

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA
FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS INSTITUTO DE
INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS**

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFÍA COSTERA



**DISTRIBUCIÓN Y FLUJOS DE PARTÍCULASEXOPOLIMÉRICAS
TRANSPARENTES EN UN REMOLINO ANTICICLÓNICO RECIENTEMENTE
DESPRENDIDO DE LA CORRIENTE DEL LAZO**

TESIS

**QUE PARA CUBRIR PARCIALMENTE LOS REQUISITOS NECESARIOS PARA
OBTENER EL GRADO DE MAESTRA**

PRESENTA

KAREN MORENO POLO

Ensenada, Baja California, México, diciembre 2025

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

**Distribución y flujos de partículas exopoliméricas transparentes
en un remolino anticiclónico recientemente desprendido de la
corriente del lazo**

T E S I S

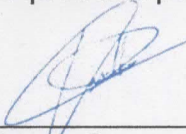
**QUE PARA CUBRIR PARCIALMENTE LOS REQUISITOS NECESARIOS PARA
OBTENER EL GRADO DE**

MAESTRA EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

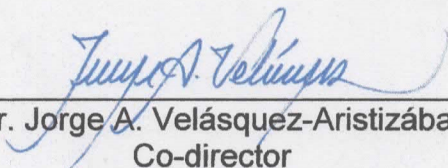
PRESENTA:

KAREN MORENO POLO

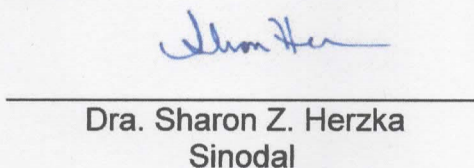
Aprobada por:



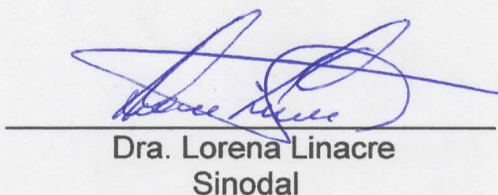
Dr. Guillermo Samperio-Ramos
Director de tesis



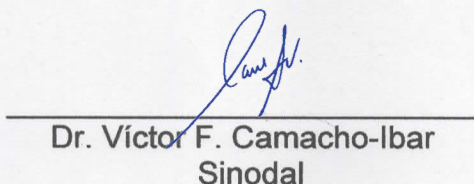
Dr. Jorge A. Velásquez-Aristizábal
Co-director



Dra. Sharon Z. Herzka
Sinodal



Dra. Lorena Linacre
Sinodal



Dr. Víctor F. Camacho-Ibar
Sinodal

Contenido

1. Resumen.....	viii
2. Introducción	1
3. Objetivos	6
3.1 Objetivo general	6
3.2 Objetivos específicos.....	6
4. Metodología	7
4.1 Sitio de estudio y muestreo	7
4.2 Nutrientes inorgánicos disueltos	9
4.3 Bacterias heterótrofas y plancton	10
4.4 Materia orgánica disuelta	11
4.5 Análisis de TEP.....	12
4.6 Tasas de agregación de TEP	14
4.7 Velocidades de sedimentación y flujos gravitacionales de TEP	15
4.8 Análisis de datos	20
5. Resultados	21
6. Discusión.....	40
7. Conclusiones	57
8. Referencias bibliográficas	59

Lista de tablas

Tabla 1. Correlaciones de Deming entre TEP-C ($\mu\text{g C L}^{-1}$) y variables biogeoquímicas.
ns: no significativo ($p > 0.05$). 33

Tablas suplementarias

Table S 1 Kolmogorov scale (η ; equation 4) estimated within the eddy, at transition stations, and in the periphery (outside) of the Loop Current Eddy Yazoo using the kinematic viscosity (ν) and the turbulent dissipation rate (ϵ).....72

Table S2 Settlement rates and gravitational fluxes of TEP in oligotrophic regions are estimated using the SETCOL method.....72

Lista de figuras

- Figura 1.** Topografía dinámica absoluta media (ADT, escala de colores; m) y corrientes geostroóficas superficiales derivadas de los gradientes horizontales de ADT (vectores grises) durante la campaña oceanográfica PhytBloomEddy a bordo del B/O Pelican. Los círculos azules, verdes y rojos corresponden a las estaciones de muestreo en las zonas externa, transicional e interna del LCE, respectivamente. Los rombos con el mismo código de color representan las estaciones de muestreo de TEP. El compuesto de ADT se generó a partir de imágenes diarias de ADT del 9 al 16 de noviembre de 2022, obtenidas del Copernicus Marine Service (CMEMS; <https://marine.copernicus.eu>). Las líneas negras corresponden a las isóbatas de 200, 1000 y 3500.....8
- Figura 2.** Hidrografía y estructura vertical biogeoquímica a lo largo del LCE Yazoo. (a) Sección vertical de densidad potencial (σ_θ , kg m^{-3}) con profundidades ópticas sobrepuestas ($Z_{eu} = 0.1\%E_0$, línea punteada; isolínea de $1\%E_0$, línea discontinua), isopícnas (σ_θ , líneas blancas continuas), profundidad de la capa de mezcla (MLD, línea cyan), máximo profundo de clorofila (DCM, línea café) y profundidad de máxima concentración de TEP (TEP max, línea verde). (b) Perfiles verticales de σ_θ (media \pm error estándar) promediados para aguas fuera del remolino (azul), en la zona de transición (verde), dentro del núcleo del remolino (rojo) y en la estación oriental C3 (azul oscuro). (c) Concentración de clorofila-a ($\mu\text{g L}^{-1}$) seccionada a lo largo del mismo transecto con los mismos marcadores hidrográficos que en (a). (d) Perfiles verticales de clorofila-a (media \pm error estándar) para cada zona. (e) Utilización aparente de oxígeno (UAO, μM) seccionada a lo largo del transecto, anotada con Z_{eu} , σ_θ , MLD, DCM y TEP max como en (a). (f) Perfiles verticales de UAO (media \pm error estándar) en las cuatro zonas.....25
- Figura 3.** Concentraciones de partículas exopoliméricas transparentes (TEP) a lo largo del remolino de la Corriente de Lazo (LCE) Yazoo. (a) Perfil vertical promedio (\pm error estándar) de la concentración de TEP ($\mu\text{g XG eq L}^{-1}$) promediado para los grupos de estaciones ubicadas fuera (azul), en transición (verde), dentro (rojo) y fuera-este (azul oscuro) del LCE. (b) Sección vertical de la concentración de TEP ($\mu\text{g XG eq L}^{-1}$) a lo largo del transecto. La leyenda en Fig. 3a, b es análoga a la mostrada en la Fig. 2 pero aplicada a TEP ($\mu\text{g XG eq L}^{-1}$). (c) Reservas de carbono asociadas a TEP integradas en profundidad (mmol C m^{-2}) desde la superficie hasta 300 m en cada estación, codificadas por color según la zona: dentro del remolino (barras rojas), zona de transición (barras verdes) y aguas externas (barras azules).28
- Figura 4.** Regresiones de Deming entre partículas exopoliméricas transparentes (TEP) y variables biogeoquímicas. (a) TEP ($\mu\text{g C L}^{-1}$) vs. clorofila-a (Chl-a, $\mu\text{g L}^{-1}$) en el intervalo de profundidad de 0 a 150 m en todas las estaciones. (b) TEP ($\mu\text{g C L}^{-1}$) vs. biomasa total de carbono fitoplanctónico ($\mu\text{g C L}^{-1}$) entre 90 y 150 m. (c) TEP ($\mu\text{g C L}^{-1}$) vs. HBACT ($\mu\text{g C L}^{-1}$) entre 90 y 150 m dentro del remolino. (d) Relación molar

entre TEP-C (μM) y UAO (μM) de 90 a 300 m. Nótese que las barras de color se refieren a diferentes intervalos de profundidad (m). El símbolo de asterisco (*) indica una pendiente significativa ($p < 0.05$; véase Tabla 1). Los puntos rojos indican valores atípicos que no se consideran en los análisis de regresión lineal.31

Figura 5. Distribución vertical de las tasas de agregación de TEP (Ecuación 3) en el remolino Yazoo ($d\text{TEP}/dt$, $\mu\text{mol L}^{-1} \text{d}^{-1}$). (a) Perfiles en profundidad de la tasa media de agregación (líneas continuas) \pm error estándar. (b) Sección vertical de las tasas de agregación a lo largo del transecto longitudinal. La leyenda en Fig. 5a, b es análoga a la mostrada en la Fig. 2.33

Figura 6. Contribución relativa de los componentes biológicos y de TEP al carbono orgánico particulado (POC) en los primeros 150 m de la columna de agua (Ecuación 2). Los diagramas de caja (boxplots) representan el porcentaje de contribución de TEP, fitoplancton (PH), bacterias heterótrofas (HB) y mesozooplancton (ZOO) al POC total, bajo dos intervalos de carbono residual (C-residual): 0–10 % (verde) y 20–30 % (violeta). Estos intervalos, derivados de estudios en regiones oligotróficas (Bar-Zeev et al., 2011; Nagata et al., 2021; Zamanillo et al., 2021), representan escenarios de bajo y alto C-residual dentro del POC total, respectivamente. Los círculos verdes y azules representan datos atípicos.35

Figura 7. (a) Perfiles de velocidad de asentamiento de TEP (U_s , m d^{-1} ; Ecuación 12) (media \pm error estándar) promediados para aguas fuera del remolino (azul), en la zona de transición (verde), dentro del núcleo del remolino (rojo) y en la estación oriental C3 (a azul oscuro). (b) Sección vertical de la velocidad de asentamiento de TEP (U_s , m d^{-1}); la leyenda y los perfiles son análogos a los mostrados en la Fig. 2. (c) Flujo de carbono asociado a TEP ($\text{TEP_flux} = U_s \times \text{concentración de TEP}$; $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) con las mismas superposiciones de profundidades eufóticas, isopícnas, MLD, DCM y profundidad de TEP máxima. (d) Perfiles de flujo de carbono de TEP (media \pm error estándar) para las distintas zonas del remolino. U_s se calculó para $Da = 100 \mu\text{m}$ utilizando los perfiles de σ_θ y CT, pero puede extrapolarse a otros valores de Da dado que la relación U_s / Da^2 permanece constante a una profundidad dada, donde CT y σ_θ son fijos (sección 4.7).38

Figuras Suplementarias

Supplementary Figure 1 Linear Deming regression between TEP concentration and biogeochemical variables. (a) Nitrate ($\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$, μM) for all station between 90–150 m; concentrations in discrete samples shallower than 90 m were below detection limits and are not plotted, (b) phosphate (PO_4^{3-} , μM) at all stations at depths between 0–150m, (c) Heterotrophic bacteria (HBACT, $\mu\text{g C L}^{-1}$), (d) dissolved organic carbon (DOC, μM) at all stations between 90–300 m, (e) Prochlorococcus (PRO, $\mu\text{g C L}^{-1}$) inside the eddy between 90–150 m. (f) Synechococcus ($\mu\text{g C L}^{-1}$) all stations between 0–150 m.

Data points are color-coded by sampling depth (color bar on the right). Red symbols indicate statistical outliers excluded from the regression analyses. Each regression line represents the best-fit Deming relationship, with the corresponding slope (β), correlation coefficient (r), and significance level (p) reported within each panel.....74

Supplementary Figure 2 Depth-integrated ratios of (a) TEP to phytoplankton biomass ($[TEP]/[Phyto\ biomass]$) and (b) DOC to phytoplankton biomass ($[DOC]/ [Phyto\ biomass]$) from the surface to the depth of the deep chlorophyll maximum (DCM) across the Yazoo eddy. Bars represent station-specific integrations grouped: inside the eddy (red), at the transition between the eddy and the surrounding waters (green), and outside (blue) the eddy.....75

Supplementary Figure 3 Ratio $[TEP]/ [Chl-a]$ along the Loop Current Yazoo transect with overlaid euphotic depths (Zeu 1% dashed), isopycnals ($\sigma\theta$, solid white), mixed-layer depth (MLD, cyan line), deep chlorophyll maximum (DCM, brown), and depth of maximum TEP concentration (TEP max, green).76

Agradecimientos

A mi familia, por su apoyo incondicional, por la confianza depositada en mí y por sostenerme emocionalmente durante los momentos más demandantes de este camino. A mis amistades, dentro y fuera de la academia, por las conversaciones, el ánimo en los días difíciles y la compañía que hizo más llevadero este proceso. A todas las personas que, de una u otra forma, contribuyeron a la culminación de este trabajo, les expreso mi sincero agradecimiento.

Agradezco de manera muy especial a mis directores de tesis por su guía, paciencia y exigencia académica a lo largo de este proceso, así como a los integrantes de mi comité sinodal por sus observaciones, comentarios y el tiempo dedicado a la revisión de este trabajo. Sus aportes fueron fundamentales para mejorar la calidad científica de esta tesis y para mi formación como oceanógrafa.

Al grupo de investigación CiNeMa por brindarme un espacio en el cual cultivar mi pensamiento científico en cada una de sus reuniones.

A la Secretaría de Educación, Ciencia, Tecnología e Innovación (SECIHTI) por el apoyo otorgado mediante la beca para estudios de posgrado (CVU 1317325)).

Al proyecto PhytBloomEddy por el financiamiento y apoyo logístico para la campaña oceanográfica y la generación de datos utilizados en este trabajo.

A la Universidad Autónoma de Baja California y al Programa de Maestría en Ciencias en Oceanografía Costera por las facilidades brindadas para el desarrollo de esta tesis.

1. Resumen

Los geles marinos de biopolímeros constituyen una fracción relevante del reservorio de carbono orgánico en el océano, donde se ha propuesto que influyen en diversos procesos, como la agregación de partículas, la dinámica de la red trófica microbiana y la exportación de carbono al océano profundo. En este estudio presentamos la primera distribución de alta resolución de una de las principales clases de geles marinos, conocidas como partículas exopoliméricas transparentes (TEPs), dentro de un remolino anticiclónico recientemente desprendido de la Corriente de Lazo. También exploramos la cinética de agregación de partículas y los flujos verticales de TEP, así como sus posibles implicaciones para la bomba biológica de carbono en el Golfo de México. La dinámica del remolino de la Corriente de Lazo influyó fuertemente en las propiedades físicas y biogeoquímicas de la columna de agua, incluida la distribución vertical de TEP. Las concentraciones de TEP variaron entre 17 y 86 $\mu\text{g XG eq L}^{-1}$, con los valores más altos ocurriendo dentro de la zona eufótica, coincidiendo con el máximo de clorofila. La contribución potencial de las TEP al reservorio de carbono orgánico particulado fue sustancial, oscilando entre 43 y 70 %. Las condiciones hidrográficas modularon significativamente las tasas de agregación y las velocidades de hundimiento de las TEP, con flujos más altos por debajo de la profundidad de mezcla del remolino en comparación con las aguas circundantes. Estos resultados ponen de manifiesto la eficiencia de la dinámica del remolino para intensificar el transporte descendente de TEP hacia capas más profundas y sugieren que las TEP

representan un componente clave del flujo vertical de carbono en sistemas oligotróficos.

Palabras clave: Partículas exopoliméricas transparentes (TEP); remolino de la Corriente de Lazo; Golfo de México; agregación de partículas; bomba biológica de carbono; flujo vertical de carbono.

Abstract

Marine hydrogels of biopolymers constitute a relevant fraction of the transient organic carbon pool in the ocean, where they are proposed to influence a variety of processes, such as particle aggregation, microbial food web dynamics, and the downward export of carbon. In this study, we present the first high-resolution distribution of a major class of marine gels known as transparent exopolymer particles (TEP) within an anticyclonic eddy recently detached from the Loop Current. We also explore the kinetics of particle aggregation and vertical fluxes of TEP, as well as their potential implications for the biological carbon pump in the oligotrophic Gulf of Mexico. The Loop Current Eddy dynamic strongly influenced the physical and biogeochemical properties in the water column, including the vertical distribution of TEP. The concentrations of TEP varied between 17 and 86 $\mu\text{g XG eq L}^{-1}$, with the highest values occurring within the euphotic zone, coinciding with the chlorophyll maximum. The potential contribution of TEP to the particulate organic carbon pool was substantial, ranging from 43 to 70%. Hydrographic conditions significantly modulated the aggregation rates and sinking velocities of TEP, with higher fluxes below the mixed layer depth of the eddy compared to the surrounding waters. These results highlight

the efficiency of eddy dynamics in enhancing the downward transport of TEP to deeper layers and suggest that TEP represents a key component of the vertical carbon flux in oligotrophic systems.

Keywords: transparent exopolymer particles (TEP); Loop Current Eddy; Gulf of Mexico; particle aggregation; biological carbon pump; vertical carbon flux.

2. Introducción

Las partículas exopoliméricas transparentes (TEP, por sus siglas en inglés) son redes tridimensionales compuestas por agentes gelificantes ricos en polisacáridos, producidas y liberadas principalmente por el fitoplancton y las bacterias en respuesta a condiciones de limitación de nutrientes, elevadas temperaturas y mayores niveles de $p\text{CO}_2$ (Alldredge et al., 1993; Mari et al., 2017). De acuerdo con la teoría de la gelificación, el autoensamblaje de los precursores de TEP está impulsado por una combinación de interacciones hidrofóbicas, enlaces de hidrógeno y fuerzas iónicas, como los puentes formados por cationes divalentes (Ca^{2+} , Mg^{2+}) (Verdugo, 2012). En principio, los polímeros coloidales aniónicos ricos en polisacáridos están limitados a formar nanogeles debido a un equilibrio dinámico entre ensamblaje y dispersión (Quigg et al., 2021). Sin embargo, evidencia directa ha demostrado que estos biopolímeros de alto peso molecular pueden agregarse para formar TEP de tamaño micrométrico (definidas operacionalmente como partículas $\geq 0.4 \mu\text{m}$) principalmente en la zona iluminada de la columna de agua (Iuculano et al., 2017; Sun et al., 2019). De este modo, desempeñan un papel clave en la transferencia de carbono desde el reservorio disuelto hacia el particulado (Engel & Passow, 2001; Nosaka et al., 2017; Hansell & Orellana, 2021).

Cuando son producidas inicialmente, las TEP presentan una densidad baja en relación con el agua de mar y tienden a acumularse en la microcapa superficial del océano, modulando el intercambio de gases entre el océano y la atmósfera (Azetsu-Scott & Passow, 2004; Zäncker et al., 2019). No obstante, su comportamiento tensioactivo favorece la coagulación de agregados y de compuestos de “nieve marina”, lo que conduce a la

exportación descendente de TEP cuando son lastradas. Experimentos de campo controlados han mostrado una relación directa entre la concentración de TEP y la formación de agregados de rápido hundimiento (Borchard & Engel, 2015; Logan et al., 1995; Mari et al., 2017). Por ejemplo, Bach et al. (2016) demostraron que la interacción entre la disponibilidad de minerales lastre y el empaquetamiento de los agregados influye en las velocidades de hundimiento en un experimento de mesocosmos realizado en un fiordo noruego. De manera similar, Engel et al. (2002) mostraron que, durante un florecimiento experimental de diatomeas, el rápido incremento en las concentraciones de exopolímeros ricos en carbono tras el agotamiento de nitrato coincidió con la formación y exportación descendente de agregados de nieve marina. En contraste, solo una fracción pequeña del reservorio total de TEP presentes en la capa superficial suele ser colectada en trampas de sedimento fondeadas a profundidades mesopelágicas (300–1000 m), lo que indica que un balance complejo entre fuentes y sumideros controla la distribución vertical de TEP en el océano abierto (Guo et al., 2021; Martin & Richards, 2001). Si bien se ha sugerido que la actividad heterotrófica de las bacterias asociadas a partículas puede contrarrestar la exportación de TEP hacia el océano profundo (Engel et al., 2020), el grado en que las TEP contribuyen a la respiración heterotrófica en el límite entre la capa epipelágica y la mesopelágica superior aún no ha sido cuantificado completamente.

Además de promover la formación de agregados y su hundimiento subsecuente, el alto contenido de carbono de las TEP las convierte en un componente clave del ciclo del carbono en el océano, que puede incrementar la eficiencia de la bomba biológica de carbono (Hansell & Orellana, 2021; Jennings et al., 2017). De hecho, se estima que los

biopolímeros marinos representan aproximadamente el 10 % de la productividad primaria anual global (45–55 Pg C año⁻¹), excluyendo las fuentes heterotróficas (Mari et al., 2017; Thornton, 2018). Los polímeros activos ricos en polisacáridos son liberados principalmente por el fitoplancton, tanto de células en crecimiento exponencial como senescentes, a través de exudación y de la ruptura celular causada por la degradación bacteriana, la lisis viral y la alimentación ineficiente (sloppy feeding) (Oguz, 2017). Dado que los precursores de TEP exceden el umbral de peso molecular requerido para que los sistemas de transporte basados en la difusión sean efectivos, la exudación celular probablemente está asociada a procesos de exocitosis o a proteínas específicas unidas a membranas (Mühlenbruch et al., 2018). En particular, la hipótesis del “desbordamiento de carbono” (“carbon-overflow”) establece que, cuando los nutrientes inorgánicos limitan el crecimiento autotrófico, el exceso de fotosintatos es exudado activamente para disipar el exceso de energía y mantener la homeostasis celular (Wood & Van Valen, 1990; Engel, 2004). En consecuencia, una contribución relativamente alta de las TEP al carbono orgánico particulado total (POC), normalizada respecto a la biomasa fitoplanctónica, también puede ocurrir en ambientes de bajo contenido de nutrientes, tales como el océano abierto o mares marginales oligotróficos (Cisternas-Novoa et al., 2015; Zamanillo et al., 2019).

