

FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS  
POSGRADO EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

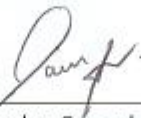
METABOLISMO ACUÁTICO Y DINÁMICA DEL OXÍGENO DISUELTO  
EN BAHÍA FALSA, BAJA CALIFORNIA

TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO DE  
MAESTRA EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

PRESENTA

ERIKA LEE SÁNCHEZ

APROBADA POR



Dr. Víctor Froylan Camacho Ibar  
Director de tesis



Dr. Francisco Delgadillo Hinojosa  
Sinodal



Dr. Héctor García Nava  
Sinodal



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA



FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS  
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS

TESIS DE MAESTRÍA EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

*Metabolismo Acuático y Dinámica del Oxígeno Disuelto en Bahía Falsa, Baja California*

Comité de tesis:

Director: Dr. Víctor Camacho Ibar

Sinodal: Dr. Francisco Delgadillo Hinojosa

Sinodal: Dr. Héctor García Nava

Estudiante:

Erika Lee Sánchez

ENERO DE 2017, ENSENADA, B.C.

## CONTENIDO

1. Resumen
2. Introducción
  - 2.1. Objetivos
    - 2.1.1. General
    - 2.1.2. Específicos
  - 2.2. Área de estudio
3. Hipótesis
4. Metodología
  - 4.1. Método
    - 4.1.1. Calibración/Validación del equipo y Experimento en campo
      - 4.1.1.1. Principio de medición del Oxígeno Disuelto
    - 4.1.2. Cálculo de tasas de productividad primaria y metabolismo acuático
    - 4.1.3. Efecto de la advección en el cálculo del MNE
5. Resultados
6. Discusión
7. Conclusiones
8. Lista de Tablas
9. Lista de Figuras
10. Referencias

## 1. RESUMEN

En el presente estudio, a través de la medición continuada de oxígeno disuelto (OD) con sensores ópticos, se estimaron las tasas de productividad primaria bruta (PPB), respiración de la comunidad (RC) y metabolismo neto del ecosistema (MNE) durante mareas muertas, en una laguna costera dominada por macrofitas (Bahía Falsa, B.C., México) aplicando el método de oxígeno en aguas abiertas. El registro de alta frecuencia de OD permitió inferir los posibles procesos que afectan la dinámica de oxígeno a diferentes escalas temporales (hora con hora, día con día y mes con mes de muestreo). Aunque la variabilidad en las tasas metabólicas en las escalas de variación de hora con hora y día con día, estuvo probablemente controlada por la variabilidad en la radiación solar, otros factores como la disponibilidad de nutrientes, e incluso la advección, pudieron haber contribuido con dicha variabilidad. A pesar de que en la región de estudio durante el periodo de muestreo las condiciones oceanográficas fueron anómalamente cálidas y las surgencias fueron anómalamente bajas, se observó una variación estacional en las tasas metabólicas, con valores mínimos (121 a 389 mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) de PPB en enero de 2016 (invierno) y máximos (448 a 1231 mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) en agosto de 2016 (verano). La PPB y la R mantuvieron una relación estrecha de aproximadamente 1:1, con valores de hasta ~1200 mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>. El valor promedio del MNE durante las seis campañas de muestreo fue de ~ +19 (±57) mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>, reflejando condiciones de autotrofia neta en la laguna, sin embargo, se presentó una alta variabilidad día con día que limita las conclusiones sobre la variabilidad en escala estacional en el MNE.

## 2. INTRODUCCIÓN

Entre la diversidad de ecosistemas costeros se encuentran las lagunas costeras, sitios ecológicamente valiosos cuyas funciones proporcionan servicios ecológicos, sociales, patrimoniales, estéticos y científicos. Son ecológicamente importantes ya que sostienen una rica fauna y flora autóctona al estar protegidos del océano, por lo general por una barra arenosa, y en la mayoría de los casos, porque son sistemas de aguas someras de alta productividad (Newton *et al.* 2014). Además son sitios ideales para el desove y crianza de organismos, para la acuicultura de peces y mariscos de importancia económica, así como

también para especies migratorias. Sin embargo, debido al crecimiento exponencial de la población, estos ecosistemas están sujetos a varios cambios resultantes de las actividades antropogénicas, además de los procesos naturales que perjudican la aptitud y salud de la biota residente, así como la capacidad para prestar sus funciones y servicios ecosistémicos para el bienestar humano (Shenet *et al.* 2015).

Los servicios que proporcionan las lagunas costeras y los ecosistemas costeros en general, incluyen la descomposición de la materia orgánica, el ciclo y producción de los nutrientes. Su función también consiste en la regulación de los flujos de partículas, agua, nutrientes y organismos desde y hacia la tierra, los ríos o el océano (Newton *et al.* 2014). El transporte continuo de material orgánico tanto alóctono como autóctono hacia el océano vecino, soporta la producción secundaria y la continuidad de la red trófica. Por lo tanto también son sitios importantes de flujo de carbono orgánico hacia el mar adyacente y actúan como sumideros o fuentes de éste. No obstante, todavía existe una gran incertidumbre respecto al papel cuantitativo de los ecosistemas costeros, probablemente debido a su alta heterogeneidad inherente y comportamiento dinámico (Borges *et al.* 2005). Entender los procesos biogeoquímicos y la dinámica que domina a las lagunas costeras es complejo. Sin embargo, es necesaria la comprensión de dicha dinámica y de las respuestas a la variabilidad natural y antropogénica para el manejo sustentable de los recursos costeros.

El metabolismo de los ecosistemas costeros provee una medida integrada de los cambios dinámicos en los procesos ecológicos, incluyendo las interacciones de la red alimentaria entre organismos y los ciclos biogeoquímicos de los elementos (Kemp y Testa, 2013). Dicho enfoque permite un mejor entendimiento de los procesos que controlan los equilibrios de carbono orgánico en los ecosistemas (Kemp y Testa, 2011). Una vez en el sistema, las transformaciones entre los nutrientes inorgánicos y la materia orgánica tienen lugar como resultado del ciclo biogeoquímico, siendo estas importantes ya que la combinación de los flujos netos de agua, los nutrientes disueltos y la materia orgánica determinarán el rol del ecosistema como un sistema heterotrófico (fuente de nutrientes) o autotrófico (sumidero de nutrientes) (Delgadillo-Hinojosa *et al.* 2008). El metabolismo acuático, representado por la productividad primaria bruta (PPB), la respiración de la

comunidad (RC) y el metabolismo neto del ecosistema (MNE) en la columna de agua, provee un indicador de la función del sistema (Shenet *al.* 2015); donde la PPB es definida como la producción de O<sub>2</sub> a través de la fotosíntesis (excluyendo otras vías de producción primaria no oxigenadas); la RC se define como la reducción de O<sub>2</sub>, tanto por organismos autótrofos como por heterótrofos (excluyendo otras reacciones respiratorias como la desnitrificación y reducción del sulfato), y el MNE que representa el balance entre el nivel de producción y respiración en el sistema (Tobias *et al.* 2007). Entre algunos factores que regulan los patrones espaciales de autotrofia (PPB>RC) y heterotrofia (PPB<RC) en el ecosistema son el tiempo de residencia del agua, la disponibilidad de nutrientes inorgánicos y la calidad de la materia orgánica, entre otros (Hopkinson y Vallino, 1995).

En las últimas décadas, los rápidos avances en la técnica y el enfoque han permitido medir el metabolismo y la tasa de producción de las comunidades y sus componentes, y su medición ha sido a través de una colección cada vez más diversa de métodos, cada uno con sus respectivas ventajas y limitaciones. Los métodos varían en precisión y escalas espacio-temporales, y se distinguen por su utilidad para medir procesos brutos o netos (Staeher *et al.* 2012). Debido a la liberación de O<sub>2</sub> durante la fotosíntesis y su consumo durante la respiración aeróbica, así como la relativa facilidad de medir su abundancia, los cambios en las concentraciones de oxígeno disuelto (OD) han sido utilizados ampliamente para estimar procesos metabólicos en sistemas acuáticos (ej. Odum, 1955; Marino y Howarth, 1993; Staehr *et al.* 2010; Champenois y Borges, 2012, Howarth *et al.* 2014; Shen *et al.* 2015). El primer método práctico para la adquisición de datos de oxígeno se desarrolló en la década de 1920 con el método de botellas claras y oscuras por Gaarder y Gran, 1927 (McNair *et al.* 2013). Posteriormente, Odum y colaboradores desarrollaron y aplicaron un método en ríos, arrecifes, bahías y estuarios usando variaciones diarias de concentraciones de O<sub>2</sub> en aguas abiertas para medir directamente la producción neta integrada del ecosistema en el día durante las horas luz y la respiración en la noche (Odum y Odum, 1955).

Actualmente, las técnicas más utilizadas para estimar el metabolismo de ecosistemas costeros, comprenden los (1) balances de masas y modelos, y (2) los cambios en las concentraciones de sustancias disueltas. El primero consiste en la construcción de modelos y técnicas de balance de masas, por medio de la medición de flujos de salida y entrada de

concentraciones de metabolitos clave como el  $O_2$ , para observar sus distribuciones tanto espaciales como temporales, considerando un estado estacionario (Kemp y Testa, 2011). Por otra parte, las técnicas para calcular los cambios en las concentraciones se pueden medir a través de dos herramientas; (a) incubaciones en contenedores, ampliamente utilizados en la ciencia costera para medir el metabolismo tanto de la comunidad planctónica como de la bentónica, bajo condiciones *in situ* a través de cámaras o núcleos, respectivamente; (b) y a través del cálculo de las tasas en aguas abiertas en sistemas costeros con masas de agua relativamente homogéneas, debido a la fuerte mezcla y/o al lento intercambio de agua, donde a menudo se detectan claras señales en los cambios diurnos de las concentraciones de  $O_2$  y  $TCO_2$  (Dióxido de carbono total). En estos casos, las tasas de PPB y RC pueden ser medidas directamente, después de la corrección por pérdidas o ganancias de  $O_2/CO_2$  vía intercambio aire-mar (Kemp y Testa, 2011).

Ninguna otra variable ambiental con tal importancia ecológica en ecosistemas marinos costeros ha cambiado tan drásticamente en un periodo de tiempo tan corto como el OD (Díaz, 2001). Mientras que los ambientes hipóxicos y anóxicos han existido a través del tiempo geológico, su ocurrencia en sistemas costeros parece ir en aumento, probablemente por las actividades humanas (Díaz, 2001), que resultan en la descarga de nutrientes antropogénicos al océano. Esto trae como consecuencia procesos de eutrofización costera, además de perjudicar el estado o salud del ecosistema en cuanto a la degradación del hábitat, cambios en la estructura de la cadena trófica e incremento en la frecuencia, duración y extensión de florecimientos algales nocivos (Howarth et al. 2014). El conocer los cambios en el tiempo de las concentraciones de oxígeno dará una aproximación del MNE, al tener en cuenta la dinámica que controla a este gas disuelto como los procesos de fotosíntesis, la respiración, el intercambio con la atmósfera a través de procesos de difusión dependiendo del gradiente de saturación y posibles efectos de advección de parcelas de agua (Odum, 1955).

Autores como Smith y Hollibaugh (1997) a través de balances de nutrientes argumentan que el océano es ligeramente heterotrófico, estimulado por aportes terrígenos, y que las bahías y estuarios son típicamente los ambientes oceánicos más heterotróficos. Además, deducen que las perturbaciones humanas tienden probablemente a incrementar ésta

heterotrofía en el océano global doblando la descarga terrígena del carbono orgánico sedimentario. En el valle de San Quintín se ha demostrado que la acuicultura es más viable que la agricultura (Aguirre-Muñoz et al., 2001), y desde que se convirtió en la actividad comercial más importante de la Bahía a mediados de la década de 1990, cuenta con la industria de cultivo de ostión más grande de la región (Zertuche-González et al., 2009), siendo esta actividad el único estrés antropogénico sobre la bahía, ya que no se encuentra afectada de manera significativa por descargas subterráneas de aguas residuales. Por otra parte, está dominada por la presencia de praderas de pastos marinos de la especie *Zostera marina*, principales productores primarios, en conjunto con el fitoplancton y algunas macroalgas, que se pudieran estar viendo afectados posiblemente por los desechos de los organismos moluscos bivalvos.

Gracias al desarrollo tecnológico, la estimación de las tasas metabólicas en aguas abiertas se ha llevado a cabo a través del uso de sondas multiparamétricas, con sistemas automatizados que permite un registro de datos de alta frecuencia para así poder observar variaciones a diferentes escalas de tiempo de los distintos parámetros. Sin embargo, es importante considerar la heterogeneidad del sistema al momento de decidir la ubicación del equipo, ya que esto puede implicar una variabilidad horizontal sustancial en la señal diurna de OD, y por lo tanto, puede tener grandes implicaciones para la estimación del metabolismo acuático basado en aguas abiertas (Obrador y Pretus, 2013). Pues en lagunas costeras, la vegetación sumergida puede alcanzar altas densidades de biomasa y exhibir una heterogeneidad considerable de micro-escala, que puede dar lugar a diferencias espaciales en la concentración de los componentes químicos del agua (Obrador y Pretus, 2013).

Por otra parte, para realizar mediciones continuas en un solo punto, el método asume que la columna de agua del ecosistema se encuentra bien mezclada, para lo cual se debe tener en consideración ciertos aspectos. Staehr et al. (2010) argumentan que el grado en que esto es motivo de preocupación depende principalmente del movimiento horizontal del agua. Por lo tanto, la medida en que la heterogeneidad física influya en la validez de las estimaciones del metabolismo usando una sola sonda depende de la rapidez con que la señal metabólica se mezcle a través del ecosistema. También mencionan que esto a su vez es función del (1) tamaño y la heterogeneidad física/ecológica, (2) la tasa de intercambio



atmosférico y (3) la velocidad de mezcla horizontal (ej. En función de la velocidad del viento y/o efectos de marea). Teniendo en cuenta que BSQ está fuertemente influenciada por las mareas, es importante considerar que las tasas de los procesos biogeoquímicos pueden estar afectadas por los mismo procesos físicos que controlan el tiempo de residencia del agua (Nidzieko et al. 2014). En estudios recientes se ha demostrado que el metabolismo acuático varía significativamente durante el ciclo de mareas vivas-muertas; la contribución intermareal al MNE es heterotrófico neto durante mareas vivas y generalmente en balance durante mareas muertas (Nidzieko et al. 2014).

Otra característica de los ecosistemas costeros es su poca profundidad, lo cual resulta en intensas interacciones sedimento-agua (Obrador y Pretus, 2013). Debido a que el procesamiento bacteriano de la materia orgánica produce especies reducidas ( $\text{Fe}^{+2}$ ,  $\text{NH}^{+4}$ , etc.) esto da lugar a una demanda química adicional de oxígeno en el sistema. Esta producción de C y demanda de  $\text{O}_2$  controlada por bacterias puede producir un ecosistema neto que puede desviarse de la razón de Redfield ( $\text{CO}_2:\text{O}_2$ , 106:138), definida por la estequiometría tradicional de fotosíntesis/respiración (Torgersen y Branco, 2007). En este caso, la inferencia de la dinámica del C a partir de la dinámica diurna de  $\text{O}_2$  puede resultar en una mala interpretación, ya que no hay una sola razón bien definida de  $\text{TCO}_2/\text{O}_2$  bajo la cual el sistema funcione (Torgersen y Branco, 2007).

Observaciones recientes en BSQ sugieren que la presencia de la macroalga *Ulva* spp ha incrementado en biomasa probablemente como resultado del cultivo de ostiones en la región (*Crassostrea gigas* L.), lo cual podría tener como consecuencia el desplazamiento de *Z. marina* (Zertuche-González et al. 2009). En las zonas costeras que reciben una entrada de nutrientes significativa derivada de actividades antropogénicas (acuacultura y escurrimientos agrícolas) o fenómenos naturales (surgencias), son comunes los florecimientos algales (Zertuche-González et al., 2009) que, en el caso de BSQ pudieran estar cubriendo porciones de praderas de pastos marinos (Ward et al., 2003) e inhibiendo la fotosíntesis.

En México el cálculo del MNE a través del método de oxígeno con el uso de sondas multiparamétricas ya se ha llevado a cabo, como es el caso del estero de Urías en Mazatlán (Gómez-Castillo, 2014). En otro estudio previo realizado por Reyes y Merino (1991) en la

laguna Bojorquez en Cancún, dominada por una comunidad de pastos marinos, utilizaron el método de la curva diurna de oxígeno para estimar el metabolismo de la comunidad y evaluar el grado de eutrofización de la laguna. Aunque se han realizado estudios sobre el MNE en BSQ, ninguno se ha basado en la metodología de oxígeno disuelto en aguas abiertas. Con base en balances de carbono inorgánico disuelto (CID) con correcciones por intercambio de CO<sub>2</sub> con la atmósfera, Ribas-Ribas et al. (2011) determinaron que BSQ actuó como un sistema autotrófico neto durante un periodo de surgencias intensas en 2005. En contraste, en un estudio previo, Camacho-Ibar et al. (2003), siguiendo la aproximación del balance de LOICZ, concluyeron que BSQ es una laguna costera con condiciones heterotróficas netas en el verano, determinadas en gran medida por la importación de carbono lábil fitoplanctónico generado en el océano adyacente durante las surgencias. Recientemente, un estudio de Ávila-López et al. (2016), por medio de flujos de CO<sub>2</sub> entre la atmósfera y el océano, revelaron que BSQ presentó cambios estacionales entre autotrofia y heterotrofia, con un promedio anual positivo que indica que la bahía fue un sistema autotrófico durante la condición oceanográfica atípicamente cálida durante ese año, lo cual influyó al debilitamiento de las surgencias.

Muy poco se conoce sobre la variabilidad a corto plazo y la variabilidad interanual del metabolismo de la comunidad en praderas de pastos marinos en general (Champenois y Borges, 2012). Por lo que en el presente trabajo se determinarán las tasas de PPB, RC y MNE, en la porción de Bahía San Quintín en donde se lleva a cabo el cultivo del ostión japonés, realizando mediciones *in situ* de las concentraciones de OD, por medio del uso de sondas multiparamétricas después de la corrección por el intercambio atmosférico de oxígeno.

## 2.1.OBJETIVOS

### 2.1.1. General

- Caracterizar el metabolismo acuático del ecosistema en Bahía Falsa mediante balances de oxígeno disuelto a través de su medición continua *in situ* para dos periodos del año metabólicamente contrastantes.

### 2.1.2. Específicos

- Caracterizar los procesos de fotosíntesis y respiración que ocurren a diferentes escalas temporales que intervienen en la estimación de las tasas de productividad primaria bruta, respiración de la comunidad y metabolismo neto del ecosistema.
- Describir la variabilidad estacional de las tasas de productividad primaria bruta, respiración de la comunidad y productividad neta del ecosistema a lo largo de un ciclo anual.
- Comparar las tasas metabólicas en Bahía San Quintín estimadas a partir del método de oxígeno con las de otros sistemas costeros del mundo, así como también con estudios previos en Bahía Falsa.

## 2.2.ÁREA DE ESTUDIO

Bahía San Quintín (BSQ) está ubicada al noroeste de la Península del estado de Baja California, México, entre los 30°24' y 30°30' de latitud N y los 115°57' y 116°01' de longitud W (Fig. 1). La bahía es una laguna costera compuesta por dos brazos orientados en dirección NW. El brazo este se denomina Bahía San Quintín y el brazo oeste es llamado Bahía Falsa (BF). La profundidad promedio de la mayor parte de la bahía es de ~2 m, exceptuando los canales de navegación, donde se llegan a observar profundidades de hasta 13 m cerca de la boca; tiene un área de alrededor de 42 km<sup>2</sup> y su temperatura varía a lo largo del año de 11-21°C en la boca, de 13-27°C en el interior del brazo de Bahía San Quintín y de 13-25°C en el interior del brazo de Bahía Falsa (Álvarez-Borrego y Álvarez-Borrego, 1982).

Una importante parte de la cuenca hidrográfica (~2,000 km<sup>2</sup>) se compone de tierras agrícolas (Ibarra-Obando et al. 2001). A pesar de la alta proporción entre el área de la cuenca hidrográfica y el área de la bahía, el único flujo superficial significativo de agua desde el continente se produce durante los eventos extremos de precipitación (Ibarra-Obando et al. 2001). En consecuencia, la evaporación domina el balance de agua dulce en la laguna ya que en esta región templada de la península de Baja California la precipitación media anual es de 150 mm mientras que la evaporación media anual es de 1,400 mm, lo que induce que la bahía sea un sistema hipersalino durante todo el año (Camacho-Ibar et al.

2003). En consecuencia, se observa un incremento en la salinidad desde la boca hacia las partes más internas de la bahía debido a la combinación de los efectos de la batimetría, mayor tiempo de residencia del agua y la ausencia de entrada de agua dulce (Melaku-Canuet *et al.* 2016). Aunque el periodo de intercambio de agua entre el océano adyacente y BSQ varía estacionalmente, en promedio para el año 2014 el tiempo de residencia del agua fue  $15 \pm 6$  días, siendo la tasa de cambio más rápida en verano que en invierno (Ávila-López *et al.* 2016).



Figura 1. Localización deBahía San Quintín, Baja California, México.

La laguna está conectada permanentemente con el océano adyacente, el cual forma parte del Sistema de la Corriente de California (SCC). Dicho sistema de corrientes y los vientos regionales controlan en gran medida el funcionamiento de los eventos de surgencias en la zona (Ibarra-Obando *et al.* 2001). El océano vecino, es un típico sistema de surgencias costeras impulsadas por el viento, siendo el periodo de mayor intensidad de estas frente a la laguna en los meses de abril a agosto (Ribas-Ribas et al. 2011). Según la base de datos de la NOAA (<http://www.pfeg.noaa.gov>) para la estación más cercana a BSQ (la estación 30°N), el índice de surgencia máximo que refleja la climatología durante estos meses alcanza valores de  $200 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  por cada 100 m de línea de costa. Durante estos eventos, el arribo de aguas de surgencias a la zona eufótica propicia en gran medida la alta productividad primaria que se genera en la zona, ya que en el proceso se acarrean aguas sub-superficiales ricas en nutrientes, más frías y salinas a la superficie (Camacho-Ibaret *et al.* 2007). La hidrodinámica de la laguna está controlada principalmente por las mareas, presentando un régimen de mareas mixto, con predominio de las componentes semi-diurnas y amplitudes

de 2.5 m y 1 m durante mareas vivas y muertas, respectivamente (Melaku-Canu et al. 2016).

