

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA



FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS



**Tasas de respiración, producción primaria y abundancia  
bacteriana en la Bahía de San Quintín, Baja California.**

TESIS

Para obtener el grado de Maestro en Oc. Costera

Presenta

Diana Laura Rodríguez Escobar

Director de tesis:

Dr. Josué Rodolfo Villegas Mendoza

Co-director:

Dra. Mary Carmen Ruiz de la Torre

Noviembre 2022. Ensenada, B.C. México

# 1. Tabla de contenido

<i>Glosario de abreviaciones.</i> .....	6
<i>Agradecimientos.</i> .....	9
<i>Resumen.</i> .....	10
<b>1. Introducción.</b> .....	12
<b>2. Antecedentes.</b> .....	15
2.1 Dinámica del carbono en zonas costeras. ....	15
2.2 Zonas costeras, fuente o sumidero de CO <sub>2</sub> . ....	17
2.3 Bahía San Quintín. ....	20
<b>3. Hipótesis.</b> .....	24
<b>4. Objetivo general.</b> .....	24
4.1 Objetivos específicos: .....	24
<b>5. Metodología.</b> .....	25
5.1 Determinación de la respiración mediante el consumo de oxígeno.....	27
5.2 Abundancia bacteriana (AB). ....	30
5.3 Producción primaria (PP). ....	31
5.4 Abundancia celular (AF) y biomasa fitoplanctónica. ....	33
5.5 Análisis de variables in situ. ....	34
5.6 Cálculo de los índice de Surgencia Costero (CUI) y el índice del transporte biológico efectivo por surgencia (BEUTI). ....	34
5.7 Análisis de los datos.....	35
<b>6. Resultados y discusiones.</b> .....	36
6.1 Tasas de respiración como parte del Metabolismo Neto del Ecosistema Pelágico en Bahía San Quintín.....	36
6.2 Control Top-down en la abundancia bacteriana en Bahía San Quintín. ....	43
6.3 Metabolismo Neto del Ecosistema Pelágico en Bahía San Quintín. ....	46
6.4 Producción primaria como parte del Metabolismo Neto del Ecosistema Pelágico: Control Bottom up en Bahía San Quintín. ....	54
6.5 Relación inversa entre la abundancia bacteriana y la abundancia fitoplanctónica en Bahía San Quintín.....	58
6.6 Cambios en la estructura de la comunidad fitoplanctónica y participación de las especies mixotróficas como control top-down.....	62
<b>7. Conclusiones.</b> .....	67

<b>8. Bibliografía.....</b>	<b>68</b>
<b>9. Anexos.....</b>	<b>78</b>
9.1 Metodología asociada al Metabolismo Neto del Ecosistema Pelágico en Bahía San Quintín: Eficiencia de crecimiento bacteriano (BGE). .....	78
9.2 Eficiencia de crecimiento bacteriano y tamaño celular de los procariontes heterótrofos en Bahía San Quintín.....	79
9.3 Biomasa bacteriana, biomasa fitoplanctónica y biomasa total pelágica en Bahía San Quintín.....	83

## Índice de figuras

<b>Figura 1.</b> Estaciones de muestreo en la Bahía San Quintín correspondientes a la zona de Molino Viejo (MV), Bahía Falsa (BF) y la boca de San Quintín (EE).....	26
<b>Figura 2.</b> Metodología para la cuantificación de las tasas de respiración mediante el consumo de oxígeno utilizando optodos. <b>1)</b> Muestra de agua superficial. <b>2)</b> Filtración y botellas BOD para $R_{pro}$ . <b>3)</b> Muestra de campo en botellas BOD para $R_{com}$ . <b>4)</b> Incubación en oscuridad durante 24 hrs a una temperatura controlada de 18°C. <b>5)</b> Medición de la concentración de oxígeno con el sistema Fibox 4, PreSens.....	28
<b>Figura 3.</b> Diseño experimental para la cuantificación de la concentración de oxígeno disuelto <i>in situ</i> . Se colocó una botella oscura de policarbonato de 1 L sumergida en superficie por ~ 48 horas y se midió la concentración de oxígeno cada diez minutos utilizando una sonda de inmersión (DP-PSt3-YOP) con el sistema Fibox 4, PreSens.....	29
<b>Figura 4.</b> Diseño experimental para la cuantificación de la abundancia bacteriana. ....	30
<b>Figura 5.</b> Estimación de la producción primaria a partir de la asimilación de $^{13}C$ , diseño experimental. <b>1)</b> $^{13}C$ en botellas claras y oscuras de 2 L de policarbonato. <b>2)</b> Incubación durante 9 hrs en condiciones de luz. <b>3)</b> Filtración Whatman GF/F. <b>4)</b> HCl al filtro y almacenamiento en un desecador. <b>5)</b> Encapsulación del filtro. <b>6)</b> Análisis de la muestra en un espectrómetro de masas. <b>7)</b> Medición la concentración de oxígeno como metodología complementaria durante las 9 hrs de incubación. ....	32
<b>Figura 6.</b> Tasas de respiración de la comunidad ( $R_{com}, \mu mol O_2 L^{-1} d^{-1}$ ) para las estaciones de Bahía Falsa (BF), Molino Viejo (MV) y la estación en la boca (EE). Durante los meses de octubre 2018 (color azul), abril 2019 (color naranja ) y noviembre 2019 (color gris) en Bahía San Quintín.....	38
<b>Figura 7.</b> Tasas de respiración bacteriana ( $R_{pro}, \mu mol O_2 L^{-1} d^{-1}$ ) para las estaciones de Bahía Falsa (BF), Molino Viejo (MV) y la estación en la boca (EE). Durante los meses de octubre 2018 (color azul), abril 2019 (color naranja ) y noviembre 2019 (color gris) en Bahía San Quintín.....	43
<b>Figura 8.</b> Abundancia Bacteriana (AB, cel mL <sup>-1</sup> ) para las estaciones de Bahía Falsa (BF), Molino Viejo (MV) y la estación en la boca (EE). Durante los meses de octubre 2018 (color azul), abril 2019 (color naranja ) y noviembre 2019 (color gris) en Bahía San Quintín. ....	45
<b>Figura 9.</b> Tasas de respiración $R_{com}$ vs $R_{pro}$ ( $\mu mol O_2 L^{-1} d^{-1}$ ) para las estaciones de Bahía Falsa (BF), Molino Viejo (MV) y la estación en la boca (EE). Durante los meses de octubre 2018 (color azul), abril 2019 (color naranja ) y noviembre 2019 (color gris) en Bahía San Quintín.....	52
<b>Figura 10.</b> Concentración oxígeno disuelto estimado en la columna de agua ( $\mu mol O_2 kg^{-1}$ ) y la saturación de oxígeno (%) para los meses de abril 2019 (a) y noviembre 2019 (b) en la estación de	