En la región oceánica del Golfo de México, las estimaciones de producción primaria (< 200 g C m⁻² año⁻¹) derivadas de satélites y de métodos basados en incubaciones respaldan el predominio de un régimen oligotrófico (Hidalgo-Gonzalez et al., 2005; Gomez et al., 2018; Stukel et al., 2022; Yang et al., 2022). Este ambiente se caracteriza por un

suministro limitado de nitrógeno inorgánico disuelto hacia la zona eufótica (Biggs & Müller-Karger, 1994; Lee-Sánchez et al., 2022; Velásquez-Aristizábal et al., 2022). En este ecosistema, la Corriente de Lazo representa el principal rasgo de circulación, a partir del cual eventualmente se desprenden remolinos anticiclónicos conocidos como remolinos de la Corriente de Lazo (Loop Current Eddies, LCEs) (Chang & Oey, 2012; Elliott, 1982; Sturges & Leben, 2000; Zavala-Hidalgo et al., 2006). Los LCEs se propagan hacia el oeste modulando las propiedades físicas (Biggs & Müller-Karger, 1994; Damien et al., 2018; Gentil et al., 2024; Hernández-Sánchez et al., 2022; Meunier et al., 2018; Pasqueron de Fommervault et al., 2017; Sosa-Gutiérrez et al., 2020; Vukovich, 2007), la distribución de nutrientes inorgánicos (Lee-Sánchez et al., 2022), la concentración de clorofila-a y la biomasa planctónica dentro de la capa mesopelágica superior (Linacre et al., 2015, 2019, 2025). Los LCEs se caracterizan por una circulación ciclónica en sentido horario y anomalías positivas del nivel del mar en la superficie, lo que profundiza la piconclina y da lugar a aguas superficiales oligotróficas con baja disponibilidad de nutrientes para la producción primaria (Velásquez-Aristizábal et al., 2022; Lee-Sánchez et al., 2022; Linacre et al., 2019). A pesar de su carácter oligotrófico, los LCEs suelen sostener una abundancia y producción bacteriana elevadas, incluso cuando la biomasa fitoplanctónica es escasa (Baltar et al., 2010; Bidigare et al., 2003; Biggs & Müller-Karger, 1994; Villegas-Mendoza et al., 2022).

Con base en el mismo LCE estudiado en esta investigación, hallazgos recientes de Linacre et al. (2025) demostraron que la biomasa de carbono autotrófico dentro del remolino estaba compuesta predominantemente por fitoplancton de tamaño pico, siendo

Prochlorococcus responsable de más del 70 % del reservorio total de carbono. Tal dominancia de fotoautótrofos pequeños probablemente incrementa la producción de sustancias exopoliméricas, promoviendo la formación de TEP y microagregados. Estas partículas, a su vez, participan en los procesos de agregación de partículas que caracterizan las periferias y los núcleos de remolinos anticiclónicos, dando lugar al denominado “efecto copa de vino” (“wine-glass effect”), que facilita la exportación de materia orgánica particulada (Samuelson et al., 2012; Waite et al., 2016).

Los LCEs son conocidos por modular la distribución de materia orgánica y nutrientes inorgánicos en la región oceánica del Golfo de México (Velásquez-Aristizábal et al., 2022; Lee-Sánchez et al., 2022; Zhang et al., 2023). Sin embargo, la influencia de estas estructuras de mesoescala sobre la distribución y los flujos de TEP aún no ha sido documentada. Este estudio proporciona los primeros datos observacionales sobre la distribución espacial de las concentraciones de TEP dentro de un LCE recientemente desprendido durante el periodo de finales de otoño. Este remolino joven, en lo sucesivo denominado Yazoo, sigue la convención de nombres establecida por el Horizon Marine Group (<https://www.horizonmarine.com/loop-current-eddies>) (Fig. 1). Comprender la influencia de este tipo de estructuras físicas de mesoescala sobre el ciclo biogeoquímico es esencial para predecir los flujos de carbono y evaluar la eficiencia de la bomba biológica de carbono en regiones oceánicas oligotróficas.

El objetivo principal de este estudio fue evaluar los factores físicos y biogeoquímicos que influyen en la distribución de TEP en el LCE Yazoo y estimar su contribución potencial al ciclo regional del carbono mediante el cálculo de tasas de agregación de TEP y flujos

verticales de carbono asociados. Planteamos la hipótesis de que una estratificación reducida en el núcleo del LCE Yazoo, en relación con su periferia y las aguas circundantes, da lugar a una variabilidad espacial en las concentraciones y flujos de TEP. Específicamente, esperamos concentraciones subsuperficiales elevadas dentro del remolino, que a su vez promuevan una mayor exportación de carbono asociado a TEP por debajo de la zona eufótica, potenciando la bomba biológica en la región oceánica del Golfo de México.

3. Objetivos

3.1 Objetivo general

Analizar los principales factores que afectan la distribución de las TEP en el remolino de la Corriente de Lazo Yazoo, recientemente desprendido, en la región oceánica del Golfo de México, para estimar su papel potencial en el ciclo del carbono en esta región.

3.2 Objetivos específicos

1. Cuantificar la concentración de TEP en una sección longitudinal de Hidalgo empleando el método espectrofotométrico del Azul Alcian revisado.
2. Estimar la velocidad de agregación de TEP a partir de una parametrización basada en la teoría de coagulación.
3. Estimar los flujos de TEP por debajo de la capa de mezcla en Hidalgo.
4. Determinar asociaciones matemáticas entre la concentración de TEP y variables biogeoquímicas y ambientales.

4. Metodología

4.1 Sitio de estudio y muestreo

Se realizó un crucero oceanográfico denominado “*PhytBloomEddy*” en noviembre de 2022 a bordo del B/O *Pelican*, perteneciente al Louisiana Universities Marine Consortium (LUMCON), a lo largo de un transecto longitudinal que intersectó un remolino anticiclónico recientemente desprendido de la Corriente de Lazo (Fig. 1). Se recolectaron datos hidrográficos y biogeoquímicos en 16 estaciones, con muestreos a 16 profundidades nominales: 5, 15, 30, 50, 75, 100 (o 125 m), el máximo profundo de clorofila (DCM), 150, 175, 200, 250, 300, 350, 400, 450 y 500 m. Las muestras de picofitoplancton y bacterias heterótrofas (HBACT) se recolectaron únicamente hasta los 150 m de profundidad en estas estaciones. Un total de cinco estaciones ubicadas dentro del remolino (E3, E5, E7, E11, E13), dos en la periferia (E1, E14) y tres fuera del remolino (C1, C2, C3) fueron seleccionadas para la recolección de muestras de TEP, como se indica con cuadros de colores en la Fig. 1. Verticalmente, el muestreo de TEP se realizó en nueve profundidades estándar: 5 m, 15 m, 50 m, 75 m, el DCM, 125 m, 150 m, 200 m y 300 m. Se efectuaron lances verticales desde la superficie hasta 500 m utilizando una roseta equipada con 12 botellas Niskin (10 L cada una). La roseta contaba además con un CTD Seabird (SB19Plus), un sensor de fluorescencia (Chelsea) para mediciones de clorofila-a y un sensor WetLabs para medir oxígeno disuelto (OD). El sensor de OD fue calibrado mediante el método micro-Winkler (exactitud 0.1 % y precisión $\sim 1.3 \text{ mmol kg}^{-1}$) con muestras recolectadas de las botellas Niskin.

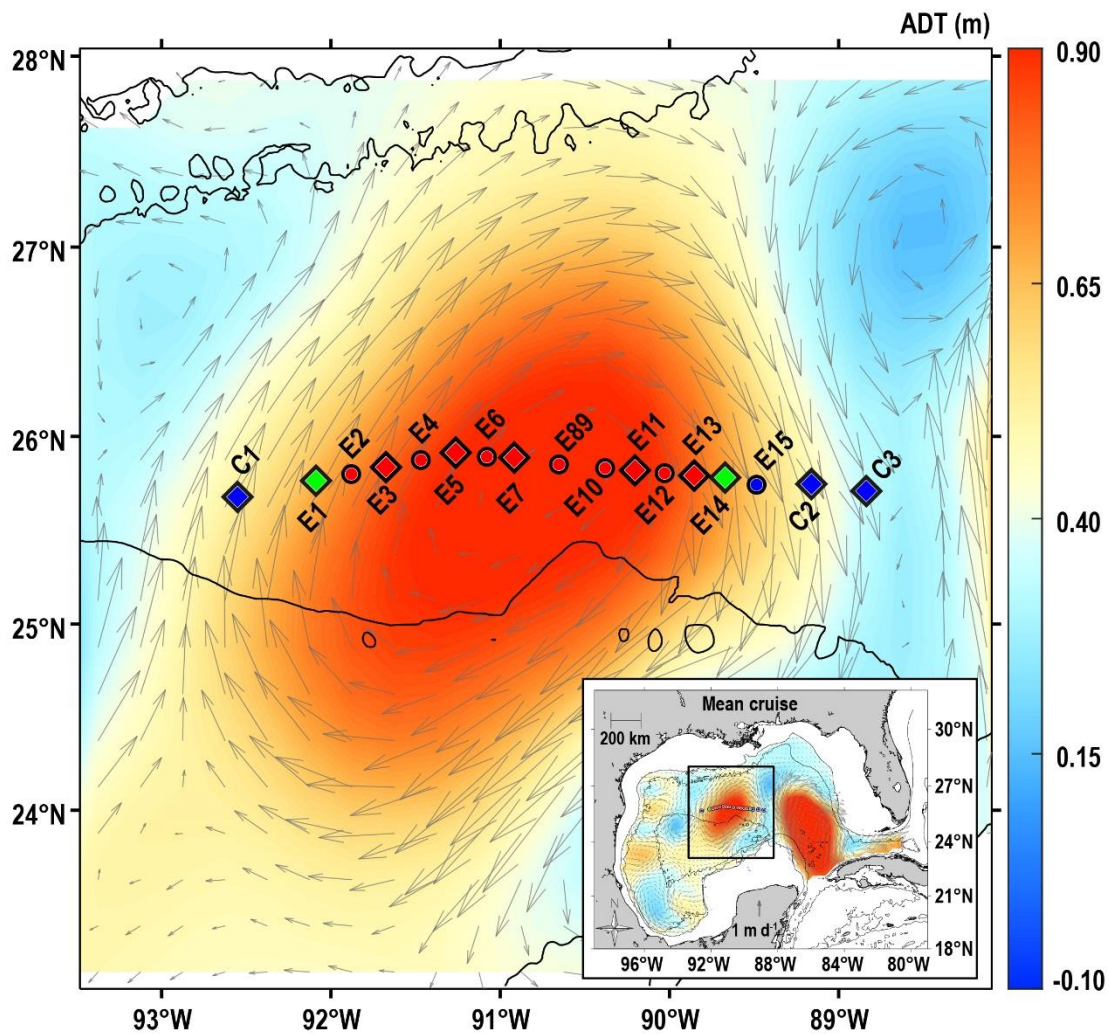


Figura 1. Topografía dinámica absoluta media (ADT, escala de colores; m) y corrientes geostróficas superficiales derivadas de los gradientes horizontales de ADT (vectores grises) durante la campaña oceanográfica PhytBloomEddy a bordo del B/O Pelican. Los círculos azules, verdes y rojos corresponden a las estaciones de muestreo en las zonas externa, transicional e interna del LCE, respectivamente. Los rombos con el mismo código de color representan las estaciones de muestreo de TEP. El compuesto de ADT se generó a partir de imágenes diarias de ADT del 9 al 16 de noviembre de 2022, obtenidas del Copernicus Marine Service (CMEMS; <https://marine.copernicus.eu>). Las líneas negras corresponden a las isóbatas de 200, 1000 y 3500

La caja de herramientas oceanográficas Gibbs-SeaWater (GSW) v. 3.05 (IOC et al., 2010) se utilizó para calcular la salinidad absoluta (SA), la temperatura conservativa (CT) y la anomalía de densidad potencial (σ_θ), de acuerdo con la Ecuación Termodinámica del Agua

de Mar 2010 (TEOS-10). La profundidad de la capa de mezcla (MLD) se determinó a partir de perfiles de densidad obtenidos de los datos hidrográficos del CTD, utilizando el criterio de un incremento de 0.2 °C en CT (de Boyer Montégut et al., 2004).

Las mediciones de luz in situ se obtuvieron mediante el despliegue de un sensor esférico de PAR (RBRduo3 D.PAR Wi-Fi) hasta una profundidad de 200 m. Estos datos se utilizaron para calcular la intensidad de la luz como porcentaje de la irradiancia superficial (% E_0) y para estimar la profundidad de la zona eufótica (ZEU), la cual se define en la región de aguas profundas del Golfo de México como la profundidad a la que la luz alcanza el 0.1 % de E_0 (Mirabal et al., 2025). La Utilización Aparente de Oxígeno (UAO) se calculó restando la concentración de oxígeno disuelto medida del nivel de saturación de oxígeno. La saturación de oxígeno representa la concentración de equilibrio de oxígeno con la atmósfera, ajustada a la temperatura y salinidad in situ. Este valor se determinó utilizando la ecuación TEOS-10, que emplea coeficientes de solubilidad derivados de Benson & Krause (1984) y Garcia & Gordon (1992).

4.2 Nutrientes inorgánicos disueltos

Las concentraciones de nitrato + nitrito (NN) y fosfato se determinaron utilizando un autoanalizador de flujo segmentado SEAL AA3-HR (SEAL Analytical Ltd., Norderstedt, Alemania), siguiendo las directrices descritas en el *GO-SHIP Hydrographic Repeat Manual* (Hydes et al., 2010). Los NN se midieron en conjunto por conveniencia analítica. Este enfoque no implica una pérdida significativa de información, dado que el nitrito típicamente representa una fracción menor (< 5 %) del reservorio total de NN en el océano

abierto (Gruber, 2008), excepto en el máximo subsuperficial de nitrito (Wan et al., 2021). La precisión y exactitud de las mediciones se evaluaron mediante análisis repetidos del material de referencia certificado (CRM) MOOS-2 para nutrientes en agua de mar, proporcionado por el Consejo Nacional de Investigación de Canadá. Los límites de detección del analizador se determinaron utilizando materiales de referencia certificados para nutrientes (lotes CC y DC; Kanzo Co. Ltd., Osaka, Japón). Para el lote CC, los límites de detección fueron 0.037 y 0.012 $\mu\text{mol kg}^{-1}$ para NN y fosfato, respectivamente, mientras que para el lote DC fueron 0.020 y 0.008 $\mu\text{mol kg}^{-1}$ para los mismos nutrientes.

4.3 Bacterias heterótrofas y plancton

El picofitoplancton y las bacterias heterótrofas se cuantificaron, dimensionaron y clasificaron mediante citometría de flujo, siguiendo el protocolo detallado por Linacre et al. (2015, 2019, 2025). La biomasa de carbono ($\mu\text{g C L}^{-1}$) se estimó a partir de la abundancia (células L^{-1}) y del contenido variable de carbono por población ($\mu\text{g C cél}^{-1}$). Los factores de conversión específicos por grupo se derivaron de mediciones de dispersión de luz en ángulo frontal normalizadas con microesferas y de estimaciones de carbono por célula reportadas en la literatura, las cuales se utilizaron como valores iniciales para los cálculos: 20, 56, 112 y 1010 fg C cél^{-1} para bacterias heterótrofas, *Prochlorococcus*, *Synechococcus* y picoeucariotas, respectivamente (Durand et al., 2001; Garrison et al., 2000; Lee & Fuhrman, 1987). Adicionalmente, se realizaron análisis microscópicos para determinar la abundancia, tamaño e identificación taxonómica de los componentes planctónicos de tamaño nano y micro, empleando los métodos descritos por Linacre et al. (2021, 2024, 2025). La biomasa de carbono ($\mu\text{g C L}^{-1}$) se calculó con base en la

abundancia (células L⁻¹) y las estimaciones de carbono por célula por grupo. Estas estimaciones se derivaron del biovolumen (µm³) de diversas formas corporales de células de nano- y micro-fitoplancton y de las ecuaciones de Menden-Deuer y Lessard (2000) para diatomeas (pg C cél⁻¹ = 0.288 × BV^{0.811}) y no diatomeas (pg C cél⁻¹ = 0.216 × BV^{0.939}), que incluyen dinoflagelados, nanoflagelados, fitoflagelados y silicoflagelados. Para más detalles, véase Linacre et al. (2024).

4.4 Materia orgánica disuelta

Después de la recolección, las muestras de agua de mar se filtraron utilizando filtros GF/F precalcinados (450 °C, 4.5 h). Las muestras filtradas se almacenaron en botellas de polietileno de alta densidad (HDPE) de 60 mL, previamente lavadas con HCl al 10 %, y se congelaron en posición vertical hasta su análisis. El material de vidrio empleado durante los procedimientos analíticos fue limpiado exhaustivamente con ácido y calcinado (450 °C, 4.5 h). El análisis de carbono orgánico disuelto (DOC) siguió el método propuesto por Halewood et al. (2022). Las muestras se acidificaron con HCl concentrado hasta alcanzar pH < 2. Las concentraciones de DOC se analizaron por oxidación catalítica a alta temperatura en un equipo Shimadzu TOC-L. Todas las muestras se compararon sistemáticamente con material de referencia consensuado proporcionado por D. A. Hansell (Univ. of Miami), para monitorear la exactitud final de las mediciones, alcanzando una resolución de ± 2 µM. El análisis de carbohidratos se realizó mediante el método espectrofotométrico con el reactivo 2,4,6-tris(2-piridil)-s-triazina (TPTZ) (Myklestad et al., 1997). Antes del análisis, las muestras se hidrolizaron con H₂SO₄ 0.85 M (concentración final) a 100 °C durante 24 h para convertir los polisacáridos en

monómeros. Adicionalmente, la concentración de monosacáridos se midió en muestras no hidrolizadas. La concentración de polisacáridos disueltos (PCHO) se calculó como la diferencia entre carbohidratos totales y monosacáridos.

4.5 Análisis de TEP

Las muestras duplicadas para el análisis de TEP se recolectaron en botellas de HDPE ámbar, se fijaron con formalina (1 % de concentración final) y se conservaron a 4 °C hasta su filtración en el laboratorio CiNEMa (en un máximo de 3 meses). Es importante destacar que la formalina no interfiere con la medición (Passow & Alldredge, 1995), lo que permite optimizar el número de muestras procesadas cada vez que se ajusta una nueva curva de calibración (Ortega-Retuerta et al., 2018). La concentración de TEP se midió siguiendo el método colorimétrico con Azul Alcian, actualizado por Bittar et al. (2018). En resumen, se filtró al vacío un volumen de ~150 mL de agua de mar (< 175 mm Hg) a través de filtros de membrana de polycarbonato de 25 mm con tamaño de poro de 0.4 µm (Isopore, Millipore). Los filtros se tiñeron con una solución de Azul Alcian al 0.04 % (filtrada a 0.1 µm), previamente acidificada a pH 2.5 con ácido acético glacial, y se enjuagaron tres veces con 1 mL de agua MilliQ (Bittar et al., 2018). Cada día se prepararon dos filtros vacíos de referencia (blancos de filtro). Tanto los filtros teñidos como los blancos se colocaron en vasos de precipitados cubiertos con Parafilm y se sumergieron en 6 mL de ácido sulfúrico al 80 % durante 2 h bajo agitación suave (Passow & Alldredge, 1995). Tras la extracción ácida, se retiraron los filtros y se midió la absorbancia del sobrenadante a 787 nm utilizando cubetas de cuarzo de 1 cm en un espectrofotómetro UV-Vis (FLAME-S, Ocean Insight). La absorbancia de cada lote de muestras (N ~ 40) se calibró utilizando una

solución estándar de goma xantana (XG) homogeneizada mediante sonicación durante 5 min. Tanto la XG como el Azul Alcian se adquirieron en Merck en 2022, y sus soluciones se prepararon el día previo al análisis y se almacenaron a 4 °C durante la noche, cuantificadas por diferencia de peso. La concentración de TEP se expresó como microgramos de equivalentes de goma xantana por litro ($\mu\text{g XG eq L}^{-1}$). Se aplicó un factor de conversión de 0.51 $\mu\text{g TEP-C}$ por $\mu\text{g Xeq}$ (Engel & Passow, 2001) para estimar el contenido de carbono asociado a TEP (TEP-C). El límite de detección fue de $\sim 2 \mu\text{g Xeq}$.

La contribución de carbono de TEP-C al reservorio de POC se estimó en el intervalo de 0 a 150 m. Este cálculo asumió que el POC es la suma de las biomásas integradas en el mismo intervalo de profundidad, que incluye fitoplancton (mPH), bacterias heterótrofas (mHB), mesozooplancton (mZOO), TEP (mTEP) y carbono residual (mRC). Se utilizaron porcentajes de carbono residual entre 0 % y 30 % del POC, con base en intervalos reportados para regiones oligotróficas (Bar-Zeev et al., 2011; Nagata et al., 2021; Zamanillo et al., 2019). Inicialmente, los stocks de carbono de cada grupo se calcularon integrando las mediciones discretas desde la superficie hasta 150 m. Posteriormente, mRC se calculó mediante la Ecuación (1), derivada de la expresión del porcentaje de carbono residual y manipulada algebraicamente:

$$m_{RC} = \frac{pRC}{100 - pRC} (m_{TEP} + m_{HB} + m_{PH} + m_{mZOO}) \quad (1)$$

La Ecuación (1) se sustituyó en la expresión para calcular el porcentaje de TEP ($pTEP$) y otros componentes del reservorio de POC, obteniéndose la Ecuación (2) y las expresiones correspondientes:

$$pTEP(\%) = \frac{(100 - pRC) m_{TEP}}{m_{TEP} + m_{HB} + m_{PH} + m_{mZOO}} \quad (2)$$

Se construyeron diagramas de caja y bigotes (*box-and-whisker plots*) para determinar la contribución porcentual de cada componente, empleando dos rangos de contribución de carbono residual al reservorio de POC. El primer rango incluyó valores de carbono residual menores o iguales al 10 %, mientras que el segundo abarcó de 20 % a 30 %.