Entre los productores primarios en BSQ se destaca la presencia de las praderas de pastos marinos de la especie *Zostera marina*, el productor primario más abundante del sistema a lo largo del año (Camacho-Ibar et al. 2007), el cual cubre alrededor del 40% de la laguna y se dispersa a través de la bahía en parches particularmente densos en el interior de los brazos (Ward et al. 2003). Junto con los pastos se encuentran también los mantos de macroalgas *Ulva* spp. y el fitoplancton. Un estudio por Zertuche-González et al. (2009) reportó una alta biomasa de macroalgas cerca de la boca durante la temporada de surgencias, lo que sugiere que la competencia por espacio entre *Ulva* y *Zostera marina*, explica el decremento en la cobertura de estos pastos en la zona cercana a la boca de la bahía (Ward et al. 2003). En cuanto al fitoplancton, cabe mencionar que a pesar de aportar ~1% del stock total de carbono en temporada de surgencias en comparación con las macrofitas, su contribución al metabolismo neto del ecosistema puede ser importante (Camacho-Ibar et al. 2007). Entre las diferentes comunidades que integran al fitoplancton, los grupos más abundantes en BSQ a lo largo del año son las diatomeas, criptofitas, dinoflagelados y cianofitas, siendo los dos primeros los grupos más abundantes durante la temporada de surgencias (Gracia-Escobar et al. 2015).

La presión antropogénica local en BSQ es relativamente baja, ya que con la excepción de la acuicultura del ostión japonés *Crassostrea gigas*, la zona no recibe la influencia de otras actividades humanas o asentamientos urbanos, la mayoría de los cuales están ubicados lejos de la costa (Aguirre-Muñoz et al. 2011). Gracias a las condiciones biogeoquímicas y físicas que presenta la zona, desde finales de la década de 1970 se ha desarrollado la actividad ostrícola como la principal economía en la laguna, la cual cubre alrededor de 300 ha (33%) de la superficie de Bahía Falsa (Camacho-Ibar et al. 2003).

### 3. HIPÓTESIS

El metabolismo neto del ecosistema en el brazo de Bahía Falsa en BSQ varía dependiendo de la época del año y del efecto de eventos de surgencia. Bajo eventos débiles

de surgencia el MNE se mantendrá heterotrófico como en la mayor parte del año, mientras que en eventos fuertes de surgencia el MNE sería autotrófico.

## 4. METODOLOGÍA

### 4.1. Método

La ecuación general (Ecuación 1) para estimar el metabolismo acuático a través de mediciones de oxígeno disuelto en aguas abiertas fue establecida por primera vez por Odum (1956), metodología que con el tiempo se ha ido modificando y mejorando por autores como Howarth *et al* (2014):

$$\frac{d[OD]}{dt} = PPB - RC + F_{atm} + A \quad (1)$$

Donde  $\frac{d[OD]}{dt}$  es el cambio en la concentración de oxígeno disuelto en el tiempo,  $PPB$  es la producción bruta de oxígeno de la comunidad fotosintética,  $RC$  es el consumo de oxígeno a través de procesos de respiración por parte de toda la comunidad,  $F_{atm}$  es el intercambio atmosférico de oxígeno a través de la interfase aire-mar y  $A$  es la advección horizontal de oxígeno en la columna de agua.

#### 4.1.1. Calibración/Validación del equipo y Experimento en Campo

Se llevaron a cabo mediciones de OD, temperatura y salinidad en Bahía Falsa durante seis campañas de muestreo a lo largo del periodo de octubre de 2015 a agosto de 2016. Los muestreos fueron del 17 al 30 de octubre, del 11 al 27 de noviembre de 2015, del 25 de enero al 4 de febrero, del 3 de marzo al 4 de abril, del 6 de mayo al 7 de junio y del 25 de julio al 23 de agosto de 2016. Sin embargo, para el cálculo del MNE se seleccionaron únicamente los cuatro días de las mareas muertas correspondientes al perigeo de los meses de octubre y noviembre de 2015 y mayo y agosto de 2016, y durante las mareas muertas correspondientes al apogeo de enero y marzo de 2016 (Tabla I). Para esto se posicionaron dos sondas multiparamétricas YSI 6920V2-2 a ~150 cm del fondo en dos puntos de la bahía, separadas entre sí por aproximadamente un kilómetro de distancia, denominadas

como *INTERNA* (30° 26' 38.2'' N y 115° 59' 45.3'' W) y *EXTERNA* (30° 26' 8.7'' N y 115° 59' 13.8'' W) (Fig. 2). Para evitar que las sondas fueran descubiertas por el efecto de la marea, cada sonda se posicionó en el canal de navegación aproximadamente a 6 m debajo de la superficie del mar. Exceptuando los muestreos de mayo y agosto, en el sitio de la sonda externa se realizaron lances de CTD al inicio y final de cada muestreo, para verificar con los perfiles de temperatura que no había estratificación significativa (Fig. 3). Cada sonda cuenta con un sensor óptico de OD que mide el % de saturación y la concentración en  $\text{mg L}^{-1}$  (6150 ROX Optical DO sensor), un sensor de temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) y salinidad (ppt) /conductividad ( $\text{mS cm}^{-1}$ ) (6560 temperature/conductivity sensor) y profundidad (depth sensor), programados para medir de manera simultánea a una frecuencia de 15 minutos por un periodo de tiempo de 15 a 30 días.

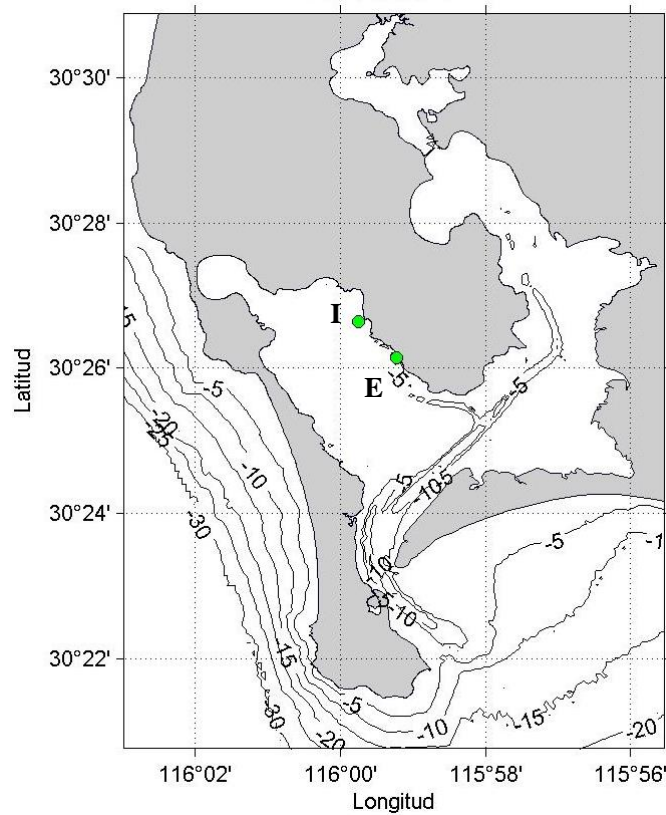


Figura 2. Ubicación de las sondas multiparamétricas (Externa 'E' e Interna 'I') en Bahía Falsa, BSQ.

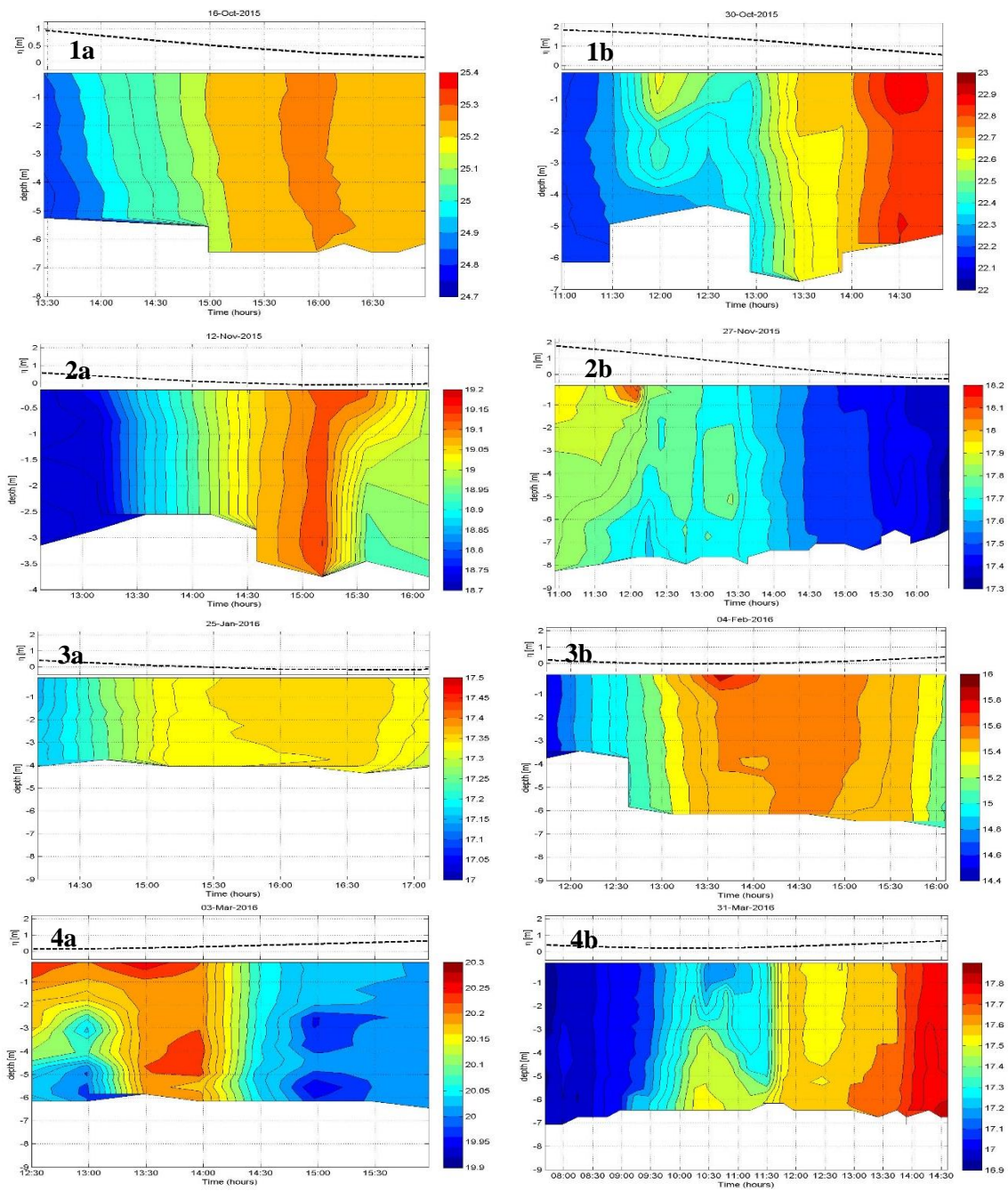


Figura 3. Series de tiempo de temperatura de lances de CTD en la ubicación de la sonda externa al inicio (a) y final (b) de los muestreos de octubre (1) y noviembre (2) de 2015, y enero (3) y marzo (4) de 2016



Los diferentes sensores se calibraron en el laboratorio de acuerdo al Manual del Usuario (*6-Series Multiparameter Water Quality Sondes User Manual*) de uno a dos días antes de cada salida de campo. Además, al inicio y final de cada muestreo se realizó una inter-calibración entre las sondas en campo para probar la precisión y posible deriva de los sensores, posicionando ambos equipos a la misma profundidad en el mismo sitio por un lapso de ~24 horas. Las mediciones de los sensores de temperatura y oxígeno disuelto fueron consistentes entre las sondas como lo indican los altos coeficientes de determinación y la pendiente cercana a 1 obtenidas con un análisis de regresión para los datos de todos los muestreos (Fig. 4 y Tabla I).

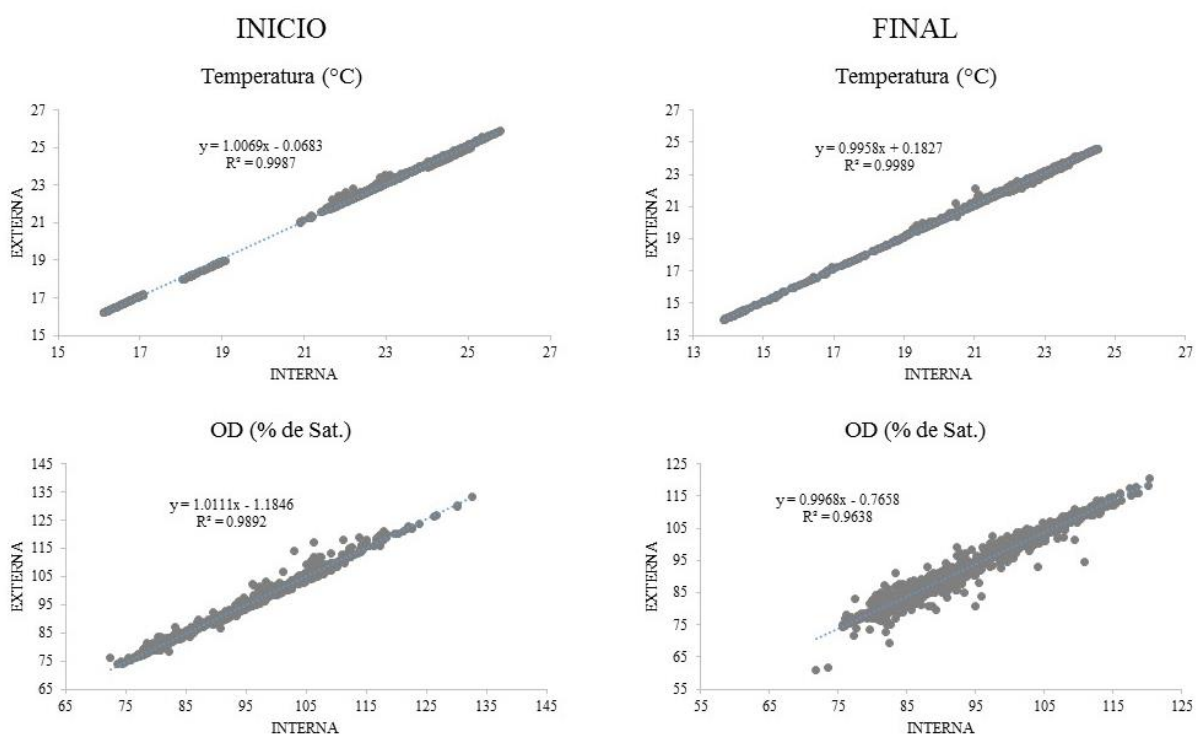


Figura 4. Gráficas de dispersión entre los datos de ambos sensores de temperatura y OD de las seis campañas de muestreo al inicio y final de cada una

Tabla I. Coeficientes de determinación al inicio y al final de cada mes de muestreo entre ambas sondas para los sensores de OD, temperatura y salinidad. En el caso de agosto

de 2016 las sondas estuvieron en el sitio de la externa durante todo el muestreo (nd= no hay dato)

<i>MES (AÑO)</i>	<i>OD</i>		<i>TEMPERATURA</i>		<i>SALINIDAD</i>	
	<i>INICIO</i>	<i>FIN</i>	<i>INICIO</i>	<i>FIN</i>	<i>INICIO</i>	<i>FIN</i>
<i>OCT (2015)</i>	0.99	0.98	1	0.99	0.79	0.96
<i>NOV (2015)</i>	0.99	nd	1	nd	0.99	nd
<i>ENE (2016)</i>	0.99	0.99	1	0.99	0.82	0.71
<i>MAR (2016)</i>	nd	nd	0.99	0.89	nd	nd
<i>MAY (2016)</i>	nd	0.99	nd	0.99	nd	0.55
<i>AGO (2016)</i>	0.97		0.99		0.76	

#### 4.1.1.1.Principio de medición del Oxígeno Disuelto

El principio de medición de oxígeno disuelto a través de sensores ópticos, se basa en el fenómeno físico de la luminiscencia, definida como la propiedad de algunos materiales (luminóforos) de emitir luz cuando son excitados por un estímulo diferente del calor; en este caso el estímulo es la luz. La intensidad de la luminiscencia y el tiempo que ésta tarda en desvanecerse dependerán de la concentración de oxígeno alrededor del sensor. Adicional a esto, para aumentar la precisión y estabilidad de los sensores, el luminóforo se irradia también con luz roja durante una parte del ciclo para actuar como referencia en la determinación del tiempo de extinción de la luminiscencia. Cuando no hay oxígeno presente, la señal del tiempo de extinción es máxima. Cuando se introduce oxígeno en la superficie de la membrana del sensor, dicha señal se hace más corta. En otras palabras, el tiempo de extinción de la luminiscencia es inversamente proporcional a la cantidad de oxígeno presente. Las principales ventajas del método de medida óptico sobre los sensores electroquímicos convencionales consisten en que se pueden obtener datos estables y precisos durante largos periodos de tiempo sin calibraciones recurrentes, evitar cambios de membrana frecuentes y dedicar menos tiempo a su mantenimiento (Häck, 2006).

#### 4.1.2. Cálculo de las tasas de productividad primaria y metabolismo acuático.

Con base en la metodología del trabajo de Howarth *et al.* (2014), la RC es estimada de la tasa de disminución de OD durante la noche en la oscuridad después de la corrección por el intercambio atmosférico; la PPB es estimada de la tasa de incremento de OD durante el día en las horas de luz, corregida por el intercambio atmosférico y además añadiendo un término para el consumo de oxígeno durante la respiración en el día ( $\Delta O x_{met-oscuridad}$ ), y el MNE se calcula a partir de la diferencia entre la PPB y la RC.

Ya que las sondas registran el porcentaje de saturación de O<sub>2</sub>, para el cálculo del MNE fue necesaria la conversión a unidades de concentración de OD en mmoles m<sup>-3</sup>, para lo cual se hizo uso de las ecuaciones propuestas por Benson y Krause (1984).

Para cada intervalo de tiempo de 15 minutos se calculó el cambio total en la masa de OD en la columna de agua por área (moles m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>) de la siguiente manera:

$$\Delta O x_{total} = [(d_i + d_{i-1})/2] \times (C_i - C_{i-1}) / (t_i - t_{i-1}) \quad (2)$$

Donde  $d_i$  es la profundidad (m) al finalizar el intervalo de tiempo de 15 minutos,  $d_{i-1}$  es la profundidad al inicio del intervalo de tiempo,  $C_i$  es la concentración de OD (moles m<sup>-3</sup>) al finalizar los 15 minutos,  $C_{i-1}$  es la concentración de OD al inicio del intervalo de,  $t_i$  es el tiempo en horas al finalizar los 15 minutos y  $t_{i-1}$  es el tiempo en horas al inicio del intervalo de tiempo.

El cambio en OD (moles m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup>) atribuible únicamente a la actividad metabólica en la columna de agua corresponde al cambio total corregido por el intercambio atmosférico de oxígeno:

$$\Delta O x_{met} = \Delta O x_{total} + F_{atm} \quad (3)$$

Donde  $\Delta O x_{met}$  es el cambio en OD durante el periodo de tiempo de 15 minutos como resultado de la actividad metabólica y  $F_{atm}$  es el intercambio de oxígeno entre el océano y

la atmósfera (moles  $m^{-2} h^{-1}$ ), con un valor positivo que representa un flujo neto del agua a la atmósfera y un valor negativo que representa un flujo neto de la atmósfera al agua.

#### 4.1.2.1. Intercambio de oxígeno con la atmósfera

Para estimar el  $F_{atm}$  es necesario el producto de un coeficiente de transferencia de gases ( $k$ ) y el gradiente de presión parcial para oxígeno entre el agua y la atmósfera:

$$F_{atm} = k \times [(C_i + C_{i-1})/2 - OD_{sat}] \quad (4)$$

Donde  $OD_{sat}$  es la concentración de oxígeno (moles  $m^{-3}$ ) en el agua en equilibrio con la atmósfera a una temperatura y salinidad observadas. El cálculo del coeficiente de transferencia de gases ( $k$  en  $cm h^{-1}$ ) se obtuvo a partir de la ecuación descrita por Wanninkhof (2014) para cada intervalo de tiempo en función de la velocidad del viento y la relación empírica del número de Schmidt para  $O_2$  en el agua de mar. Es importante resaltar que para superficies lisas con vientos bajos, (menos de cerca de  $3 m s^{-1}$ ) la teoría y las mediciones conducen a la utilización de un exponente de  $-2/3$  en lugar de  $-1/2$  ya que la oscilación del número de Schmidt ( $Sc$ ) para la mayoría de los gases es estrecha, y el valor absoluto de la transferencia de gases en este régimen es bajo (Wanninkhof, 2014). Los datos de la magnitud del viento ( $m s^{-1}$ ) se obtuvieron a través de una Estación Mareográfica y Meteorológica del CICESE (Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada) ubicada en Molino Viejo, en el brazo este de BSQ (<http://redmar.cicese.mx/emmc/webm/emmc>).

$$k = 0.251 \langle U^2 \rangle (Sc/660)^{-2/3} \quad (5)$$

$$Sc = A + Bt + Ct^2 + Dt^3 + Et^4 \quad (6)$$

Donde  $U^2$  es el cuadrado de la velocidad del viento ( $m s^{-1}$ ),  $t$  es la temperatura en  $^{\circ}C$  y los valores de los coeficientes son:  $A = 1920.4$ ,  $B = -135.6$ ,  $C = 5.2122$ ,  $D = -0.10939$  y  $E = 0.00093777$ . El número de Schmidt requerido para determinar el

intercambio de oxígeno entre el agua y el aire, principalmente indica la relación entre la viscosidad cinemática ( $\nu$ ) y el coeficiente de difusión ( $D$ ), dos propiedades del transporte molecular de un gas ( $Sc = \frac{\nu}{D}$ ) (Wanninkhof, 2014).

Antes de calcular las tasas de PPB y RC a partir de los cambios en el OD, después de la corrección por el intercambio atmosférico de oxígeno las series de tiempo fueron suavizadas a través de una media móvil central de 3 horas, debido a que las series con los datos crudos fueron ruidosas (Fig. 5). Los pulsos de alta frecuencia registrados en la señal de oxígeno que pasa por un sensor suelen deberse a la combinación de procesos físicos, químicos y biológicos aunados a la heterogeneidad espacial del ecosistema, por lo que para las estimaciones la PPB y la RC con este método es recomendable filtrar dichas señales a través del uso de filtros como las medias móviles (Staerhet *al.* 2010).