Bahía Falsa (BF). La línea roja indica el 100 % y es un referente de la sobresaturación (>100) o subsaturación (<100).....	53
<b>Figura 11.</b> Tasas de respiración ( $\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ) al adicionar vitamina B <sub>12</sub> en la estación de Bahía Falsa (BF) durante el muestreo de abril 2019 en Bahía San Quintín. ....	56
<b>Figura 12.</b> Tasas de respiración, tanto R <sub>com</sub> como R <sub>pro</sub> ( $\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ) cuantificadas en BSQ durante octubre 2018, abril y noviembre 2019. ....	57
<b>Figura 13.</b> Abundancia celular bacteriana (AB, cel mL <sup>-1</sup> ) y fitoplanctónica (AF, cel mL <sup>-1</sup> ) para el mes de octubre 2018 (azul), abril 2019 (naranja) y noviembre 2019 (gris) corresponden a una estación cercana a Bahía Falsa (BF), una estación en la boca de BSQ (EE) y en molino viejo (MV) en Bahía San Quintín. ....	59
<b>Figura 14.</b> Tasas de respiración ( $\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ) R <sub>com</sub> (color café), R <sub>pro</sub> (color amarillo) y la abundancia fitoplanctónica (color verde; cel mL <sup>-1</sup> ) para las estaciones de Bahía Falsa (BF) y una estación en la boca de BSQ ( EE) durante el mes de octubre 2018. Para los meses de abril y noviembre 2019 en la estación de Bahía Falsa (BF).....	61
<b>Figura 15.</b> Comunidad fitoplanctónica en porcentaje de los autótrofos (rojo) y mixótrofos (verde) en la BSQ durante octubre 2018 (cuadro azul), abril (cuadro naranja) y noviembre (cuadro gris) 2019 en las estaciones de Bahía Falsa (BF), en la boca de BSQ (EE) y en la región de Molino Viejo (MV). ....	65
<b>Figura 16.</b> Número de especies mixotróficas identificadas en BSQ en octubre 2018 (azul), abril 2019 (naranja) y noviembre 2019 (gris) en las estaciones de Bahía Falsa (BF), en la boca de BSQ (EE) y en la región de Molino Viejo (MV). ....	66

## Índice de ecuaciones

<b>Ec. 1</b> Abundancia bacteriana .....	31
<b>Ec. 2</b> índice de surgencia costero.....	34
<b>Ec. 3</b> Media aritmética .....	35
<b>Ec. 4</b> Desviación estándar .....	35
<b>Ec. 5</b> Eficiencia de crecimiento. ....	78
<b>Ec. 6</b> Velocidad específica de crecimiento.....	78

## Índice de tablas

<b>Tabla I.</b> Variabilidad mensual de la producción primaria (PP) y clorofila pelágica ( $\text{mg m}^{-3}$ ) en Bahía San Quintín (Lara-Lara and Álvarez, 1975). .....	21
<b>Tabla II.</b> Contenido total de carbono (t) en Bahía San Quintín asociado con la biomasa de <i>Ulva sp</i> y <i>Zostera marina</i> . .....	40
<b>Tabla III.</b> Tasas de producción primaria ( $\mu\text{g C L}^{-1} \text{h}^{-1}$ ) a partir de la incorporación de $^{13}\text{C}$ , tasas de respiración ( $\mu\text{mol O}_2 \text{L}^{-1} \text{d}^{-1}$ ), tasas de producción de oxígeno ( $\mu\text{mol O}_2 \text{L}^{-1} \text{d}^{-1}$ ) y la cuantificación del metabolismo neto (Producción – respiración; $\mu\text{mol O}_2 \text{L}^{-1} \text{d}^{-1}$ ) . .....	47
<b>Tabla IV.</b> Tasas de respiración ( $R_{\text{com}}$ y $R_{\text{pro}}$ ; $\mu\text{M O}_2 \text{d}^{-1}$ ), abundancia bacteriana (AB; $\text{cel mL}^{-1}$ ) e índices de surgencias CUI ( $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$ por 100 m de costa) y BEUTI ( $\text{mmol m}^{-1} \text{s}^{-1}$ ) en las estaciones de Bahía Falsa (BF), Molino Viejo (MV) y la estación en la boca (EE) en la Bahía de San Quintín.....	51