La biomasa integrada de mesozooplankton entre la superficie y 150 m (zoo) se estimó multiplicando los valores de biomasa integrada obtenidos con la red Bongo entre 0 y 200 m por un factor de corrección de 0.75 (equivalente a 150/200), asumiendo una proporción lineal entre los stocks en ambas capas.

4.6 Tasas de agregación de TEP

La tasa de agregación de TEP se estimó siguiendo el enfoque descrito por Engel et al. (2004), basado en el modelo de coagulación física derivado de la teoría de Smoluchowski (1918). Esta teoría postula que la agregación ocurre cuando polímeros y partículas colisionan por movimiento browniano o advección y posteriormente se adhieren. La tasa de formación de TEP ($d[TEP]/dt$) se calculó mediante la Ecuación (3):

$$\frac{d[TEP]}{dt} \approx \alpha_{PCHO} \beta_{PCHO} [PCHO]^2 + \alpha_{TEP} \beta_{TEP} [PCHO] [TEP] \quad (3)$$

donde [PCHO] representa la concentración de polisacáridos disueltos ($\mu\text{mol C L}^{-1}$) y [TEP] denota la concentración de TEP ($\mu\text{mol C L}^{-1}$). Los parámetros α_{PCHO} y α_{TEP} son las probabilidades de adhesión correspondientes a la autoagregación de PCHO y a la agregación entre PCHO y TEP, respectivamente. Por su parte, β_{TEP} y β_{PCHO} representan los núcleos de colisión específicos de carbono (es decir, las funciones de frecuencia de colisión).

Dada la naturaleza oligotrófica del área de estudio, se empleó un valor estándar de $\alpha_{PCHO} = 0.00087$ (Engel, 2004), junto con un valor reducido de $\alpha_{TEP} = 0.2$, considerando la menor pegajosidad de las TEP en ambientes de baja producción primaria, como el Golfo de México. Los núcleos de colisión específicos de carbono se fijaron en $\beta_{PCHO} = 0.86 \text{ L mmol}^{-1} \text{ d}^{-1}$ y $\beta_{TEP} = 0.064 \text{ L mmol}^{-1} \text{ d}^{-1}$, de acuerdo con las frecuencias de colisión reportadas por Engel (2004).

4.7 Velocidades de sedimentación y flujos gravitacionales de TEP

El flujo gravitacional de TEP se calculó empleando velocidades de sedimentación basadas en el método propuesto por Guo et al. (2021). Inicialmente, se calculó la escala de Kolmogorov (η , Ecuación 4) para determinar si las TEP estaban más influenciadas por fuerzas viscosas o por fuerzas turbulentas inerciales:

$$\eta = \left(\frac{\nu^3}{\varepsilon}\right)^{1/4} \quad (4)$$

donde ν es la viscosidad cinemática del fluido y ε es la tasa de disipación de energía cinética turbulenta. La viscosidad se calculó como $\nu = \mu/\rho$, siendo μ la viscosidad dinámica y ρ la densidad del agua de mar. Cuando la distancia promedio entre partículas biológicas (d) es menor que el límite inferior de la escala de Kolmogorov, las partículas están más influenciadas por fuerzas viscosas que por la turbulencia (Guo et al., 2021). En estos casos, la velocidad de sedimentación de TEP puede describirse mediante la ley de Stokes (Stokes, 1850). Además, la distancia promedio entre partículas biológicas ($d = 0.55 c^{1/3}$) puede aproximarse mediante una distribución de Poisson (Peperzak, 2006) con base en la abundancia de partículas (c). Cuando una partícula se hunde a velocidad constante en un fluido, la fuerza gravitacional que actúa hacia abajo es igual a la fuerza de arrastre ejercida por el fluido en sentido opuesto (Alldredge & Gotschalk, 1988). En este balance de fuerzas, se asume que la densidad de la “capa inferior” de la columna de agua (ρ_{BL} , en este estudio, la densidad del agua de mar a ~500 m) es igual a la densidad del agregado de partículas (ρ_a ; $\rho_a = \rho_{BL}$). Combinando el coeficiente de arrastre dentro de la columna de agua (C_{DSW} ; Eq. 5) con el número de Reynolds (Re; Ecuación 6) y aplicando la ley de Stokes, se obtiene una parametrización cuadrática de la velocidad de sedimentación (U_s ; Ecuación 7) en función del diámetro del agregado (Da) (Stokes, 1850; White & Majdalani, 2006; Guo et al., 2021):

$$C_{DSW} = \frac{24}{Re} \quad (5)$$

$$Re = \frac{D_a U_s}{\nu} \quad (6)$$

$$\frac{\rho_a - \rho_f}{\rho_f} = \frac{4.8}{gD_a} U_s^2 + \frac{18\nu}{gD_a^2} U_s \quad (7)$$

La densidad del agregado de partículas (ρ_a ; Ecuación 8) es función de la porosidad (ϕ), la densidad del sólido (ρ_m) y la densidad del fluido (ρ_f) (Jokulsdottir, 2011; Jokulsdottir & Archer, 2016):

$$\rho_a = \rho_{BL} = (1 - \phi) \rho_m + \phi \rho_f \quad (8)$$

La densidad del sólido y la porosidad se parametrizaron como $\rho_m = 1.6 \text{ kg L}^{-1}$ y $\phi = 0.99$, respectivamente (Ferguson & Church, 2004; Jokulsdottir, 2011), mientras que $\rho_f = 1000 + \sigma_0$. Al sustituir estos valores en la Ecuación (8) y realizar los pasos algebraicos correspondientes, se obtiene la Ecuación (9):

$$\frac{\rho_a - \rho_f}{\rho_f} = \frac{600 - \sigma_0}{100(1000 + \sigma_0)} \quad (9)$$

Las velocidades de sedimentación se estimaron como función de σ_0 , dado que esta variable representa la influencia del LCE en la columna de agua. Finalmente, las velocidades de sedimentación de TEP se estimaron (Ecuación 10) sustituyendo la Ecuación (9) y

despreciando el término cuadrático en la Ecuación (7), ya que es cinco órdenes de magnitud menor que el término lineal:

$$U_s = \frac{(600 - \sigma_{0f}) g D_a^2}{1800 \nu (\sigma_{0f} + 1000)} \quad (10)$$

En la ecuación de U_s , la viscosidad cinemática (la razón entre viscosidad dinámica y ρ_f) puede expresarse (Ecuación 11) como función de la Temperatura Conservativa (CT), parametrizada mediante un polinomio cúbico derivado de datos disponibles en *The Engineering Toolbox* (2005) (<https://www.engineeringtoolbox.com/sea-water-properties-d\ 840.html>):

$$\nu(m^2s^{-1}) = \frac{-8.1133 \times 10^{-9} [CT]^3 + 1.0084 \times 10^{-6} [CT]^2 - 5.6922 \times 10^{-5} CT + 0.0019}{1000 + \sigma_0}$$

$$\text{where } 0 \leq CT \leq 30 \text{ } ^\circ C \quad (11)$$

Al sustituir la Ecuación (11) en la Ecuación (10) y realizar un análisis dimensional, se obtiene U_s ($m d^{-1}$) como función de CT ($^\circ C$) y Da (μm) (Ecuación 12):

$$U_s(md^{-1}) = \frac{(600 - \sigma_0) g D_a^2}{-1.6903 \times 10^2 CT^3 + 2.1008 \times 10^4 CT^2 - 1.1859 \times 10^6 CT + 3.9233 \times 10^7} \quad (12)$$

Las velocidades de sedimentación de TEP se calcularon en todas las estaciones, desde la superficie hasta 500 m de profundidad. Sin embargo, los flujos de TEP se estimaron únicamente en las estaciones donde se disponía de mediciones de TEP (10 estaciones: C1–C3, E1, E3, E5, E7, E11, E13 y E14) y en el intervalo de profundidad de ~5–300 m.

En este estudio, los valores de Da se evaluaron en el intervalo de 0.7 a 100 μm , con base en el espectro de diámetros de agregados reportado por Engel et al. (2020) para áreas oligotróficas. No obstante, la discusión se centra en $Da = 100 \mu\text{m}$, como se indica en la Ecuación (10), ya que U_s es función de las condiciones hidrográficas (σ_0), las cuales permanecen constantes en cada coordenada a medida que varía Da . No obstante, los resultados pueden extrapolarse a otros valores de Da , dado que la relación U_s / Da^2 permanece constante a una profundidad dada, donde CT y σ_0 son fijos.

$$\frac{U_s(CT, \sigma_0)}{[Da(CT, \sigma_0)]^2} = k \quad (13)$$

Por ejemplo, para obtener U_s para $Da = 50 \mu\text{m}$ en un perfil dado, se aplica la proporcionalidad con Da^2 para obtener:

$$U_s(50 \mu\text{m}) = U_s(100 \mu\text{m}) \times \left(\frac{50}{100}\right)^2 \quad (14)$$

Finalmente, el flujo gravitacional de TEP se determinó multiplicando la concentración de TEP ($\mu\text{g C L}^{-1}$) por la velocidad de sedimentación (m d^{-1}) en cada coordenada medida e interpolada por profundidad y longitud. Para entender las diferencias en los flujos de TEP,

se construyeron tres perfiles promedio para grupos de estaciones localizadas dentro (E3, E5, E7, E11, E13), fuera (C1, C2), exterior este (C3) o en transición (E1, E14).

4.8 Análisis de datos

El análisis estadístico y el procesamiento de datos se realizaron utilizando RStudio versión 4.3.3 (RStudio Team, 2024) y MATLAB R2024b (MathWorks, 2024). Se llevaron a cabo análisis de correlación de Deming para evaluar las relaciones entre variables. Adicionalmente, se emplearon pruebas no paramétricas, específicamente las pruebas de Kruskal-Wallis y Wilcoxon-Mann-Whitney, para comparar variables entre las diferentes zonas del remolino. Los datos discretos se interpolaron con una resolución de 1 metro utilizando el método de interpolación polinómica cúbica hermítica por tramos (PCHIP), lo que permitió generar perfiles verticales continuos. Posteriormente, se construyeron cuatro perfiles promedio ($\text{media} \pm \text{error estándar}$; $\text{media} \pm \text{EE}$) para grupos de estaciones de acuerdo con su posición relativa al remolino: núcleo (E3, E5, E7, E11, E13), transición (E1, E14), exterior (C1, C2) y exterior oriental (C3).

Se realizó un análisis de regresión de Deming (Bossé et al., 2023; Fuller, 1987) para examinar la relación entre la concentración de TEP y variables biogeoquímicas individuales a través de diferentes capas de profundidad. Este enfoque se eligió porque se sabe que dichas variables están afectadas por errores aleatorios de medición y de estimación. Para cada par de variables, el parámetro λ se calculó como la razón entre las varianzas muestrales de ambas variables, aplicando un incremento adicional del 10 % como ajuste conservador. Esta corrección se introdujo porque las varianzas poblacionales

verdaderas son desconocidas y, aunque las varianzas muestrales proporcionan estimaciones insesgadas, pueden subestimar la razón de varianzas real debido a la variabilidad muestral. Por lo tanto, el incremento del 10 % se aplicó para representar mejor la incertidumbre en la estimación de las varianzas de error cuando no se dispone de valores exactos (Cornbleet & Gochman, 1979; Linnet, 1993).

Para evaluar la robustez y significancia de la relación, se obtuvo un intervalo de confianza al 95 % (IC95 %) para la pendiente mediante 10,000 remuestreos bootstrap con reemplazo. En cada iteración se realizó un nuevo ajuste de Deming y el IC95 % se derivó de la distribución de las pendientes bootstrap. Se aplicó el método bootstrap corregido por sesgo y acelerado (BCa, *bias-corrected and accelerated*) (Efron, 1987; Efron & Tibshirani, 1994) para corregir tanto el sesgo como la asimetría en la distribución bootstrap, proporcionando límites de confianza más precisos que el método de percentiles simple, especialmente cuando la distribución muestral de la pendiente es asimétrica. Las pendientes cuyo IC95 % incluía el cero se consideraron no significativamente diferentes de cero.

5. Resultados

5.1 Condiciones ambientales y biogeoquímicas

El remolino anticiclónico Yazoo fue muestreado en noviembre de 2022 durante su etapa temprana de desprendimiento de la Corriente de Lazo (Fig. 1). Se obtuvieron perfiles hidrográficos en 16 estaciones a lo largo del núcleo del remolino, la zona de transición y las zonas externas, cubriendo tanto la capa epipelágica como la mesopelágica superior, y se recolectaron muestras de TEP en nueve de estas estaciones (Fig. 1). El hundimiento de

aguas superficiales cálidas inducido por el LCE Yazoo (véase la sección de temperatura conservativa en Linacre et al., 2025) se reflejó en el desplazamiento hacia abajo de isotermas, isohalinas e isopicnas, produciendo anomalías de temperatura superiores a 5 °C en la zona mesopelágica superior entre las aguas circundantes y el núcleo del remolino.

En la zona epipelágica del remolino (0–100 m), la temperatura conservativa (CT; 27.14–27.46 °C) fue notablemente más cálida que en las aguas circundantes (16.10–20.20 °C). En la capa mesopelágica superior (100–300 m), la CT dentro del núcleo del remolino varió entre 16.81 y 27.46 °C, mientras que en las aguas adyacentes osciló entre 11.28 y 21.49 °C. Este LCE también mostró la señal característica del máximo subsuperficial de salinidad absoluta (SA) ($> 37.1 \text{ g kg}^{-1}$; Valencia-Gasti et al., 2022) asociada al Agua Subtropical del Atlántico Norte (NASUW), una masa de agua que es transportada al Golfo de México mediante el desprendimiento de los LCE y que fue previamente documentada en diagramas T-S para el mismo remolino (Gentil et al., 2024; Linacre et al., 2025). La salinidad absoluta dentro del remolino fue significativamente más salina que en las aguas de fondo, con valores entre 36.34 y 37.13 g kg^{-1} , en comparación con 36.26–36.85 g kg^{-1} fuera de éste. El máximo subsuperficial de salinidad asociado a NASUW se observó claramente entre 150 y 200 m en el núcleo del remolino, pero se encontró completamente erosionado en las aguas adyacentes.

La sección vertical de densidad potencial (σ_θ , Fig. 2a) revela una asimetría en el levantamiento/abombamiento de las isopicnas en el lado oriental, causada por la interacción con aguas del Golfo bajo la influencia de circulación ciclónica (estaciones C2 y C3; Fig. 2a). Las isopicnas de 24.5 y 26.5 kg m^{-3} se encuentran más someras en más de

50 m en el este en comparación con el oeste, con la isopícnica de 24.5 kg m^{-3} incluso aflorando hasta la superficie en el lado oriental. La profundidad de la capa de mezcla (MLD) también mostró una variabilidad espacial marcada asociada al efecto de bombeo de Ekman del remolino. La MLD fue más profunda en el centro del remolino (promedio ~ 120 m), se hizo más somera hasta ~ 101 m en la zona de transición y se redujo aún más hasta ~ 67 m en las aguas circundantes (Fig. 2a). Esta disminución radial siguió un patrón no lineal (cuadrático) ($p < 0.05$, $R^2 > 0.82$), consistente con la modulación de la MLD inducida por el remolino, donde las mayores anomalías ocurren en el centro de los anticiclones y disminuyen con la distancia al núcleo.

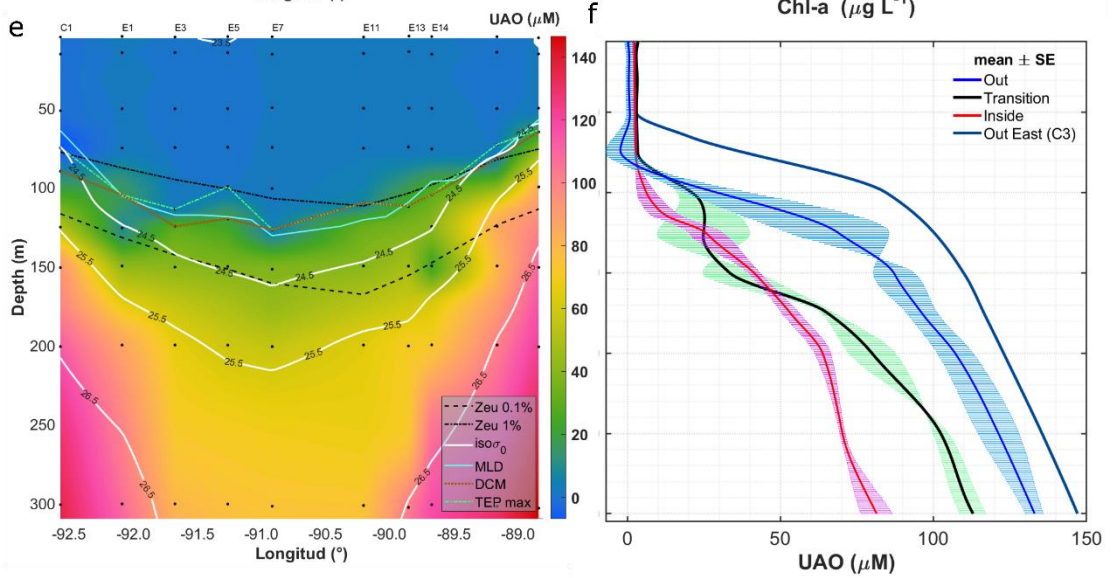
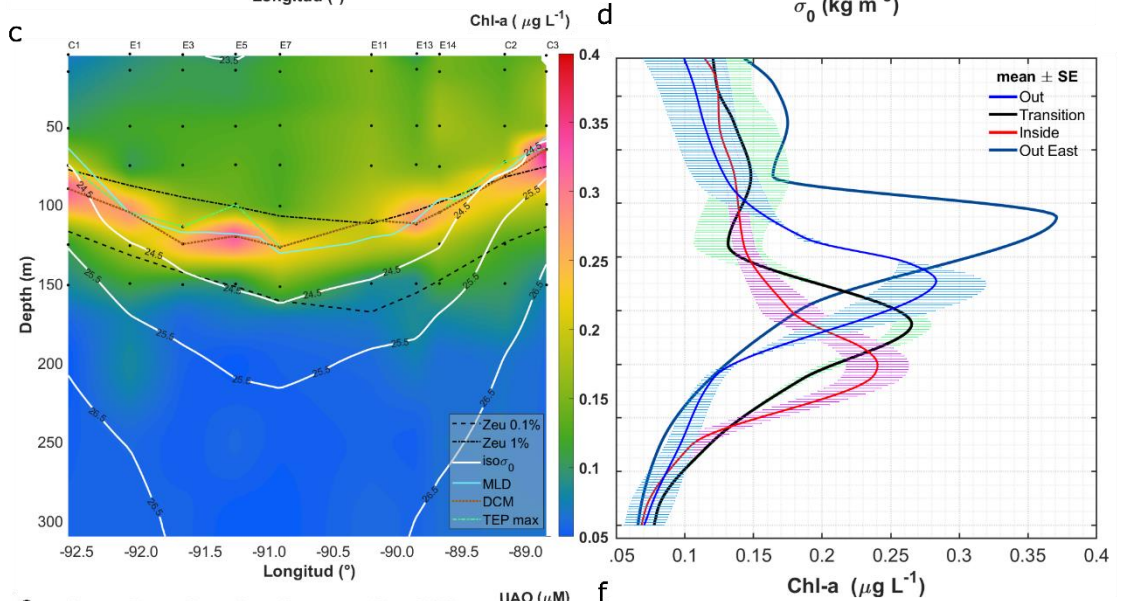
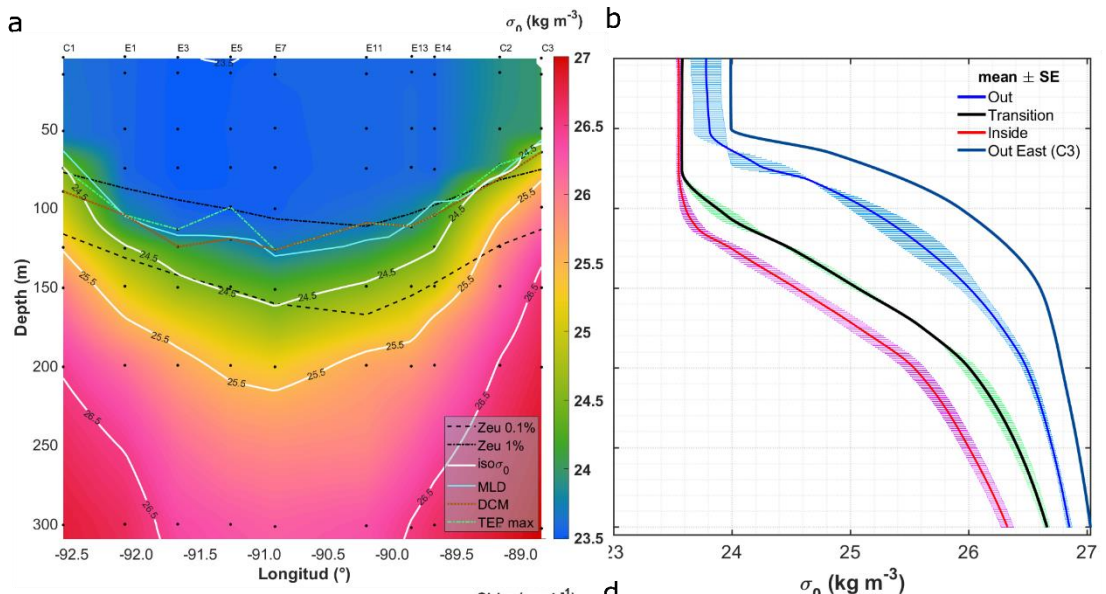


Figura 2. Hidrografía y estructura vertical biogeoquímica a lo largo del LCE Yazoo. (a) Sección vertical de densidad potencial (σ_θ , kg m^{-3}) con profundidades ópticas superpuestas ($Z_{eu} = 0.1\%E_0$, línea punteada; isolínea de $1\%E_0$, línea discontinua), isopícnas (σ_θ , líneas blancas continuas), profundidad de la capa de mezcla (MLD, línea cian), máximo profundo de clorofila (DCM, línea café) y profundidad de máxima concentración de TEP (TEP max, línea verde). (b) Perfiles verticales de σ_θ (media \pm error estándar) promediados para aguas fuera del remolino (azul), en la zona de transición (verde), dentro del núcleo del remolino (rojo) y en la estación oriental C3 (azul oscuro). (c) Concentración de clorofila-a ($\mu\text{g L}^{-1}$) seccionada a lo largo del mismo transecto con los mismos marcadores hidrográficos que en (a). (d) Perfiles verticales de clorofila-a (media \pm error estándar) para cada zona. (e) Utilización aparente de oxígeno (UAO, μM) seccionada a lo largo del transecto, anotada con Z_{eu} , σ_θ , MLD, DCM y TEP max como en (a). (f) Perfiles verticales de UAO (media \pm error estándar) en las cuatro zonas.