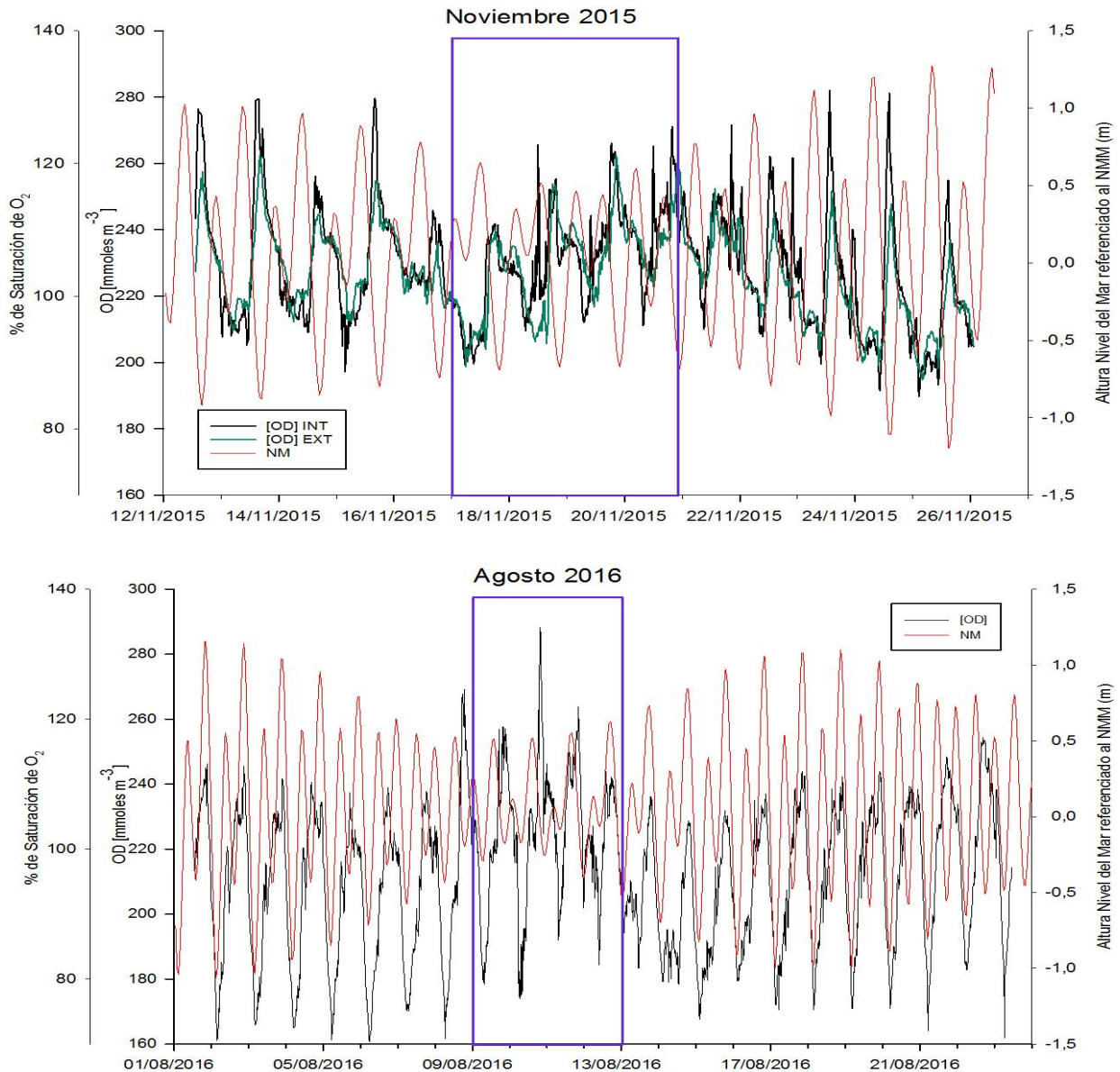


Figura 5. Ejemplo de series de tiempo de los datos crudos de oxígeno disuelto de las sondas para el mes de noviembre de 2015 y agosto de 2016

Uno de los supuestos del cálculo del MNE con el método de oxígeno disuelto es que la respiración es constante a lo largo del día incluyendo las horas de oscuridad y de luz (Odum, 1956). Es probable que esta suposición subestime la R durante horas luz ya que esta puede exceder hasta en un 30% la R durante la oscuridad (Tobias *et al.* 2007). Sin embargo, en el presente estudio se trabajará bajo la incertidumbre que exista en las

magnitudes absolutas de la PPB y RC, ya que esta suposición no tiene un efecto en la estimación del MNE (PPB:RC), puesto que las magnitudes de la PPB y RC incrementarían de manera proporcional (Cole *et al.* 2000).

$$R = -(24 \times \Delta O_{x_{met-oscuridad}})$$
(7)

$$PPB = D \times (\Delta O_{x_{met-luz}} - \Delta O_{x_{met-oscuridad}})$$
(8)

Donde  $D$  es el número de horas luz durante el día observado.

El MNE (moles  $O_2$   $m^{-2}$  día $^{-1}$ ) es estimado entonces como:

$$MNE = PPB - R$$
(9)

### 5.1.3 Efecto de la advección en el cálculo del MNE

Otro de los supuestos del cálculo del MNE con el método del OD es que la columna de agua es estática, de tal manera que los cambios en la concentración del OD a lo largo del día y la noche solamente reflejan el balance en los procesos biológicos de consumo y producción de oxígeno y el intercambio del gas con la atmósfera. Sin embargo, en ecosistemas costeros someros, la advección inducida por las mareas puede jugar un papel importante en la variabilidad temporal de las concentraciones de OD en un punto dado del sistema (Nidzieko *et al.*, 2014; Beck *et al.*, 2015). Puesto que la marea es el principal forzamiento físico en la Bahía de San Quintín (Melaku-Canuet *et al.*, 2016), con el fin de minimizar el efecto de la advección en nuestra estimación del MNE, realizamos mediciones de la velocidad de las corrientes en el punto de ubicación de la sonda externa con el fin de seleccionar los datos de OD medidos durante los periodos donde el desplazamiento horizontal de las parcelas de agua fuera mínimo. Las corrientes se midieron a través de un ADCP (Acoustic Doppler Current Profiler) por un periodo aproximado de cuatro horas. La primera campaña de medición se llevó a cabo el 27 de noviembre de 2015 durante el reflujó

en mareas vivas, y la segunda el 31 de marzo de 2016 durante el flujo en mareas muertas (Fig. 6).

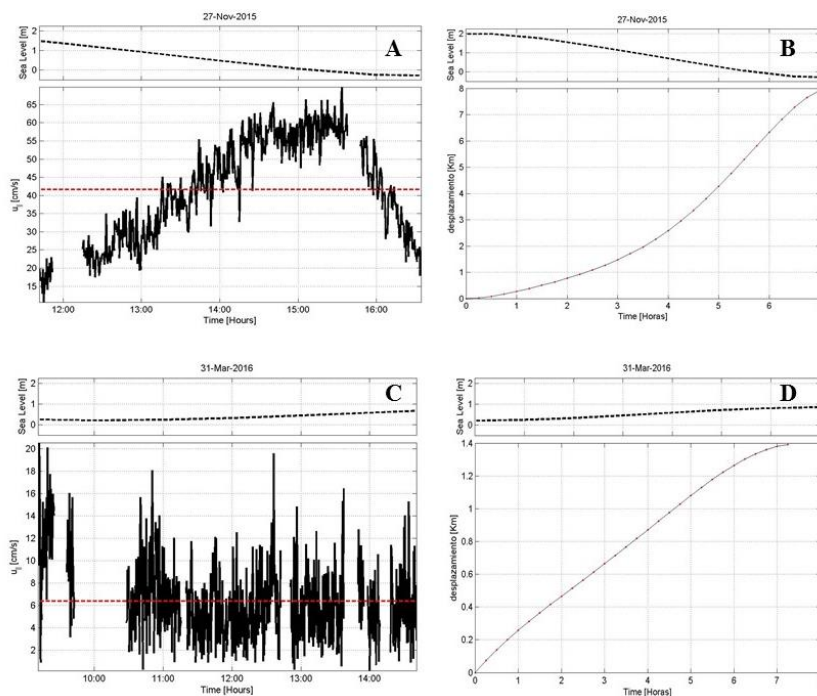


Figura 6. Series de tiempo de la velocidad de las corrientes y el desplazamiento de una parcela de agua durante un reflujo en mareas vivas (A y B) y un flujo en mareas muertas (C y D)

Ya que el desplazamiento de una parcela de agua durante mareas muertas fue aproximadamente de 1.4 km mientras que durante mareas vivas fue de 8 km, para el presente estudio los cálculos de metabolismo neto se realizaron únicamente para los cuatro días de cada muestro que presentaron la menor amplitud de marea durante mareas muertas.

El promedio mensual, la media climatológica y las anomalías mensuales del índice de surgencias de Bakun durante el periodo de estudio fueron obtenidas de la estación de la NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration, <https://www.pfeg.noaa.gov>) más cercana ( $30^{\circ}\text{N}$   $119^{\circ}\text{W}$ ) frente a las aguas costeras de Bahía San Quintín. Las anomalías mensuales y la temperatura superficial del mar cercanos a la boca de BSQ durante el periodo de estudio fueron calculados a través de imágenes satelitales (resolución espacial



de 4 km) obtenidas a partir de los datos del MODIS-Aqua (región: 30° 13' 14.16'' N - 115° 58' 47.64'' W y 30° 18' 30.59'' N - 115° 53' 11.39'' W) de la NASA (<http://giovanni.gsfc.nasa.gov>). En el sitio correspondiente a cada sonda se posicionó un termógrafo (HoboPendanttemp) para el registro continuo de la temperatura de octubre de 2015 a septiembre de 2016 con el fin de obtener el ciclo anual de temperatura y relacionarlo con el índice de surgencias.

## 5. RESULTADOS

Durante las campañas de muestreo en Bahía Falsa se obtuvieron series de tiempo de temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y de la magnitud del viento. El cálculo de las tasas metabólicas se realizó para los días indicados en la Tabla II.

Tabla II. Días correspondientes a las mareas durante el perigeo en octubre, noviembre, mayo y agosto, y durante el apogeo en enero y marzo para realizar el cálculo de las tasas metabólicas

MES (AÑO)	DÍA			
<i>OCTUBRE (2015)</i>	18	19	20	21
<i>NOVIEMBRE (2015)</i>	17	18	18	20
<i>ENERO (2016)</i>	30	31	1 (FEB)	2 (FEB)
<i>MARZO (2016)</i>	29	30	31	1 (ABR)
<i>MAYO (2016)</i>	12	13	14	15
<i>AGOSTO (2016)</i>	9	10	11	12

### *Variables fisicoquímicas y meteorológicas*

En Bahía Falsa se observaron temperaturas mínimas de alrededor de 13°C y máximas de 26°C correspondientes a los meses de diciembre de 2015 y agosto de 2016, respectivamente (Fig. 7B, Fig. 8A). En la figura 8A de manera general se observaron anomalías positivas de temperatura durante todo el periodo de estudio, alcanzando valores de hasta +6°C al inicio del muestreo.

El índice de surgencias de las aguas costeras frente a Bahía San Quintín durante el ciclo anual fluctuó entre 255 y  $-135 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  por cada 100 metros de línea de costa (Fig. 7A). Se observa también que la temporada de surgencias intensas de primavera-verano durante el periodo de estudio estuvo por debajo del promedio respecto a la media climatológica, especialmente en los meses de mayo y junio de 2016 alcanzando anomalías de aproximadamente  $-80$  y  $-70 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  por cada 100 metros de línea de costa, respectivamente (Fig. 8B).

Durante los cuatro días de cada mes de muestreo el porcentaje de saturación osciló generalmente entre 70 y 120 % y la concentración de OD entre 175 y 265  $\text{mmol m}^{-3}$  (Fig. 13-23) Aproximadamente un 40 % del total de los datos sobrepasaron el 100 % de saturación, y aunque en promedio la mayor parte del tiempo el agua estuvo subsaturada (93.6% de saturación de oxígeno) respecto al equilibrio atmosférico, los valores mínimos no fueron más bajos que el 70% de saturación (Fig. 9). Con base en el umbral de oxígeno disuelto para referirse a aguas hipóxicas propuesto por Steckbauer *et al.* (2011) de  $3.5 \text{ mg O}_2 \text{ L}^{-1}$  (~50 % de saturación), con los presentes resultados se puede decir que el sistema no presentó condiciones hipóxicas durante el periodo de estudio.

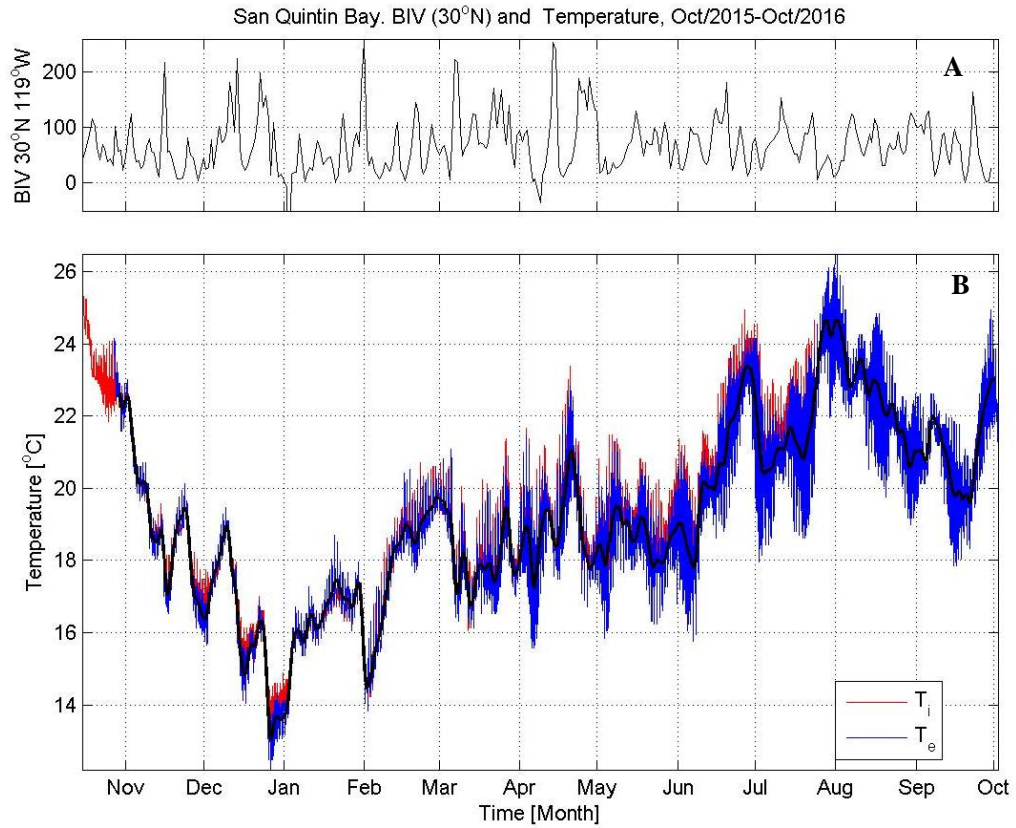


Figura 7. (A) Variabilidad del índice de surgencias de finales de octubre de 2015 a septiembre de 2016 y (B) variabilidad de la temperatura en Bahía Falsa para las dos estaciones de muestreo ( $T_i$ : sonda Interna;  $T_e$ : sonda externa; línea continua: promedio de ambas sondas)

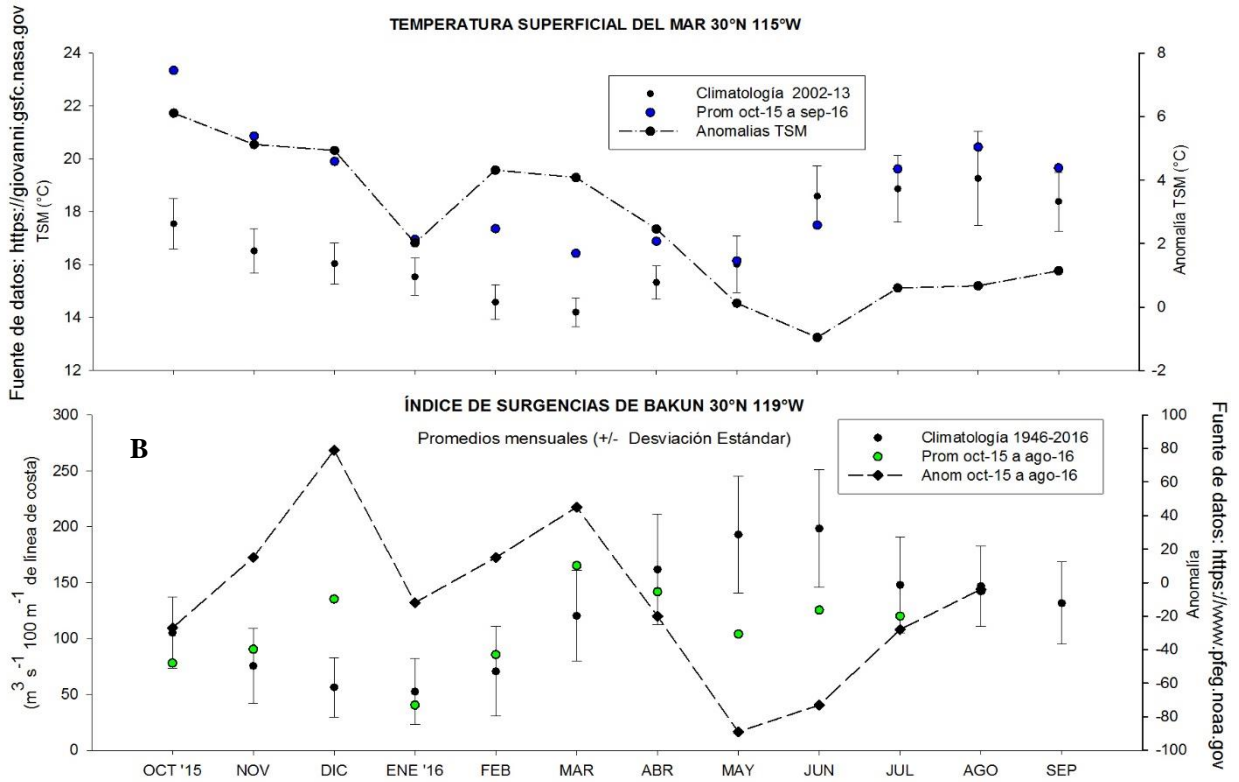


Figura 8. (A) Promedios mensuales, climatología y anomalías de temperatura superficial del mar, y(B) Promedios mensuales, climatología y anomalías del índice de surgencias de Bakun durante el periodo de estudio de octubre de 2015 a agosto de 2016

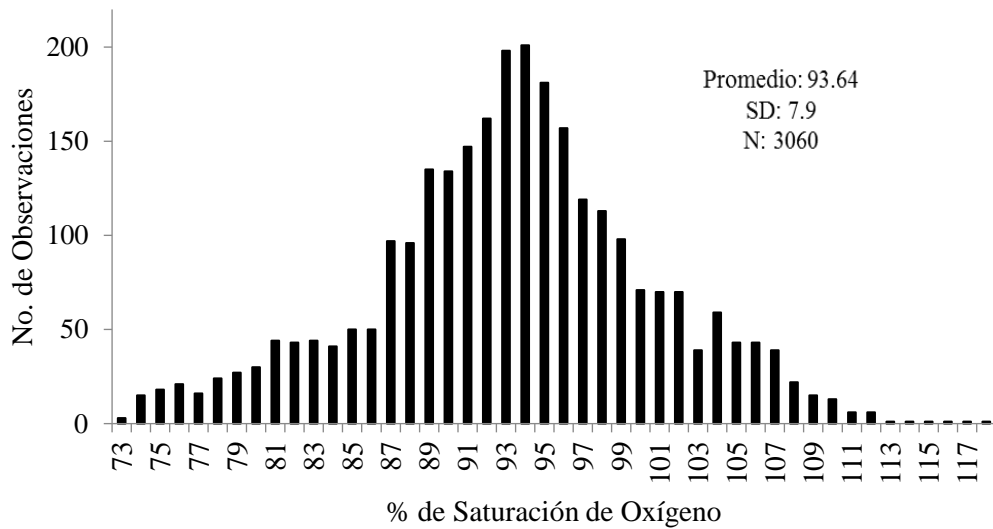


Figura 9. Histograma de frecuencias del porcentaje de saturación de oxígeno durante el periodo de estudio

En promedio la velocidad del viento durante el periodo de muestreo fue de  $1.7 \text{ m s}^{-1}$  y solamente el 17 % del total de los datos fueron vientos de más de  $3 \text{ m s}^{-1}$  (Fig. 10). Se observaron flujos atmosféricos de oxígeno tanto positivos como negativos a lo largo de los cuatro días de cada mes de muestreo oscilando entre  $-2.55$  a  $0.67 \text{ mmol m}^{-2} \text{ h}^{-1}$  siendo un flujo negativo el 72% de los datos. Dicho flujo atmosférico equivale a menos del 3% de la contribución al cambio de oxígeno atribuible al metabolismo ( $\Delta O_{x_{met}}$ ). Se observa que cuanto más intenso es el viento, mayor es el flujo atmosférico de oxígeno de la atmósfera al agua (Coeficiente de correlación lineal de Pearson de  $-0.66$ ) (Fig. 11).

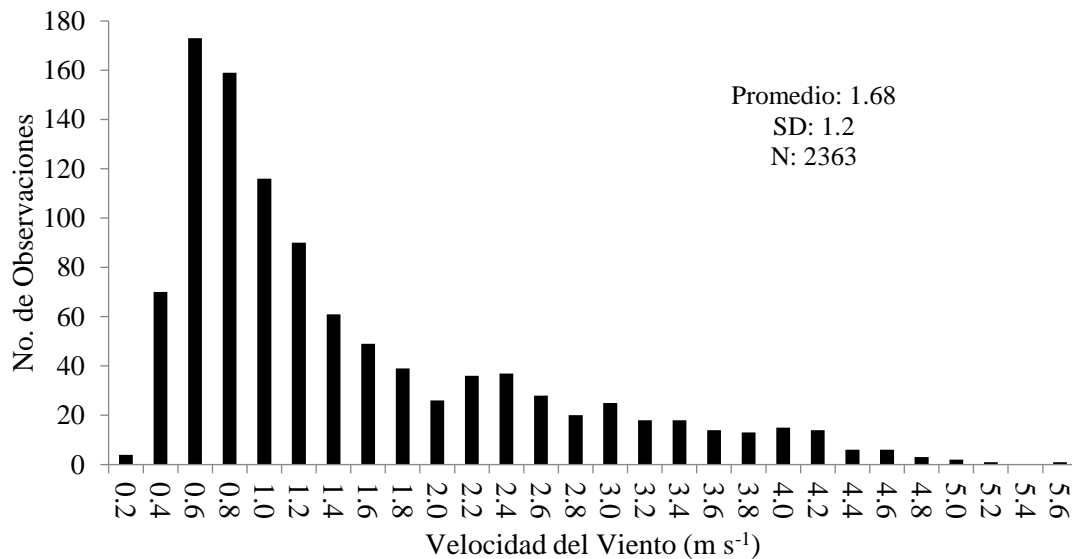


Figura 10. Histograma de frecuencias de la magnitud del viento ( $\text{m s}^{-1}$ ) durante el periodo de estudio

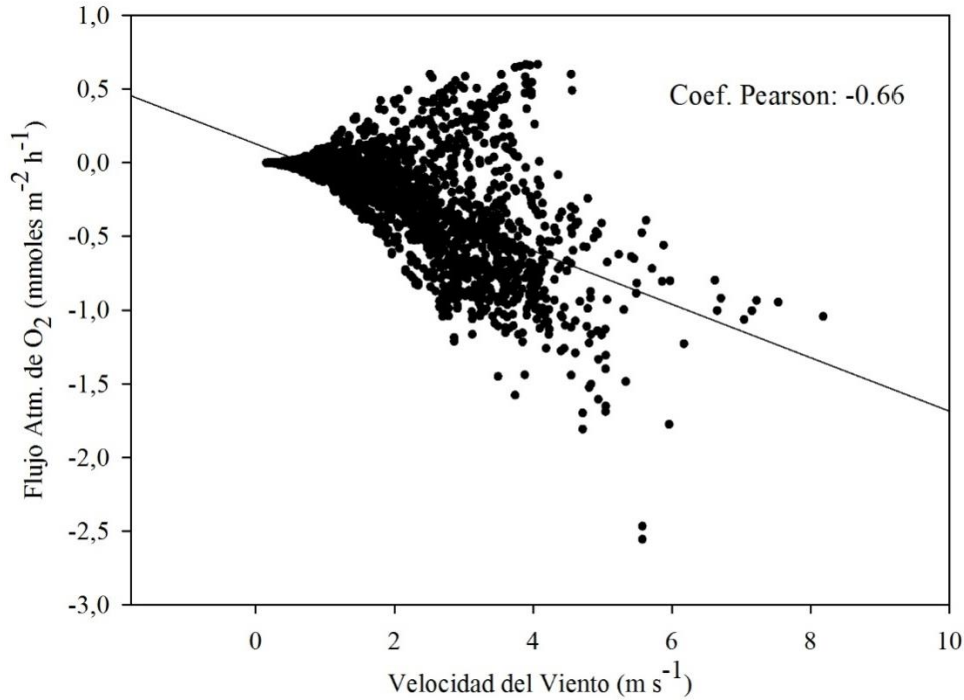


Figura 11. Relación entre la velocidad del viento y el flujo atmosférico de oxígeno durante el periodo de estudio.

