3. Documento Técnico. PHI N° 16.104 pp.
- Borrero, N., López-Baluja, L., & Popowski, G. (1984).** Distribución del fitoplancton en la región SE de la plataforma de Cuba. *Rep. Invest. Inst. Oceanol. Acad. Cienc. Cuba*, 27, 1-29.
- Carpenter, E. J., & Romas, K. (1991).** Major role of the cyanobacterium *Trichodesmium* in nutrient cycling in the North Atlantic Ocean. *Science*, 254, 1356-1358.
- Claro, R. (2001).** Ecology of the Marine Fishes of Cuba. (Eds. Claro, R., Lindeman, C. & Parenti, L. R). Smithsonian Inst. Press. 215 p.
- De la Lanza, G., Hernández, S., & Carvajal, J. L. (2000).** Organismos indicadores de la calidad del agua y de la contaminación (bioindicadores). Ed: Plaza & Valdés, S. A. de C. V., 458 pp.
- Delgado, G., & Nodar, R. (1989).** Variaciones estacionales del fitoplancton en la región suroriental de la plataforma S de Cuba (Zona A). *Rev. Inv. Pesq.*, 14(1-4), 48-72.
- Demarcq, H., Barlow, R. G., & Shillington, F. A. (2003).** Climatology and variability of sea surface temperature and surface chlorophyll II in the Benguela and Agulhas ecosystems as observed by satellite imagery. *Afr. J. mar.*

Sci., 25, 363–372.

Domis, L. N. S., Mooij, W. M., & Huisman, J. (2007). Climate-induced shifts in an experimental phytoplankton community: a mechanistic approach. *Hydrobiologia*, 584, 403-413.

Duarte, C., Alonso, S., Benito, G., Dachs, J., Montes, C., Pardo, M.,...Valladares, F. (2006). Cambio global: Impacto de la actividad humana sobre el sistema tierra. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Colección Divulgación. Madrid. 166 p.

Ducklow, H. W. (2000). Bacterial Production and Biomass in the Oceans (Chapter 4). En: *Microbial Ecology of the Oceans* (Ed. Kirchman, D. L., Wiley-Liss), New York. 85-120.

Falkowski, P. G., Katz, E., Knoll, A. H., Quigg, A., Raven, J. A., Schofield, O.,... Taylo, F. J. R. (2004). The Evolution of Modern Eukaryotic Phytoplankton. *Science*, 305, 354-360.

Feola, G., Brena, B., Risso, J., & Sienna, D. (2008). Programa de Monitoreo de Agua de Playas y Costa de Montevideo. En: Informe Técnico: Playas. Informe temporada estival: 2007-2008 Montevideo, Laboratorio de Calidad Ambiental. Dpto. de Desarrollo Ambiental. Intendencia Municipal de Montevideo (IMM).

Fernández-Vila, L., Piñeiro, R., Pérez, I., Simanca, J., & Vega, F. (2009). Evidencias oceanográficas del cambio climático en las aguas marinas cubanas. En: *La biodiversidad marina y costera y el cambio climático en Cuba*.

Fernández-Vila, L., Rondón, H., Puentes, H., & Gisbert, M. (1987). Régimen dinámico de la zona Golfo de Cazonés-Bahía de Casilda. Elaboración de Tema. Archivo Científico Instituto de Oceanología. Cuba, 14 p.

Fontúrbel, F., Molina, C., & Richard, E. (2006). Evaluación rápida de la diversidad de fitoplancton en aguas eutróficas del lago Titikaka (Bolivia) y su uso como indicador del grado de contaminación. *Ciencia Abierta Internacional*, 29, 2-12.

Gaines, G., & Elbrächter, M. (1987). Heterotrophic nutrition. En: Taylor, F. J. R. (Ed.), *The Biology of dinoflagellates*, Blackwell, Oxford. 224-268 p.

Gamboa-Márquez, J. F., Sánchez-Suárez, I. G., & Barbera-Sánchez, A. (1994). Dinoflagelados (Pyrrophyta) del Archipiélago Los Roques (Venezuela): Familias Prorocentraceae y Ostreopsidaceae. *Acta Científica Venezolana. Biol. Mar.*, 45, 140-152.

Gutiérrez, E., Montolio, M., & Frías, M. P. (1990). Composición de la comunidad ictioplanctónica de las aguas territoriales al sur de Cuba. En: *Memorias del II Congreso de Ciencias del Mar*, La Habana, Cuba.