Además de alterar la estructura física de la columna de agua en reposo, el remolino también moduló la distribución de variables biogeoquímicas clave, particularmente la clorofila-a (Chl-a, Fig. 2c, d) y la utilización aparente de oxígeno (UAO, Fig. 2e, f). Las concentraciones más altas de Chl-a ($0.37 \mu\text{g L}^{-1}$; Fig. 2b) se observaron en la capa subsuperficial. El DCM se localizó aproximadamente a 120 m dentro del remolino, a 80 m fuera de éste y a 105 m en la zona de transición. La distribución vertical de Chl-a estuvo estrechamente relacionada con la estructura física de la columna de agua, alineándose con el desplazamiento hacia abajo de las isopícnas y con las profundidades de penetración del 1 % de la luz superficial (E_0) y de la zona eufótica ($Z_{eu} = 0.1\%E_0$, según los criterios de Mirabal et al., 2025). La UAO (Fig. 2e, f) presentó valores negativos en los primeros 75 m en las estaciones ubicadas fuera del remolino, lo que indica producción neta de oxígeno en estas aguas periféricas. En todas las estaciones, la UAO se mantuvo cercana a cero hasta aproximadamente 90 m de profundidad. En contraste, la estación C3 mostró un aumento marcado de UAO por debajo de 50 m, alcanzando el valor más alto del transecto a 300 m. El valor máximo de UAO ($147.8 \mu\text{mol kg}^{-1}$) se registró a 300 m fuera del remolino en la estación C3, y los siguientes valores más altos se encontraron en la zona de transición.

5.2 . Distribución de TEP

Las diferencias espaciales en las concentraciones de TEP inducidas por el remolino fueron evidentes entre las regiones dinámicas (núcleo, transición y exterior) y los intervalos de profundidad (por encima y por debajo de la zona eufótica; Fig. 3a, b), lo que sugiere que los LCE como Yazoo desempeñan un papel importante en la configuración de la distribución de TEP y de los flujos de partículas a lo largo de la columna de agua. Las concentraciones más altas de TEP se midieron en la base de la zona eufótica, coincidiendo con el DCM. En el transecto longitudinal, los valores oscilaron entre 17 y 86 $\mu\text{g XG eq L}^{-1}$, con valores más altos predominantemente entre 50 y 150 m de profundidad en todas las regiones de muestreo (Fig. 3a). En el sector oriental fuera del remolino, la estación C3 registró la concentración de TEP más alta (86 $\mu\text{g XG eq L}^{-1}$) y la más baja a 300 m (17 $\mu\text{g XG eq L}^{-1}$). Dentro del remolino, la concentración máxima se detectó en la estación E5 (74 $\mu\text{g XG eq L}^{-1}$). En la zona de transición, el valor más alto se observó en el lado oriental del remolino (72 $\mu\text{g XG eq L}^{-1}$), lo que sugiere una tendencia espacial con concentraciones elevadas hacia este lado.

Las diferencias entre regiones del remolino fueron particularmente notorias en la zona eufótica, donde las concentraciones medias de TEP fueron significativamente mayores ($p < 0.05$) en la zona de transición ($60.7 \pm 6 \mu\text{g XG eq L}^{-1}$) y fuera del remolino ($58.5 \pm 10 \mu\text{g XG eq L}^{-1}$) en comparación con el núcleo del remolino ($53.3 \pm 9.1 \mu\text{g XG eq L}^{-1}$) (Fig. 3b). Por debajo de la zona eufótica, las concentraciones de TEP tendieron a ser mayores dentro del remolino ($32.2 \pm 9.03 \mu\text{g XG eq L}^{-1}$) y en la zona de transición ($26.7 \pm 8.0 \mu\text{g XG eq L}^{-1}$) que fuera de éste ($22.2 \pm 6.09 \mu\text{g XG eq L}^{-1}$) (Fig. 3b), aunque las diferencias

no fueron estadísticamente significativas ($p > 0.05$). Las concentraciones de TEP integradas en profundidad hasta 300 m, expresadas en equivalentes de carbono (TEP-C), mostraron una tendencia hacia mayores reservas dentro del remolino (544–554 mmol C m⁻²) en comparación con las aguas externas (495–524 mmol C m⁻²) (Fig. 3c). Sin embargo, no se detectaron diferencias estadísticamente significativas entre regiones (prueba t, $p > 0.05$).

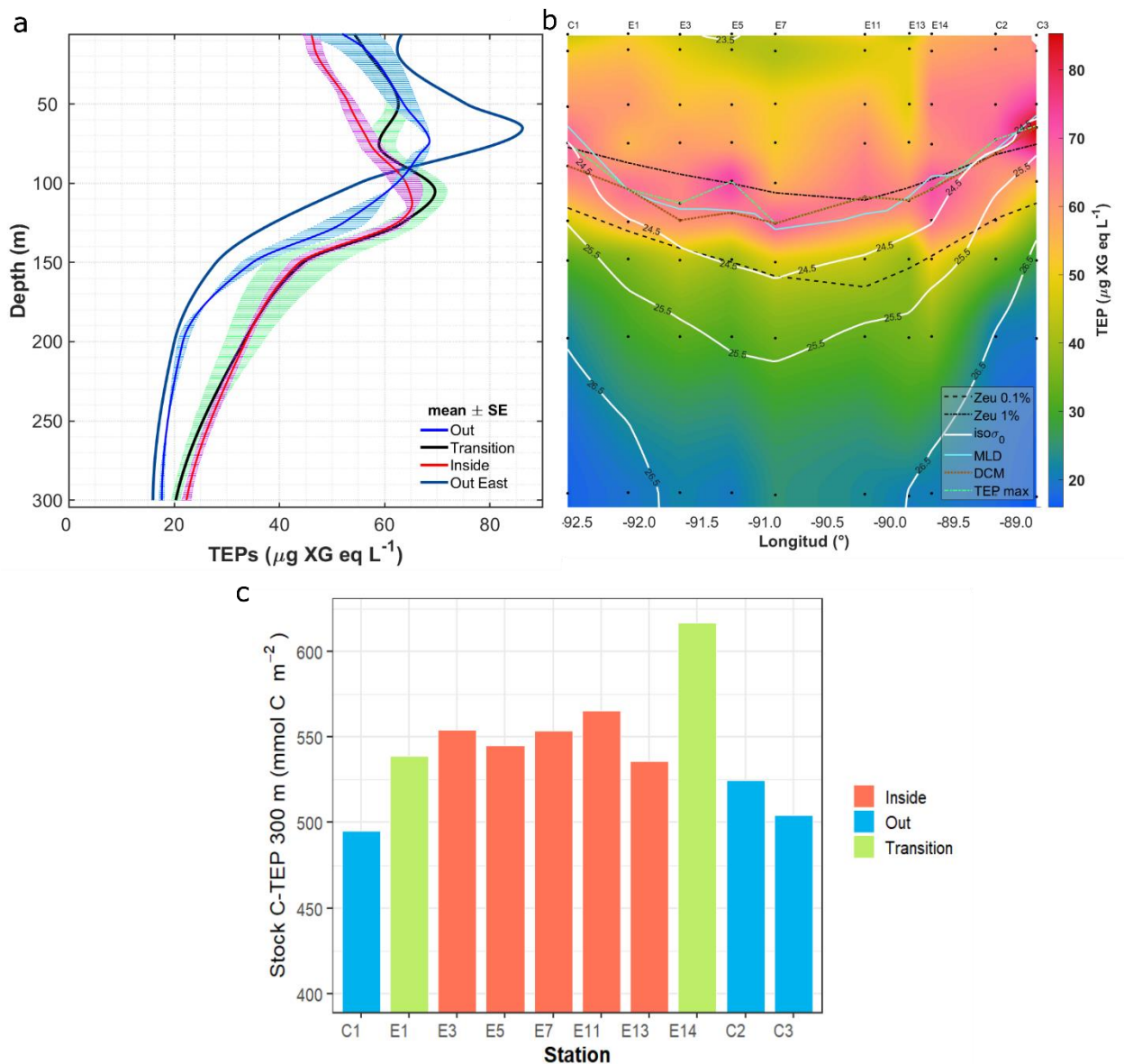


Figura 3. Concentraciones de partículas exopoliméricas transparentes (TEP) a lo largo del remolino de la Corriente de Lazo (LCE) Yazoo. (a) Perfil vertical promedio (\pm error estándar) de la concentración de TEP ($\mu\text{g XG eq L}^{-1}$) promediado para los grupos de estaciones ubicadas fuera (azul), en transición (verde), dentro (rojo) y fuera-este (azul oscuro) del LCE. (b) Sección vertical de la concentración de TEP ($\mu\text{g XG eq L}^{-1}$) a lo largo del transecto. La leyenda en Fig. 3a, b es análoga a la mostrada en la Fig. 2 pero aplicada a TEP ($\mu\text{g XG eq L}^{-1}$). (c) Reservas de carbono asociadas a TEP integradas en profundidad (mmol C m^{-2}) desde la superficie hasta 300 m en cada estación, codificadas por color según la zona: dentro del remolino (barras rojas), zona de transición (barras verdes) y aguas externas (barras azules).

5.3 Relación entre TEP y variables biogeoquímicas

Los valores de TEP-C y Chl-a en los primeros 150 m de profundidad mostraron una correlación positiva fuerte a bajas concentraciones de Chl-a ($< 0.18 \mu\text{g L}^{-1}$), lo que sugiere que el fitoplancton fue la fuente principal de TEP en el LCE Yazoo. La relación estrecha entre estas variables en remolinos anticiclónicos no es inesperada, ya que las aguas superficiales empobrecidas en nutrientes en la región de aguas profundas del Golfo de México pueden inducir al fitoplancton a exudar compuestos ricos en polisacáridos que actúan como precursores de TEP. Un análisis de regresión segmentada (*broken line regression*) reveló una correlación positiva entre las concentraciones de TEP y Chl-a con una pendiente pronunciada y significativa ($\beta = 185.75 \mu\text{g C TEP} / \mu\text{g C Chl-a}$; $r = 0.70$, $p < 0.05$) para valores de Chl-a por debajo de $\sim 0.18 \mu\text{g L}^{-1}$ (Fig. 4a). En contraste, esta relación se debilita a concentraciones mayores de Chl-a, particularmente alrededor del DCM. Este resultado puede reflejar la desintegración o desagregación de TEP, o un incremento en las células fotosintéticas sin un aumento correspondiente en TEP. Por encima de $\sim 0.18 \mu\text{g L}^{-1}$, la pendiente disminuyó más de cinco veces y no fue estadísticamente significativa ($\beta = 35.82 \mu\text{g C TEP} / \mu\text{g C Chl-a}$; $r = 0.19$, $p > 0.05$) (Fig. 4a).

Por debajo de ~ 90 m, correspondiente al límite entre la zona eufótica inferior y la meso pelágica superior, donde el consumo de oxígeno aumenta y los procesos de remineralización se vuelven más relevantes, se observaron correlaciones positivas y significativas entre TEP-C y la biomasa de bacterias heterótrofas ($\beta = 2.55 \mu\text{g C TEP por } \mu\text{g C HBACT}$; $r = 0.62$; $p < 0.05$; Fig. suplementaria 1a) y entre TEP-C y el carbono

orgánico disuelto (DOC) ($\beta = 0.0968 \mu\text{g C TEP por } \mu\text{g C DOC}$; $r = 0.83$; $p < 0.05$; Tabla 1, Fig. suplementaria 1b). Estas relaciones se mantuvieron dentro del remolino, donde el acoplamiento entre TEP y bacterias heterótrofas fue más fuerte entre 90 y 150 m ($\beta = 2.56 \mu\text{g C TEP por } \mu\text{g C HBACT}$; $r = 0.82$; $p < 0.05$; Fig. 4c), lo que respalda la idea de que esta capa representa una zona de utilización y transformación microbiana activa de TEP. En este mismo intervalo de profundidad, también se observó una relación inversa significativa entre TEP-C y la utilización aparente de oxígeno (UAO), que aumentó por debajo de 90 m ($\beta = -0.019 \mu\text{mol TEP por } \mu\text{mol UAO}$; $r = -0.91$; $p < 0.05$; Fig. 4d).

Adicionalmente, se identificó una correlación positiva por debajo de 90 m dentro del remolino entre las concentraciones de carbono de TEP y la biomasa total de fitoplancton ($\beta = 2.58 \mu\text{g C TEP} / \mu\text{g C biomasa total}$; $r = 0.89$, $p < 0.05$) (Fig. 4b), así como con la biomasa de carbono de *Prochlorococcus* ($\beta = 3.43 \mu\text{g C TEP} / \mu\text{g C PRO}$; $r = 0.95$, $p < 0.05$; Fig. suplementaria 1c). En el mismo intervalo de profundidad (90–150 m), TEP mostró una relación negativa con el nitrato (Tabla 1), particularmente a concentraciones inferiores a $3 \mu\text{M}$ ($\beta = -0.58 \mu\text{mol TEP} / \mu\text{mol N}$; $r = -0.93$, $p < 0.05$), aunque TEP no mostró una asociación clara con el fosfato (Tabla 1, Fig. suplementaria 1d). En conjunto, estos resultados subrayan que la dinámica de TEP en el LCE Yazoo está gobernada por una interacción estrecha entre la exudación de fitoplancton impulsada por nutrientes, la actividad microbiana y los factores físicos que varían con la profundidad, lo que conduce a patrones de distribución diferenciados a lo largo de la columna de agua del remolino.

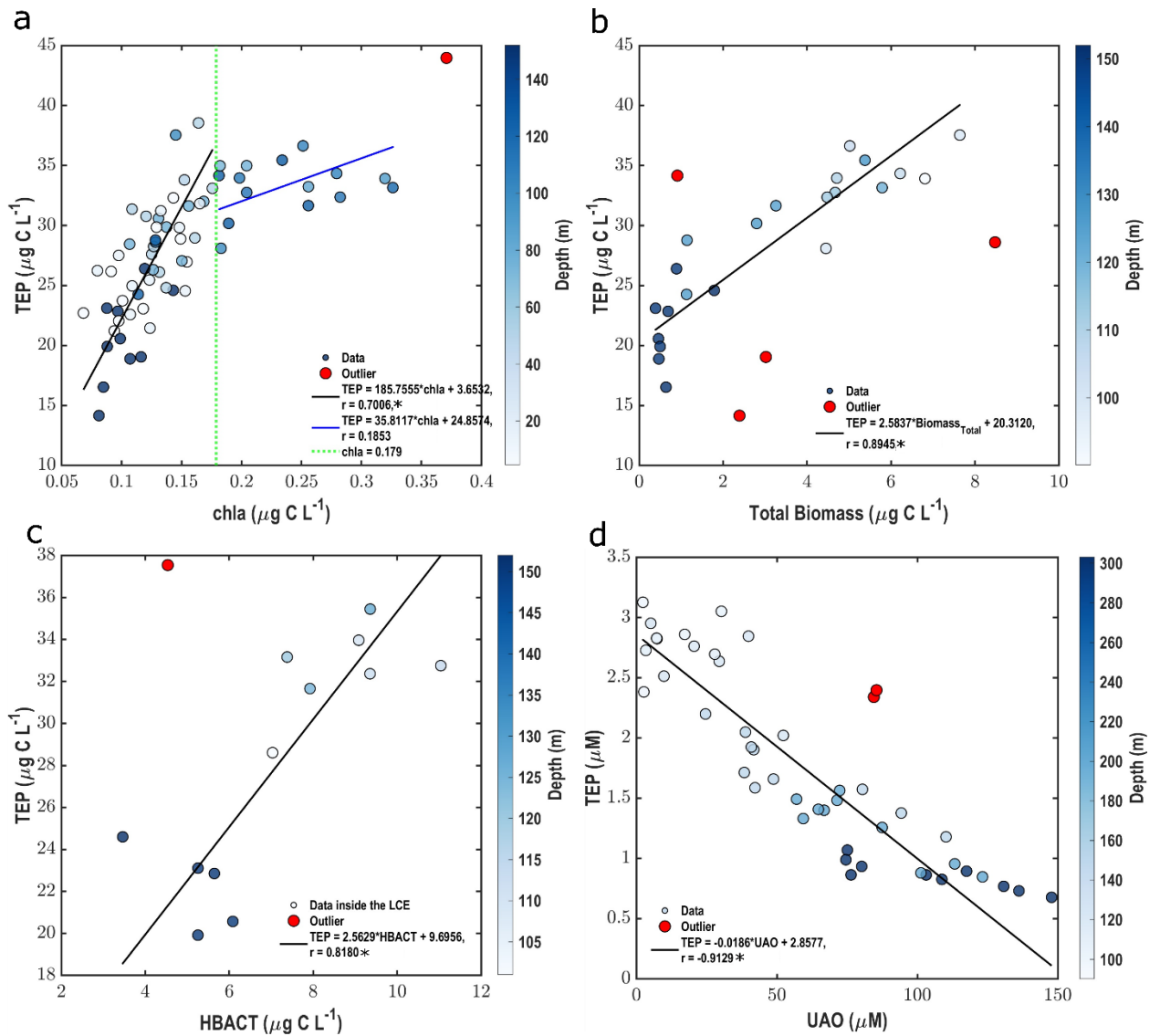


Figura 4. Regresiones de Deming entre partículas exopoliméricas transparentes (TEP) y variables biogeoquímicas. (a) TEP ($\mu\text{g C L}^{-1}$) vs. clorofila-a (Chl-a, $\mu\text{g L}^{-1}$) en el intervalo de profundidad de 0 a 150 m en todas las estaciones. (b) TEP ($\mu\text{g C L}^{-1}$) vs. biomasa total de carbono fitoplanctónico ($\mu\text{g C L}^{-1}$) entre 90 y 150 m. (c) TEP ($\mu\text{g C L}^{-1}$) vs. HBACT ($\mu\text{g C L}^{-1}$) entre 90 y 150 m dentro del remolino. (d) Relación molar entre TEP-C (μM) y UAO (μM) de 90 a 300 m. Nótese que las barras de color se refieren a diferentes intervalos de profundidad (m). El símbolo de asterisco (*) indica una pendiente significativa ($p < 0.05$; véase Tabla 1). Los puntos rojos indican valores atípicos que no se consideran en los análisis de regresión lineal.

5.4 Tasas de agregación

La distribución vertical de las tasas de agregación de TEP sugiere una estructura similar a un “embudo de agregación” dentro del remolino. Por encima de ~80 m de profundidad, las zonas externas (C1, C2, C3) y de transición (E1, E14) presentan, en promedio, las tasas de agregación más altas, mientras que por debajo de esta capa el núcleo del remolino y la zona de transición superan ligeramente a las aguas circundantes (Fig. 5a). Las tasas de agregación alcanzaron $0.3\text{--}0.45 \mu\text{mol L}^{-1} \text{d}^{-1}$ en la capa superficial (0–80 m), pero disminuyeron a $0.1\text{--}0.2 \mu\text{mol L}^{-1} \text{d}^{-1}$ entre 50 y 150 m (Fig. 5a). A lo largo del transecto longitudinal, las estaciones externas (C3, E1) y dentro de la zona de transición (E14) alcanzaron máximos superficiales de $0.2\text{--}0.3 \mu\text{mol L}^{-1} \text{d}^{-1}$. En contraste, dentro del remolino los valores fueron menores ($0.1\text{--}0.2 \mu\text{mol L}^{-1} \text{d}^{-1}$). Por debajo de 140 m de profundidad, las diferencias entre estaciones fueron mínimas, con tasas generalmente por debajo de $0.1 \mu\text{mol L}^{-1} \text{d}^{-1}$ (Fig. 5b).