### *Dinámica del Oxígeno Disuelto y Tasas Metabólicas*

Si bien la marea es semi-diurna, el cambio de OD en todos los meses mostró en general un comportamiento diurno a lo largo de los cuatro días de muestreo de cada mes. Esto indica que los efectos de la advección por la marea en la dinámica del OD fueron reducidos durante los días en los que menos se mueve el agua. La amplitud máxima de marea durante los muestreos fue, para octubre y noviembre de 2015 de 1.2 y 1.3 m y para enero, marzo, mayo y agosto de 2016 de 0.9, 1.04, 1.18 y 0.9 m, respectivamente (Figuras 13, 15, 17, 19, 21 y 23). La concentración máxima se observó durante las horas luz. En todos los muestreos se observó una variación diurna del OD con mayores concentraciones al atardecer que al amanecer siguiendo el patrón del ciclo día-noche.

El patrón de la temperatura reflejó una señal distintiva cada mes de muestreo y en algunos casos se observó una relación entre ésta y el oxígeno disuelto. Las gráficas de

las series de tiempo constan de seis días pero para el cálculo de las tasas metabólicas sólo se tuvieron en cuenta los cuatro días intermedios:

Octubre de 2015:El periodo de estudio inició el 18 de octubre de 2015 con temperaturas de hasta 25.3°C, y al finalizar los cuatro días de muestreo se observó una disminución hasta los 23°C. Ambas sondas presentaron un patrón diurno y mantuvieron entre sí una diferencia de ~0.5°C. La amplitud de la concentración de OD de manera general permaneció constante de ~40 mmol m<sup>-3</sup> y osciló entre ~190 y 240 mmol m<sup>-3</sup>. La amplitud mínima y máxima registrada por la sonda interna fue de 39.4 y 46.7 mmol m<sup>-3</sup>, respectivamente y la amplitud mínima y máxima registrada por la sonda externa fue de 27.5 y 43.8 mmol m<sup>-3</sup>, respectivamente. Los bajos coeficientes de Pearson indican que no hubo una buena correlación entre la señal del oxígeno y la temperatura de cada sonda ( $r$  Ext: -0.05,  $r$  Int: 0.12) (Fig. 12). El promedio del MNE calculado para la sonda interna y externa durante los cuatro días presenta una autotrofía de 21.61 y 42.16 mmol O<sub>2</sub>/m<sup>2</sup> d<sup>-1</sup>, respectivamente. Sin embargo, uno de los días en cada sonda presentó condiciones heterotróficas. Se observa además, que mientras el metabolismo neto en la sonda interna disminuyó conforme transcurrieron los días, en la sonda externa ocurrió lo contrario (Tabla III).

Noviembre de 2015:Durante este periodo de estudio se observó un incremento tanto en la señal de la temperatura como en la del OD. La temperatura aumentó de 16.5 a 19°C, presentando un patrón semi-diurno como el de la marea. La amplitud de la concentración de OD presentó una amplitud mínima de 25.3 mmol m<sup>-3</sup> y máxima de 39.5 mmol m<sup>-3</sup>, y osciló entre 205 y 250 mmol m<sup>-3</sup>. El coeficiente de Pearson de 0.57 indica una buena correlación entre estos dos parámetros (Fig. 14). El promedio calculado del MNE para este muestreo presentó condiciones autotróficas de 29.7 mmol O<sub>2</sub>/m<sup>2</sup> d<sup>-1</sup>, presentando una tendencia hacia la heterotrofía (Tabla IV).

Enero de 2016:Durante este muestreo la señal de la temperatura y la del OD no fueron tan variables como la de los demás meses. El muestreo inició con temperaturas de 17 °C y finalizó con 14 °C presentando un mínimo y un máximo cada día no tan

marcado a diferencia de otros meses. La concentración del OD presentó una variabilidad diurna marcada solamente durante los dos primeros días de la serie de tiempo con una amplitud máxima de  $45 \text{ mmol m}^{-3}$ , en comparación con los días posteriores donde la amplitud máxima fue de  $21 \text{ mmol m}^{-3}$  y la amplitud mínima de  $8 \text{ mmol m}^{-3}$ , oscilando durante todo el muestreo entre  $220$  y  $280 \text{ mmol m}^{-3}$ . El coeficiente de Pearson entre la temperatura y el oxígeno para este caso fue de  $0.44$  (Fig. 16). El promedio del MNE para este periodo de estudio presentó condiciones heterotróficas de  $-26.13 \text{ mmol O}_2/\text{m}^2 \text{ d}^{-1}$ , donde sólo uno de los cuatro días (el segundo día) presentó condiciones de autotrofía ( $56.35 \text{ mmol O}_2/\text{m}^2 \text{ d}^{-1}$ ) (Tabla V).

*Marzo de 2016:* El primer día de la serie de tiempo la temperatura osciló entre  $19$  y  $20$  °C. Posteriormente para el resto de la serie de tiempo la temperatura permaneció entre los  $17$  y  $19$  °C aproximadamente. Durante los primeros tres días la temperatura presentó un patrón semi-diurno y posteriormente un patrón diurno. La amplitud máxima de la concentración de OD fue de  $49.5 \text{ mmol m}^{-3}$ , disminuyendo hacia al final del periodo, presentando una amplitud mínima de  $19 \text{ mmol m}^{-3}$ , y oscilando entre  $210$  y  $255 \text{ mmol m}^{-3}$  durante todo el muestreo. El coeficiente de Pearson de  $0.55$  indica una buena correlación entre la temperatura y el OD durante los días de muestreo (Fig. 18). El promedio del MNE para marzo fue heterotrófico neto con  $-7 \text{ mmol O}_2/\text{m}^2 \text{ d}^{-1}$ , siendo el primer día el único que presentó condiciones autotróficas de  $21.77 \text{ mmol O}_2/\text{m}^2 \text{ d}^{-1}$  (Tabla VI).

*Mayo de 2016:* El patrón del OD durante este periodo de muestreo fue muy similar al de marzo de 2016. Sin embargo la amplitud en mayo fue mayor que la de los meses anteriores. Para ambas sondas la concentración de OD osciló entre  $175$  y  $225 \text{ mmol m}^{-3}$ . La sonda interna registró una amplitud mínima y máxima de  $22$  y  $60 \text{ mmol m}^{-3}$ , respectivamente, y la sonda externa registró una amplitud mínima y máxima de  $18$  y  $53.3 \text{ mmol m}^{-3}$ , respectivamente. La temperatura osciló entre los  $17.8$  y  $19.4$  °C y presentó en general un patrón semi-diurno como el de la marea. El coeficiente de Pearson para este periodo de muestreo presentó una baja correlación entre la temperatura y el oxígeno ( $r: 0.17$ ) (Fig. 20). El promedio del MNE para los cuatro días



de cada sonda presentó condiciones autotróficas con magnitudes muy similares (23.55 y 24.75 mmol O<sub>2</sub>/m<sup>2</sup> d<sup>-1</sup> para la sonda interna y externa, respectivamente), aunque en la zona de la sonda interna hubo dos días heterotróficos y en la región de la sonda externa sólo uno (Tabla VII).

Agosto de 2016: Durante el muestreo de agosto se observaron las mayores amplitudes de oxígeno en comparación con los demás muestreos. La amplitud máxima de la concentración de OD fue de 84.5 mmol m<sup>-3</sup> y la mínima de 44.5 mmol m<sup>-3</sup>, oscilando entre 170 y 260 mmol m<sup>-3</sup>. Durante los primeros tres días coincidió el máximo de temperatura del día con la máxima concentración de OD del día. La temperatura fluctuó entre aproximadamente los 21 y 24 °C y siguió un patrón generalmente semi-diurno. El coeficiente de Pearson de 0.17 entre estas dos variables indica una baja correlación (Fig. 22). El promedio del MNE para este caso representó las tasas más altas en comparación con los otros meses de muestreo y presentó una autotrofia neta de 41.72 mmol O<sub>2</sub>/m<sup>2</sup> d<sup>-1</sup> (Tabla VIII).

Al promediar el MNE de todos los muestreos se obtiene una producción neta de oxígeno dentro del sistema de  $+18.74 \pm 57.38$  mmol m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>, y por lo tanto una condición autotrófica neta durante el periodo de estudio. Sin embargo, hubo cambios, tanto diarios como entre muestreos de autotrofia a heterotrofia neta siendo heterótrofo neto durante enero de 2015 y marzo de 2016 (Fig. 24). El valor máximo en el MNE se obtuvo en agosto de 2016 junto con la mayor variabilidad ( $41.72 \pm 125.8$  mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) y el mínimo en enero de 2015 ( $-26.13 \pm 61.28$  mmol O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>). Al comparar la tasas de PPB y RC se observa que la mayoría de los datos tienden a estar dispersos alrededor de la línea 1:1, lo que indica que existe una relación directa entre procesos brutos (Fig. 25).

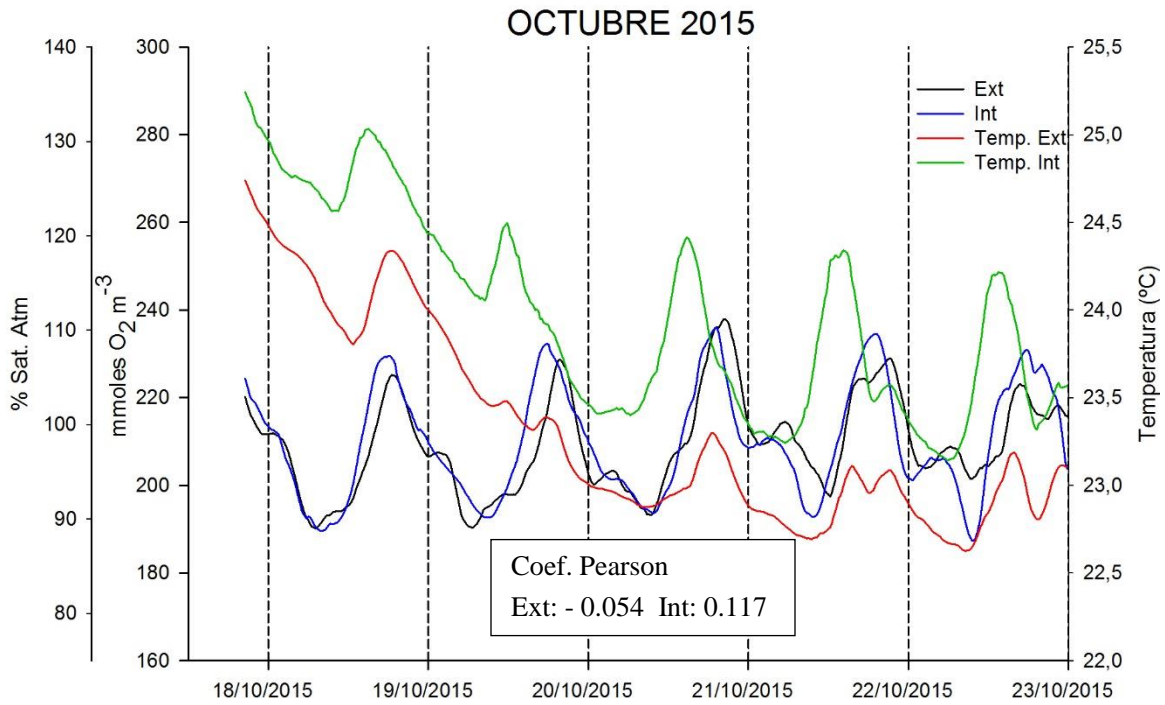


Figura 12. Series de tiempo de OD ( $\text{mmol m}^{-3}$ ) y temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) para ambas sondas del 18 al 22 de octubre de 2015

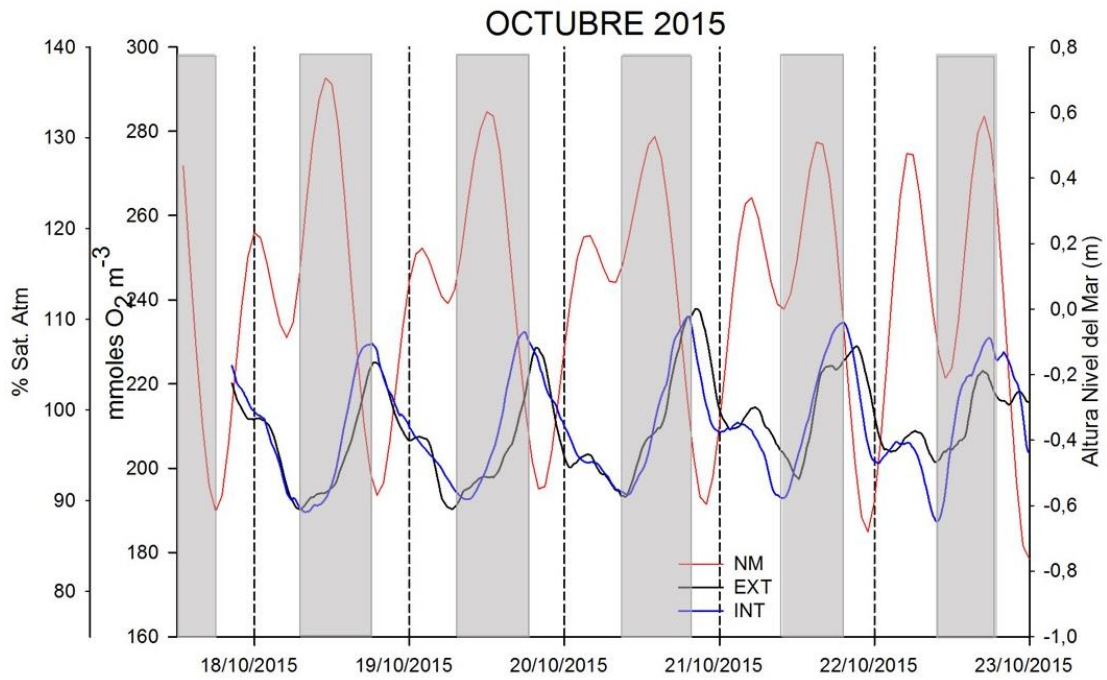


Figura 13. Condiciones de marea y variación diurna de la concentración de OD ( $\text{mmoles m}^{-3}$ ) del 18 al 22 de octubre de 2015 para la sonda interna y externa. El área sombreada representa las horas de luz de cada día.

Tabla III. Tasas de RC, PPB y MNE para ambas sondas (Interna y Externa) del 18 al 22 de octubre de 2015; indicando el promedio (PROM), la desviación estándar (SD) y el coeficiente de variación (CV).

	INTERNA					EXTERNA				
	Promedios		[mmoles/m <sup>2</sup> d]			Promedios		[mmoles/m <sup>2</sup> d]		
<i>Fecha</i>	$\Delta$ Ox Luz	$\Delta$ OxOsc.	RC	PPB	MNE	$\Delta$ Ox Luz	$\Delta$ OxOsc.	RC	PPB	MNE
18-oct-15	27.78	-14.67	351.97	403.25	51.28	19.02	-17.69	424.61	412.97	-11.64
19-oct-15	28.98	-14.60	350.37	381.30	30.94	17.69	-15.53	372.72	431.92	59.20
20-oct-15	29.10	-17.79	427.05	433.75	6.70	25.47	-14.93	358.24	444.39	86.16
21-oct-15	33.45	-20.23	485.60	483.14	-2.46	22.12	-12.68	304.40	339.33	34.93
<i>PROM</i>	29.83	-16.82	403.75	425.36	21.61	21.08	-15.21	364.99	407.15	42.16
<i>SD</i>	2.49	2.72	65.25	44.11	24.28	3.47	2.06	49.43	47.03	41.53
<i>CV</i>	8.34	-16.16	16.16	10.37		16.46	-13.54	13.54	11.55	

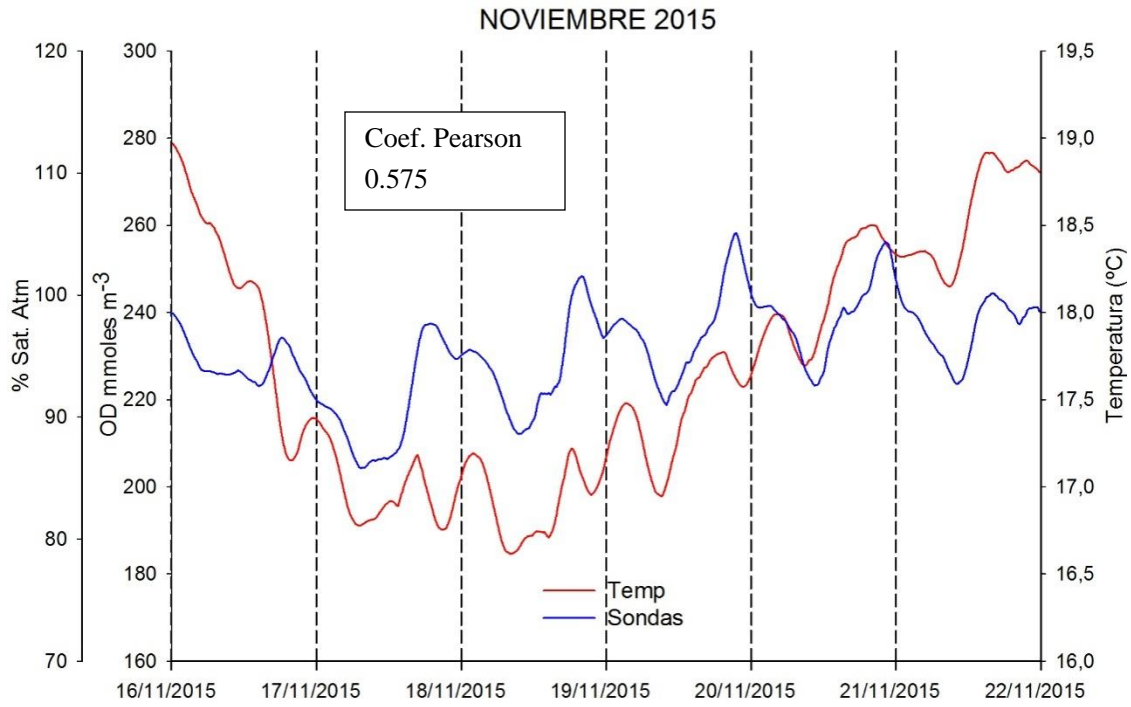


Figura 14. Series de tiempo del promedio de la concentración de OD (mmoles m<sup>-3</sup>) y temperatura (°C) de ambas sondas del 16 al 21 de noviembre de 2015

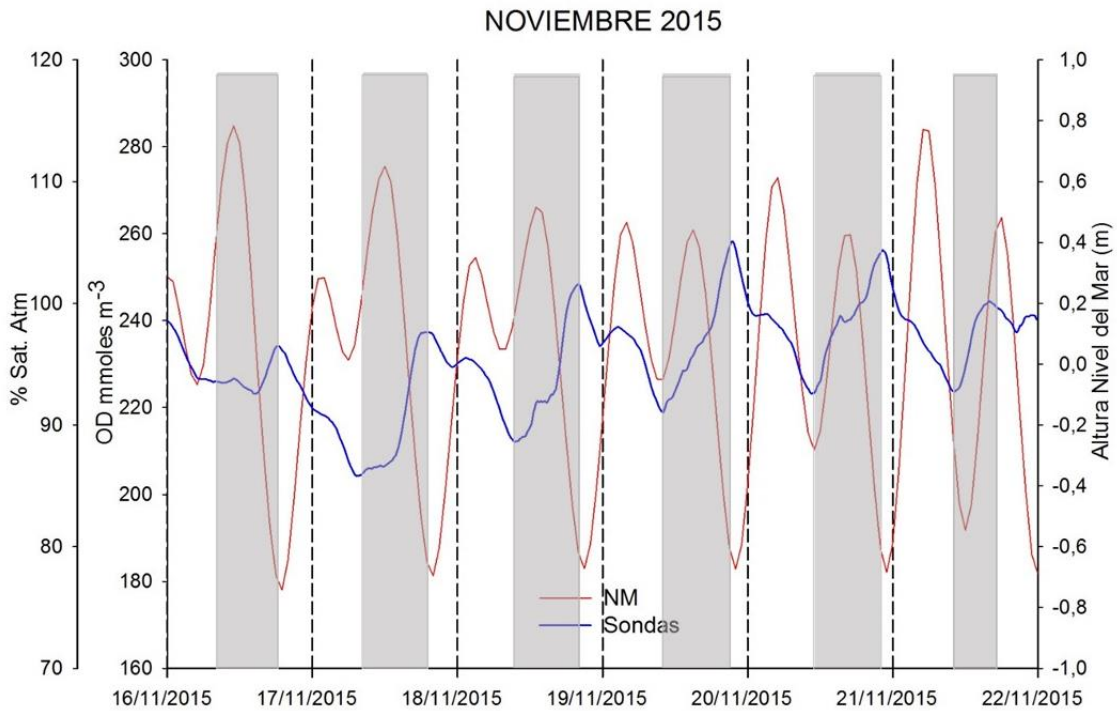


Figura 15. Condiciones de marea y variación del promedio de la concentración de OD (mmoles m<sup>-3</sup>) de ambas sondas del 16 al 21 de noviembre de 2015. El área sombreada representa las horas de luz de cada día.