## **Glosario de abreviaciones.**

AB= Abundancia bacteria

AF=Abundancia fitoplanctónica

B=Biomasa bacteriana

BEUTI=Índice de transporte biológico efectivo por surgencia

BF=Bahía Falsa

BGE= Eficiencia de crecimiento bacteriano

BSQ=Bahía San Quintín

CUI= Índice de surgencia costero

DIC=Carbono inorgánico disuelto

DIN=Nitrógeno inorgánico disuelto

DIP= Fósforo inorgánico disuelto

DOC= Carbono orgánico disuelto

EE= Estación ubicada en la boca

MNEP= Metabolismo Neto del Ecosistema Pelágico

MOD= Materia orgánica disuelta

MV= Estación de Molino Viejo

PB= Producción bacteriana

PP= Producción primaria

PNE= Producción Neta del Ecosistema

POC= Carbono orgánico particulado

R<sub>COM</sub>= Respiración de la comunidad

R<sub>PRO</sub>=Respiración procariota

Universidad Autónoma de Baja California

Facultad de Ciencias Marinas

**Tasas de respiración, producción primaria y abundancia bacteriana en la  
Bahía de San Quintín, Baja California.**

Tesis

Para obtener el grado de M.C en Oceanografía Costera

Presenta

Diana Laura Rodríguez Escobar

Aprobada por:



---

Dr. Josué Rodolfo Villegas Mendoza  
Director de tesis



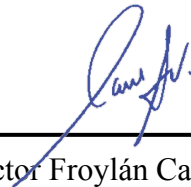
---

Dra. Mary Carmen Ruiz de la Torre  
Co-directora de tesis



---

Dra. Beatriz Martín Atienza  
Sinodal



---

Dr. Víctor Froylán Camacho Ibar  
Sinodal

*Para Oliver*

*Gracias hijo por ser mi alegría infinita y la fuente más pura de mi inspiración, llegaste sin esperarte y has sido la mejor compañía que pude haber tenido a lo largo de este proceso*

*Agradezco cada una de tus sonrisas y tus muestras de cariño hacia mí. Todos los esfuerzos han valido la pena porque has estado a mi lado como un reflejo del esfuerzo que requiere el éxito*



## **Agradecimientos.**

A mis directores de tesis el Dr. Josué y la Dra. Mary Carmen por su tiempo, paciencia y apoyo a lo largo de este trabajo.

A mis sinodales el Dr. Víctor y la Dra. Beatriz por sus valiosas retroalimentaciones y disponibilidad.

A la Universidad Autónoma de Baja California (UABC).

Al Posgrado en Oceanografía Costera de la Facultad de Ciencias Marinas (FCM).

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico otorgado para la realización de mis estudios de Maestría.

A la Dra Karina Lugo y la A. C. Pro-esteros por el apoyo en las tomas de muestra en campo.

A la Dra. Eliana Gómez por acompañarme en este proceso de la maestría y la maternidad.

A mis papás Laura y Oscar por alentarme siempre incluso en la distancia.

A mi compañero de vida Mayo por ser mi soporte y brindarme en todas las formas posibles tu apoyo incondicional.

A mis amigas quienes representan un pilar importante en mi vida y mi andar académico, gracias por escucharme y siempre estar: Selene, Citlalli, Mariana, Isabella, Isabel y Cinthya.

A mis profesores y personal administrativo de la FCM.

Al laboratorio de Microbios Marinos y Florecimientos Algales Nocivos (MicMar y FAN) de la Facultad de Ciencias Marinas.

## Resumen.

La cuantificación de las tasas de respiración y de producción primaria es necesaria para comprender los flujos de materia y energía a lo largo de la red trófica y en los ciclos biogeoquímicos. Bahía San Quintín (BSQ) es una laguna costera con una hidrografía variable, en donde las respuestas biológicas dependen, entre otros factores, de las interacciones ecológicas y fisiológicas de la comunidad microbiana. Se realizaron tres muestreos en octubre 2018, abril y noviembre 2019. Las tasas de respiración se cuantificaron a partir de cambios en la concentración de oxígeno en obscuridad utilizando sensores tipo óptodo. La producción primaria fue estimada mediante la incorporación de  $^{13}\text{C}$  y mediante la producción de oxígeno. La abundancia bacteriana se determinó mediante microscopía de epifluorescencia. Finalmente se determinó la biomasa fitoplanctónica a partir de la técnica descrita por Utermöhl (1958). La Respiración de la comunidad ( $R_{\text{com}}$ ) se encontró en un intervalo de 8.4 a 42.4  $\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$ . El valor mínimo de  $R_{\text{com}}$  correspondió al mes de octubre del 2018, mientras que el valor máximo se presentó durante el mes de noviembre de 2019. La Respiración de los procariotas ( $R_{\text{pro}}$ ) se encontró en un intervalo de 2.2 a 90.3  $\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$ . La abundancia bacteriana presentó un mínimo de  $4 \times 10^5 \text{ cél mL}^{-1}$  para abril y un máximo de  $1.8 \times 10^6 \text{ cél mL}^{-1}$  para octubre de 2018, cuando la abundancia bacteriana estuvo controlada por la actividad de los bacterívoros. La Producción Primaria (PP) en abril fue de  $0.45 \mu\text{g C L}^{-1} \text{ h}^{-1}$  y en noviembre no se detectó, lo cual coincidió con la determinación de PP mediante la producción de  $\text{O}_2$  con valores de 1530.7 y  $-56.39 \mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$  para los meses de abril y noviembre, respectivamente. En noviembre 2019 en BSQ se cuantificó un metabolismo neto del ecosistema pelágico heterotrófico bajo condiciones de: altas tasas de respiración, baja productividad primaria, altas abundancias bacterianas, alta mixotrofia y bajos índices de surgencia presentándose un control ecológico tipo top-down. Por su parte, durante el mes de abril el metabolismo neto del ecosistema pelágico fue autotrófico bajo condiciones de: bajas tasas de respiración, alta productividad primaria, bajas abundancias bacterianas, baja mixotrofia y altos índices de surgencia existiendo un control tipo bottom-up. Nuestros resultados sugieren que los cambios en el estado trófico pelágico de la bahía se asocian con el metabolismo del fitoplancton y los cambios en la estructura de la comunidad de los productores primarios. Además, en BSQ se observó una relación inversa entre la abundancia fitoplanctónica, la abundancia bacteriana y su actividad metabólica.