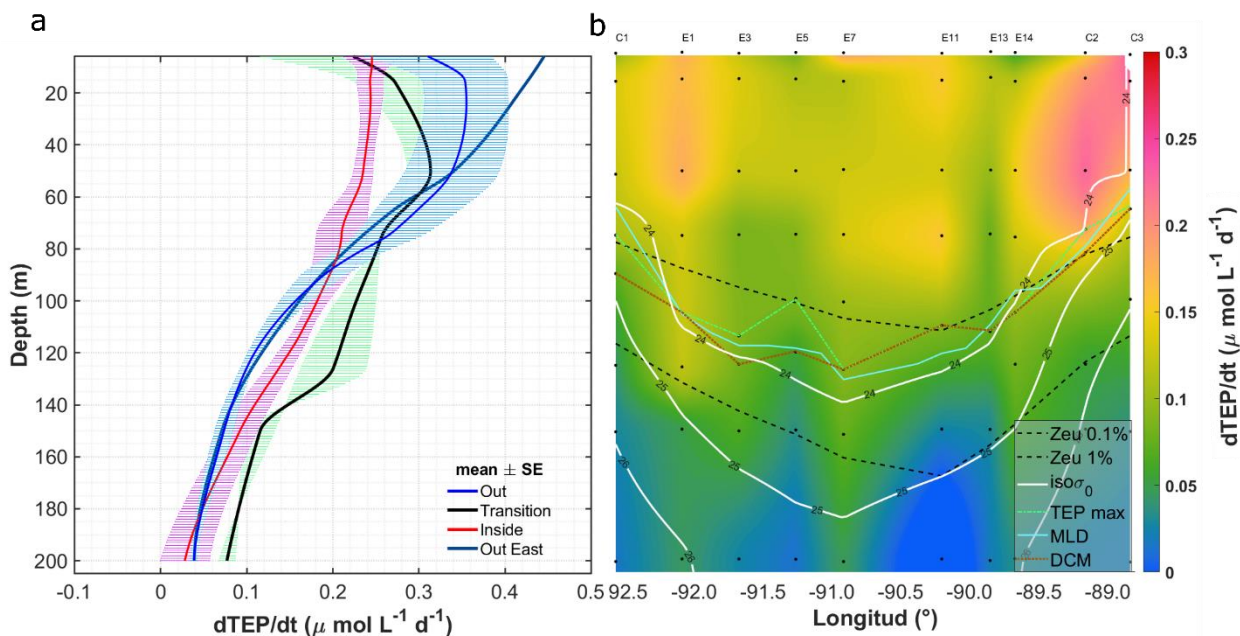


Figura 5. Distribución vertical de las tasas de agregación de TEP (Ecuación 3) en el remolino Yazoo ($dTEP/dt$, $\mu\text{mol L}^{-1} \text{d}^{-1}$). (a) Perfiles en profundidad de la tasa media de agregación (líneas continuas) \pm error estándar. (b) Sección vertical de las tasas de agregación a lo largo del transecto longitudinal. La leyenda en Fig. 5a, b es análoga a la mostrada en la Fig. 2.

Tabla 1. Correlaciones de Deming entre TEP-C ($\mu\text{g C L}^{-1}$) y variables biogeoquímicas. ns: no significativo ($p > 0.05$).

Intervalo de profundidad (m)	de Variable X	r	β	CI95% para β
0–160	Chl-a $< 0.179 \mu\text{g L}^{-1}$	0.7	185.7*	[135.6, 245.05]
	Chl-a $> 0.179 \mu\text{g L}^{-1}$	ns	35.8	[-23.38, 235.65]
	<i>Synechococcus</i> (SYN, $\mu\text{g C L}^{-1}$)	ns	54.3	[17.65, 352.97]
	Nitrato + Nitrito (NN) $< 3 \mu\text{M}$	0.92	-0.58*	[-0.72, -0.46]
	Phosphate $< 0.2 \mu\text{M}$	ns	-9.9	[-45.27, 167.43]
90–160	Biomasa total de fitoplancton ($\mu\text{g C L}^{-1}$)	0.89	2.58*	[2.09, 3.2]
	Bacterias heterotróficas (Todas las estaciones)	0.75	2.56*	[1.64, 3.82]

Intervalo de profundidad (m)	de Variable X	r	β	CI95% para β
90–300	Bacterias heterotróficas (Dentro del remolino)	0.82	2.56*	[1.53, 3.74]
	<i>Prochlorococcus</i> ($\mu\text{g C L}^{-1}$, Todas las estaciones)	0.86	3.96*	[2.94, 5.28]
	<i>Prochlorococcus</i> ($\mu\text{g C L}^{-1}$, Dentro del remolino)	0.95	3.43*	[2.61, 4.20]
	Utilización Aparente de Oxígeno (UAO, μM)	0.91	-0.018*	[-0.021, -0.016]
	Carbono Orgánico Disuelto (COD, μM)	0.8	0.09*	[0.08, 0.11]

El símbolo de asterisco (*) indica una pendiente significativa ($p < 0.05$).

5.5 Contribución relativa de TEP al POC

Las TEP representaron la fracción dominante del POC en la capa superior (es decir, los primeros 150 m de profundidad) de este sistema oligotrófico, con su contribución estimada de acuerdo con la Ecuación (2). Dentro de este estrato de la columna de agua, la contribución de TEP al reservorio total de POC fue sustancialmente mayor que la de otros componentes biológicos (Fig. 6). Las TEP representaron ~43–70 % del POC total, superando no sólo las contribuciones individuales del fitoplancton (<15 %), las bacterias heterótrofas (23 %) y el mesozooplancton (<2 %), sino también la suma de todas ellas.

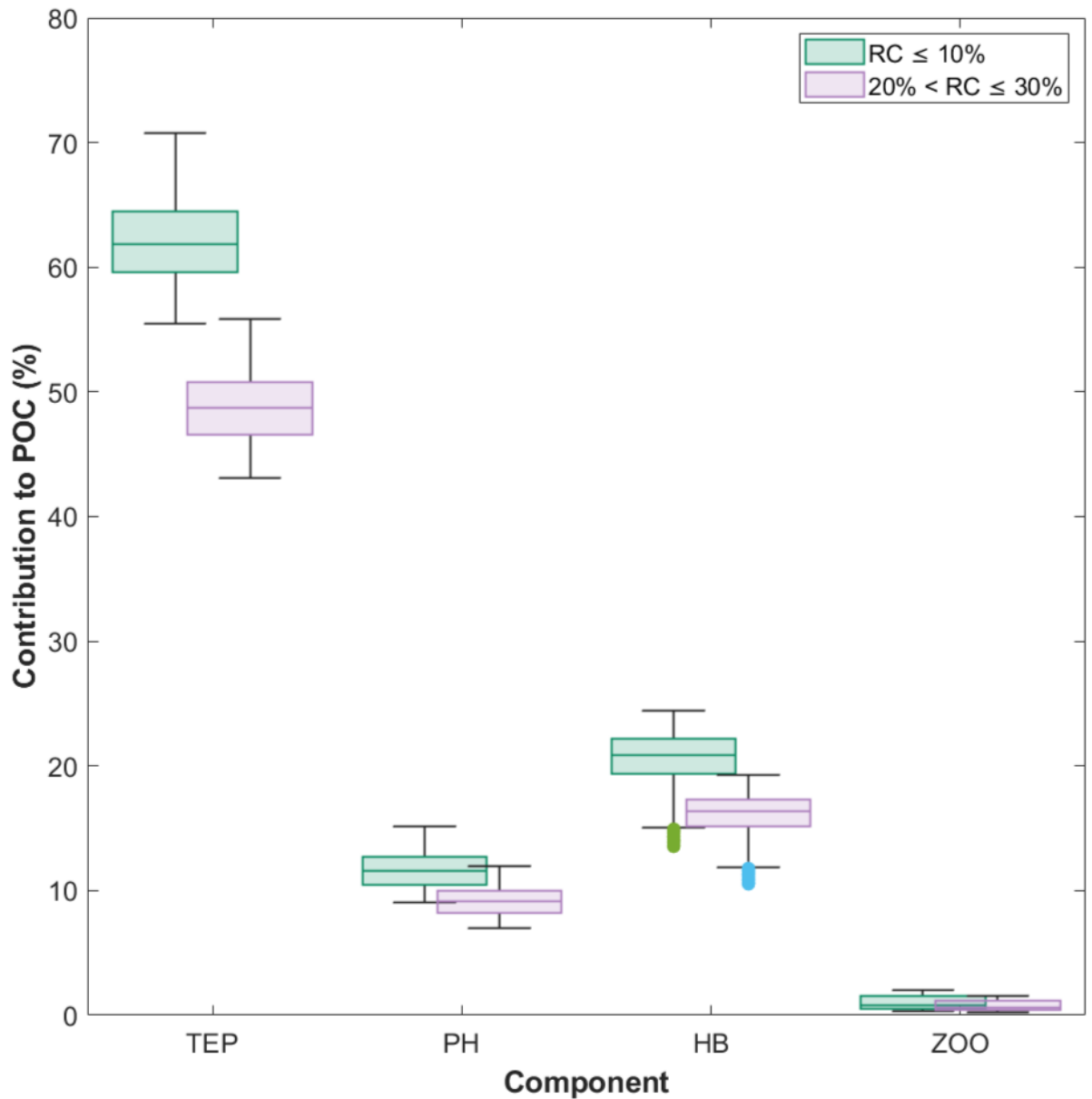


Figura 6. Contribución relativa de los componentes biológicos y de TEP al carbono orgánico particulado (POC) en los primeros 150 m de la columna de agua (Ecuación 2). Los diagramas de caja (boxplots) representan el porcentaje de contribución de TEP, fitoplancton (PH), bacterias heterótrofas (HB) y mesozooplankton (ZOO) al POC total, bajo dos intervalos de carbono residual (C-residual): 0–10 % (verde) y 20–30 % (violeta). Estos intervalos, derivados de estudios en regiones oligotróficas (Bar-Zeev et al., 2011; Nagata et al., 2021; Zamanillo et al., 2021), representan escenarios de bajo y alto C-residual dentro del POC total, respectivamente. Los círculos verdes y azules representan datos atípicos.

5.6 Tasas de asentamiento y flujos verticales de TEP

Las tasas de asentamiento se calcularon después de verificar que el umbral inferior de la escala de longitud de Kolmogorov (η) excedía la distancia media de separación entre partículas, lo que indica que la dinámica de TEP en el LCE está modulada principalmente por fuerzas viscosas, más que por fuerzas inerciales asociadas a la turbulencia. Los valores de η en todas las estaciones se encontraron en el intervalo de $\sim 6,100$ a $15,000 \mu\text{m}$ (Tabla S1). En comparación, el límite superior estimado de las distancias de separación entre partículas osciló entre 90 y $700 \mu\text{m}$. Estos valores se derivaron de las abundancias de fitoplancton en cada estación ($3.4 \times 10^4 - 2.2 \times 10^7 \text{ células m}^{-3}$) (véase Metodología). Las velocidades de sedimentación estimadas de TEP (U_s , Fig. 7a) estuvieron moduladas principalmente por las condiciones hidrográficas (Ecuación 12). Los perfiles verticales de U_s coincidieron estrechamente con la distribución de las anomalías de densidad potencial (σ_θ ; Fig. 2a), reflejando la progresiva agregación de precursores de TEP y el incremento resultante en la densidad de las partículas. De este modo, la agregación supera a la desagregación y al consumo microbiano, permitiendo que las TEP se lastren y se hundan a través de capas de baja densidad hasta alcanzar un nivel de equilibrio hidrostático. U_s aumenta con el diámetro del agregado (Da) y es particularmente pronunciada en regiones de mayor actividad biológica (Engel et al., 2020), como la capa subsuperficial del núcleo del remolino, donde las concentraciones de TEP fueron máximas (Fig. 3b). Por ejemplo, cuando $Da = 100 \mu\text{m}$, las velocidades de sedimentación variaron entre 1.8 y 3.0 m d^{-1} , con la mayoría de los valores superando 2.8 m d^{-1} dentro de la capa de mezcla en todas las estaciones. Las velocidades disminuyeron hasta $\sim 2.4 \text{ m d}^{-1}$ dentro del remolino y 2.1

m d^{-1} fuera de éste a 300 m de profundidad (Fig. 7a). U_s fue consistentemente mayor ($p < 0.05$) en las estaciones de Yazoo por debajo de 80 m, con la diferencia más marcada entre las estaciones del núcleo y la estación C3 (una diferencia máxima de 0.6 m d^{-1} a 150 m), la cual estuvo influenciada por una circulación ciclónica. En general, las velocidades de hundimiento fueron más altas dentro del núcleo del remolino, seguidas por la zona de transición (E1 y E14), y más bajas en las estaciones externas (C1, C2 y C3) (Fig. 7b).

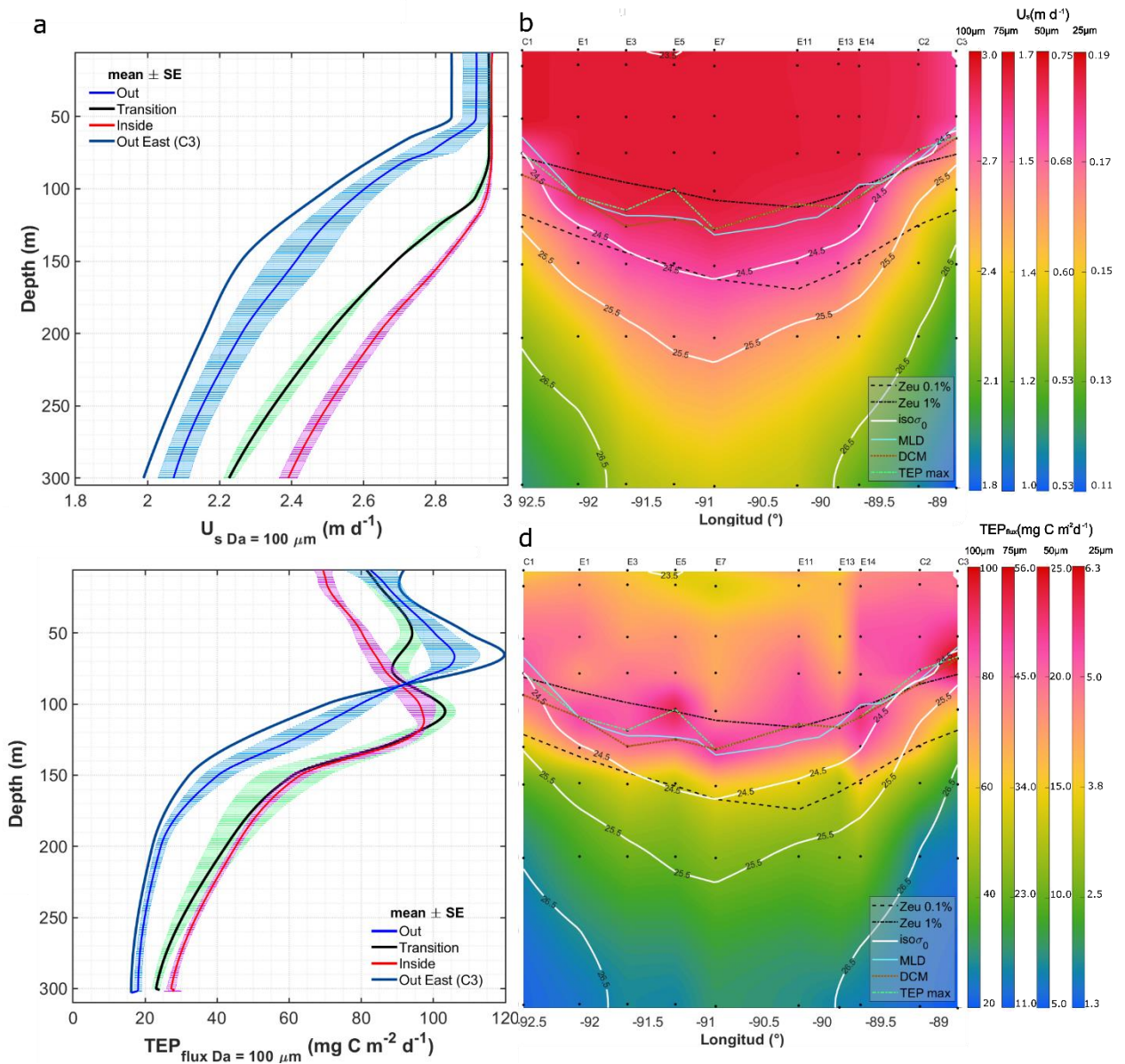


Figura 7. (a) Perfiles de velocidad de asentamiento de TEP (U_s , m d^{-1} ; Ecuación 12) (media \pm error estándar) promediados para aguas fuera del remolino (azul), en la zona de transición (verde), dentro del núcleo del remolino (rojo) y en la estación oriental C3 (a azul oscuro). (b) Sección vertical de la velocidad de asentamiento de TEP (U_s , m d^{-1}); la leyenda y los perfiles son análogos a los mostrados en la Fig. 2. (c) Flujo de carbono asociado a TEP ($\text{TEP}_{\text{flux}} = U_s \times$ concentración de TEP; $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) con las mismas superposiciones de profundidades eufóticas, isopicnas, MLD, DCM y profundidad de TEP máxima. (d) Perfiles de flujo de carbono de TEP (media \pm error estándar) para las distintas zonas del remolino. U_s se calculó para $Da = 100 \mu\text{m}$ utilizando los perfiles de σ_0 y CT, pero puede extrapolarse a otros valores de Da dado que la relación U_s/Da^2 permanece constante a una profundidad dada, donde CT y σ_0 son fijos (sección 4.7).

Por debajo de la capa de mezcla (~120 m), el núcleo del remolino presentó flujos de carbono mediados por TEP más altos en comparación con las estaciones circundantes (Fig. 7c). Los perfiles verticales de los flujos de TEP mostraron que las tasas de hundimiento aumentaron con la profundidad, alcanzando su máximo en las profundidades correspondientes a las concentraciones máximas de TEP. Posteriormente, los flujos de TEP disminuyeron hasta alcanzar valores relativamente constantes alrededor de 300 m.

La capa donde los flujos de TEP aumentaron fue más somera y de mayor magnitud en las estaciones externas y de transición en comparación con el núcleo. Los flujos estimados de TEP fuera del remolino oscilaron entre ~90 y 120 mg C m⁻² d⁻¹, con los valores más altos concentrados principalmente en los primeros 80 m. En contraste, los flujos en las estaciones del núcleo variaron entre ~70 y 100 mg C m⁻² d⁻¹ y se extendieron entre 0 y 120 m de profundidad (Fig. 7c, d). Las estaciones de transición mostraron flujos entre ~80 y 100 mg C m⁻² d⁻¹, con dos máximos subsuperficiales de 95 y 100 mg C m⁻² d⁻¹ observados a 60 y 100 m, respectivamente (Fig. 7d).

Por debajo de 100 m, los flujos de TEP en el núcleo y en las estaciones de transición fueron similares (~30–100 mg C m⁻² d⁻¹), manteniéndose significativamente más altos ($p < 0.05$) que los estimados fuera del remolino (~20–90 mg C m⁻² d⁻¹; Fig. 7). Considerados en conjunto, los perfiles de U_s y de flujo revelan que los flujos de TEP son relativamente homogéneos dentro de la capa de mezcla, con valores similares entre las estaciones ubicadas dentro del núcleo del remolino y aquellas en las zonas de transición. Sin embargo, los flujos fueron menores en la estación influenciada por circulación ciclónica (C3). Por debajo de la capa de mezcla, U_s disminuyó casi linealmente con la profundidad

y mostró un gradiente radial, siendo consistentemente mayor en el núcleo, seguido por las zonas de transición, luego en las estaciones periféricas y, finalmente, más bajo en la estación ciclónica C3. Así, el hundimiento de las isopícnas en el núcleo de Yazoo promovió una exportación más rápida de TEP desde la capa mesopelágica superior, manteniendo tasas de hundimiento relativamente altas incluso a 300 m de profundidad.

6. Discusión

6.1 Condiciones ambientales

Los remolinos anticiclónicos son estructuras oceánicas que influyen de manera significativa en la distribución vertical de temperatura, salinidad, oxígeno, nutrientes y Chl-a en el océano (McGillicuddy, 2016). Estructuras de flujo como los LCE modifican la dinámica y la distribución de las variables hidrográficas mediante cambios localizados en la estratificación, impulsados por desplazamientos verticales de las isopícnas (McGillicuddy, 2016). En el Golfo de México, los remolinos anticiclónicos también modulan la profundidad de la capa de mezcla (MLD) y condiciones ambientales como la penetración de la luz (Mirabal et al., 2025; Pasqueron De Fommervault et al., 2017), así como la distribución vertical de nutrientes como nitrato y nitrito (Lee-Sánchez et al., 2022; Velásquez-Aristizábal et al., 2022). Al profundizar la capa superficial empobrecida en nutrientes y desplazar hacia abajo las aguas enriquecidas en nutrientes, estos remolinos influyen en la estructura biogeoquímica de la zona eufótica y de la mesopelágica superior (Lee-Sánchez et al., 2022; Velásquez-Aristizábal et al., 2022).

En consecuencia, los LCE también regulan la distribución espacial de la comunidad fitoplanctónica, que tiende a estar dominada por una población de picoplancton, y

particularmente por subgrupos bien definidos de *Prochlorococcus* que tienen requerimientos específicos de luz y nutrientes (Linacre et al., 2019). Como se ha reportado previamente (Gentil et al., 2024; Linacre et al., 2025), el LCE Yazoo en el Golfo de México exhibió estas influencias de mesoescala sobre las propiedades físicas y biogeoquímicas. El efecto del remolino fue particularmente evidente a través del hundimiento de aguas cálidas y oxigenadas, y de la señal típica del máximo subsuperficial de salinidad del Caribe asociado a NASUW. Nuestros resultados indican además que los LCE en esta región también modifican la distribución de las TEP, sus velocidades de hundimiento y los flujos gravitacionales resultantes.