Tabla IV. Tasas promedio de RC, PPB y MNE de ambas sondas (Interna y Externa) del 16 al 21 de noviembre de 2015; indicando el promedio (PROM), la desviación estándar (SD) y el coeficiente de variación (CV).

	INTERNA Y EXTERNA				
	Promedios		[mmoles/m <sup>2</sup> d]		
<i>Fecha</i>	$\Delta$ Ox Luz	$\Delta$ OxOsc.	RC	PPB	MNE
<i>17-nov-15</i>	22.38	-12.67	303.97	350.49	46.53
<i>18-nov-15</i>	25.11	-14.56	349.32	406.55	57.23
<i>19-nov-15</i>	24.11	-19.12	458.87	486.34	27.47
<i>20-nov-15</i>	20.38	-19.75	473.92	461.47	-12.45
<i>PROM</i>	23.00	-16.52	396.52	426.22	29.70
<i>SD</i>	2.07	3.46	83.01	60.49	30.67
<i>CV</i>	9.02	-20.93	20.93	14.19	

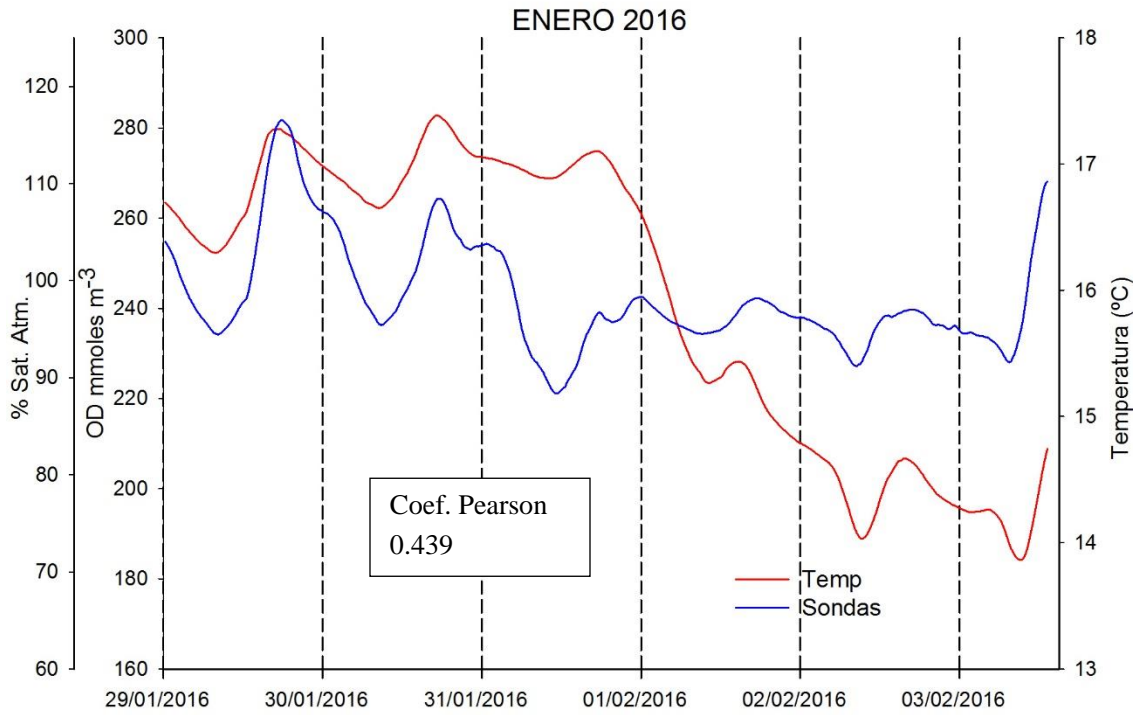


Figura 16. Series de tiempo del promedio de la concentración de OD (mmoles m<sup>-3</sup>) y temperatura (°C) de ambas sondas del 29 de enero al 3 de febrero de 2016

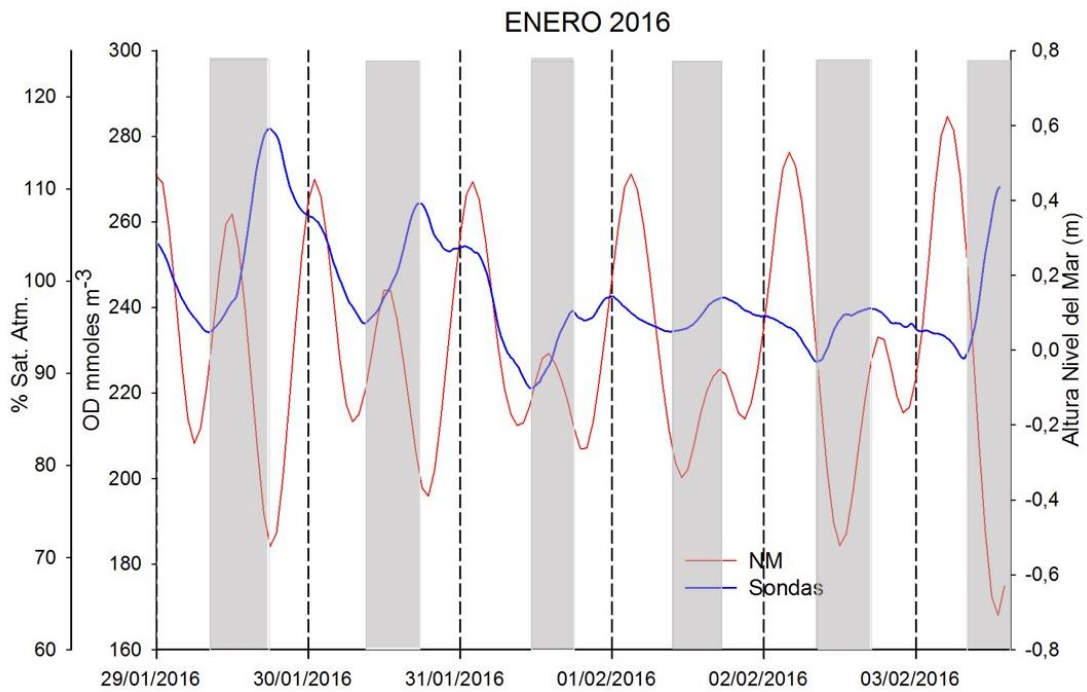


Figura 17. Condiciones de marea y promedio de la concentración de OD ( $\text{mmoles m}^{-3}$ ) del 29 de enero al 3 de febrero de 2016 de ambas sondas. El área sombreada representa las horas de luz de cada día.

Tabla V. Tasas promedio de RC, PPB y MNE de ambas sondas (Interna y Externa) del 30 de enero al 2 de febrero de 2016; indicando el promedio (PROM), la desviación estándar (SD) y el coeficiente de variación (CV).

INTERNA Y EXTERNA					
Fecha	Promedios		[mmoles/m <sup>2</sup> d]		
	$\Delta \text{Ox Luz}$	$\Delta \text{OxOsc.}$	RC	PPB	MNE
30-ene-16	25.11	-19.39	465.24	389.29	-75.95
31-ene-16	21.47	-2.68	64.43	120.78	56.35
01-feb-16	7.43	-8.05	193.17	123.83	-69.34
02-feb-16	11.39	-6.39	153.38	137.80	-15.58
<b>PROM</b>	16.35	-9.13	219.06	192.93	-26.13
<b>SD</b>	8.31	7.20	172.72	131.12	61.28
<b>CV</b>	50.81	-78.85	78.85	67.96	

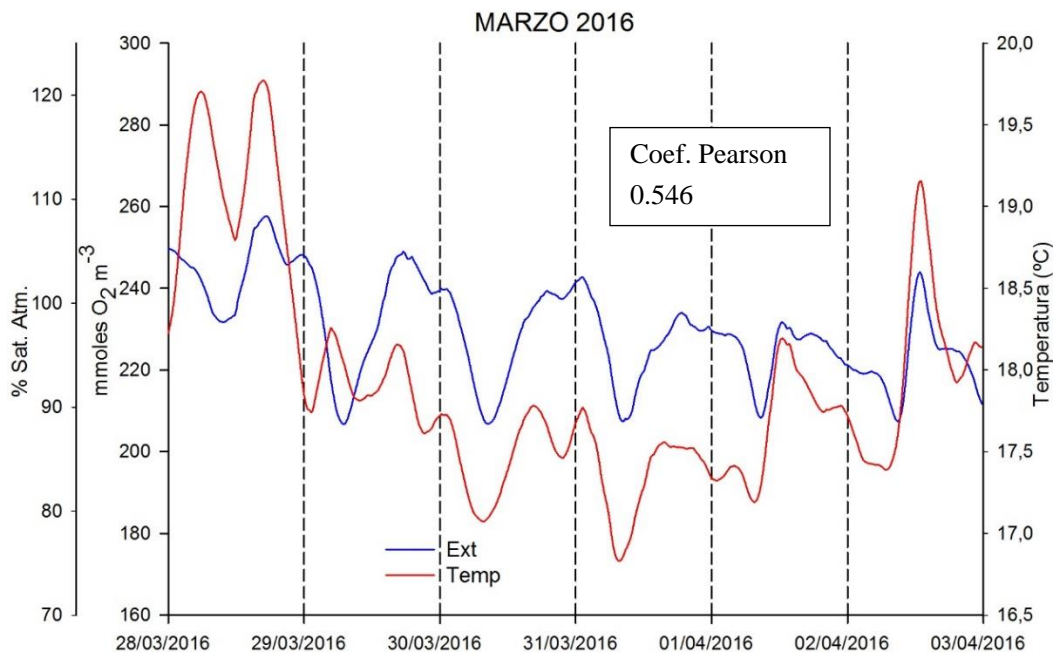


Figura 18. Series de tiempo de la concentración de OD ( $\text{mmoles m}^{-3}$ ) y temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) de la sonda externa del 28 de marzo al 2 de abril de 2016

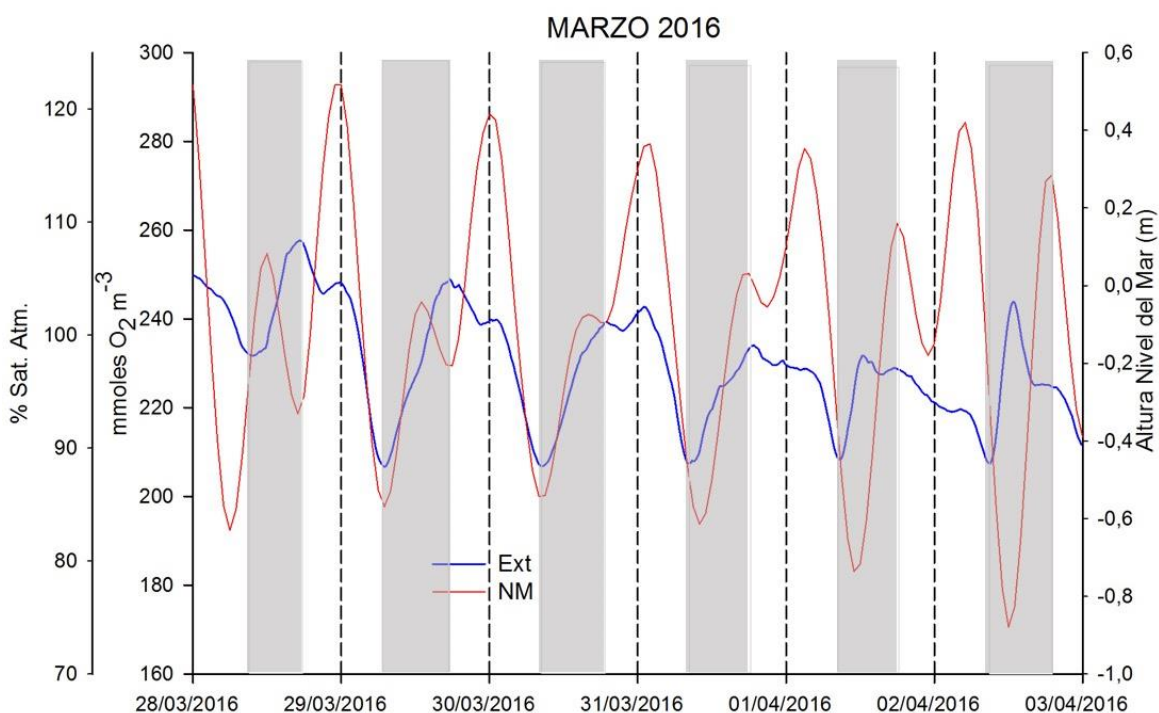


Figura 19. Condiciones de marea y concentración de OD ( $\text{mmoles m}^{-3}$ ) de la sonda externa del 28 de marzo al 2 de abril de 2016 . El área sombreada representa las horas de luz de cada día.

Tabla VI. Tasas de RC, PPB y MNE de la Externa del 29 de marzo al 1ro de abril de 2016; indicando el promedio (PROM), la desviación estándar (SD) y el coeficiente de variación (CV).

Fecha	EXTERNA				
	Promedios		[mmoles/m <sup>2</sup> d]		
	$\Delta$ Ox Luz	$\Delta$ OxOsc.	RC	PPB	MNE
29-mar-16	29.47	-21.31	511.50	533.27	21.77
30-mar-16	22.89	-18.36	440.73	422.85	-17.88
31-mar-16	18.26	-13.98	335.53	330.51	-5.03



01-abr-16	16.00	-10.62	254.86	226.28	-28.58
PROM	21.66	-16.07	385.65	378.22	-7.43
SD	5.95	4.72	113.27	130.89	21.72
CV	27.46	-29.37	29.37	34.61	

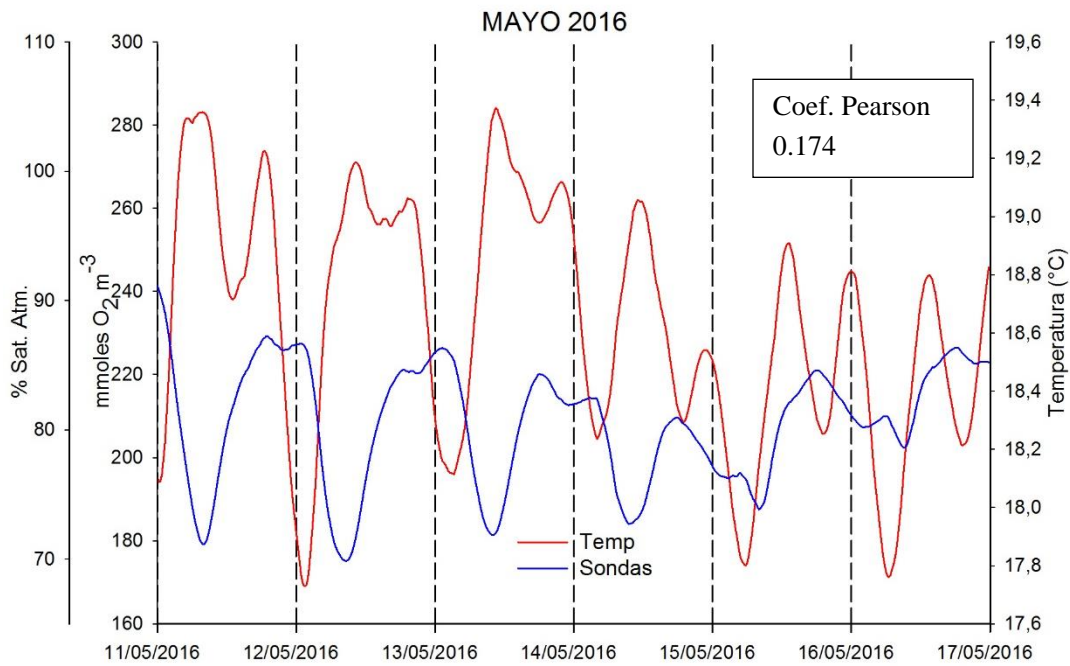


Figura 20. Series de tiempo del promedio de la concentración de OD (mmoles m<sup>-3</sup>) y temperatura (°C) de ambas sondas del 11 al 17 de mayo de 2016

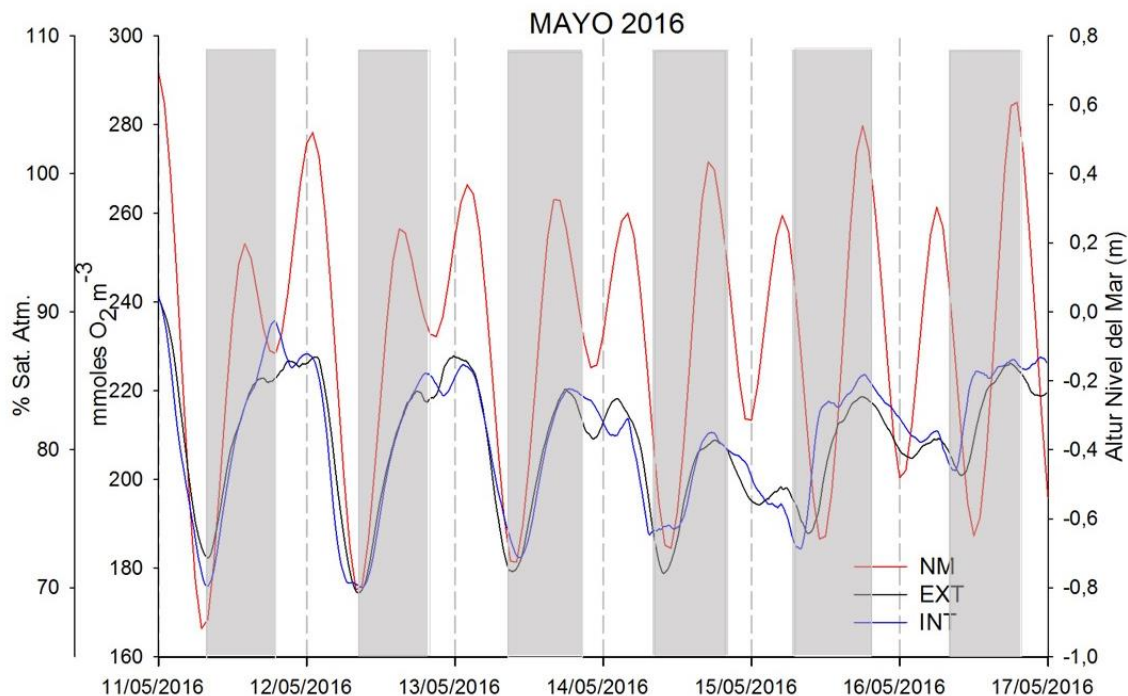


Figura 21. Condiciones de marea y concentración de OD ( $\text{mmoles m}^{-3}$ ) del 11 al 16 de mayo de 2016 para ambas sondas. El área sombreada representa las horas de luz de cada día.

Tabla VII. Tasas de RC, PPB y MNE para ambas sondas (Interna y Externa) del 12 al 15 de mayo de 2016; indicando el promedio (PROM), la desviación estándar (SD) y el coeficiente de variación (CV).

	INTERNA					EXTERNA				
	Promedios		[mmoles/m <sup>2</sup> d]			Promedios		[mmoles/m <sup>2</sup> d]		
<i>Fecha</i>	$\Delta$ Ox Luz	$\Delta$ OxOsc.	RC	PPB	MNE	$\Delta$ Ox Luz	$\Delta$ OxOsc.	RC	PPB	MNE
12-may-16	27.81	-18.30	439.08	495.67	56.59	30.81	-17.11	410.70	431.27	20.58
13-may-16	29.79	-16.70	400.68	371.88	-28.80	29.49	-17.05	409.09	395.55	-13.54
14-may-16	14.43	-12.38	297.10	261.41	-35.68	21.53	-9.26	222.24	254.02	31.78
15-may-16	23.06	-9.76	234.33	336.42	102.09	20.24	-7.66	183.93	244.12	60.19
<i>PROM</i>	23.77	-14.28	342.80	366.35	23.55	25.52	-12.77	306.49	331.24	24.75
<i>SD</i>	6.84	3.91	93.94	97.75	67.10	5.40	5.02	120.42	96.08	30.49
<i>CV</i>	28.77	-27.40	27.40	26.68		21.17	-39.29	39.29	29.01	

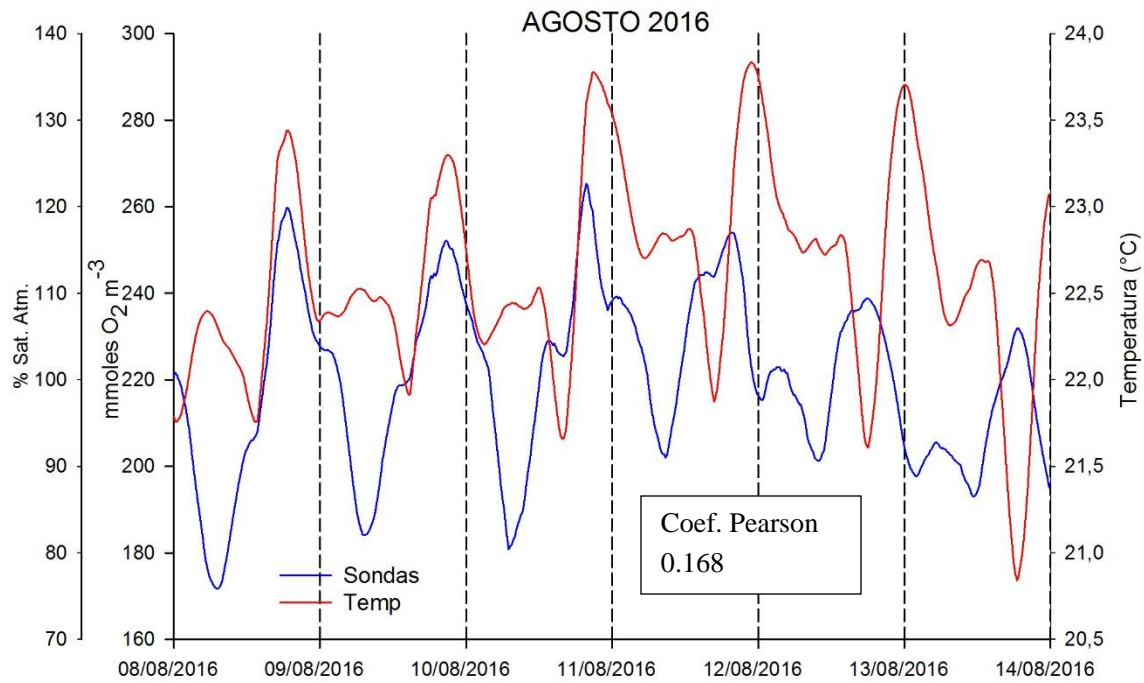


Figura 22. Series de tiempo del promedio de la concentración de OD (mmoles m<sup>-3</sup>) y temperatura (°C) de ambas sondas del 8 al 13 de agosto de 2016

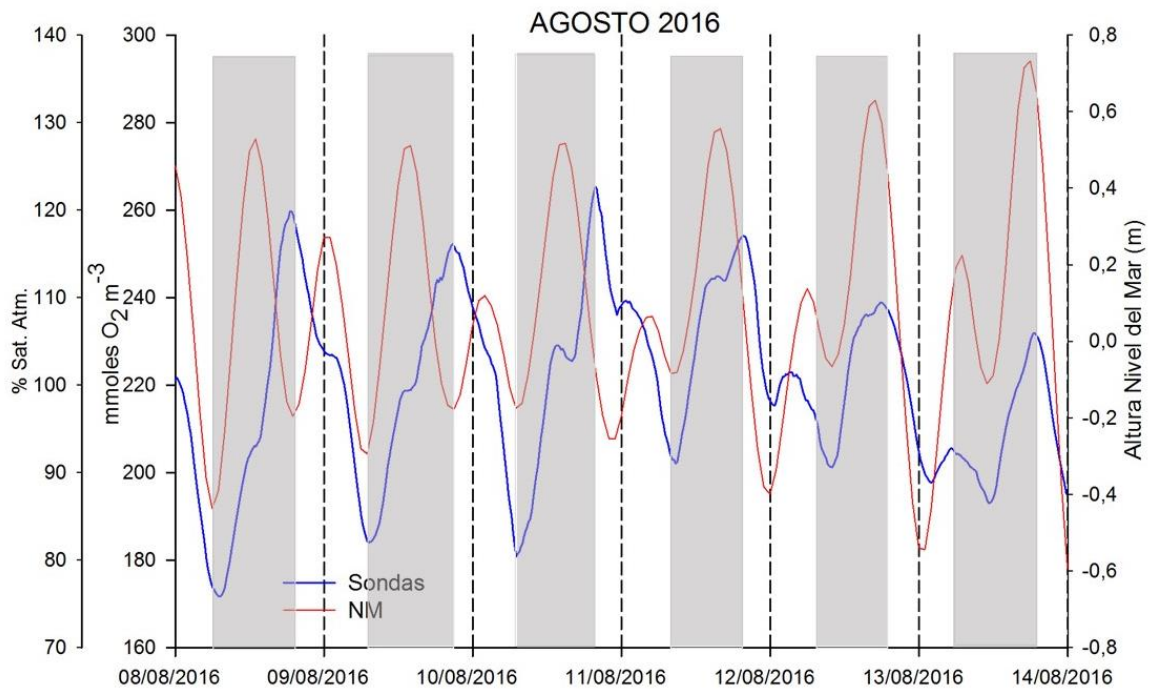


Figura 23. Condiciones de marea y promedio de la concentración de OD ( $\text{mmoles m}^{-3}$ ) del 8 al 13 de agosto de 2016 de ambas sondas. El área sombreada representa las horas de luz de cada día.