**Palabras claves:** Respiración bacteriana, producción primaria y Bahía San Quintín

## Abstract.

The quantification of respiration and primary production rates is necessary to understand the flows of matter and energy throughout the food web and in biogeochemical cycles. Bahía San Quintin (BSQ) is a coastal lagoon with variable hydrography, where biological responses depend on the ecological and physiological interactions of the microbial community. Samples were collected in October 2018, April and November 2019. Respiration rates were quantified from changes in oxygen concentration in the dark using optical-type sensors. Primary production was estimated by  $^{13}\text{C}$  incorporation and by oxygen production. Bacterial abundance was determined by epifluorescence microscopy and phytoplankton biomass following the technique described by Utermöhl (1958). The  $R_{\text{com}}$  was found in a range from 8.4 to 42.4  $\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$ . The minimum value of  $R_{\text{com}}$  corresponded to the month of October 2018, while the maximum value occurred during the month of November 2019.  $R_{\text{pro}}$  was found in a range from 2.2 to 90.3  $\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$ . The bacterial abundance presented a minimum of  $4 \times 10^5$  cells  $\text{mL}^{-1}$  for April and a maximum of  $1.8 \times 10^6$  cells  $\text{mL}^{-1}$  for October 2018, where the bacterial abundance could be controlled by the activity of the bacterivores. The PP in April was  $0.45 \mu\text{g C L}^{-1} \text{ h}^{-1}$  and in November it was less than  $0.005 \mu\text{g C L}^{-1} \text{ h}^{-1}$ , a trend that corresponded to the determination of PP through the production of  $\text{O}_2$  with values of 1530.7 and  $-56.39 \mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$  for the months of April and November, respectively. In November 2019 at BSQ, a net metabolism of the heterotrophic pelagic ecosystem was quantified under conditions of: high respiration rates, low primary productivity, high bacterial abundances, high mixotrophy and low upwelling rates, presenting a top-down type ecological control. On the other hand, during the month of April, the net metabolism of the pelagic ecosystem was autotrophic under conditions of: low respiration rates, high primary productivity, low bacterial abundances, low mixotrophy and high upwelling rates, with bottom-up control. Finally, it is concluded that changes in the pelagic trophic status of the bay are associated with phytoplankton metabolism and changes in the community structure of primary producers. In addition, in BSQ an inverse relationship between phytoplankton abundance, bacterial abundance and their metabolic activity was demonstrated.

**Key words:** Bacterial respiration, primary production and San Quintin Bay

## **1. Introducción.**

El estudio de las comunidades microbianas y su papel en el ecosistema marino es de gran importancia para la cuantificación de la transferencia de materia y energía a través de la red trófica marina (Smith, 1992). En el océano el grupo microbiano del picoplancton se distribuye en toda la columna de agua y se conforma por organismos con un tamaño entre 0.2 y 2  $\mu\text{m}$ , principalmente, bacterias, arqueas y algunos eucariotas (Slonczewski and Foster, 2009).

El metabolismo de los procariotas quimio-heterótrofos se centra en la obtención de energía a través de la respiración aeróbica (proceso biológico en el cual se consume carbono orgánico y oxígeno) (Bondyale-Juez et al., 2017). Las tasas de respiración del bacterioplancton son un componente importante en el ciclo del carbono porque es una medida de la tasa de la remineralización de la materia orgánica (Aristegui et al., 2005) y un indicador del carbono disponible para el metabolismo de las comunidades de picoheterótrofos (Ducklow and Doney, 2013).

Para comprender el presupuesto del balance del carbono en las zonas costeras es necesario contemplar distintos factores bióticos y abióticos, por ejemplo: los flujos de entrada y salida de carbono por aportes continentales, surgencias, mezcla, fotosíntesis (producción primaria) y la respiración. En la mayoría de los ambientes costeros estudiados no se han incluido en su totalidad estos aportes de entrada y salida de carbono, por lo cual existe incertidumbre entre los flujos y los balances de carbono (Borges et al., 2006).

Se ha estimado que la respiración total promedio es de 66 Gt C año<sup>-1</sup>, mientras que la producción primaria (PP) equivale a 68.7 Gt C año<sup>-1</sup> (Del Giorgio and Duarte, 2002; Del Giorgio and Williams, 2007; López-Urrutia et al., 2006). La producción primaria (PP) se ha reportado que al menos es dos veces mayor a lo que se ha documentado anteriormente, se considera que la PP se encuentra en un intervalo entre 70 y 145 Gt C año<sup>-1</sup>, es decir, del 10 al 30% del carbono orgánico disuelto es respirado durante las 24 horas posteriores a su producción, por lo que existe un desacoplamiento entre las tasas de producción primaria bruta y la respiración (Carvalho et al., 2017). En estas estimaciones no hay información que describa el papel de las bacterias y los factores que modulan su metabolismo; variables como la temperatura, el sustrato, los nutrientes inorgánicos y la estructura de la comunidad microbiana han sido consideradas como los factores que modulan la respiración (Robinson, 2019). No obstante, aún no está claro de qué forma y en qué medida estos factores influyen en metabolismo microbiano.

Bahía San Quintín (BSQ) es una laguna costera localizada en la costa noroccidental de Baja California, que se caracteriza por las actividades de importancia económica como la maricultura y la pesca. Como otras zonas costeras, presenta valores de producción primaria alta, donde la producción primaria bentónica es frecuentemente más alta que la producción pelágica (Hosack et al., 2006). Por otro lado, los pastos, las macroalgas, las microalgas y las plantas de marisma son los productores bentónicos dominantes en los sistemas más someros (Camacho-Ibar and Rivera-Monroy, 2014), lo que favorece la diversidad y densidad de peces e invertebrados por lo que además de ser zonas de gran interés, desde el punto de vista ecológico, son altamente importantes para la economía mexicana (Hosack et al., 2006).