6.2 Distribución de TEP

Este estudio proporciona el primer análisis detallado de la distribución de TEP dentro de un LCE, basado en un muestreo vertical y longitudinal de alta resolución durante el inicio de las condiciones invernales. Este enfoque permitió una caracterización precisa de la estructura del remolino y de su influencia sobre la distribución de las TEP, una fracción importante pero frecuentemente pasada por alto del POC en sistemas altamente dinámicos como los LCE. Se observaron concentraciones elevadas de TEP ($17\text{--}86 \mu\text{g Xeq L}^{-1}$) en las zonas periféricas de Yazoo, particularmente en la estación influenciada por la circulación ciclónica (C3). De manera similar, Devresse et al. (2024) encontraron concentraciones mayores de TEP en tres remolinos ciclónicos en comparación con sus aguas circundantes en el Atlántico tropical oriental. Por lo tanto, la acumulación de TEP observada en la zona epipelágica del área externa influenciada por el ciclón puede atribuirse al aumento de la biomasa fitoplanctónica (Linacre et al., 2025), que estuvo

sustentado por el afloramiento de aguas subsuperficiales ricas en nutrientes (Lee et al., 2022). La combinación de mezcla invernal profunda y dinámica de mesoescala modula la distribución vertical de grupos funcionales clave de fitoplancton implicados en la producción y liberación de precursores de TEP. Se han detectado anomalías positivas en las concentraciones superficiales de Chl-a en LCE asociadas con mecanismos turbulentos que intensifican la difusión y advección de nutrientes, tales como la mezcla convectiva invernal y la interacción remolino–viento (Damien et al., 2021; Márquez-Artavia et al., 2024). Específicamente, la distribución de la biomasa fitoplanctónica dentro del LCE Yazoo se atribuyó en parte a las condiciones de viento que interactuaron con la velocidad de giro del remolino (Linacre et al., 2025). La turbulencia generada por los vientos del norte dominantes en las estaciones orientales contribuyó a la erosión de la nutriclina y al aporte de nutrientes a la capa de mezcla, lo que a su vez detonó una rápida asimilación de nutrientes y el crecimiento del fitoplancton. A medida que los nutrientes se agotan, los procesos biológicos pueden verse fuertemente modificados por la dinámica aguas abajo en Yazoo, afectando la vía metabólica del carbono orgánico producido por las células fitoplanctónicas (Zhang et al., 2020). Durante la carencia de nutrientes, las poblaciones fitoplanctónicas senescentes desacoplan la fijación de carbono de la producción de biomasa, incrementando así la fracción de liberación extracelular en forma de fotosintatos de alto peso molecular ricos en carbohidratos (Borchard & Engel, 2015; Jones et al., 2013). En remolinos anticiclónicos, el profundizamiento de la nutriclina impone condiciones de estrés por nutrientes sobre los fotoautótrofos, lo que conduce a una mayor mortalidad y lisis celular, contribuyendo adicionalmente al reservorio de carbono orgánico disuelto (DOC) (Lasternas et al., 2013). Aunque en el presente estudio no fue posible

identificar las rutas específicas de liberación de DOC implicadas en la formación de TEP, nuestros resultados muestran que la razón TEP/biomasa fitoplanctónica integrada en profundidad (desde la superficie hasta el DCM) fue 31–138 % mayor dentro de Yazoo en comparación con las estaciones fuera del remolino (Fig. suplementaria 2a). Un patrón similar se observó para la razón DOC/biomasa fitoplanctónica hasta el DCM (Fig. suplementaria 2b), con valores 29–180 % más altos dentro de Yazoo. Las reservas de carbono de TEP integradas en profundidad desde la superficie hasta 300 m también siguieron esta tendencia (Fig. 3c), respaldando la idea de que la producción de TEP en Yazoo alcanzó su máximo una vez que los nutrientes se agotaron.

Estos resultados sugieren que la disponibilidad limitada de nutrientes no solo puede estimular la liberación de precursores de TEP, sino también dificultar su consumo por parte de bacterias heterótrofas (Zamanillo et al., 2019). Además, la estructura física del remolino favoreció la acumulación de TEP a mayores profundidades dentro del núcleo, en contraste con los máximos someros observados en los márgenes del remolino y en las estaciones periféricas (Fig. 3b). Un comportamiento similar fue descrito por Contreras-Pacheco et al. (2023) para la distribución de POC en remolinos anticiclónicos del Golfo de México, donde el acoplamiento entre la estructura física y los gradientes biogeoquímicos dentro de los anticiclones promovió la acumulación subsuperficial de partículas.

Nuestros resultados también fueron consistentes con los reportados recientemente en un remolino anticiclónico localizado en el Pacífico occidental durante la temporada de tifones, donde se midieron concentraciones de TEP de hasta 52 $\mu\text{g XG eq L}^{-1}$ entre 100 y

150 m (Islam et al., 2021). Estos autores propusieron que el desplazamiento hacia abajo de las isopícnas y el flujo ascendente esporádico de nutrientes a través de la nutriclina pudieron facilitar la proliferación de *Trichodesmium spp.* en esta capa subsuperficial, incrementando así la disponibilidad de TEP producidos por cianobacterias a esa profundidad (Islam et al., 2021). La biomasa autotrófica dentro del LCE Yazoo estuvo compuesta predominantemente por *Prochlorococcus*, incluso en zonas cercanas a la nutriclina (Linacre et al., 2025), lo que podría estar vinculado a la producción de TEP dentro de la estructura de mesoescala. Varios grupos de cianobacterias, incluyendo *Prochlorococcus* y *Trichodesmium spp.*, han demostrado promover la producción de TEP a tasas relativamente altas (Bar-Zeev et al., 2009; Iuculano et al., 2017; Mari et al., 2017). Además, la presencia generalizada de *Prochlorococcus* en estructuras anticiclónicas (An et al., 2024; Belkin et al., 2022; Cotti-Rausch et al., 2016; Linacre et al., 2015) resalta a este pico-cianobacterium como una fuente potencialmente relevante de TEP en el océano oligotrófico.

Las concentraciones de TEP variaron considerablemente en este estudio (18–87 $\mu\text{g XG eq L}^{-1}$), pero se ubicaron dentro del amplio intervalo reportado para aguas oligotróficas (0.4–460 $\mu\text{g XG eq L}^{-1}$). En la zona epipelágica, nuestros valores (39–74 $\mu\text{g XG eq L}^{-1}$) fueron en general superiores a los reportados en el mar de los Sargazos (Cisternas-Novoa et al., 2015), el Pacífico tropical noroccidental (Kodama et al., 2014), el mar Mediterráneo occidental (Ortega-Retuerta et al., 2018), el Atlántico tropical y el océano Pacífico (Iuculano et al., 2017), donde las concentraciones de TEP típicamente permanecen por debajo de 50 $\mu\text{g XG eq L}^{-1}$. Por el contrario, fueron menores que los máximos

superficiales documentados en el Atlántico noroccidental (Jennings et al., 2017), el Mediterráneo oriental (Bar-Zeev et al., 2011), el golfo de Aqaba (Bar-Zeev et al., 2009) y un transecto norte-sur en el Atlántico que atravesó la Corriente Ecuatorial de Retorno y ambos giros subtropicales (Zamanillo et al., 2019). Es importante señalar que estos últimos estudios se centraron en aguas superficiales (0–5 m), donde las concentraciones de TEP suelen ser elevadas debido a su flotabilidad positiva intrínseca. Los precursores de TEP también tienden a acumularse en la microlámina superficial del mar, donde la captura por burbujas y las ondas capilares pueden incrementar la tasa de colisión de exopolímeros y, posteriormente, la agregación de TEP (Azetsu-Scott & Passow, 2004; Engel & Galgani, 2016).

Adicionalmente, nuestros resultados revelan que los perfiles verticales de TEP presentaron un máximo subsuperficial a pocos metros por encima del DCM, consistente con otros estudios realizados en ambientes oligotróficos (Bar-Zeev et al., 2011; Ortega-Retuerta et al., 2018). Este acoplamiento entre los máximos de TEP y el DCM sugiere un vínculo estrecho entre la producción fitoplanctónica y la formación de TEP, como se ha observado en múltiples ecosistemas marinos (Engel et al., 2020; Jennings et al., 2017; Kodama et al., 2014; Zamanillo et al., 2019).

Asimismo, en los primeros 100 m, la razón TEP/Chl-a (Fig. suplementaria 3) fue particularmente alta en el borde occidental del LCE Yazoo y, en menor medida, en el flanco oriental. Este patrón se asemejó a la distribución de *Synechococcus* (véase Fig. 6 en Linacre et al., 2025), lo que sugiere que este grupo podría contribuir a la producción superficial de TEP fuera del remolino. En aguas oligotróficas, razones altas de TEP:Chl-

a se han asociado con la escasez de nutrientes, que promueve la exudación de compuestos ricos en carbono por parte de fitoplancton y procariotas (Prieto et al., 2006; Zamanillo et al., 2019). Sin embargo, estas razones no siempre se alinean con grupos específicos de fitoplancton, ya que la formación de TEP puede ocurrir espacial o temporalmente separada de la liberación de precursores debido a la agregación abiótica o al transporte vertical. Por debajo de la MLD, las razones más altas se observaron dentro del núcleo del remolino, donde no se encontró una relación clara con otras variables biológicas, lo que sugiere contribuciones abióticas y bacterianas intensificadas bajo condiciones de estrés por nutrientes. Confirmar los productores específicos de TEP en estos ambientes requiere incubaciones controladas que vinculen directamente la liberación de exudados con la formación de partículas (Iuculano et al., 2017). Las concentraciones máximas de TEP se localizaron predominantemente entre 50 y 150 m en todas las estaciones muestreadas. Esta distribución coincide con el patrón de TEP reportado por Devresse et al. (2024), quienes atribuyeron esta acumulación, entre otros factores, al enriquecimiento de exudados fitoplanctónicos. También es consistente con el enriquecimiento de materia orgánica particulada en el DCM observado en un remolino anticiclónico por Soares et al. (2021). Estos hallazgos sugieren que los LCE pueden contribuir al fortalecimiento de la bomba biológica de carbono al facilitar la acumulación de partículas ricas en carbono justo por debajo de la zona eufótica, donde la remineralización microbiana es más activa (Villegas-Mendoza et al., 2022).

6.3 Relación de TEP con variables biogeoquímicas

La distribución de TEP dentro del remolino no solo refleja la influencia de la estructura física del LCE, sino que también muestra una asociación clara con variables biogeoquímicas. En particular, se observaron correlaciones negativas significativas entre las concentraciones de TEP y los nutrientes inorgánicos, especialmente con los niveles de nitrato+nitrito encontrados por debajo de la capa de mezcla. Esta relación sugiere que las TEP tendieron a acumularse en zonas donde los nutrientes se habían agotado, posiblemente debido a una producción fitoplanctónica previa o sostenida bajo condiciones de limitación por nutrientes (Sugimoto et al., 2021; Zamanillo et al., 2019). Este comportamiento ha sido reportado previamente en ambientes oligotróficos del Mediterráneo y el Atlántico, donde el estrés por nutrientes promueve la exudación activa de precursores de TEP (Bar-Zeev et al., 2011; Iuculano et al., 2017). En la capa superior de la zona eufótica ($< 1 \%E_0$), las concentraciones de TEP mostraron una asociación positiva con Chl-a, particularmente a bajas concentraciones ($\leq 0.18 \mu\text{g L}^{-1}$; Fig. 4a), lo que indica una formación eficiente de TEP bajo condiciones típicamente oligotróficas (Engel et al., 2020; Jennings et al., 2017). Además, como fue observado por Zamanillo et al. (2019) en el Atlántico Norte, nuestros resultados indican que el fitoplancton es la fuente principal de TEP en esta región del Golfo de México.

Sin embargo, por encima de este umbral de Chl-a, la relación se debilitó de forma significativa ($p > 0.05$, $r = 0.1853$). Este desacoplamiento sugiere que la producción de TEP puede volverse limitada a concentraciones elevadas de Chl-a dentro de un LCE (es decir, en el DCM), potencialmente debido a: (i) saturación de los precursores

polisacarídicos, (ii) cambios en la composición de especies y ecotipos fitoplanctónicos, (iii) una reducción del estrés por limitación de nutrientes o (iv) una degradación intensificada de TEP bajo regímenes de alta productividad (Ortega-Retuerta et al., 2017). Alternativamente, puede reflejar un incremento desproporcionado de fitoplancton no productor de TEP o la desagregación física de las partículas de TEP. Estos resultados también están respaldados por la relación positiva ($r = 0.8945$; $p < 0.05$) entre la concentración de TEP y la biomasa fitoplanctónica total entre 100 y 150 m. A diferencia de la Chl-a (contenido de pigmento fotosintético), la biomasa de carbono representa la estructura celular completa, proporcionando una métrica más integral que abarca a toda la comunidad fotoautótrofa. En ausencia de fotoautótrofos de mayor tamaño, la producción de TEP puede estar impulsada por grupos de picofitoplancton como *Prochlorococcus spp.* (Engel et al., 2020; Guo et al., 2021; Mari et al., 2017). De hecho, varios experimentos de laboratorio han vinculado a *Synechococcus spp.* con la producción de TEP en cultivos crecidos bajo limitación de nutrientes (Cruz & Neuer, 2019; Deng et al., 2016; Thornton & Chen, 2017). Sin embargo, la ausencia de una relación significativa ($p > 0.05$) entre la concentración de TEP y la biomasa de *Synechococcus* encontrada en nuestro estudio sugiere que esta cianobacteria no fue el principal precursor de TEP. Esto podría deberse a que la población de *Synechococcus* en el Golfo de México está confinada a condiciones mesotróficas dentro de estructuras ciclónicas frías (Linacre et al., 2025). Por el contrario, la biomasa de *Prochlorococcus spp.* mostró una correlación fuerte con la concentración de TEP entre 90–150 m ($r = 0.95$, $p < 0.05$), lo que indica que la producción de TEP también puede ocurrir bajo condiciones de baja irradiancia (100–150 m) debido a la presencia de ecotipos cianobacterianos adaptados a zonas eufóticas profundas (Linacre et

al., 2019). En particular, las aguas subsuperficiales (< 70 m) del LCE Yazoo estuvieron compuestas predominantemente por *Prochlorococcus* en términos de biomasa autotrófica (Linacre et al., 2025). En línea con nuestros resultados, Iuculano et al. (2017) también identificaron una relación significativa entre las concentraciones de TEP y la abundancia de *Prochlorococcus* en regiones de baja latitud del Atlántico y del Pacífico, apoyando la importancia de este pico-cianobacterium en la producción de TEP a través de los océanos tropicales y subtropicales oligotróficos.

A escala global se considera que aproximadamente el 80 % del carbono orgánico exportado desde la capa eufótica es respirado y retornado a la columna de agua como carbono inorgánico disuelto o como compuestos orgánicos parcialmente degradados más refractarios (Sulpis et al., 2023; Zhang et al., 2018). Los procariotas heterótrofos son los principales responsables de esta remineralización, con la oxidación fotoquímica aumentando la susceptibilidad de compuestos orgánicos específicos a la actividad microbiana en aguas superficiales altamente irradiadas (Shen & Benner, 2018). No obstante, en este estudio se observaron correlaciones positivas entre TEP y HBACT a partir de 90 m de profundidad, particularmente dentro del LCE. Esta co-ocurrencia sugiere que las TEP pueden actuar también como un sustrato que promueve la adhesión microbiana y/o como fuente de carbono para la comunidad bacteriana en el límite epipelágico/mesopelágico superior del LCE Yazoo (Bar-Zeev et al., 2011; Ortega-Retuerta et al., 2010). Además, no podemos descartar que las bacterias heterótrofas contribuyan directamente a las reservas de TEP mediante la liberación de sustancias poliméricas extracelulares bajo condiciones de estrés por nutrientes (Ortega-Retuerta et

al., 2010). Además de actuar como productoras, las comunidades bacterianas pueden incrementar indirectamente la abundancia de TEP al facilitar la formación de agregados (Grossart, 1999). Este mecanismo está respaldado por evidencia experimental que muestra que la presencia de bacterias aumenta la “pegajosidad” de los agregados, es decir, la probabilidad de que las células permanezcan unidas tras una colisión (Grossart et al., 2006; Van Oostende et al., 2013). Asimismo, interacciones entre bacterias heterótrofas y poblaciones de *Prochlorococcus*, como las descritas por Cruz & Neuer (2019), pueden estimular la liberación de precursores de TEP por parte del picofitoplancton, reforzando el doble papel de las bacterias como contribuyentes y potenciadoras de la producción de TEP dentro de sistemas oligotróficos dominados por remolinos. A pesar de la asociación observada entre HBACT y TEP, el análisis de correlación con UAO indica que las TEP solo sustentan de manera modesta el proceso de remineralización dentro del LCE Yazoo, particularmente si se comparan con estudios que muestran que el DOC alimenta el metabolismo microbiano heterotrófico en el interior oceánico (Aristegui et al., 2003; Chen et al., 2022; Fan et al., 2025). La pendiente en la relación molar entre TEP y UAO fue de $-0.02 (\pm 2.15 \times 10^{-3})$, equivalente a una contribución estimada de 2.70 % (± 0.35 %), asumiendo un cociente respiratorio ideal de $-0.71 (\pm 0.05)$ mol C por mol O₂ propuesto por Anderson (1995). En comparación, hasta un 28 % (± 6 %) del consumo de oxígeno podría atribuirse a la remineralización de DOC en el LCE Yazoo (Quintero-Mata et al., 2023), similar a lo reportado por Guo et al. (1993) para el Golfo de México (20–30 %), un hallazgo consistente con observaciones en otras cuencas marginales oligotróficas (Calleja et al., 2019; Meador et al., 2010). Considerando ambos resultados, las TEP

representarían aproximadamente un 9 % de la demanda heterótrofa al compararse con la contribución del DOC.

El desacoplamiento entre la disponibilidad de TEP y la remineralización en la zona mesopelágica superior respalda la hipótesis de que una fracción significativa del POC escapa a la degradación microbiana en esta región, permaneciendo disponible para su exportación hacia capas más profundas (Fan et al., 2025). Aunque en regiones oligotróficas, como los océanos Pacífico y Atlántico subtropicales, se ha sugerido que las TEP contribuyen a anomalías negativas de nitrato preformado (Letscher & Villareal, 2018; Smyth & Letscher, 2023), nuestros resultados sugieren que en este remolino su bajo grado de remineralización limita de forma importante su papel en la generación de dichas anomalías. Por lo tanto, es probable que otros mecanismos, como la migración vertical del fitoplancton o la asimilación de nitrato por bacterias heterótrofas en respuesta a materia orgánica con relaciones C:N elevadas, desempeñen un papel más prominente en la formación de anomalías negativas de nitrato preformado en la región de aguas profundas del Golfo de México (Lee-Sánchez et al., 2022; Camacho-Ibar et al., 2023).

6.4 Tasas de agregación de TEP

El patrón vertical de las tasas de agregación estimadas sugiere que las TEP son intermediarios relevantes en la formación de partículas de mayor tamaño en ambientes oligotróficos. Estas tasas fueron más altas en la capa superficial y disminuyeron con la profundidad, una tendencia consistente con la disponibilidad de precursores como los polisacáridos disueltos. Este comportamiento ha sido documentado previamente en zonas

con turbulencia notable (Engel, 2004; Jackson, 1990; Mari et al., 2017). En concordancia, Gentil et al. (2024) documentaron que la tasa de difusión turbulenta fue elevada en los primeros 100 m del LCE Yazoo. Aunque la MLD fue más profunda dentro del remolino, la zona de transición mostró tasas elevadas de difusión turbulenta por debajo de la MLD (Gentil et al., 2024). En consecuencia, las tasas de agregación más bajas estimadas a mayores profundidades podrían atribuirse tanto a la reducción en la disponibilidad de precursores como a condiciones hidrodinámicas más estables, que en conjunto disminuyen la probabilidad de colisiones entre partículas (Burd & Jackson, 2009). También se observaron tasas de agregación relativamente altas en las zonas de transición del remolino, posiblemente asociadas con la disponibilidad local de polisacáridos disueltos, así como con el cizallamiento vertical y la turbulencia a lo largo de la periferia del LCE. Estas condiciones pueden favorecer el contacto entre partículas y aumentar su probabilidad de agregación (Quigg et al., 2021). TEP, se ha documentado que las zonas de cizallamiento o de transición realzan la agregación de partículas debido a una mayor convergencia física (Prairie et al., 2013; Ruiz et al., 2004). En conjunto, las tasas de agregación estimadas aquí sugieren que las TEP no son meros subproductos del metabolismo fitoplanctónico; por el contrario, actúan como componentes activos en la estructuración de la materia particulada y modulan la eficiencia de la bomba biológica.

6.5 Contribución de las TEP al POC

Nuestros resultados indican que las TEP representaron la fracción dominante del POC en los primeros 150 m de la columna de agua en el LCE Yazoo, con aportes de ~40–70 % del reservorio total. Estos valores se encuentran dentro de los rangos reportados para

regiones oligotróficas. Por ejemplo, en el Atlántico abierto subtropical, se ha documentado que las TEP contribuyen entre 34–103 % del POC (Zamanillo et al., 2019), mientras que en el mar Mediterráneo representan entre 60–100 % (Bar-Zeev et al., 2011) y en el mar Egeo entre 52–80 % (Parinos et al., 2017). Además de las estimaciones de existencias en la columna de agua, estudios con trampas de sedimentación han demostrado que las TEP pueden representar una fracción importante del flujo de POC en hundimiento. Guo et al. (2022) reportaron que las TEP constituyeron, en promedio, el 61 % del flujo total de POC en el mar de la China Meridional y el 46 % en el Pacífico tropical noroccidental. Esta contribución podría indicar que el LCE Yazoo generó condiciones en las que las TEP se convirtieron en una vía mayoritaria para la acumulación y exportación de carbono, reforzando su papel como intermediarias clave entre los reservorios disuelto y particulado, y como contribuyentes dominantes al flujo vertical de carbono en remolinos anticiclónicos oligotróficos.

6.6 Tasas de sedimentación y flujos de TEP

Hasta donde sabemos, las velocidades de sedimentación de TEP calculadas para Yazoo y las estaciones circundantes representan las primeras estimaciones obtenidas, no solo para un remolino anticiclónico recientemente desprendido de la Corriente de Lazo, sino también para la región de aguas profundas del Golfo de México y el Atlántico Norte oligotrófico. Nuestras estimaciones indican que las velocidades de sedimentación aumentan con el cuadrado del diámetro de la partícula, alcanzando valores máximos dentro de la capa de mezcla. Por debajo de esta capa, las velocidades de asentamiento de TEP disminuyen linealmente con la profundidad tanto dentro como fuera del remolino.