Hopcroft, R. R., & Roff, J. C. (2003). Response of Tropical Marine Phytoplankton Communities to Manipulations of Nutrient Concentration and Metazoan Grazing. *Bull. Mar. Sci.*, 73(2), 397-420.

Jozwiak, T., Mazur-Marzec, H., & Plinski, M. (2008). Cyanobacterial blooms in the Gulf of Gdan'sk (southern Baltic): The main effect of eutrophication. *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 37, 115-121.

Karl, M. (2000). A source of 'new' nitrogen in the sea. *Trends in Microbiology*, 8, 301 p.

Khattak, T. M., Noorzaman, B., & Ghulam, M. (2005). Evaluation of Algae from the Effluent of Dandot Cement Company, Dandot, Pakistan. *J. Appl. Sci. Environ. Mgt.*, 9(1), 147 – 149.

Kirchman, D. L. (2000). Uptake and Regeneration of Inorganic Nutrients by Marine Heterotrophic Bacteria (Chapter 9). En: *Microbial Ecology of the Oceans*. (Ed.), Kirchman, D. L., Wiley-Liss, New York. 262-288 pp.

Lee, M. M., & Williams, R. G. (2000). The role of eddies in the isopycnic transfer of nutrients and their impact of biological production. *J. Mar. Res.*, 58, 895-917.

Legendre, L., & Rassoulzadegan, F. (1996). Plankton and nutrient dynamics in marine waters. *Ophelia.*, 41, 153-172.

Lluís-Riera, M. (1983). Régimen hidrológico de la plataforma insular de Cuba. *Cien. de la Tierra y el Espacio*, 7, 81-110.

López-Baluja, L. (1978). Variaciones estacionales del fitoplancton en el Golfo de Batabanó. *Cien. Biol.*, 2, 59-89.

López-Baluja, L., & Borrero, N. (1977). Lista de especies de algas unicelulares para las aguas de la plataforma cubana. *Acad. Cien. Cuba. Inf. Cient.-Tec.*, (11), 20 pp.

López-Baluja, L., & Vinogradova, L. (1972). El fitoplancton en aguas adyacentes al archipiélago cubano. *Ser. Oceanol.*, 13, 1 - 24.

López-Baluja, L., & Vinogradova, L. (1974). Fitoplancton de la plataforma SO de Cuba. Academia de Ciencia de Cuba. *Ser. Oceanol.*, 24, 1-17.

López-Baluja, L., Zernova, V. V., & Semina, G. I. (1992). El fitoplancton de aguas cubanas y del Golfo de México (en ruso). Nauka, p. 214.

Lorenzo, S., Simanca, J., Rodas, L., Arriaza, L., Hernández, M., & Martínez, C. (2007). Carta de circulación general de las aguas del golfo de Batabanó, Cuba. *Informática 2007*. (ISBN 978 959 285 002).

Loza, S. (2010). Estructura y funcionamiento del fitoplancton mayor que 133 μm en las aguas

oceánicas de Cuba. Tesis presentada en opción al grado científico de Doctor en Ciencias Biológicas, 100 p.

Loza, S., Barrios, K., Miravet, M. E., Lugioyo, M., Perigó, E., & Sánchez, M. (2003). Respuesta del fitoplancton ante el estrés ambiental en los ecosistemas arrecifales. *Protección del Hombre y la Naturaleza. Cátedra de Educación Ambiental. VIII:* 21- 24.

Loza, S., Lugioyo, L., Martínez, M., Miravet, M. E., Montalvo, J., & Sánchez, M. (2007). Evaluación de las aguas del Golfo de Batabanó a partir de indicadores biológicos y químicos. *Rev. Invest. Mar.*, 28(2), 111-120.

Melo, N., Muller-Karger, F., Pérez, R., Victoria, I., Cárdenaz, P., & Mitrani, I. (2000). Near surface phytoplankton distribution in the western intra-americas sea: The influence of El niño and weather events. *J. Geophys. Res.*, 105(C6), 14029-14043.

Melo, N., Pérez, R., & Cerdeira, S. (1995). Variación espacio-temporal de los pigmentos del fitoplancton en zonas del Gran Caribe, a partir de imágenes del satélite Nimbues 7 (CZCS). *Avicennia*, 3, 103-116.