La finalidad de este trabajo es presentar información sobre la actividad bacteriana y de la comunidad microbiana pelágica recabada a partir de la cuantificación de variables propias del metabolismo autotrófico y heterotrófico en la laguna costera de Bahía San Quintín. Las variables propias del metabolismo microbiano a cuantificar son las tasas de respiración, la producción primaria y la abundancia bacteriana en diferentes periodos de tiempo para evaluar el balance total del presupuesto de carbono y describir la transferencia de materia y energía a través de la red trófica.

## **2. Antecedentes.**

### ***2.1 Dinámica del carbono en zonas costeras.***

En el ciclo del carbono existe una relación entre la producción primaria (fijación de carbono inorgánico) y la respiración (remineralización de carbono orgánico) (Del Giorgio and Williams, 2007). Las costas de Baja California son las segundas más productivas en México con  $425 \text{ mg C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  (Martínez-Gaxiola et al., 2007). Respecto a la respiración en BSQ se ha reportado una tasa de respiración aproximada (evaluada a partir de factores de conversión) de  $6 \text{ mmol m}^2 \text{ día}^{-1}$  (Ibarra- Obando et al., 2004). Se estima que únicamente el 30% del carbono orgánico en el sistema de BSQ es lábil y es suficiente para mantener la respiración neta de la comunidad pelágica (Camacho-Ibar et al., 2007, Gaxiola-Castro and Hernández, 2007).

En el océano existe un inventario global de carbono de alrededor de 662 Gt C (en forma de materia orgánica disuelta MOD). En la cual se encuentran concentraciones de carbono orgánico disuelto (DOC ) entre 30 a  $80 \text{ } \mu\text{mol kg}^{-1}$ , del cual se estima que menos del 1% es lábil, 94% refractario y 5% es semilábil (Hansell et al., 2009). Se ha documentado que el DOC semilábil equivale a 10 Gt C y el DOC refractario equivale a 155 Gt C (Benner and Herndl, 2011). En conclusión, más del 50% del DOC es reincorporado a la red trófica por el lazo microbiano, un 25% es transferido a través de la bomba biológica y aproximadamente el 1% es almacenado en la profundidad a través de la bomba microbiana (Siegel et al., 2016; Ridwell, 2015).

La bomba biológica es un proceso central en el ciclo del carbono, comienza con la fijación del carbono por los organismos fotosintéticos, una parte de este carbono es reintegrado a la red trófica por el lazo microbiano y otra parte es almacenada a través de la bomba microbiana (Calbet and Landry, 2004). Ambos procesos, el lazo y la bomba microbiana, utilizan el carbono orgánico disuelto, pero una vez que las células fitoplanctónicas o del picoplancton mueren o son consumidas existe una transferencia de carbono orgánico particulado (POC, por sus siglas en inglés) en donde el zooplancton juega un papel importante en la exportación de POC y donde una parte del POC es remineralizada y otra se almacena en el fondo. Se estima que este almacenamiento equivale a un 25% del total de la fijación del carbono inorgánico por medio de la fotosíntesis (Frangoulis et al., 2005).

Otro proceso en el que participa el picoplancton es la “bomba microbiana” en la cual se generan compuestos reducidos que se almacenan en la fracción disuelta y pueden ser persistentes a lo largo del tiempo (entre 400 y 1000 años). En otras palabras, la bomba microbiana se refiere al proceso de transformación del carbono orgánico disuelto o la materia orgánica disuelta lábil o semilábil en recalcitrantes (difícil de ser recuperada por los procariontes heterótrofos) (Amaral-Acosta et al., 2015). La bomba microbiana representa entre el 1 y 15% del DOC sintetizado por los productores primarios, de tal forma que se tiene una capacidad potencial de secuestrar carbono en la fracción disuelta y con ello reducir el efecto invernadero (Jiao et al., 2011).

La contribución de las bacterias a la respiración es significativa. Se estima que más del 50% del carbono orgánico sintetizado por los productores primarios es transferido a la red trófica

por el bacterioplancton a través del lazo microbiano (Del Giorgio and Williams, 2007; Meyer, 2010). El lazo microbiano es el enlace que transfiere DOC hacia niveles superiores de la cadena trófica. Se refiere al proceso de recuperación hacia la red trófica del DOC liberado por la excreción, exudación y difusión desde los organismos autótrofos por los procariotas heterótrofos (Azam, 1998; Baxter et al., 2008).

## ***2.2 Zonas costeras, fuente o sumidero de CO<sub>2</sub>.***

Se estima que las plataformas continentales abiertas son sumideros de CO<sub>2</sub> con un flujo estimado de 0.3 a 0.4 Gt C por año, mientras que las zonas costeras cercanas a estas plataformas continentales son fuente de CO<sub>2</sub> a la atmósfera, ya que las marismas, los manglares y los estuarios emiten aproximadamente 0.5 Gt C por año (Borges et al., 2006; Chen and Borges, 2009). Se sabe que la intrusión de carbono orgánico a los estuarios, debido al aporte fluvial-terrestre, sostiene sistemas heterotróficos los cuales actúan como fuente de CO<sub>2</sub> (Borges et al., 2004; Gattuso et al., 1998). De acuerdo con un estudio reportado en 2017, se considera que BSQ actúa como fuente neta de CO<sub>2</sub> a la atmósfera con flujos positivos de CO<sub>2</sub> con un promedio de 3.3 mmol C m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup> presentando flujos máximos en verano de 9.0 +/- 5.3 mmol C m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup> (Ávila-López et al., 2017).