Nuestros resultados, derivados de la parametrización matemática de la velocidad de asentamiento (U_s), son comparables con los valores de U_s obtenidos experimentalmente para el Pacífico Norte oligotrófico (Guo et al., 2022; U_s Islam et al., 2021). Por ejemplo, nuestras estimaciones de U_s ($0.27\text{--}2.50\text{ m d}^{-1}$) para el espectro de diámetros de partículas ($30\text{--}90\text{ }\mu\text{m}$) comúnmente encontrados en la zona eufótica de sistemas oligotróficos (Engel et al., 2020) coinciden estrechamente con aquellas obtenidas experimentalmente mediante el método SETCOL ($0.30\text{--}2.28\text{ m d}^{-1}$) en un remolino anticiclónico del Pacífico noroccidental (Islam et al., 2021). Además, a escala de cuenca, el rango de velocidades de asentamiento ($0.12\text{--}1.10\text{ m d}^{-1}$) que se obtiene aplicando nuestra parametrización a diámetros de partículas de $20\text{--}60\text{ }\mu\text{m}$ también es comparable con los valores experimentales de U_s reportados por Guo et al. (2022) en el mar de la China Meridional ($0.11\text{--}0.93\text{ m d}^{-1}$) y en el Pacífico tropical norte ($0.09\text{--}0.63\text{ m d}^{-1}$). Cabe destacar que tanto los estudios citados como nuestro crucero se realizaron bajo condiciones de otoño e invierno (inicio del invierno), cuando la columna de agua está más mezclada y la turbulencia promueve la agregación de partículas (Mari et al., 2017).

Estos resultados sugieren que el espectro continuo de tamaños de TEP en las zonas epipelágica y mesopelágica superior del Golfo de México abarca diámetros de 20 a $90\text{ }\mu\text{m}$. La distribución de las velocidades de asentamiento reveló que los valores más altos se localizaron dentro del remolino, particularmente en el interior de la capa de mezcla. Por debajo de la capa de mezcla, las velocidades también fueron significativamente más altas dentro del remolino en comparación con las zonas de transición y las aguas circundantes. Este patrón coincide con las zonas de concentraciones elevadas de TEP y respalda la idea

de que el entorno físico de los LCE no solo promueve la formación de agregados, sino que también incrementa la eficiencia de exportación vertical (Waite et al., 2016).

Nuestras estimaciones muestran que los flujos de TEP más altos se registraron de forma consistente cerca de la base de la capa de mezcla en todas las zonas muestreadas, lo que sugiere que este límite físico actúa como un umbral para la exportación vertical de TEP. En particular, dentro del remolino, los flujos por debajo de la MLD fueron significativamente más altos en comparación con las zonas externas, destacando la eficiencia del LCE para promover el transporte descendente de TEP hacia capas más profundas. Esta intensificación se asocia con una combinación de altas concentraciones subsuperficiales de TEP, estratificación reducida y bajas tasas de remineralización observadas en el núcleo del remolino. Los valores estimados de flujo de carbono para el rango de diámetros de agregados de 25 a 75 μm ($1\text{--}67.4 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) se ubican dentro del intervalo reportado para ambientes oligotróficos. Por ejemplo, Guo et al. (2022) reportaron flujos promedio de $13 \pm 2 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en el mar de la China Meridional y de $12 \pm 4 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en el Pacífico tropical noroccidental, sistemas con niveles de productividad comparables al Golfo de México. Asimismo, nuestros valores son consistentes con los reportados recientemente para la región de Kuroshio, donde los flujos alcanzaron $46 \pm 20 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Islam et al., 2021), una región caracterizada por condiciones cálidas y oligotróficas con comunidades fitoplanctónicas dominadas por pico- y nano-plancton.

Además, a partir de las concentraciones de TEP y las velocidades de asentamiento reportadas por Islam et al. (2021) en un remolino anticiclónico, puede estimarse un flujo

de carbono asociado a TEP de $\sim 9.9 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, que se sitúa en el extremo inferior de los valores obtenidos para el LCE Yazoo. Estos hallazgos refuerzan la idea de que los remolinos anticiclónicos en el Golfo de México probablemente actúan como sistemas con alta eficiencia de exportación de carbono, principalmente debido a su capacidad para retener material particulado dentro de sus núcleos y aumentar la densidad de las partículas mediante procesos de agregación, permitiendo que las TEP superen su flotabilidad intrínseca y sean transportadas en profundidad. Como se demuestra en este estudio, las TEP en el LCE Yazoo no sólo representan una fracción significativa del POC en suspensión ($\sim 70 \%$), sino que también constituyen un componente clave del flujo vertical de carbono en sistemas oligotróficos como el Golfo de México. Los resultados presentados en este trabajo describen la dinámica de las TEP dentro de un único remolino anticiclónico (LCE Yazoo) durante su etapa temprana de desprendimiento y bajo condiciones invernales. Por lo tanto, estos hallazgos no deben generalizarse a todos los LCE del Golfo de México. Las condiciones físicas y biogeoquímicas en cada LCE varían con su tamaño, edad, intensidad, forzamientos ambientales, condiciones estacionales y con la interacción con estructuras circundantes. Estos factores pueden influir sustancialmente en la mezcla vertical y en el suministro de nutrientes dentro de los LCE. En consecuencia, la contribución de las TEP a la bomba biológica de carbono puede diferir entre tipos de remolinos, estados de desarrollo y contextos ambientales. Se requieren investigaciones adicionales que abarquen múltiples remolinos de mesoescala, tanto ciclónicos como anticiclónicos, y bajo condiciones estacionales contrastantes, para acotar los mecanismos que controlan la formación, transformación y exportación de TEP en el Golfo de México. Profundizar en esta comprensión es esencial para esclarecer el papel

más amplio de los remolinos de mesoescala en la regulación de la exportación de carbono a través de la bomba biológica mediada por TEP.

7. Conclusiones

El LCE Yazoo modifica de forma la estructura física y biogeoquímica de la columna de agua, profundizando la capa de mezcla, hundiendo las isopícnas y desplazando la nutriclina. Estos cambios generan un contexto oligotrófico estratificado poco estratificado al interior del remolino, pero con acumulación subsuperficial de biomasa y materia orgánica, que modula directamente la producción, acumulación y hundimiento de TEP. Las cuales constituyen un componente dominante del POC en la región oceánica del Golfo de México, en los primeros 150 m, las TEP aportaron aproximadamente 40–70 % del POC, superando la contribución individual y combinada de fitoplancton, bacterias heterótrofas y mesozooplancton. Esto indica que, bajo condiciones oligotróficas moduladas por remolinos anticiclónicos, una fracción sustancial del carbono particulado está almacenada en forma de TEP.

La distribución vertical y horizontal de las TEP está estrechamente acoplada a la dinámica del remolino y a la estructura de la comunidad biológica. Los máximos de TEP se localizaron principalmente entre la base de la zona eufótica y cerca del DCM. La acumulación subsuperficial de TEP coincidió con la presencia dominante de *Prochlorococcus* y con un aumento de DOC, lo que sugiere una fuerte contribución de picocianobacterias y exudados de alto peso molecular a la formación de TEP. Además, Las relaciones entre TEP, nutrientes, y biomasa de fitoplancton y bacterias indican que

las TEP se generan y transforman bajo un régimen de estrés por nutrientes y acoplamiento microbiano.

Las tasas de agregación estimadas muestran que las TEP actúan como intermediarias activas en la formación de partículas y en el empaquetamiento de carbono. Las tasas más altas se observaron en la capa superficial y en las zonas de transición del remolino, donde la turbulencia y el cizallamiento favorecen las colisiones entre partículas. Esto respalda la idea de que los gradientes físicos y las zonas de cizallamiento asociadas a remolinos de mesoescala son “reactores” eficientes para la agregación de TEP y otros componentes particulados. Las velocidades de asentamiento y los flujos gravitacionales de TEP confirman que los LCE pueden funcionar como focos de exportación eficiente de carbono. Las velocidades de hundimiento calculadas (del orden de $1-3 \text{ m d}^{-1}$ para diámetros de $\sim 100 \mu\text{m}$) y los flujos de carbono asociados se encuentran dentro del rango reportado para otros sistemas oligotróficos, pero con valores sistemáticamente mayores bajo la influencia del LCE en comparación con las aguas externas. En particular, los flujos por debajo de la MLD fueron más altos dentro del núcleo de Yazoo, evidenciando que el hundimiento de isopícnas y la estratificación modificada por el remolino favorecen la exportación de TEP hacia la mesopelágica. En conjunto, los resultados muestran que las TEP son un elemento clave de la bomba biológica de carbono en la región oceánica del Golfo de México, especialmente cuando la dinámica de mesoescala está dominada por remolinos anticiclónicos jóvenes. No solo concentran una fracción relevante del POC, sino que también contribuyen de manera importante a los flujos verticales de carbono. Sin embargo, la magnitud de este papel probablemente varía entre remolinos, estaciones y

estados de desarrollo, por lo que se requieren estudios comparativos en múltiples LCE y remolinos ciclónicos para generalizar estos resultados a escala regional.

8. Referencias bibliográficas

Allredge, A. L., Passow, U., & Haddock, H. D. (1998). The characteristics and transparent exopolymer particle (TEP) content of marine snow formed from thecate dinoflagellates. *Journal of plankton research*, 20(3), 393-406.

Allredge, A. L., Passow, U., & Logan, B. E. (1993). The abundance and significance of a class of large, transparent organic particles in the ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 40(6), 1131–1140. [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(93\)90129-Q](https://doi.org/10.1016/0967-0637(93)90129-Q)

Allredge, A. L., Passow, U., & Logan, B. E. (1993). The abundance and significance of a class of large, transparent organic particles in the ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 40(6), 1131–1140. [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(93\)90129-Q](https://doi.org/10.1016/0967-0637(93)90129-Q)

Armstrong, F. A. J., Stearns, C. R., & Strickland, J. D. H. (1967, June). The measurement of upwelling and subsequent biological process by means of the Technicon Autoanalyzer® and associated equipment. In *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts* (Vol. 14, No. 3, pp. 381-389). Elsevier.

Azetsu-Scott, K., & Passow, U. (2004). Ascending marine particles: Significance of transparent exopolymer particles (TEP) in the upper ocean. *Limnology and Oceanography*, 49(3), 741–748. <https://doi.org/10.4319/LO.2004.49.3.0741>

- Bar-Zeev, E., Berman, T., Rahav, E., Dishon, G., Herut, B., Kress, N., & Berman-Frank, I. (2011). Transparent exopolymer particle (TEP) dynamics in the eastern Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, *431*, 107-118.
- Berman-Frank, I., Rosenberg, G., Levitan, O., Haramaty, L., & Mari, X. (2007). Coupling between autocatalytic cell death and transparent exopolymeric particle production in the marine cyanobacterium *Trichodesmium*. *Environmental microbiology*, *9*(6), 1415-1422.
- Biddanda, B. A. (1986). Structure and function of marine microbial aggregates. *Oceanologica acta*, (2), 209-211.
- Bittar, T. B., Passow, U., Haramaty, L., Bidle, K. D., & Harvey, E. L. (2018). An updated method for the calibration of transparent exopolymer particle measurements. *Limnology and Oceanography: Methods*, *16*(10), 621-628.
- Burd, A. B., & Jackson, G. A. (2009). Particle aggregation. In *Annual Review of Marine Science* (Vol. 1, pp. 65–90). Annual Reviews Inc. <https://doi.org/10.1146/annurev.marine.010908.163904>
- Chaigneau, A., Eldin, G., & Dewitte, B. (2009). Eddy activity in the four major upwelling systems from satellite altimetry (1992–2007). *Progress in Oceanography*, *83*(1–4), 117–123. <https://doi.org/10.1016/J.POCEAN.2009.07.012>

- Contreras-Pacheco, Y. V., Herzka, S. Z., Vallejo-Espinosa, G., & Herguera, J. C. (2023). Particulate organic carbon in the deep-water region of the Gulf of Mexico. *Frontiers in Marine Science*, *10*, 1095212.
- Deng, W., Cruz, B. N., & Neuer, S. (2016). Effects of nutrient limitation on cell growth, TEP production and aggregate formation of marine *Synechococcus*. *Aquatic Microbial Ecology*, *78*(1), 39-49.
- Devresse, Q., Becker, K. W., & Engel, A. (2024). Distribution of polysaccharidic and proteinaceous gel-like particles in three cyclonic eddies in the Eastern Tropical North Atlantic. *Frontiers in Marine Science*, *11*, 1357646.
- Ding, Y. X., Chin, W. C., Rodriguez, A., Hung, C., Santschi, P. H., & Verdugo, P. (2008). Amphiphilic exopolymers from *Sagittula stellata* induce DOM self-assembly and formation of marine microgels. *Marine Chemistry*, *112*(1-2), 11-19.
- DuRand, M. D., Olson, R. J., & Chisholm, S. W. (2001). Phytoplankton population dynamics at the Bermuda Atlantic Time-series station in the Sargasso Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, *48*(8-9), 1983-2003.
- Engel, A. (2004). Distribution of transparent exopolymer particles (TEP) in the northeast Atlantic Ocean and their potential significance for aggregation processes. *Deep-Sea Research I*, *51*, 83–92. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2003.09.001>

- Engel, A., & Passow, U. (2001). Carbon and nitrogen content of transparent exopolymer particles (TEP) in relation to their Alcian Blue adsorption. *Marine Ecology Progress Series*, 219, 1–10. <https://doi.org/10.3354/MEPS219001>
- Engel, A., & Passow, U. (2001). Carbon and nitrogen content of transparent exopolymer particles (TEP) in relation to their Alcian Blue adsorption. *Marine Ecology Progress Series*, 219, 1-10.
- Garrison, D. L., Gowing, M. M., Hughes, M. P., Campbell, L., Caron, D. A., Dennett, M. R., ... & Smith, D. C. (2000). Microbial food web structure in the Arabian Sea: a US JGOFS study. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 47(7-8), 1387-1422.
- Gomez, F. A., Lee, S. K., Liu, Y., Hernandez Jr, F. J., Muller-Karger, F. E., & Lamkin, J. T. (2018). Seasonal patterns in phytoplankton biomass across the northern and deep Gulf of Mexico: a numerical model study. *Biogeosciences*, 15(11), 3561-3576.
- Grossart, H. P., & Simon, M. (1998). Bacterial colonization and microbial decomposition of limnetic organic aggregates (lake snow). *Aquatic Microbial Ecology*, 15(2), 127-140.
- Grossart, H. P., Berman, T., Simon, M., & Pohlmann, K. (1998). Occurrence and microbial dynamics of macroscopic organic aggregates (lake snow) in Lake Kinneret, Israel, in fall. *Aquatic Microbial Ecology*, 14(1), 59-67.

- Gruber, N., & Galloway, J. N. (2008). An Earth-system perspective of the global nitrogen cycle. *Nature*, *451*(7176), 293-296.
- Guo, S., Wu, Y., Zhu, M., & Sun, X. (2022). Concentrations of transparent exopolymer particles (TEPs) and their role in the carbon export in the South China Sea and western tropical North Pacific. *Marine Environmental Research*, *179*.
<https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2022.105699>
- Halewood, E., Opalk, K., Custals, L., Carey, M., Hansell, D. A., & Carlson, C. A. (2022). Determination of dissolved organic carbon and total dissolved nitrogen in seawater using High Temperature Combustion Analysis. *Frontiers in Marine Science*, *9*, 1061646.
- Hamilton, P., Fargion, G. S., & Biggs, D. C. (1999). Loop current eddy paths in the western Gulf of Mexico. *Journal of Physical Oceanography*, *29*(6), 1180–1207.
[https://doi.org/10.1175/1520-0485\(1999\)029](https://doi.org/10.1175/1520-0485(1999)029)
- Hong, Y. (1996). Studies on transparent exopolymer particles (TEP) produced by *Phaeocystis* sp. (Prymnesiophyceae) in the Ross Sea, Antarctica.
- Hong, Y., Smith Jr, W. O., & White, A. M. (1997). Studies on transparent exopolymer particles (Tep) produced in the Ross Sea (Antarctica) and by *Phaeocystis antarctica* (Prymnesiophyceae) 1. *Journal of Phycology*, *33*(3), 368-376.
- Howe, S., Miranda, C., Hayes, C. T., Letscher, R. T., & Knapp, A. N. (2020). The dual isotopic composition of nitrate in the Gulf of Mexico and Florida Straits. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, *125*(9), e2020JC016047.

- Huston, M. A., & Wolverton, S. (2009). The global distribution of net primary production: resolving the paradox. *Ecological monographs*, 79(3), 343-377.
- Hydes, D., Aoyama, M., Aminot, A., Bakker, K., Becker, S., Coverly, S., ... & Zhang, J. (2010). Determination of dissolved nutrients (N, P, Si) in seawater with high precision and inter-comparability using gas-segmented continuous flow analysers.
- Islam, M. S., Sun, J., Zhang, G., Chen, Z., & Zhou, H. (2021). Environmental influences on sinking rates and distributions of transparent exopolymer particles after a typhoon surge at the Western Pacific. *Scientific Reports*, 11(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-021-88477-0>
- Islam, M. S., Sun, J., Zhang, G., Chen, Z., & Zhou, H. (2021). Environmental influences on sinking rates and distributions of transparent exopolymer particles after a typhoon surge at the Western Pacific. *Scientific Reports*, 11(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-021-88477-0>
- Iuculano, F., Mazuecos, I. P., Reche, I., & Agustí, S. (2017). Prochlorococcus as a possible source for transparent exopolymer particles (TEP). *Frontiers in Microbiology*, 8, 225309.
- Kelly, T. B., Knapp, A. N., Landry, M. R., Selph, K. E., Shropshire, T. A., Thomas, R. K., & Stukel, M. R. (2021). Lateral advection supports nitrogen export in the oligotrophic open-ocean Gulf of Mexico. *Nature Communications*, 12(1), 3325.
- Kim, J., Chapman, P., Rowe, G., DiMarco, S. F., & Thornton, D. C. (2020). Implications of different nitrogen input sources for potential production and carbon flux

estimates in the coastal Gulf of Mexico (GOM) and Korean Peninsula coastal waters. *Ocean Science*, 16(1), 45-63.

Kolasinski, J., Kaehler, S., & Jaquemet, S. (2012). Distribution and sources of particulate organic matter in a mesoscale eddy dipole in the Mozambique Channel (south-western Indian Ocean): Insight from C and N stable isotopes. *Journal of Marine Systems*, 96–97, 122–131. <https://doi.org/10.1016/J.JMARSYS.2012.02.015>

Kozłowski y Vernet, 1995; - Passow, U., Kozłowski, W. E. N. D. Y., & Vernet, M. A. R. I. A. (1995). Palmer LTER: temporal variability of transparent exopolymer particles in Arthur Harbor during the 1994–1995 growth season. *Antarctic Journal of the United States*, 30(5), 265-266.

Kozłowski, W., Vernet, M., & Lamerdin, S. K. (1995). Palmer LTER: Predominance of cryptomonads and diatoms in antarctic coastal waters. *Antarctic Journal of the United States*, 30(5).

Kumar et al., 1998; - Kumar, M. D., Sarma, V. V. S. S., Ramaiah, N., Gauns, M., & De Sousa, S. N. (1998). Biogeochemical significance of transport exopolymer particles in the Indian Ocean. *Geophysical Research Letters*, 25(1), 81-84.

Lasternas, S., Piedeleu, M., Sangrà, P., Sangrà, S., Duarte, C. M., & Agustí, S. (2012). *Carbon fluxes forced by anticyclonic mesoscale eddies Carbon fluxes forced by anticyclonic mesoscale eddies generated by islands at the subtropical NE Atlantic Ocean Carbon fluxes forced by anticyclonic mesoscale eddies*. 9, 10241–10283. <https://doi.org/10.5194/bgd-9-10241-2012>

- Leblanc et al., 2009; - Leblanc, K., Hare, C. E., Feng, Y., Berg, G. M., DiTullio, G. R., Neeley, A., ... & Hutchins, D. A. (2009). Distribution of calcifying and silicifying phytoplankton in relation to environmental and biogeochemical parameters during the late stages of the 2005 North East Atlantic Spring Bloom. *Biogeosciences*, 6(10), 2155-2179
- Lee, S., & Fuhrman, J. A. (1987). Relationships between biovolume and biomass of naturally derived marine bacterioplankton. *Applied and environmental microbiology*, 53(6), 1298-1303.
- Li, X., Passow, U., & Logan, B. E. (1998). Fractal dimensions of small (15–200 μm) particles in Eastern Pacific coastal waters. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 45(1), 115–131. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(97\)00058-7](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(97)00058-7)
- Linacre, L., Durazo, R., Camacho-Ibar, V. F., Selph, K. E., Lara-Lara, J. R., Mirabal-Gómez, U., Bazán-Guzmán, C., Lago-Lestón, A., Fernández-Martín, E. M., & Sidón-Ceseña, K. (2019). Picoplankton Carbon Biomass Assessments and Distribution of Prochlorococcus Ecotypes Linked to Loop Current Eddies During Summer in the Southern Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 124(11), 8342–8359. <https://doi.org/10.1029/2019JC015103>
- Linacre, L., Durazo, R., Hernández-Ayón, J. M., Delgadillo-Hinojosa, F., Cervantes-Díaz, G., Lara-Lara, J. R., ... & Bazán-Guzmán, C. (2010). Temporal variability of the

physical and chemical water characteristics at a coastal monitoring observatory: Station ENSENADA. *Continental Shelf Research*, 30(16), 1730-1742.