Tabla VIII. Tasas promedio de RC, PPB y MNE de ambas sondas (Interna y Externa) del 9 al 12 de agosto de 2016; indicando el promedio (PROM), la desviación estándar (SD) y el coeficiente de variación (CV).

EXTERNA					
Fecha	Promedios		[mmoles/m <sup>2</sup> d]		
	$\Delta$ Ox Luz	$\Delta$ OxOsc.	RC	PPB	MNE
09-ago-16	39.77	-53.12	1274.90	1230.79	-44.12
10-ago-16	51.95	-36.90	885.55	1110.54	224.99
11-ago-16	37.61	-28.79	690.96	713.79	22.83
12-ago-16	37.60	-20.20	484.78	447.96	-36.82
<b>PROM</b>	41.73	-34.75	834.05	875.77	41.72
<b>SD</b>	6.89	14.02	336.39	360.75	125.80
<b>CV</b>	16.50	-40.33	40.33	41.19	

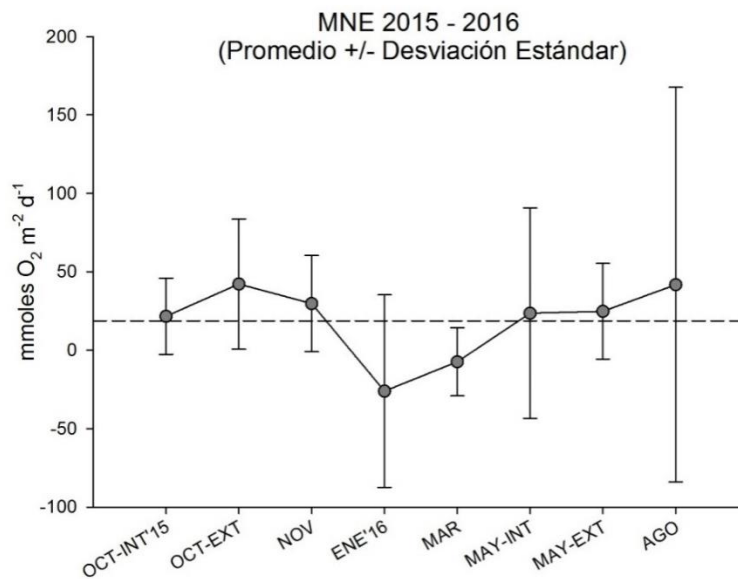


Figura 24. Tasas de metabolismo neto del ecosistema indicando el promedio con la línea discontinua

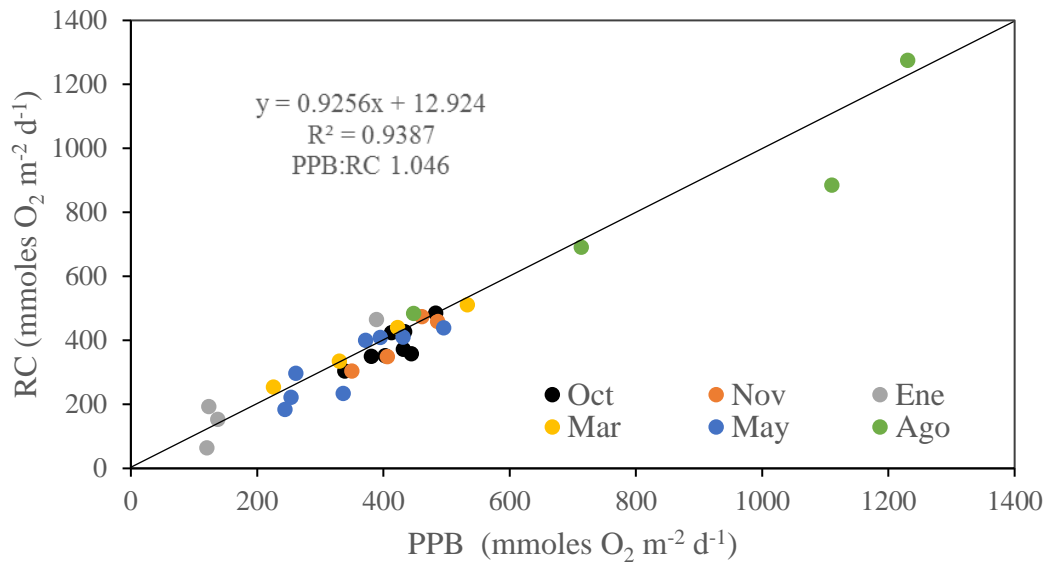


Figura 25. Regresión lineal entre PPB y RC medidas para cada día de manera simultánea durante todo el periodo de estudio. La línea continua indica la relación 1:1

## 6. DISCUSIÓN

En el presente estudio se planteó la hipótesis que durante los periodos del año en que se presentan eventos débiles de surgencias el MNE sería heterotrófico, mientras que durante el periodo de eventos fuertes el MNE sería autotrófico. El supuesto implícito en esta hipótesis es que los nutrientes aportados desde el océano en periodos de intensificación de surgencias promueven la producción primaria en el ecosistema. Sin embargo, las condiciones oceanográficas que se presentaron en la región costera a lo largo del dominio de la corriente de California durante el periodo de estudio fueron anómalas, incluyendo una drástica disminución en la intensidad de las surgencias durante la primavera de 2016. En contraste con un año típico, representado por la climatología del índice de surgencias (Fig. 8B), en el cual durante los meses de primavera-verano se presentan frente a BSQ los eventos más intensos, durante nuestro periodo de estudio en la primavera se observaron anomalías

negativas en dicho índice, sin hacerse evidente la ciclicidad en la cual está basada la hipótesis. Adicionalmente, desde el verano de 2014 y durante la mayor parte del periodo de estudio, las aguas costeras adyacentes a la laguna estuvieron anómalamente cálidas (Fig. 8A), lo que pudo condicionar la respuesta metabólica de las comunidades de productores primarios que habitan en Bahía Falsa. En la BSQ se ha observado que la tendencia estacional de la biomasa de las macrofitas es reflejada por varios factores que controlan su productividad primaria, donde *Ulva* spp, limitada principalmente por el aporte de nutrientes, alcanza su máxima biomasa en los meses de junio-julio, mientras que *Zostera marina* en los meses de septiembre-octubre, siendo su productividad primaria influenciada principalmente por variaciones en la luz. (Aveytua-Alcázar et al., 2008). Si bien, también existe evidencia que asocia una disminución en la biomasa foliar de *Z. marina* con el aumento de la temperatura (Ibarra-Obando et al., 2007), recientemente se sabe que la falta de nitrógeno nuevo aportado por surgencias, fuerza de alguna manera a los pastos a consumir los nutrientes remineralizados dentro del ecosistema (Hernández-López comunicación personal), lo que probablemente promueva una baja en la biomasa y disminuya las tasas de PPB y RC.

#### *Variabilidad hora con hora en OD: implicaciones en el cálculo de las tasas metabólicas*

El principio del método del oxígeno disuelto en aguas abiertas para el cálculo de las tasas metabólicas (PPB y RC) se basa en el supuesto que durante las horas luz, las concentraciones de OD incrementan una vez que se rebasa el punto de compensación, mientras que en la obscuridad únicamente ocurre consumo de oxígeno (Odum, 1956). De esta manera, en el caso ideal, la variación en las tasas de generación y consumo de OD seguirían un patrón diurno casi gaussiano, como los observados durante los muestreos de enero y más claramente de mayo de 2016 (Fig. 26C,E). Sin embargo, dicho patrón no fue evidente en todos los días de todos los muestreos, observándose incluso, marcadas interrupciones en la tendencia diurna como las registradas en el muestreo de agosto de 2016 (Fig. 26F), cuando en los tres primeros días se observaron flujos muy bajos o incluso negativos en medio del periodo de luz cuando se esperaría observar los valores máximos si

la forma fuera gaussiana. De igual manera, durante las horas de oscuridad del 10 al 13 de agosto, se observaron flujos positivos entre las 11 de la noche y las 4 de la mañana, cuando se esperaría que los flujos fueran más negativos. Los flujos de OD se calcularon con base en los cambios en la concentración de oxígeno cada 15 minutos registrados por las sondas, por lo que un valor de flujo cercano a cero refleja valores relativamente constantes, que en las series de OD se manifiestan como "hombros", como los observados en la Fig. 27. Como se observa en dicha figura, los hombros en horas luz coincidieron con el máximo de la marea (marea alta-alta), cuando el agua alrededor de la sonda presentó muy poco movimiento horizontal en un periodo de 3 h ya que la amplitud de la marea únicamente osciló alrededor de 10 cm. Por su parte, los hombros en horas de la oscuridad coincidieron con la parte media del flujo posterior a la marea baja-baja.

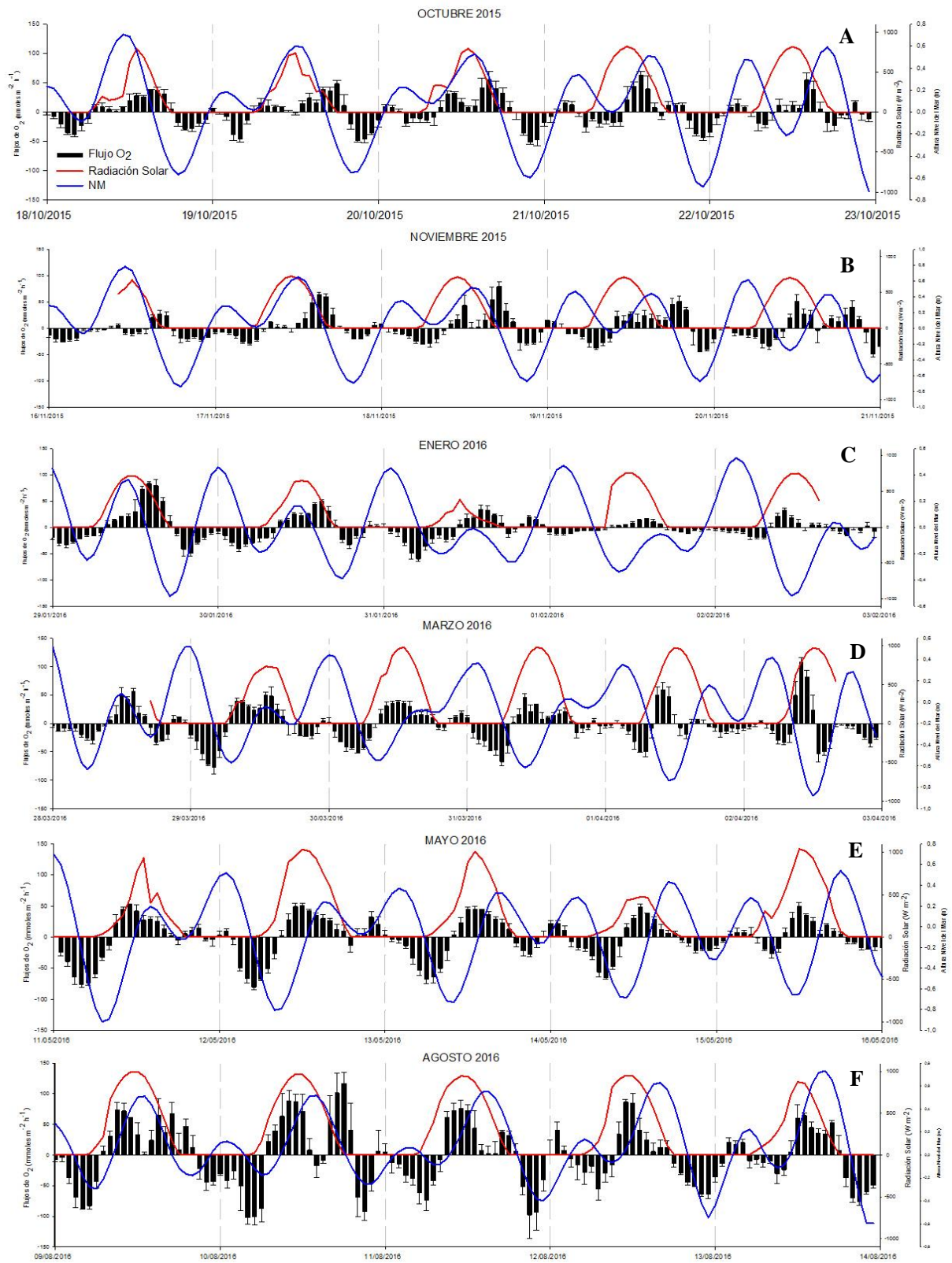




Figura 26. Flujos horarios de O<sub>2</sub> (barras negras) de la sonda externa, radiación solar (línea roja) y altura del nivel del mar (línea negra) referenciado al nivel medio del mar para octubre (A), noviembre de 2015 (B), Enero (C), Marzo (D), Mayo (E) y Agosto de 2016 (F).

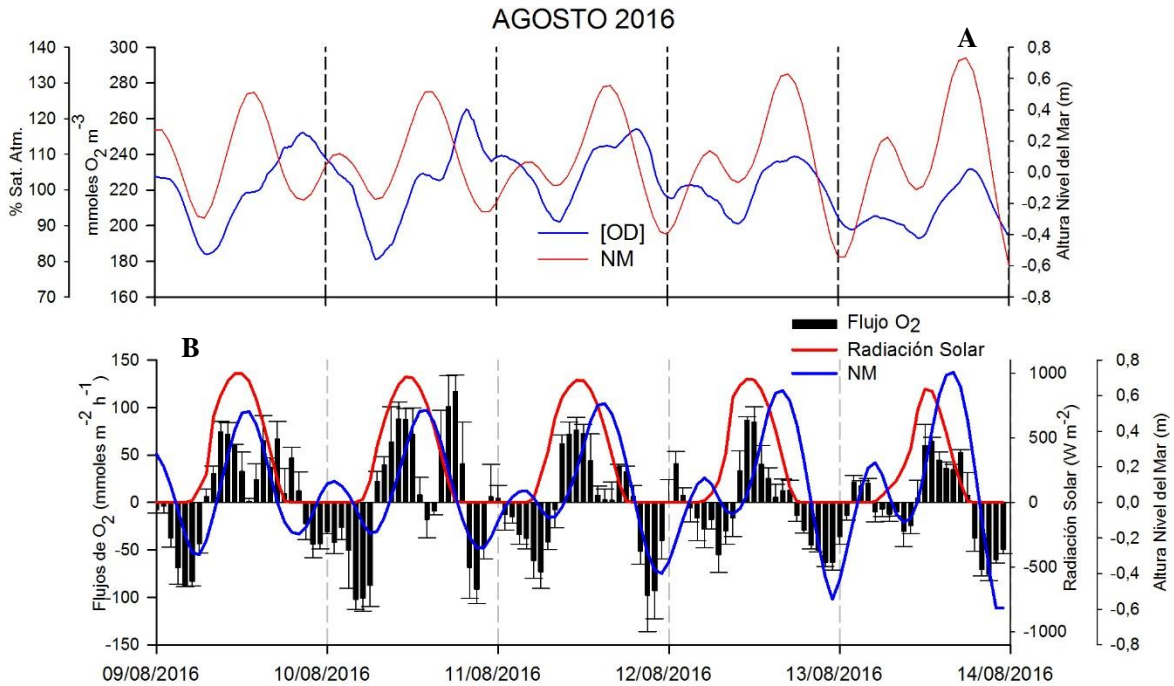


Figura 27. Variación de la concentración de OD y condiciones de marea (A) y Flujos horarios de oxígeno (B) para el caso del muestreo de agosto de 2016

Es probable que los hombros en las series de tiempo de OD, que se traducen a valores mínimos de los flujos, representen efectos de la heterogeneidad espacial en el contenido de OD más que representar anomalías en los patrones metabólicos. Como lo han recomendado otros autores (Stahret *al.*, 2010; Needobaet *al.*, 2012;), cuando se recolectan datos de alta frecuencia con sensores de OD para el cálculo de metabolismo acuático se recomienda el uso de filtros paso bajo o suavizar las series de tiempo. Aunque en este estudio las series de tiempo fueron suavizadas con una media móvil central de 3 h, resulta obvio que si bien en algunos muestreos dicho suavizado resultó eficaz, en el caso de algunos muestreos no se

eliminaron todos los picos anómalos de las series. Esto implica que en el cálculo de las tasas metabólicas se incluyeron estos datos "anómalos" en el cálculo de los flujos promedio que se utilizaron para estimar las tasas de PPB y RC, incurriendo en posibles subestimaciones de dichas tasas. Ya que las anomalías observadas en nuestro estudio están relacionadas probablemente con efectos de la advección por mareas, se recomienda explorar el uso de métodos de filtros que minimicen el efecto de la marea, como el modelo de regresión ponderada recientemente propuesto por Beck et al. (2015).

#### *Variabilidad día con día en OD y en las tasas metabólicas*

En las series de tiempo obtenidas de la señal *in situ* de OD en Bahía Falsa se observa, de manera general, un patrón diurno, reflejando el control que tiene en las concentraciones de OD el ciclo día-noche de iluminación a través del control de las tasas de PPB y RC. Sin embargo, cada muestreo presentó peculiaridades en la dinámica del OD ya que la amplitud de las concentraciones medidas varió tanto día con día como de muestreo a muestreo. Durante el muestreo de octubre de 2015 se observó la menor variación día a día en la amplitud del OD (Fig. 13), aunque el cuarto día (22 de octubre) la sonda interna presentó su máxima amplitud ( $46.7 \text{ mmoles m}^{-3}$ ) mientras que la sonda externa presentó su mínima amplitud ( $27.5 \text{ mmoles m}^{-3}$ ). En el caso de noviembre de 2015 la amplitud del OD también varió poco entre días (Fig. 15), oscilando entre  $25.3$  y  $39.5 \text{ mmoles m}^{-3}$ , sin embargo, en este muestreo las concentraciones mostraron una clara tendencia a aumentar del primero al cuarto día. Para los meses de enero, marzo y mayo de 2016 la amplitud del OD disminuyó con el paso de los días (Fig. 17, 19 y 21, respectivamente); en el caso de enero la amplitud del oxígeno disminuyó del primero al cuarto día casi un 80% y en marzo y mayo un 62% y 66%, respectivamente. En agosto de 2016 la amplitud del OD (Fig. 23) disminuyó a partir del segundo día, y en este muestreo se presentaron las mayores amplitudes de hasta  $84.5 \text{ mmoles m}^{-3}$ , indicando que la PPB y la RC se intensificaron en este periodo. En la serie de tiempo de OD de agosto, así como en la de otros muestreos, en algunos días se presentaron máximos de OD durante horas de la noche, cuando la producción de oxígeno por procesos biológicos es improbable.

Las tasas metabólicas, PPB y RC, calculadas a partir de las concentraciones de oxígeno muestran también una variación día con día (Fig. 28). En el caso de los muestreos de marzo, mayo y agosto de 2016, tanto la PPB como la RC mostraron un claro patrón de disminución del primero al cuarto día. En marzo y mayo, la PPB disminuyó de 533 a 226 y de 431 a 244  $\text{mmol m}^{-2} \text{d}^{-1}$  respectivamente, en tanto que la RC disminuyó de 511 a 255 y de 411 a 184  $\text{mmol m}^{-2} \text{d}^{-1}$  respectivamente. En agosto, cuando las tasas metabólicas fueron las más altas del estudio, la disminución de la PPB y la RC entre el primero y cuarto día fue de 1231 a 448 y de 1275 a 485  $\text{mmol m}^{-2} \text{d}^{-1}$  respectivamente. En octubre y noviembre de 2015 la variabilidad día con día en las tasas metabólicas fue relativamente pequeña, oscilando la PPB entre 339 y 444  $\text{mmol m}^{-2} \text{d}^{-1}$  en octubre y entre 350 y 461  $\text{mmol m}^{-2} \text{d}^{-1}$  en noviembre, sin mostrara un patrón definido a lo largo de los cuatro días de muestreo. En contraste, la RC en estos muestreos si mostró un patrón temporal, disminuyendo de 425 a 304  $\text{mmol m}^{-2} \text{d}^{-1}$  en octubre y aumentando de 304 a 474  $\text{mmol m}^{-2} \text{d}^{-1}$  en noviembre. En el caso de enero de 2016, se registraron las tasas metabólicas más bajas del estudio. En este muestreo, si bien durante el primer día (30 de enero) la PPB y la RC fueron relativamente altas (389 y 465  $\text{mmol m}^{-2} \text{d}^{-1}$  respectivamente), los días subsiguientes, las tasas oscilaron entre 121 y 138  $\text{mmol m}^{-2} \text{d}^{-1}$  en el caso de la PPB y entre 64 y 193  $\text{mmol m}^{-2} \text{d}^{-1}$  en el caso de la RC (Fig. 28). Otro rasgo de la variabilidad día a día es la diferencia en la hora del inicio del incremento de la concentración de OD, que desde el punto de vista del metabolismo acuático representa el punto de compensación, es decir, la hora en la que la producción de OD por fotosíntesis sobrepasa el consumo de OD por respiración. Testa *et al.* (2013) indican que existe un periodo de retraso de dos a cinco horas entre el amanecer y la ocurrencia del punto de compensación. Este aspecto se evidencia con claridad en la serie de tiempo de los flujos horarios de OD (Fig. 26). En el caso del muestreo de octubre de 2015, cuando las amplitudes de la concentración de OD presentaron menor variabilidad día con día, se presentó un desfase notorio en la hora del punto de compensación registrado en la sonda externa. En este caso, el primer día (18 de octubre) el inicio del incremento de OD (inicio de los flujos positivos) ocurrió alrededor de las 7:30 a.m. mientras que el cuarto día inició alrededor de las 11:45 a.m., es decir, cuatro horas después que el primer día (Fig. 26A). Por su parte, en el caso del muestreo de agosto de 2016, cuando la variabilidad día con día en la amplitud de la concentración de OD fue la mayor, el desfase en la hora del

punto de compensación fue menor que en octubre de 2015, presentándose el inicio de los flujos positivos los dos primeros días (agosto 9 y 10) alrededor de las 7:30 a.m., mientras que en el tercero y cuarto día inició alrededor de las 9:00 y 10:00 a.m. respectivamente (Fig. 26F).