En regiones de surgencia, caracterizadas por aguas frías y un alto contenido de carbono orgánico disuelto (DIC, por sus siglas en inglés), cuando la temperatura de estas regiones aumenta, existe una disminución en la solubilidad del CO<sub>2</sub> lo que favorece un flujo de este gas hacia la atmósfera. Este comportamiento ha sido observado en las costas de California y el Pacífico Tropical (Borges et al., 2006; Friederich et al., 2002; Friederich et al., 2008). En

otras regiones de surgencia como Benguela en el Atlántico sur, las costas de Oregón y las costas de Galicia se tiene una producción primaria bruta de 30 a 60 kg C año<sup>-1</sup> que mantiene los valores de fCO<sub>2</sub> menores a los atmosféricos convirtiéndose en sumideros de carbono (Borges and Frankignoulle, 2002; González-Dávila et al., 2009; Hales et al., 2005).

Las surgencias juegan un papel importante en determinar si una región es fuente o sumidero de CO<sub>2</sub>. Durante 2007 en las costas de Baja California ocurrió un retraso en las surgencias del sistema de la Corriente de California, lo cual originó un aumento en las temperaturas de la columna de agua en BSQ. También en 2014 se presentó una condición anómala cálida que incrementó 2 °C la temperatura de la columna de agua, lo que propició cambios de un sistema heterotrófico a uno parcialmente autótrofo con una media de 2.2+/- 7.1 mmol C m<sup>-2</sup> día<sup>-1</sup> (Ávila-López et al., 2017; Barth et al., 2007), de tal forma que los cambios en la temperatura de la columna de agua o bien las variaciones hidrográficas en BSQ podrían repercutir en el metabolismo microbiano.

Las principales dificultades que existen para establecer el balance del carbono en las regiones costeras es la enorme variabilidad espacial-temporal que presentan, y las pocas mediciones de parámetros propios del metabolismo microbiano, por lo que es difícil determinar el papel de las zonas costeras o áreas estuarinas como fuente o sumidero de CO<sub>2</sub> (Borges and Frankignoulle, 2002). Además, el flujo de CO<sub>2</sub> atmósfera-océano en un ecosistema depende de muchos otros factores como: la producción o disolución de CaCO<sub>3</sub>, la hidrodinámica, la proporción de agua dulce-marina, la intensidad del viento, el tiempo de residencia de las

masas de agua y el desacoplamiento entre la producción primaria y las tasas de respiración de la materia orgánica (Borges et al., 2006).

En estudios anteriores se ha reportado que BSQ actúa como una fuente neta de CO<sub>2</sub>, sin embargo, ante algunos escenarios, se ha reportado como sumidero, por lo cual es importante evaluar el efecto de las interacciones físico-biológicas sobre el estado trófico de BSQ. Es por estas razones que el objetivo de este trabajo es cuantificar las tasas de respiración, la abundancia bacteriana y la producción primaria pelágica en Bahía San Quintín. Es necesario cuantificar estas variables metabólicas para tener una línea base en BSQ sobre el presupuesto de carbono y describir la transferencia de materia y energía a través de la red trófica.

### **2.3 Bahía San Quintín.**

Bahía San Quintín (BSQ) es una laguna costera de clima mediterráneo en la cual domina la evaporación sobre la precipitación (1400 y 150 mm por año, respectivamente) (Álvarez-Borrego, 2004). Es una región que no recibe aporte de agua dulce de ningún río (Cabello-Pasini, 2004; Hernández-Ayón, 2004). Tiene una forma similar a una “Y” orientada en dirección norte sur, mantiene una comunicación con el océano Pacífico permanente a través de una boca localizada en la rama inferior de la “Y” (Fig. 1). Al brazo este de la laguna se le denomina Bahía San Quintín, mientras que el brazo oeste se conoce como Bahía Falsa (Barnard, 1964).

BSQ es un cuerpo de agua altamente productivo. En uno de los primeros estudios en BSQ se evaluó la variabilidad de la PP y se reportó un intervalo de 0 a 2.3 g C m<sup>3</sup> día<sup>-1</sup> (Tabla I) en donde la mayor PP se presentó durante los meses de verano y la menor durante el invierno (Lara-Lara and Álvarez, 1975). Estudios más recientes reportan un intervalo en la concentración de clorofila-a entre 4 a 10 mg m<sup>-3</sup> con una media de 5 mg m<sup>-3</sup> donde los productores primarios bentónicos dominan sobre el fitoplancton (principalmente, *Zostera marina*) (Camacho-Ibar and Hernández-Ayón, 2007). No obstante, durante los meses de octubre y noviembre hay un incremento en la biomasa de *Z. marina*, por lo que su contribución a la producción primaria puede ser mayor que la del fitoplancton (Aveytua-Alcázar, 2008).

**Tabla I.** Variabilidad mensual de la producción primaria (PP) y clorofila pelágica ( $\text{mg m}^{-3}$ ) en Bahía San Quintín (Lara-Lara and Álvarez, 1975).

Mes	Producción Primaria (PP) ( $\text{g C m}^3 \text{ día}^{-1}$ )	Clorofila ( $\text{mg m}^{-3}$ )
Enero	0.2 a 0.7	1 a 3.7
Marzo	0.6 a 1.5	1.5 a 5.2
Julio	0.1 a 2.3	0.5 a 5.9
Octubre	0 a 1.5	0 a 5.8

En los periodos de baja surgencia disminuye al menos dos veces la concentración de fitoplancton, respecto a periodos de surgencias intensas, en los cuales predominan la presencia de criptofitas y diatomeas estrechamente relacionadas a los cambios estacionales de la temperatura ( $15.3$  a  $21^\circ\text{C}$  en la boca y de  $18.2$  a  $22.1^\circ\text{C}$ ) (Gracia-Escobar et al., 2014). Estacionalmente domina la presencia de diatomeas en invierno, primavera y verano, seguido por haptofitas y dinoflagelados. De los cuales destacan los géneros: *Pseudonitzschia sp.*, *Skeletonema sp.*, *Eucampia sp.*, *Navicula sp.*, *Guinardia sp.*, *Imantonia sp.*, *Prorocentrum sp.*, *Gymnodinium sp.*, *Ceratium sp.* Los dinoflagelados dominan en otoño pero también se llegan a presentar en invierno y verano (Zumaya-Basurto, 2020). En estos grupos fitoplanctónicos se encuentran géneros de dinoflagelados capaces de ser mixótrofos (organismos capaces de realizar fotosíntesis y obtener energía de la oxidación de compuestos inorgánicos pero que utilizan compuestos orgánicos como fuente de carbono) (Reynolds, 2006).