Linacre, L., Lara-Lara, R., Camacho-Ibar, V., Herguera, J. C., Bazán-Guzmán, C., & Ferreira-Bartrina, V. (2015). Distribution pattern of picoplankton carbon biomass linked to mesoscale dynamics in the southern Gulf of Mexico during winter conditions. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 106, 55-67.

Ling, S. C., & Alldredge, A. L. (2003). Does the marine copepod *Calanus pacificus* consume transparent exopolymer particles (TEP)? *Journal of plankton research*, 25(5), 507-515.

Logan, B. E., Passow, U., Alldredge, A. L., Grossartt, H. P., & Simont, M. (1995). Rapid formation and sedimentation of large aggregates is predictable from coagulation rates (half-lives) of transparent exopolymer particles (TEP). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 42(1), 203-214.

Mari, X., Beauvais, S., Lemée, R., & Pedrotti, M. L. (2001). Non-Redfield C: N ratio of transparent exopolymeric particles in the northwestern Mediterranean Sea. *Limnology and Oceanography*, 46(7), 1831-1836. Mari, X., & Kjørboe, T. (1996). Abundance, size distribution and bacterial colonization of transparent exopolymeric particles (TEP) during spring in the Kattegat. *Journal of Plankton Research*, 18(6), 969-986.

- Mari, X., Passow, U., Migon, C., Burd, A. B., & Legendre, L. (2017). Transparent exopolymer particles: Effects on carbon cycling in the ocean. In *Progress in Oceanography* (Vol. 151, pp. 13–37). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2016.11.002>
- Mazuecos, I. P. (2015). *Exopolymer particles in the ocean: production by microorganisms, carbon export and mesopelagic respiration* (Doctoral dissertation, Universidad de Granada).
- Meunier, T., Tenreiro, M., Pallàs-Sanz, E., Ochoa, J., Ruiz-Angulo, A., Portela, E., Cusí, S., Damien, P., & Carton, X. (2018). Intrathermocline Eddies Embedded Within an Anticyclonic Vortex Ring. *Geophysical Research Letters*, 45(15), 7624–7633. <https://doi.org/10.1029/2018GL077527>
- Obernosterer, I., & Herndl, G. J. (1995). Phytoplankton extracellular release and bacterial growth: dependence on the inorganic N: P ratio. *Marine ecology progress series. Oldendorf*, 116(1), 247-257.
- Ortega-Retuerta, E., Duarte, C. M., & Reche, I. (2010). Significance of bacterial activity for the distribution and dynamics of transparent exopolymer particles in the Mediterranean Sea. *Microbial Ecology*, 59(4), 808–818. <https://doi.org/10.1007/s00248-010-9640-7>
- Ortega-Retuerta, E., Reche, I., Pulido-Villena, E., Agustí, S., & Duarte, C. M. (2009). Uncoupled distributions of transparent exopolymer particles (TEP) and dissolved

carbohydrates in the Southern Ocean. *Marine Chemistry*, 115(1–2), 59–65.

<https://doi.org/10.1016/J.MARCHEM.2009.06.004>

Passow, U. (2000a). Formation of transparent exopolymer particles, TEP, from dissolved precursor material. *Marine Ecology Progress Series*, 192, 1-11.

Passow, U. (2002b). Transparent exopolymer particles (TEP) in aquatic environments. *Progress in Oceanography*, 55(3–4), 287–333. [https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(02\)00138-6](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(02)00138-6)

Passow, U., & Alldredge, A. L. (1995). A dye-binding assay for the spectrophotometric measurement of transparent exopolymer particles (TEP). *Limnology and Oceanography*, 40(7), 1326-1335.

Passow, U., Alldredge, A. L., & Logan, B. E. (1994). The role of particulate carbohydrate exudates in the flocculation of diatom blooms. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 41(2), 335–357. [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(94\)90007-8](https://doi.org/10.1016/0967-0637(94)90007-8)

Passow, U., Alldredge, A. L., & Logan, B. E. (1994). The role of particulate carbohydrate exudates in the flocculation of diatom blooms. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 41(2), 335–357. [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(94\)90007-8](https://doi.org/10.1016/0967-0637(94)90007-8)

Passow, U., Shipe, R. F., Murray, A., Pak, D. K., Brzezinski, M. A., & Alldredge, A. L. (2001). The origin of transparent exopolymer particles (TEP) and their role in the sedimentation of particulate matter. *Continental Shelf Research*, 21(4), 327-346.

- Riebesell et al., 1995; - Riebesell, U., Reigstad, M., Wassmann, P., Noji, T., & Passow, U. (1995). On the trophic fate of *Phaeocystis pouchetii* (Hariot): VI. Significance of *Phaeocystis*-derived mucus for vertical flux. *Netherlands Journal of Sea Research*, 33(2), 193-203.
- RStudio Team (2024). RStudio: Integrated Development Environment for R. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.
- Sarma, V. V. S. S., Yadav, K., & Behera, S. (2019). Role of eddies on organic matter production and f-ratios in the Bay of Bengal. *Marine Chemistry*, 210, 13–23. <https://doi.org/10.1016/J.MARCHEM.2019.01.006>
- Stoderegger, K., & Herndl, G. J. (1998). Production and release of bacterial capsular material and its subsequent utilization by marine bacterioplankton. *Limnology and Oceanography*, 43(5), 877-884.
- Stukel, M. R., Kelly, T. B., Landry, M. R., Selph, K. E., Swalethorp, R., & Dolan, J. (2022). Sinking carbon, nitrogen, and pigment flux within and beneath the euphotic zone in the oligotrophic, open-ocean Gulf of Mexico. *Journal of Plankton Research*, 44(5), 711–727. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbab001>
- Sturges, W., & Leben, R. (2000). *Frequency of Ring Separations from the Loop Current in the Gulf of Mexico: A Revised Estimate*.
- Thornton, D. C. (2018). Coomassie stainable particles (CSP): protein containing exopolymer particles in the ocean. *Frontiers in Marine Science*, 5, 206.

- Zamanillo, M., Ortega-Retuerta, E., Nunes, S., Rodríguez-Ros, P., Dall'osto, M., Estrada, M., Sala, M. M., & Simó, R. (2019). Main drivers of transparent exopolymer particle distribution across the surface Atlantic Ocean. *Biogeosciences*, *16*(3), 733–749. <https://doi.org/10.5194/bg-16-733-2019>
- Zancker et al., 2019 - Zäncker, B., Engel, A., & Cunliffe, M. (2019). Bacterial communities associated with individual transparent exopolymer particles (TEP). *Journal of Plankton Research*, *41*(4), 561-565.
- Zäncker, B., Cunliffe, M., & Engel, A. (2020). Eukaryotic community composition in the sea surface microlayer across an east-west transect in the Mediterranean Sea. *Biogeosciences Discussions*, *2020*, 1-20.
- Zhang, Z., Chen, M., Li, J., Zhao, B., & Wang, L. (2020). Significance of transparent exopolymer particles derived from aquatic algae in membrane fouling. *Arabian Journal of Chemistry*, *13*(3), 4577-4585.
- Heinonen, K. B., Ward, J. E., & Holohan, B. A. (2007). Production of transparent exopolymer particles (TEP) by benthic suspension feeders in coastal systems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *341*(2), 184-195.

Información Suplementaria

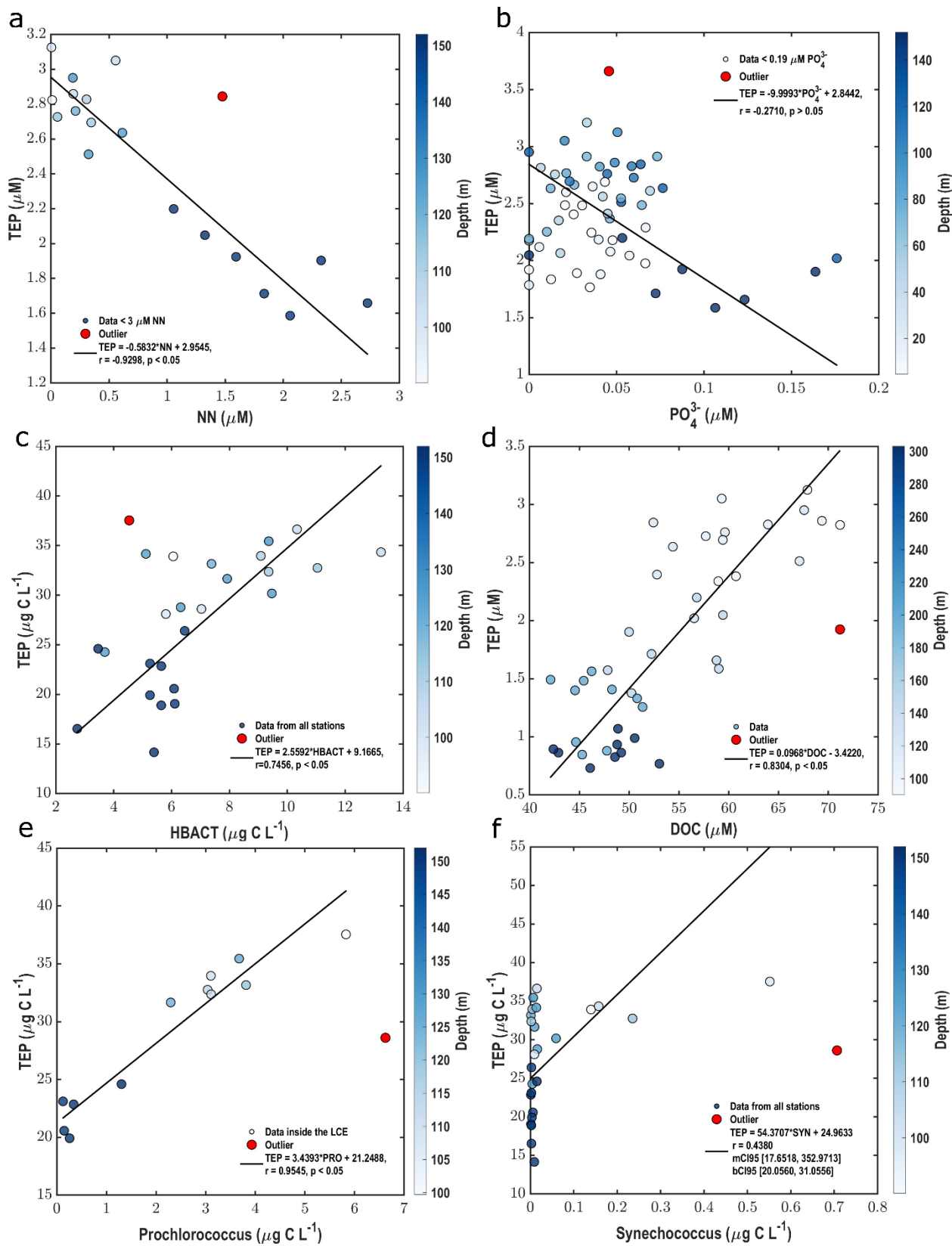
Table S 1 Kolmogorov scale (η ; equation 4) estimated within the eddy, at transition stations, and in the periphery (outside) of the Loop Current Eddy Yazoo using the kinematic viscosity (ν) and the turbulent dissipation rate (ϵ).

Zone	Stations	ν ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$)^a	ϵ ($\text{m}^2 \text{s}^{-3}$)	η (μm)
Inside	E3, E5, E7, E11, E13	8.97–13.10	4–5	6163–8658
Transition	E1, E14	8.99–13.60	1–2	7763–12244
Outside	C1, C2, C3	8.99–14.50	5–6	10490–15387

^a Kinematic viscosity was obtained from The Engineering ToolBox, 2005.

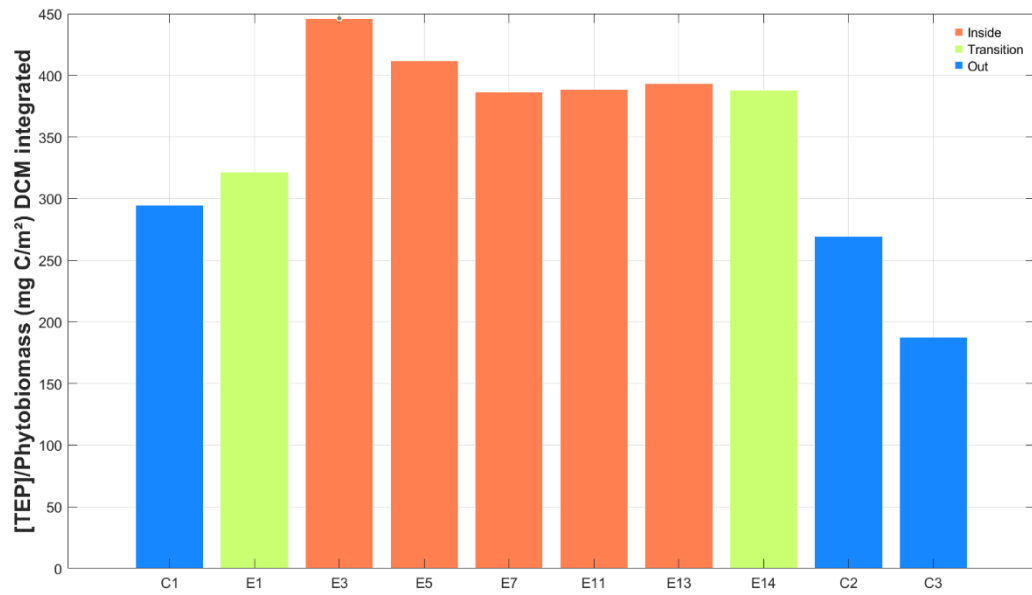
Table S2 Settlement rates and gravitational fluxes of TEP in oligotrophic regions are estimated using the SETCOL method.

Location	Settlement rates (m d^{-1})	Sinking flux	Reference
Western tropical north Pacific Ocean	0.09–0.63	13	Guo et al. (2022)
South China Sea	0.11–0.93	12	Guo et al. (2022)
Anticyclonic eddy at Northeastern Pacific Ocean	0.27–2.50	-	Islam et al. (2021)
Kuroshio Region	-	46 ± 20	Yamada et al. (2024)

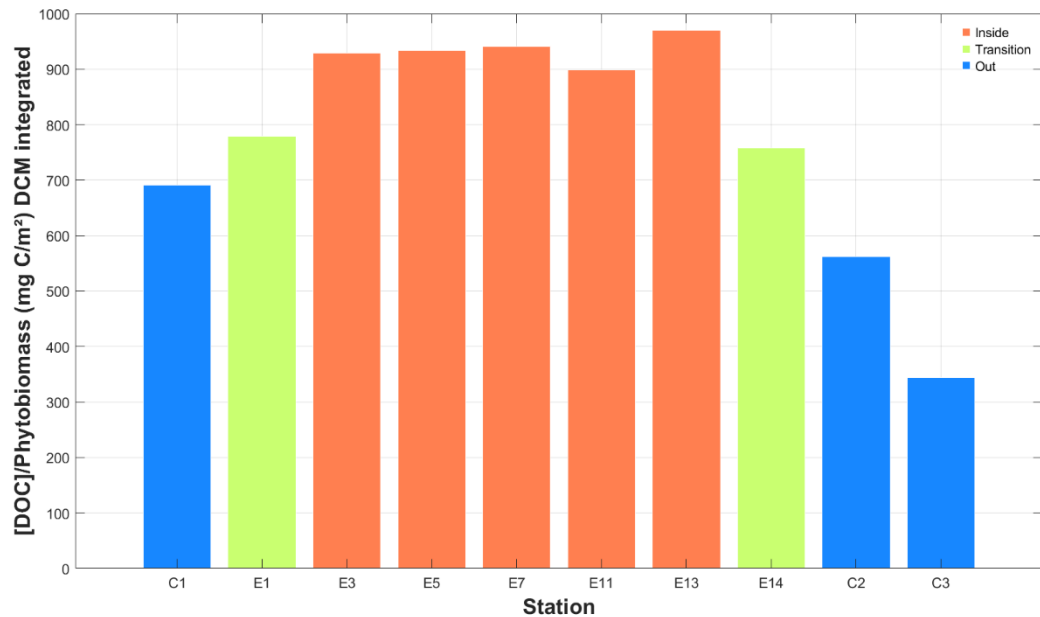


Supplementary Figure 1 Linear Deming regression between TEP concentration and biogeochemical variables. (a) Nitrate ($\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$, μM) for all stations between 90–150 m; concentrations in discrete samples shallower than 90 m were below detection limits and are not plotted, (b) phosphate (PO_4^{3-} , μM) at all stations at depths between 0–150 m, (c) Heterotrophic bacteria (HBACT, $\mu\text{g C L}^{-1}$), (d) dissolved organic carbon (DOC, μM) at all stations between 90–300 m, (e) Prochlorococcus (PRO, $\mu\text{g C L}^{-1}$) inside the eddy between 90–150 m. (f) Synechococcus ($\mu\text{g C L}^{-1}$) all stations between 0–150 m. Data points are color-coded by sampling depth (color bar on the right). Red symbols indicate statistical outliers excluded from the regression analyses. Each regression line represents the best-fit Deming relationship, with the corresponding slope (β), correlation coefficient (r), and significance level (p) reported within each panel.

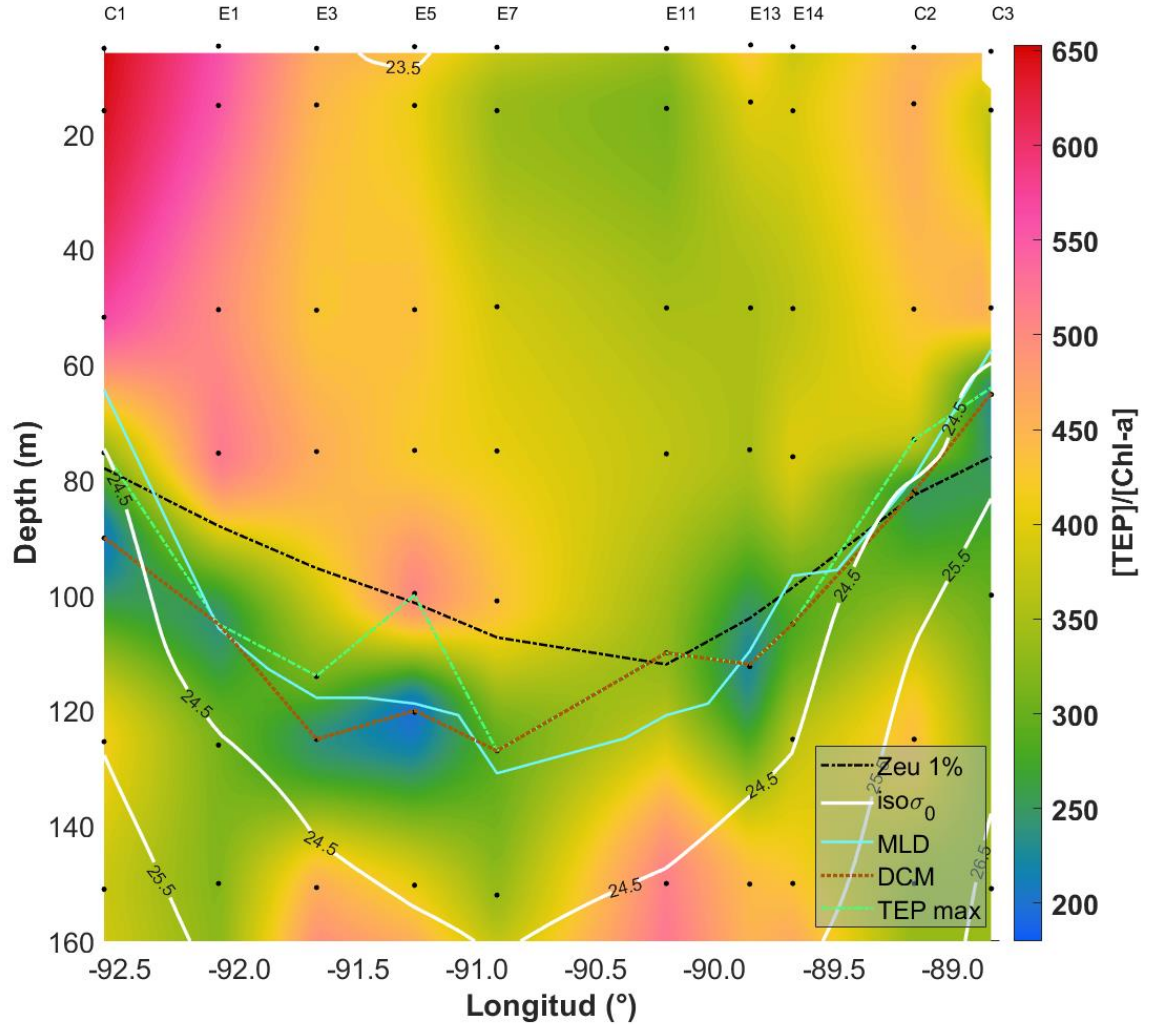
a



b



Supplementary Figure 2 Depth-integrated ratios of (a) TEP to phytoplankton biomass ($[\text{TEP}]/[\text{Phyto biomass}]$) and (b) DOC to phytoplankton biomass ($[\text{DOC}]/[\text{Phyto biomass}]$) from the surface to the depth of the deep chlorophyll maximum (DCM) across the Yazoo eddy. Bars represent station-specific integrations grouped: inside the eddy (red), at the transition between the eddy and the surrounding waters (green), and outside (blue) the eddy.



Supplementary Figure 3 Ratio $[TEP]/[Chl-a]$ along the Loop Current Yazoo transect) with overlaid euphotic depths (Zeu 1% dashed), isopycnals (σ_0 , solid white), mixed-layer depth (MLD, cyan line), deep chlorophyll maximum (DCM, brown), and depth of maximum TEP concentration (TEP max, green).