Oliver, R. L., & Ganf, G. G. (2000). Freshwater blooms. En: *The Ecology of Cyanobacteria*. Whitton, B. A. & Potts, M. (Eds.). Dordrecht, Kluwer Academic Press: 149-194.

Órnólfssdóttir, E. B., Lumsden, S. E., & Pinckney, J. L. (2004). Nutrient pulsing as a regulator of phytoplankton abundance and community composition in Galveston Bay, Texas. *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.*, 303, 197-220.

Orozco, M. V. (1997). Comportamiento del microzooplancton en aguas oceánicas al sur de Cuba. Tesis de Maestría, Instituto de Oceanología, Cuba. 84 p.

Paerl, H. W., & Huisman, J. (2008). Blooms Like It Hot. *Science*, 320, 57-58.

Paerl, H. W., & Huisman, J. (2009). Climate change: a catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms. *Environmental Microbiology Reports*, 1, 27-37.

Pérez, V., Fernández, E., Marañón, E., Serret, P., Varela, R., Bode, A.,... García-Soto, C. (2005). Latitudinal distribution of microbial plankton abundance, production and respiration in the Equatorial Atlantic in Autumn 2000. *Deep-Sea Res.*, 52, 861-880.

Pérez, R., Gil, C., Loza, S., & Lugioyo, M. (2009). Variación espacio-temporal de la densidad de microfitoplancton y clorofila *a* en las aguas oceánicas al sur de Cuba. *Rev. Invest. Mar.*, 30(1), 19-33.

Petrova, V., Villasuso, M., & Alfonso, A. (2007). Manejo de los recursos hídricos en los humedales. Caso

de estudio Ciénaga de Zapata (Parte IV). Editora Centenario, S. A, República Dominicana, p. 42.

Popowski, C. G., & Campos, A. (1987). Estructura comunitaria del plancton oceánico alrededor de Cuba, en marzo de 1981. *Rep. Invest. Inst. Oceanol.*, 64, 15.

Redfiel, A. C., Ketchum, B. H., & Richards, F. A. (1963). The influence of organisms on the composition of seawater. Hill, M. N. (Ed.), *The Sea*, 2, 26-77.

Reynolds, C. S. (2006). *Ecology of phytoplankton*. Cambridge: Cambridge University Press.

Richardson, A. J., & Schoeman, D. S. (2004). Climate Impact on Plankton Ecosystems in the Northeast Atlantic. *Science*, 305, 1609-1612.

Sant'Anna, C., Azevedo, M. T., Agujaro, L., Carvalho, M. C., & Souza, R. C. (2005). Manual ilustrado para Identificación y conteo de Cianobacterias planctónicas de aguas continentales brasileiras. Sant'Anna, C., Azevedo, M. T., Agujaro, L., Carvalho, M. C. & Souza, R. C. (Eds.). Editora Interciencia, SP, Brasil, p.135.

Sherr, E., & Sherr, B. (2000). Marine microbes: an overview. En: *Microbial Ecology of the Oceans*. D.L. Kirchman (Ed.), Wiley-Liss, New York, p. 13-46.

Simon, N., Cras, A. L., Foulon, E., & Lemeé, R. (2009). Diversity and evolution of marine phytoplankton. *Comptes Rendus Biologies*, 332, 159-170.

Smith, R. L., & Smith, T. M. (2001). *Ecología*. Madrid: Addison Wesley.

Sogin, M. L., Morrison, H. G., Huber, J. A., Welch, D. M., Huse, S. M., Neal, P. R.,... Herndl, G. J. (2006). Microbial diversity in the deep sea and the underexplored "rare biosphere". *PNAS* 103: 32 p.

Sorokin, Y. I. (2002). Dynamics of inorganic phosphorus in pelagic communities of the Sea of Okhotsk. *J. Plank. Res.*, 24(12), 1253-1263.

Tyrrell, T. (1999). The relative influences of nitrogen and phosphorus on oceanic primary production. *Nature*, 400, 525-531.

Watson, A. J., Bakker, D. C. E., Ridgwell, A. J., Boyd, P. W., & Law, C. S. (2000). Effect of iron supply on Southern Ocean CO₂ uptake and implications for glacial atmospheric CO₂. *Nature*, 407, 730-733.

Wojciechowska, W., Poniewozik, M., & Pasztaleniec, A. (2004). Vertical distribution of dominant cyanobacteria species in three lakes evidence of tolerance to different turbulence and oxygen conditions (Poland). *Pol. J. Ecol.*, 52(3), 347-351.