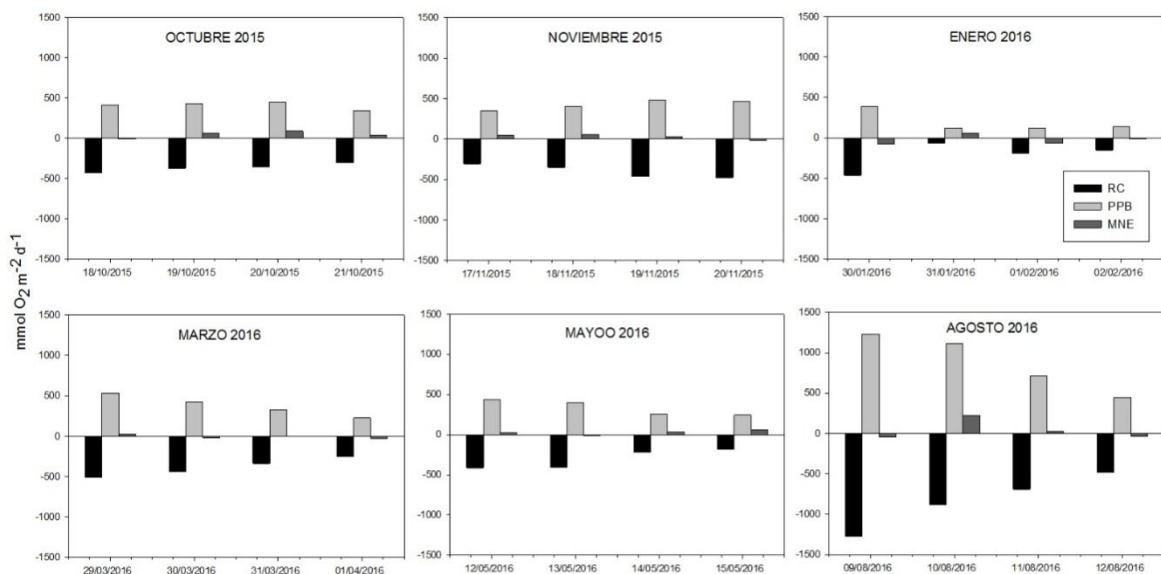


Figura 27. Tasas de PPB, RC y MNE de cada día de cada mes de muestreo

Para ecosistemas dominados por pastos marinos, diversos autores han sugerido que la disponibilidad de la luz es el principal factor que determina los cambios en la PPB y la RC en la escala temporal de día con día (Champenois y Borges, 2012; Rheuban *et al.*, 2014; Howarth *et al.*, 2014), por lo que es probable este sea el caso para Bahía Falsa. Sin embargo, es importante aclarar que son varios los factores que se han reportado como importantes en la regulación de los patrones espaciales y temporales del metabolismo acuático incluyendo: (1) la disponibilidad de la luz, (2) la temperatura, (3) la disponibilidad de nutrientes inorgánicos, (4) la disponibilidad y calidad de carbono orgánico (autóctono y alóctono), (5) la velocidad del flujo de agua y (6) la intensidad del viento, entre otros (Kemp y Testa, 2011; Testa *et al.*, 2013).

Es poco probable que la temperatura haya tenido un control importante en la variabilidad día con día del OD y las tasas metabólicas, ya que durante los muestreos dicha variable presentó una variación máxima en el promedio diario de  $\sim 3^{\circ}\text{C}$  en enero de 2016,

mientras que en los demás muestreos la variación del promedio diario fue menor que 2 °C. En el caso de la velocidad del flujo del agua, tampoco es probable que haya contribuido en la variación día con día en nuestro estudio, ya que, en general, la amplitud de la marea fue similar a lo largo de los cuatro días de mareas muertas de cada muestreo. Sin embargo, no se pudo descartar un efecto del desfase día con día de la marea ya que, por ejemplo, en el caso del retraso del inicio del punto de compensación durante el muestreo de octubre de 2015, dicho retraso coincidió con el retraso del inicio del flujo de la marea baja-alta a la marea alta-alta. Es decir, más que un retraso de la PPB asociado con variaciones en la irradiancia, es probable que el retraso en los valores positivos de los flujos de OD se deba a un efecto del retraso en la advección de agua del interior de la laguna que fue relativamente empobrecida en oxígeno durante la noche.

Los muestreos de marzo, mayo y agosto de 2016 fueron en los que se observó el patrón más claro de disminución de las tasas metabólicas del primero al cuarto día. Si bien la luz incidente, representada por los datos de radiación solar de la estación meteorológica no muestra un patrón día a día correspondiente al de las tasas metabólicas (Fig. 26 D, E, F), esto no implica que la luz no juegue un papel importante en el control de dicho patrón. Desafortunadamente no contamos con datos de luz en el agua a nivel del dosel de las praderas de pastos marinos, sin embargo, los datos de la intensidad del viento de la estación meteorológica indican que en los muestreos de marzo y agosto dicha intensidad incrementó a través de los días, lo que sugiere la posibilidad de un incremento en la turbidez asociado con la resuspensión de partículas lo que atenuaría la intensidad de la radiación solar que incide sobre los productores primarios. Otra posibilidad, o un factor adicional que podría explicar la disminución de las tasas metabólicas a lo largo de los periodos de cuatro días, particularmente de la PPB, sería la disminución de la disponibilidad de nutrientes (Testa *et al.*, 2013). Es posible que la concentración de los nutrientes en el interior de Bahía Falsa haya disminuido a lo largo de los cuatro días de mareas muertas, ya que previo a los periodos de mareas muertas, durante las mareas vivas, aguas relativamente enriquecidas en nutrientes suelen ser transportadas desde la región de la boca de la laguna hacia el interior de los brazos. De acuerdo con los datos de velocidades de corrientes medidos durante mareas vivas (Fig. 6 A, B), la excursión de la marea puede ser del orden de 7 km, que equivale a la distancia entre la boca de la laguna y la posición de la sonda externa. Los

gradientes de concentración de nutrientes, incluyendo el carbono inorgánico disuelto (CID), suelen ser consistentes, mostrando una disminución desde la boca hacia el interior de ambos brazos de la laguna (Camacho-Ibaret *et al.*, 2003; Hernández-Ayón *et al.*, 2004; Ribas-Ribas *et al.*, 2011; Ávila-López *et al.*, 2016) de tal manera que la advección horizontal que es dominada por las mareas (Melaku-Canuet *et al.*, 2016) representa el principal mecanismo de fertilización de toda la laguna. Cabe mencionar que si bien se ha sugerido que los productores primarios en Bahía San Quintín están limitados por la disponibilidad de nitrógeno, es decir, que los pulsos de nitrato oceánico se han considerado como el principal control de la productividad primaria (Camacho-Ibaret *et al.*, 2007; Zertuche *et al.*, 2009), recientemente se ha sugerido que es el CID el principal limitante de la producción primaria de los pastos marinos de esta laguna (Sandoval-Gil *et al.*, 2016). Suponiendo que son los pastos marinos los principales contribuyentes a la producción primaria del sistema, entonces es posible que durante los muestreos en los que se observó una disminución paulatina en la PPB y la RC, esta disminución se haya asociado con una disminución paulatina en el contenido de CID. Sin embargo, la concomitante disminución en la concentración de nitrógeno inorgánico disuelto pudo inducir también una disminución en la producción primaria de las macroalgas, contribuyendo así a la disminución de la PPB de la comunidad durante estos periodos.

Como consecuencia de la alta variabilidad día con día en la PPB y la RC, el MNE en cada uno de los muestreos resultó altamente variable, e incluso, en todos los muestreos a lo largo de los cuatro días se registraron cambios entre autotrofia y heterotrofia neta (Fig. 24, Fig28). En el caso del muestreo de agosto de 2016, para el primer día se estimó un valor de MNE de  $-44 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , mientras que para el día siguiente se estimó un valor de  $+225 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . Los valores para los dos días posteriores fueron  $+23$  y  $-37 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , resultando en un valor promedio para los cuatro días de  $+42 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . Altas variaciones en la magnitud y el signo del MNE de un día a otro también se han observado en otros sistemas dominados por pastos. Por ejemplo, utilizando el mismo método que en el presente estudio, Howarth *et al.* (2014) reportaron un cambio en el MNE de  $\sim +30$  a  $\sim +200 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  y un cambio de  $\sim -40$  a  $\sim +100 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , del 16 al 17 de agosto de 2011, para dos sitios en West Falmouth Harbor (Massachusetts, EUA). En el caso de la Bahía de Revellata (Isla de Corsica, Francia), Champenois y Borges (2012) reportaron una serie de

tiempo (suavizada) de MNE, con recurrentes cambios día con día del orden de  $100 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  incluyendo cambios ocasionales del signo. Si bien el objetivo principal de este trabajo era comparar el MNE entre temporadas contrastantes del año, la variabilidad día con día puede ensombrecer la variabilidad en escala estacional (FIG 24). Sin embargo, las tasas de PPB y RC mostraron una clara variabilidad estacional que se discute a continuación.

### *Relación PPB vs. RC*

En este estudio se observó una clara relación entre la PPB y la RC, la cual se ha reportado para otros ecosistemas (Champenois y Borges, 2012; Howarth *et al.*, 2014, Rheubanet *al.*, 2014). El valor alto del coeficiente de determinación ( $R^2=0.94$ ) indica la estrecha relación entre la fotosíntesis y la respiración. Una de las ventajas del método de oxígeno en aguas abiertas radica en que se pueden captar los momentos en los que, tanto la producción primaria como la respiración alcanzan valores de hasta  $1300 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  (Champenois y Borges, 2012), tasas que difícilmente se pueden medir por medio de incubaciones. Se ha sugerido que esta relación indica que la producción primaria bruta determina la magnitud de la respiración de la comunidad. En particular, en ecosistemas dominados por pastos marinos, se ha sugerido que esta relación indica que una alta proporción de la RC está determinada por la respiración autotrófica de los fotosintatos que los mismos productores primarios fabricaron recientemente (Howarth *et al.*, 2014). Adicionalmente, se ha sugerido que la relación entre la PPB y la RC refleja el acoplamiento entre la PPB y la respiración heterotrófica, a través de la respiración eficiente de los exudados de carbono orgánico disuelto por parte de la comunidad heterotrófica (Champenois y Borges, 2012).

### *Variación estacional en la PPB, la RC y el MNE*

El presente estudio se desarrolló bajo condiciones oceanográficas anómalas a lo largo del SCC, lo que muy probablemente condicionó el MNE en Bahía San Quintín. A partir de 2014 y hasta inicios de 2016, se registraron anomalías positivas de temperatura frente a las

costas del Pacífico NE, incluyendo la zona costera frente a la península de Baja California. El calentamiento anómalo del océano en la región se registró inicialmente durante el invierno de 2013-14 cuando se formó una gran masa de aguacaliente en el Golfo de Alaska, anomalía a la que se le denominó el “Blob”(Bond *et al.*, 2015). Frente a Baja California, el agua anómalamente cálida se registró a partir de mediados de 2014 y alcanzó valores récord en octubre de 2015 (ver Fig. 1 en Cavole *et al.*, 2016), cuando se realizó nuestro primer muestreo. Aunque en términos generales se ha referido al calentamiento de toda la región como el Blob, Leising *et al.* (2015) sugieren que el calentamiento inicial (de primavera de 2014 a mediados de 2015) en la región sur del SCC probablemente no se debe a la advección de la mancha de agua cálida desde el norte, por lo que denominan al calentamiento de esta región como la Anomalía Cálida del Sur de California (SCWA por sus siglas en inglés) para diferenciarla de El Blob. Al igual que el Blob, el calentamiento anómalo en el sur del SCC probablemente se debió a forzamiento atmosférico (local) que indujo altos flujos de calor hacia el océano y debilitamiento de los vientos que inducen surgencias (Zaba y Rudnick, 2016). En adición al calentamiento iniciado en 2014, el evento El Niño 2015-2016 indujo la propagación de aguas tropicales hacia Baja California en verano de 2015, reforzando y extendiendo el periodo de temperaturas anómalamente cálidas. Robinson (2016) reportó que las anomalías en la temperatura superficial del mar alcanzaron niveles récord de  $+3.0^{\circ}\text{C}$  en octubre de 2015 en la región central de la costa oeste de Baja California, lo cual concuerda con los promedios obtenidos para la zona frente a la boca de BSQ, siendo en octubre la anomalía más positiva durante el periodo de estudio. Sin embargo, la magnitud de la anomalía de la TSM para ese mes en la entrada de la laguna alcanzó valores de hasta  $+6^{\circ}\text{C}$ . Jacox *et al.* (2016) sugieren que durante los inviernos de 1982-83 y 1997-98, las anomalías de la TSM en el SCC fueron mayores cerca de la costa, consistentes con una termoclina profunda y surgencias más débiles. Sin embargo, mientras las anomalías positivas de la TSM también se observaron durante El Niño 2015-16, los gradientes en la costa fueron mucho menos pronunciados y el calentamiento fue más uniforme y generalizado, consistente con el calentamiento preexistente: el *Blob*.

Anteriormente, se ha sugerido que la manifestación de los eventos El Niño afectan al SCC y por ende a los ecosistemas costeros de la zona, al reducir la intensidad de las



surgencias, calentar la capa de mezcla, hundir la nutriclina y aumentar el nivel del mar (Lynn et al., 1995). En BSQ se ha observado que las anomalías negativas de surgencias frente a las aguas costeras de la laguna, afectan las interacciones locales que influyen y controlan en gran medida los procesos biogeoquímicos del ecosistema (ej. Ibarra-Obando et al., 2001, Camacho-Ibar et al., 2003, Hernández-Ayón et al., 2004, Ávila-López et al., 2016). Al ser una zona donde el índice de surgencias está estrechamente asociado a los patrones de viento (Ribas-Ribas et al., 2011), el promedio de éstos durante el periodo de estudio sugiere una disminución en la intensidad de las surgencias costeras en la época de primavera-verano de 2016 (Fig.8B). Esto además es consistente con lo reportado por Robinson (2016), donde se observó la ocurrencia de anomalías negativas en la velocidad del viento, y explica que una reducción del esfuerzo del viento induce al debilitamiento de las surgencias costeras. Aunado a lo anterior, en un estudio realizado por Ávila-López et al. (2016) reportan vientos promedio de 3.1 ( $\pm 0.3$ ) m/s para el 2014, mientras que en el presente estudio el promedio fue de 1.7 ( $\pm 1.2$ ) m/s (Fig.10). Las tasas metabólicas estimadas del balance de O<sub>2</sub> medido por las sondas, proveen una señal integrada tanto del componente pelágico como bentónico; en donde, independientemente de la temporada se ha observado que en lagunas costeras dominadas por pastos marinos, la señal del O<sub>2</sub> tanto producido como consumido es propagada a través de la columna de agua por procesos de difusión turbulenta (Champenois y Borges, 2012). El balance metabólico anual de ecosistemas costeros asociados al SCC es considerado heterotrófico neto, asociado en gran medida al intercambio de agua con el océano adyacente por procesos de marea (Smith y Hollibaugh, 1997). Aunque esta tendencia ya se ha observado en estudios anteriores en BSQ (ej. Ibarra-Obando et al., 2001; Hernández-Ayón et al., 2004; Camacho-Ibar et al., 2003, 2007), recientemente se han observado también condiciones autotróficas, principalmente durante la temporada de surgencias (Ribas-Ribas et al., 2011, Ávila-López et al., 2016). Con base en las tasas metabólicas estimadas a partir del método de oxígeno, el ecosistema fue autotrófico neto ( $MNE > 0 \rightarrow 19 \pm 57$  mmoles de O<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) durante octubre de 2015 a agosto de 2016. El estado metabólico de Bahía Falsa presentó una variabilidad estacional, con cambios de heterotrofia en invierno e inicios de primavera de 2016 a autotrofia en verano del mismo año (Fig. 24). El debilitamiento de las surgencias aparentemente no fue motivo para impedir una condición autotrófica durante esta época, donde también se

observó la mayor variabilidad en agosto ( $\sim 42 \pm 126$  mmol  $\text{O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ). La estacionalidad en los patrones de autotrofia durante primavera-verano y heterotrofia en invierno, ya se ha observado en lagunas costeras someras, independientemente si son sistemas dominados por fitoplancton o macrofitas (McGlathery et al., 2001). Las series de tiempo de OD mostraron una variabilidad distinta conforme a la época del año con mayor variación en los meses de verano que en los meses de invierno (Fig. 26). Este comportamiento ya se ha observado en estudios previos en otros ecosistemas donde la dinámica del oxígeno, reflejada en los procesos brutos (PPB y RC), obtiene mayores tasas durante verano y tasas más bajas durante invierno (Caffrey et al., 2013). Las bajas tasas obtenidas en enero de 121 a 389 mmol  $\text{O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  para la PPB y de 64 a 465 mmol  $\text{O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  para la RC, así como una heterotrofia neta (MNE:  $-26 \pm 61$  mmol  $\text{O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ), en comparación con los otros muestreos, podría ser atribuido a la resuspensión y rápida degradación de materia orgánica en sedimentos durante las tormentas de invierno (Reyes y Merino, 1991). Por otra parte, los valores más altos reportados en el presente estudio de PPB y RC (entre 1100 y 1300 mmol  $\text{O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ), podría estar relacionado con el hecho de que los valores extremos de estas tasas en praderas de pastos marinos, son eventos raros difíciles de capturar con otros métodos clásicos como incubaciones, que son típicamente a una escala mensual (Champanois y Borges, 2012). La temperatura es un factor importante que controla la tasa de crecimiento de los pastos marinos al afectar la tasa de fotosíntesis y respiración, además de la disponibilidad y absorción de nutrientes; la distribución de los productos de la fotosíntesis; la elongación de las hojas; la síntesis de proteínas, entre otros (Bulthuis, 1987). Durante el periodo de estudio se observaron escenarios metabólicamente contrastante, donde las temperaturas más altas ocurrieron en la época de verano (agosto 2016) e incluso a finales de otoño (octubre 2015) y las más bajas durante invierno (enero 2016). El patrón de variación de la RC siguió estrechamente el patrón de variación de la PPB. Anteriormente, en BSQ se ha observado que en los tipos de hábitat como las marismas, sedimentos someros y pastos marinos, además de la comunidad fitoplanctónica, la producción primaria y la respiración están cerca del equilibrio, excepto en los sedimentos profundos, donde a nivel del ecosistema, probablemente la respiración sea el proceso que predomine (Ibarra-Obando et al., 2004). La estimación de la RC con base en el método de oxígeno en aguas abiertas, no tiene en cuenta los procesos anaeróbicos en sedimentos. La posible acumulación

de materia orgánica suministrada al ecosistema estimula la degradación anaeróbica del bentos con la subsecuente liberación de alcalinidad total de los sedimentos superficiales (Thomas et al., 2009). En estudios anteriores en BSQ, el aumento en la alcalinidad ha sido atribuido a la reducción de sulfatos (remineralización de la materia orgánica usando sulfato como aceptor de electrones) lo cual estimularía a una heterotrofia neta, ya que de ser el caso, el sistema aumentaría su capacidad de retener carbono inorgánico disuelto en vez de liberar CO<sub>2</sub> a la atmósfera (Ibarra-Obando et al., 2001). Aunado a esto, en la laguna también se han reportado procesos de desnitrificación bentónica (remineralización de la materia orgánica usando nitrato como aceptor de electrones) (Camacho-ibar et al., 2003) que también podrían estar subestimando el valor de la RC al aumentar la alcalinidad total debido a la contribución del amonio liberado por este proceso anaeróbico de degradación de la materia orgánica (Thomas et al., 2009). Desde la aplicación y aceptación del método de oxígeno en aguas abiertas propuesto por Odum en los años cincuenta, la frecuencia de muestreo ha incrementado gradualmente a través de las décadas, y actualmente aún más gracias al desarrollo tecnológico de sensores automatizados que facilitan la medición continua *in situ* del OD y demás parámetros físico-químicos (Staeher et al., 2010). Dichos datos no sólo permiten una descripción de su variabilidad temporal, sino que también permiten estimar el metabolismo del ecosistema y analizar sus posibles impulsores (Staeher et al., 2010). Staeher et al. (2010) resaltan las principales ventajas del uso de sondas multiparamétricas sobre las demás técnicas convencionales, aunque mencionan que se deben tener en consideración las incertidumbres y suposiciones asociados al método de oxígeno en aguas abiertas como (1) problemas de heterogeneidad del ecosistema y (2) consideraciones analíticas. En esta primera sugieren, que aunque puede que un solo sensor no sea suficiente para proporcionar el metabolismo verdadero de todo el ecosistema, la necesidad de más estudios para saber cómo minimizar las incertidumbres asociadas con la heterogeneidad vertical y horizontal, con el propósito de evitar programas de medición intensivos y costosos. Por otra parte, también sugieren soluciones analíticas para separar la variación causada por procesos físicos y químicos de los procesos biológicos relacionados con el metabolismo, como el uso de medias móviles u otros análisis para eliminar las altas frecuencias. No obstante, destacan que debido a su relativa facilidad de aplicación, datos de mejor calidad y la alta resolución temporal de los distintos parámetros físico-químicos, el

método de OD seguirá siendo un método adecuado para determinar la magnitud y la variabilidad de las tasas metabólicas. El cálculo del metabolismo neto en Bahía Falsa, nunca se había llevado a cabo mediante el método de OD por medio de sondas multiparamétricas, donde a través de su medición continua *in situ* se pudiera observar su variabilidad diurna y posteriormente su variabilidad estacional para finalmente calcular las tasas metabólicas.