Bahía San Quintín es un sumidero de nitrógeno y una fuente de fósforo, donde la forma inorgánica de fósforo (DIP, por sus siglas en inglés) se relaciona de forma significativa con

la salinidad, mientras que el nitrógeno inorgánico disuelto (DIN, por sus siglas en inglés) no presenta ninguna relación con dicha variable (Camacho-Ibar et al., 2003; Camacho-Ibar and Hernández-Ayón, 2007). La distribución de los parámetros no conservativos en BSQ sugieren un incremento de las concentraciones de DIP hacia el interior de la Bahía con concentraciones entre 1.1 y 5.9  $\mu\text{M}$  en la región del canal de BSQ y de 0.6 y 1.9  $\mu\text{M}$  en la boca de BF. También, se ha observado un decremento en las concentraciones de DIN desde la boca (0.8 a 2.0  $\mu\text{M}$ ) hacia los brazos internos de esta región (1.0 a 3.3  $\mu\text{M}$ ). El comportamiento del nitrógeno inorgánico disuelto está influenciado por las surgencias que advectan nitrógeno, en forma de nitrato, favoreciendo a la productividad primaria, razón por la cual la boca presenta mayor concentración de biomasa fitoplanctónica (clorofila-a  $\sim 9 \text{ mg m}^{-3}$ ) (Camacho-Ibar et al., 2003).

En términos del DOC se ha documentado una concentración entre 75 a 330  $\mu\text{M}$ , el comportamiento de estas concentraciones muestra valores más altos en el interior de BSQ que en la boca. En el caso del DOC lábil, la concentración es mayor en la boca que en el interior, por ejemplo: en el brazo este (San Quintín) es de 2 a 5%, en Bahía Falsa es de 4 a 7% y en la boca es de 4 a 9% (Aveytua, 2002). En general, se ha reportado que Bahía San Quintín es un sistema con una Producción Neta del Ecosistema (PNE) predominantemente heterotrófica en un intervalo entre -24 a -33  $\text{mmol C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  (Camacho-Ibar et al., 2003; Camacho-Ibar and Hernández-Ayón, 2007), donde el 30% del DOC es lábil, suficiente para mantener la respiración neta de la comunidad (Camacho-Ibar et al., 2007) (aproximadamente, 6  $\text{mmol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ , según Ibarra-Obando et al., 2004). Sin embargo, al momento no se han cuantificado las tasas de respiración de la comunidad procariota heterótrofa ni de la comunidad microbiana en general.

Estimar variables del metabolismo microbiano es necesario para la cuantificación del flujo de energía en los diferentes niveles tróficos, en particular, las tasas de respiración de la comunidad procariota heterótrofa, las cuales pueden dominar sobre la respiración total de la comunidad pelágica (Robinson, 2019). En este trabajo se propone cuantificar por primera vez las tasas de respiración de los procariotas heterótrofos con el objetivo de estimar el metabolismo neto pelágico del ecosistema (producción primaria menos respiración) y tener un mejor conocimiento en los presupuestos del balance del carbono en Bahía San Quintín.

### **3. Hipótesis.**

En Bahía San Quintín el metabolismo neto del ecosistema es predominantemente heterotrófico, la actividad respiratoria de la comunidad microbiana pelágica se encuentra dominada por los procariotas y se relaciona con la abundancia fitoplanctónica y la abundancia bacteriana.

### **4. Objetivo general.**

Estimación del metabolismo neto pelágico del ecosistema a partir de las tasas de respiración y la producción primaria pelágicas en Bahía San Quintín.

#### ***4.1 Objetivos específicos:***

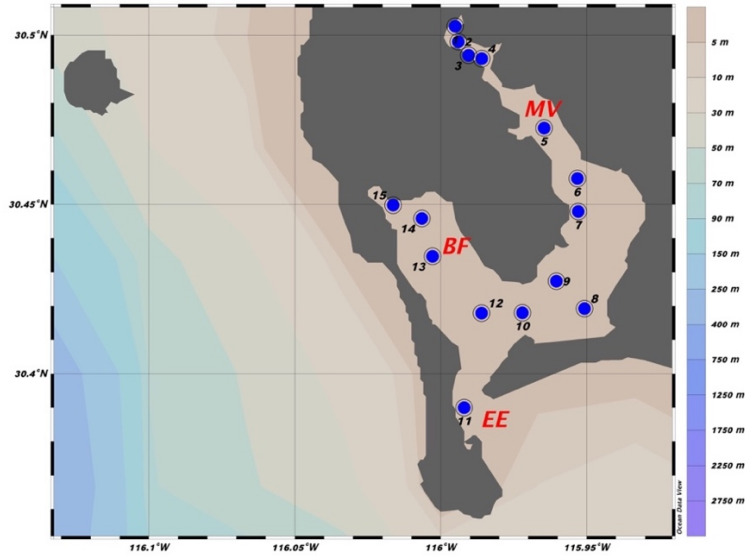
- 1) Análisis cuantitativo de las tasas de respiración pelágicas de la comunidad microbiana y de los procariotas heterótrofos en Bahía San Quintín durante octubre 2018, abril y noviembre 2019.
- 2) Estimación de las tasas de producción primaria pelágica *in situ* en Bahía San Quintín durante octubre 2018, abril y noviembre 2019.
- 3) Estimación de la abundancia fitoplanctónica y la abundancia bacteriana en Bahía San Quintín durante octubre 2018, abril y noviembre 2019.
- 4) Identificación de los géneros de autótrofos y heterótrofos presentes en la comunidad fitoplanctónica durante abril y noviembre 2019 .