## 7. CONCLUSIONES

En este estudio, con el uso de sensores ópticos de oxígeno de bajo mantenimiento se generaron series de tiempo relativamente largas y con alta frecuencia. En contraste con métodos previamente aplicados en Bahía San Quintín en los que se tomaron muestras discretas, este método permitió estimar las tasas metabólicas en diferentes escalas temporales. Esto permitió observar una variabilidad de alta frecuencia en la PPB, la RC y el MNE, en escala de pocas horas a pocos días que no se había reportado anteriormente para este sitio, pero que se ha observado para otros sistemas dominados por praderas de pastos marinos. Aparentemente, en estos sitios la PPB y la RC son altamente sensibles a variaciones en la disponibilidad de la luz, de tal manera que el MNE puede oscilar de autotrofia a heterotrofia neta de un día a otro.

Debido a la presencia de la Anomalía Cálida del Sur de California durante nuestro periodo de estudio, la atenuación de la intensidad de las surgencias no permitió corroborar la hipótesis original en la que se planteó que durante la temporada de surgencias intensas se observaría un MNE autotrófico, mientras que durante surgencias débiles o no surgencias se observarían condiciones de heterotrofia neta. Sin embargo, se observó un aparente patrón estacional en la PPB y la R que indica que la estacionalidad en el metabolismo del sistema no está únicamente forzado por el aporte de nutrientes proveniente de las surgencias sino también por el ciclo estacional en la disponibilidad de luz, y posiblemente la temperatura, que determinan la estacionalidad en la biomasa y la productividad de los pastos marinos.

En nuestro sitio de estudio, la variabilidad en la concentración de oxígeno disuelto en escalas menores que un día es muy alta, de tal manera que el suavizado de los datos con una media móvil de 3 h no eliminó por completo el efecto de dichas señales. La consecuencia de dichas señales fue la obtención de flujos horarios anómalos que influyen

en el cálculo de las tasas metabólicas. A pesar de que los muestreos se enfocaron en periodos de mareas muertas, la advección puede ser una de las causas de dicha variabilidad en nuestras series, por lo que se recomienda explorar la aplicación de métodos de filtrado de series de tiempo que minimicen las señales de la marea.

## 8. LISTA DE TABLAS

Tabla I. Coeficientes de determinación al inicio y al final de cada mes de muestreo entre ambas sondas para los sensores de OD, temperatura y salinidad. En el caso de agosto de 2016 las sondas estuvieron en el sitio de la externa durante todo el muestreo (nd= no hay dato)

Tabla II. Días correspondientes a las mareas durante el perigeo en octubre, noviembre, mayo y agosto, y durante el apogeo en enero y marzo para realizar el cálculo de las tasas metabólicas

Tabla III. Tasas de RC, PPB y MNE para ambas sondas (Interna y Externa) del 18 al 22 de octubre de 2015; indicando el promedio (PROM), la desviación estándar (SD) y el coeficiente de variación (CV).

Tabla IV. Tasas promedio de RC, PPB y MNE de ambas sondas (Interna y Externa) del 16 al 21 de noviembre de 2015; indicando el promedio (PROM), la desviación estándar (SD) y el coeficiente de variación (CV).

Tabla V. Tasas promedio de RC, PPB y MNE de ambas sondas (Interna y Externa) del 30 de enero al 2 de febrero de 2016; indicando el promedio (PROM), la desviación estándar (SD) y el coeficiente de variación (CV).

Tabla VI. Tasas de RC, PPB y MNE de la Externa del 29 de marzo al 1ro de abril de 2016; indicando el promedio (PROM), la desviación estándar (SD) y el coeficiente de variación (CV).

Tabla VII. Tasas de RC, PPB y MNE para ambas sondas (Interna y Externa) del 12 al 15 de mayo de 2016; indicando el promedio (PROM), la desviación estándar (SD) y el coeficiente de variación (CV).

Tabla VIII. Tasas promedio de RC, PPB y MNE de ambas sondas (Interna y Externa) del 9 al 12 de agosto de 2016; indicando el promedio (PROM), la desviación estándar (SD) y el coeficiente de variación (CV).

## 9. LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Localización de Bahía San Quintín, Baja California, México.

Figura 2. Ubicación de las sondas multiparamétricas (Externa 'E' e Interna 'I') en Bahía Falsa, BSQ.

Figura 3. Series de tiempo de temperatura de lances de CTD en la ubicación de la sonda externa al inicio (a) y final (b) de los muestreos de octubre (1) y noviembre (2) de 2015, y enero (3) y marzo (4) de 2016

Figura 4. Gráficas de dispersión entre los datos de ambos sensores de temperatura y OD de las seis campañas de muestreo al inicio y final de cada una

Figura 5. Series de tiempo de los datos crudos de oxígeno disuelto de las sondas para el mes de noviembre de 2015 y agosto de 2016

Figura 6. Series de tiempo de la velocidad de las corrientes y el desplazamiento de una parcela de agua durante un reflujó en mareas vivas (A y B) y un flujo en mareas muertas (C y D)

Figura 7. (A) Variabilidad del índice de surgencias de finales de octubre de 2015 a septiembre de 2016 y (B) variabilidad de la temperatura en Bahía Falsa para las dos estaciones de muestreo (Ti: sonda Interna; Te: sonda externa; línea continua)

Figura 8. (A) Promedios mensuales, climatología y anomalías de temperatura superficial del mar, y (B) Promedios mensuales, climatología y anomalías del índice de surgencias de Bakun durante el periodo de estudio de octubre de 2015 a agosto de 2016

Figura 9. Histograma de frecuencias del porcentaje de saturación de oxígeno durante el periodo de estudio

Figura 10. Histograma de frecuencias de la magnitud del viento ( $m s^{-1}$ ) durante el periodo de estudio

Figura 11. Relación entre la velocidad del viento y el flujo atmosférico de oxígeno durante el periodo de estudio.

Figura 12. Series de tiempo de OD ( $\text{mmol m}^{-3}$ ) y temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) para ambas sondas del 18 al 22 de octubre de 2015

Figura 13. Condiciones de marea y variación diurna de la concentración de OD ( $\text{mmoles m}^{-3}$ ) del 18 al 22 de octubre de 2015 para la sonda interna y externa. El área sombreada representa las horas de luz de cada día.

Figura 14. Series de tiempo del promedio de la concentración de OD ( $\text{mmoles m}^{-3}$ ) y temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) de ambas sondas del 16 al 21 de noviembre de 2015

Figura 15. Condiciones de marea y variación del promedio de la concentración de OD ( $\text{mmoles m}^{-3}$ ) de ambas sondas del 16 al 21 de noviembre de 2015. El área sombreada representa las horas de luz de cada día.

Figura 16. Series de tiempo del promedio de la concentración de OD ( $\text{mmoles m}^{-3}$ ) y temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) de ambas sondas del 29 de enero al 3 de febrero de 2016

Figura 17. Condiciones de marea y promedio de la concentración de OD ( $\text{mmoles m}^{-3}$ ) del 29 de enero al 3 de febrero de 2016 de ambas sondas. El área sombreada representa las horas de luz de cada día.

Figura 18. Series de tiempo de la concentración de OD ( $\text{mmoles m}^{-3}$ ) y temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) de la sonda externa del 28 de marzo al 2 de abril de 2016

Figura 19. Condiciones de marea y concentración de OD ( $\text{mmoles m}^{-3}$ ) de la sonda externa del 28 de marzo al 2 de abril de 2016 . El área sombreada representa las horas de luz de cada día.

Figura 20. Series de tiempo del promedio de la concentración de OD ( $\text{mmoles m}^{-3}$ ) y temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) de ambas sondas del 11 al 17 de mayo de 2016

Figura 21. Condiciones de marea y concentración de OD ( $\text{mmoles m}^{-3}$ ) del 11 al 16 de mayo de 2016 para ambas sondas. El área sombreada representa las horas de luz de cada día.

Figura 22. Series de tiempo del promedio de la concentración de OD ( $\text{mmoles m}^{-3}$ ) y temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) de ambas sondas del 8 al 13 de agosto de 2016



Figura 23. Condiciones de marea y promedio de la concentración de OD ( $\text{mmoles m}^{-3}$ ) del 8 al 13 de agosto de 2016 de ambas sondas. El área sombreada representa las horas de luz de cada día.

Figura 24. Tasas de metabolismo neto del ecosistema indicando el promedio con la línea discontinua

Figura 25. Regresión lineal entre PPB y RC medidas para cada día de manera simultánea durante todo el periodo de estudio. La línea continua indica la relación 1:1

Figura 26. Flujos horarios de  $\text{O}_2$  (barras negras), radiación solar (línea roja) y altura del nivel del mar (línea negra) referenciado al nivel medio del mar para octubre (A), noviembre de 2015 (B), Enero (C), Marzo (D), Mayo (E) y Agosto de 2016 (F).

Figura 27. Variación de la concentración de OD y condiciones de marea (A) y Flujos horarios de oxígeno (B) para el caso del muestreo de agosto de 2016

Figura 28. Tasas de PPB, RC y MNE de cada día de cada mes de muestreo

## 10. REFERENCIAS

- Aguirre-Muñoz A, Budemeier RW, Camacho-Ibar V, Carriquiry JD, Ibarra-Obando SE, Massey BW, Smith SV, Wuff F (2001) Sustainability of coastal resource use in San Quintin Bay, Mexico. *Ambio* 30:42–149
- Álvarez-Borrego J, Álvarez-Borrego S (1982) Temporal and spatial variability of temperature in two coastal lagoons. Vol, 23, p. 188 – 197.
- Ávila-López MC, Hernández-Ayón JM, Camacho-Ibar VF, Félix-Bermúdez A, Mejía-Trejo A, Pacheco-Ruiz I, Sandoval-Gil JM (2016) Air-Water CO<sub>2</sub> fluxes and net ecosystem production changes in a Baja California coastal lagoon during the anomalous north Pacific warm condition. *Estuaries and coasts*.
- Bauer JE, Cai WJ, Raymond PA, Bianchi TS, Hopkinson CS, Rehnier PAG (2013) The changing carbon cycle of the coastal ocean. *Nature*. Vol, 504, p 61 – 70.
- Benson BB, Krause DJr (1984) The concentration and isotopic fractionation of oxygen dissolved in freshwater and seawater in equilibrium with the atmosphere. *Limnol. Oceanogr.* Vol, 29, p. 620 – 632.
- Bond NA, Cronin MG, Freeland H, Mantua N (2015) Causes and impacts of the 2014 warm anomaly in the NE Pacific. *Geophysical Research. Letters*. Vol, 42, p. 3414 – 3420.
- Borges AV, Delille B, Frankignoulle M (2005) Budgeting sinks and sources of CO<sub>2</sub> in the coastal ocean: Diversity of ecosystem counts. *Geophysical Research. Letters*. Vol, 32, p. 1 – 4.
- Bulthuis (1987)
- Camacho-Ibar VF, Carriquiry JD, Smith SV (2003) Non-conservative P and N fluxes and net ecosystem production in San Quintin Bay, México. *Estuaries*, Vol 26, No 5, p. 1220 – 1237.
- Camacho-Ibar VF, Hernández-Ayón JM, Santamaría-del-Ángel E, Daesslé-Heuser LW, Zertuche-González JA (2007) Relación de las surgencias con los stocks de carbono en Bahía San Quintín, una laguna costera del NW de México. En: Hernández-de-la-Torre B, Gaxiola-Castro G. (Eds), *Carbono en ecosistemas acuáticos de México*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto

Nacional de Ecología, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, pp. 355 – 570.

- Champenois W, Borges AV (2012) Seasonal and interannual variations of community metabolism rates of a *Posidoniaoceanicaseagrass* meadow. *Limnol. Oceanogr.* p. 347 – 361.
- Cole JJ, Pace ML, Carpenter SR, Kitchell JF (2000) Persistence of net heterotrophy in lakes during nutrient addition and food web manipulations. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 45, p. 1718 – 1730.
- Delgadillo-Hinojosa F, Zirino A, Holm-Hansen O, Hernández-Ayón JM, Boyd TJ, Chadwick B, Rivera-Duarte I (2008) Dissolved nutrient balance and net ecosystem metabolism in a Mediterranean-climate coastal lagoon: San Diego Bay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, Vol. 76, p. 594 – 607.
- Díaz RJ (2001) Overview of hypoxia around the world. *Environmental Quality*, Vol. 30, p. 275 – 281.
- Estación Meteorológica y Mareográfica del CICESE <http://redmar.cicese.mx/emmc/webm/emmc>
- GaarderT, Gran HH (1927) Investigations of the production of plankton in the Oslo Fjord. *Rapport etProcés-Verbaux des Réunions. Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, Vol. 42, p. 1 – 48.
- Gómez-Castillo AP (2014) Caracterización del metabolismo acuático en tres puntos de la zona costera en Mazatlán, México. Tesis de Maestría. CIAD.p. 1 – 59.
- Gracia-Escobar MF, Millán-Nuñez R, Valenzuela-Espinoza E, González-Silvera A, Santamaria-del-Ángel E (2015) Changes in the composition and abundance of phytoplankton in a coastallagoon of Baja California, México, during 2011. *Open Journal of Marine Science*, Vol. 5, p. 169 – 181.
- Häck M (2006) Medida óptica de la concentración de oxígeno en el agua. HACH LANGE [https://www.interempresas.net/FeriaVirtual/Catalogos\\_y\\_documentos/87050/Tecnologia\\_optica\\_LDO\\_para\\_medicion\\_de\\_OD.pdf](https://www.interempresas.net/FeriaVirtual/Catalogos_y_documentos/87050/Tecnologia_optica_LDO_para_medicion_de_OD.pdf)
- Hernández-Ayón JM, Galindo-Bect MS, Camacho-Ibar V, García-Esquivel Z, González-Gómez MA, Ley-Lou F (2004) Dinámica de los nutrientes en el brazo de

Bahía San Quintín, Baja California, México, durante y después del El Niño 1997/1998. *Ciencias Marinas*. Vol, 40, p. 119 – 132.

- Hopkinson CS, Vallino JJ (1955) The relationships among man's activities in watersheds and estuaries: A model of runoff effects on patterns of estuarine community metabolism. *Estuaries*. Vol 158, p. 598 – 621.
- Howarth RW, Hayn M, Marino RM, Ganju N, Foreman K, McGlathery K, Giblin AE, Berg P, Walker JD (2014) Metabolism of a nitrogen-enriched coastal marine lagoon during the summertime. *Biogeochemistry*, Vol 118, p. 1 – 20.
- Ibarra-Obando SE, Camacho-Ibar VF, Carriquiry JD, Smith SV (2001) Upwelling and lagoonal ecosystems of the dry Pacific coast of Baja California. Springer, Vol. 144, p. 315 – 330.
- JacoxMG, Hazen EL, Zaba KD, Rudnick DL, Edwards CA, Moore AM, Bograd SJ (2016) Impacts of the 2015-2016 El Niño on the California Current System: Early assessment and comparison to past events. American Geophysical Union.
- Kemp WM, Testa JM (2011) Metabolic balance between ecosystem production and consumption. Elsevier, Vol. 7, p. 83 – 118.
- Macías D, Frank PJS, Ohman MD, Landry MR (2012) Modeling the effects of coastal wind- and wind-stress curl-driven upwellings on plankton dynamics in the Southern California current system. Elsevier, Vol. 94, p. 107 – 119.
- Marino R, Howarth RW (1993) Atmospheric oxygen exchange in the Hudson River: Dome measurements and comparison with other natural waters. *Estuaries*, Vol. 16, p. 433 – 445.
- McNair JN, Gereaux LC, Weinke AD, Sesselmann MR, Kendall ST, Biddanda BA (2013) New methods for estimating components of lake metabolism based on free-water dissolved-oxygen dynamics. Elsevier, *Ecological Modelling*, Vol. 263, p. 251 – 263.
- Melaku-Canu D, Aveytua-Alcázar L, Camacho-Ibar VF, Querin S, Solidoro C (2016) Hydrodynamic properties of San Quintin Bay, Baja California: Merging models and observations. Elsevier, *Marine Pollution Bulletin*, Vol. 108, p. 203 – 214.

- Newton A, Icely J, Cristina S, Brito A, Cardoso AC, Clijn F, Riva SD, Gertz F, Hansen JW, Holmer M, Ivanova K, Leppakoski E, Canu DM, Mocenni C, Mudge S, Murray N, Pejrup M, Razinkovas A, Reizopoulou S, Pérez-Rufaza A, Schernewski, Schubert H, Carr L, Solidoro C, Viaroli P, Zaldívar JM (2014) An overview of ecological status, vulnerability and future perspectives of European large shallow, semi-enclosed coastal systems, lagoons and transitional waters. Elsevier, Vol. 140, p. 95 – 122.
- Nidzieko NJ, Needoba JA, Monismith SG, Johnson KS (2014) Fortnightly tidal modulations affect net community production in a mesotidal estuary. *Estuaries and coasts*, Vol. 37, p. 91 – 110.
- Obrador B, Pretus JL (2013) Carbon and oxygen metabolism in a densely vegetated lagoon: implications of spatial heterogeneity. *Limnetica*, Vol. 32, p. 321 – 336.
- Odum HT (1956) Primary production in flowing waters. *Limnol. Oceanogr*, Vol. 1, p. 102 – 117.
- Odum HT, Odum EP (1955) Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok Atoll. *Ecological Monographs* 25, p. 291–320.
- Pacific Fisheries Environmental Laboratory. Upwelling and Environmental Index Products. NOAA <http://www.pfeg.noaa.gov>
- Rheuban JE, Berg P, McGlathery KJ (2014) Multiple timescale processes drive ecosystem metabolism in eelgrass (*Zostera marina*) meadows. *Marine Ecology Progress Series*, Vol. 507, p. 1 – 13.
- Reyes E, Merino M (1991) Diel dissolved oxygen dynamics and eutrophication in a shallow, well-mixed tropical lagoon (Cancún, México). *Estuaries*, Vol. 14, No. 4, p. 372 – 381.
- Ribas-Ribas M, Hernández-Ayón JM, Camacho-Ibar VF, Cabello-Pasini A, Mejía-Trejo A, Durazo R, Galindo-Bect S, Souza AJ, Forja JM, Siqueiros-Valencia A (2011) Effects of upwelling, tides and biological processes on the inorganic carbon system of a coastal lagoon in Baja California. Elsevier, Vol. 92, p. 367 – 376.
- Robinson CJ (2016) Evolution of the 2014-2015 sea surface temperature warming in the central west coast of Baja California, México, recorded by remote sensing. *Geophysical Research Letters*, Vol. 43, p. 7066 – 7071.

- Sandoval-Gil JM, Camacho-Ibar VF, Ávila-López MC, Hernández-López J, Zertuche-González JA, Cabello-Pasini A (2015) Dissolved inorganic nitrogen uptake kinetics and  $\delta^{15}\text{N}$  of *Zostera marina* L. (eelgrass) in a coastal lagoon with oyster aquaculture and upwelling influence. Elsevier, Experimental Marine Biology and Ecology, Vol. 472, p. 1 – 13.
- Shen X, Sun T, Liu F, Xu J, Pang A (2015) Aquatic metabolism response to the hydrologic alteration in the Yellow River estuary, China. Elsevier, Journal of Hydrology, Vol. 525, p. 45 – 54.
- Smith SV, Hollibaugh JT (1997) Annual cycle and interannual variability of ecosystem metabolism in a temperate climate embayment. Ecological Monographs, Vol. 67, p. 509 – 533.
- Staehr PA, Bade D, Van-de-Bogert MC, Koch GR, Williamson C, Hanson P, Cole JJ, Kratz T (2010) Lake metabolism and the diel oxygen technique: State of the science. Limnology and Oceanography: Methods, Vol. 8, p. 628 – 644.
- Staehr PA, Testa JM, Kemp WM, Cole JJ, Sand-Jensen K, Smith SV (2012) The metabolism of aquatic ecosystems: history, applications, and future challenges. Aquatic Sciences, Vol. 74, p. 15 – 29.
- Steckbauer A, Duarte CM, Cartensen J, Vaquer-Sunyer R, Conley DJ (2011) Ecosystem impacts of hypoxia: thresholds of hypoxia and pathways to recovery. Environmental Research Letters, Vol. 6, p. 1 – 12.
- Takahashi T, Sutherland SC, Wanninkhof R, Sweeney C, Feely RA, Chimpan DW, Baar HJW (2009) Climatological mean and decadal change in ocean  $p\text{CO}_2$ , and net sea-air  $\text{CO}_2$  fluxes over the global oceans. Elsevier, Deep Sea Research Part II, Vol. 56, p. 554 – 577.
- Testa JM, Kemp WM, Hopkinson CS, Smith SV (2013) Ecosystem metabolism. En: Estuarine Ecology, Second edn, ed. Day JW, Crump BC, Kemp WM, Yáñez-Arancibia A. Hoboken, NJ: Wiley, Inc.
- Thomas H, Bozec Y, Elkalay K, De-Baar HJW (2004) Enhanced open ocean storage of  $\text{CO}_2$  from shelf sea pumping. Science, Vol. 304, p. 1005 – 1008.

- Tobias CR, Bohlke JK, Harvey JW (2007) The oxygen-18 isotope approach for measuring aquatic metabolism in high-productivity waters. *Limnology and Oceanography*, Vol. 52, p. 1439 – 1453.
- Torgersen T, Branco B (2007) Carbon and oxygen dynamics of shallow aquatic systems: Process vectors and bacterial productivity. *Geophysical Research*, Vol. 112, p. 1 – 16.
- Valle-Levinson A, Gutierrez-de-Velasco G, Trasviña A, Souza AJ, Durazo R, Mehta AJ (2009) Residual exchange flows in subtropical estuaries. *Estuaries and coasts*, Vol. 32, p. 54 – 67.
- Vaquer-Sunyer R, Duarte CM (2008) Thresholds of hypoxia for marine biodiversity. *PNAS*, Vol. 105, p. 15452 – 15457.
- Wanninkhof R (2014) Relationship between wind speed and gas exchange over the ocean revisited. *Limnology and Oceanography: Methods*. Vol. 12, p. 351 – 362.
- Ward DH, Morton A, Lee-Tibbitts, Douglas DC, Carrera-González E (2003) Long-term change in eelgrass distribution at Bahía San Quintín, Baja California, México, using satellite imagery. *Estuaries*. Vol. 26, No. 6, p. 1529 – 1539.
- YSI 6-Series Multiparameter Water Quality Sondes User Manual. 5.9 Dissolved Oxygen – 6150 ROX Optical. <http://www.ysi.com>
- Zertuche-González JA, Camacho-Ibar VF, Pacheco-Ruíz I, Cabello-Pasini A, Galindo-Bect LA, Guzmán-Calderón JM, Macías-Carranza V, Espinoza-Avalos J (2009) The role of *Ulva* spp. as a temporary nutrient sink in a coastal lagoon with oyster cultivation and upwelling influence. *Springer*, Vol. 21, p. 729 – 736.