- 5) Relación del metabolismo neto del ecosistema pelágico en Bahía San Quintín con las variables *in situ* y los índices de surgencia durante octubre 2018, abril y noviembre 2019.

## **5. Metodología.**

Para la toma de muestras se consideró la forma en tipo “Y” de la Bahía San Quintín (BSQ), la cual mantiene una comunicación con el océano Pacífico permanente a través de una boca localizada en la rama inferior de la “Y” (Fig. 1). Al brazo este de la laguna se le denomina Bahía San Quintín y al brazo oeste se le conoce como Bahía Falsa (Barnard, 1964).

Durante los meses de mayo-junio se intensifican las surgencias y disminuyen en los meses de septiembre-octubre. En el primer caso se espera un incremento en la productividad primaria y en el segundo una mayor actividad metabólica (Hernández-Ayón 2007). Por esta razón, en octubre 2018, abril y noviembre 2019 se colectaron muestras de agua de mar superficial para tres estaciones\* (Fig. 2) Molino Viejo (MV), Bahía Falsa (BF) y una estación en la boca de BSQ (EE) mediante botellas oceanográficas Niskin.



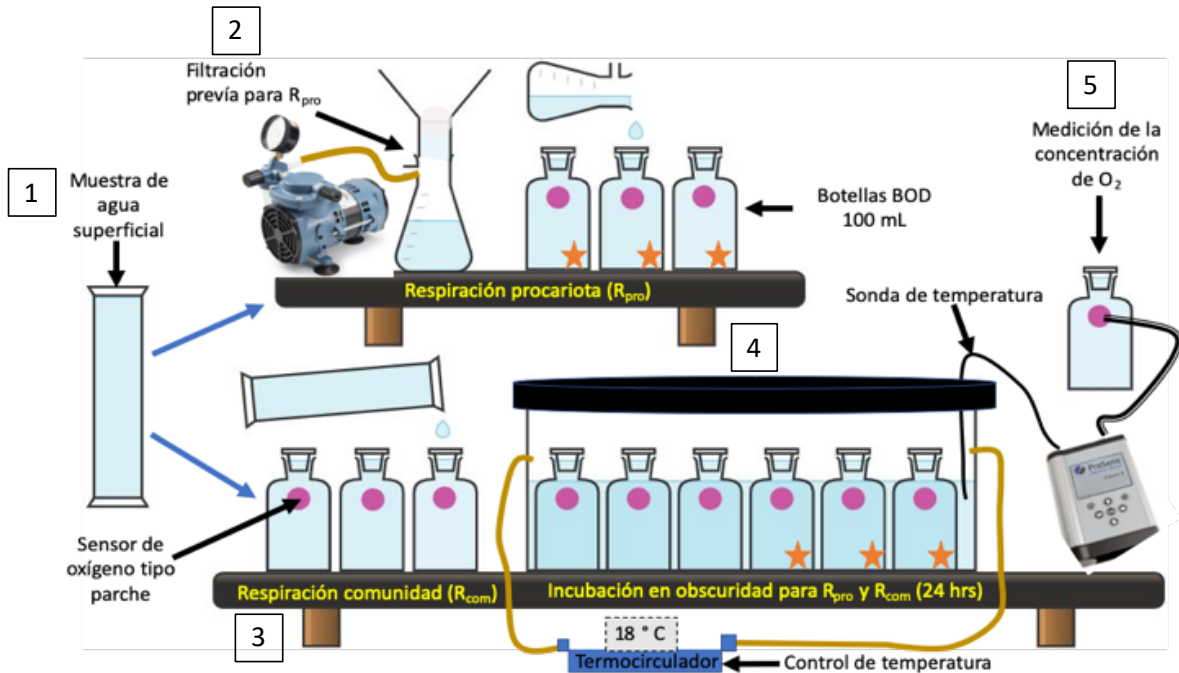
**Figura 1.** Estaciones de muestreo en la Bahía San Quintín correspondientes a la zona de Molino Viejo (MV), Bahía Falsa (BF) y la boca de San Quintín (EE).

\*En octubre de 2018 se cuantificaron las tasas de respiración y la abundancia bacteriana en las 3 estaciones de muestreo. Para abril 2019 únicamente se determinó la abundancia bacteriana en las 3 estaciones, mientras que las tasas de respiración, producción primaria, producción/consumo de oxígeno y la saturación del oxígeno en la columna de agua se analizaron únicamente en la estación de BF. Finalmente, en noviembre de 2019 sólo se trabajó en la estación de BF.

### ***5.1 Determinación de la respiración mediante el consumo de oxígeno.***

Se estimaron tasas de respiración de la comunidad ( $>2 \mu\text{m}$ , heterótrofos como el picoplancton, el zooplancton y larvas de peces) y respiración procariota (heterótrofos con un tamaño entre  $0.2$  y  $2 \mu\text{m}$ ; Arístegui et al., 2005). Se recolectaron muestras de agua natural superficial para la cuantificación de las tasas de respiración de acuerdo con la técnica descrita por Del Giorgio (2002). Para estimar la respiración de la comunidad ( $R_{\text{com}}$ ) se dispusieron (por triplicado)  $100 \text{ mL}$  de muestra directamente en las botellas BOD previamente lavadas con peróxido de hidrógeno ( $\text{H}_2\text{O}_2$  al 3%) en las cuales se instalaron parches sensibles al oxígeno (SP-PSt3-NAU-YOP) (PreSens, Regensburg, Germany). Mientras que las muestras para la respiración bacteriana ( $R_{\text{pro}}$ ) se filtraron por vacío con un filtro de policarbonato de  $1 \mu\text{m}$  para separar a la comunidad del picoplancton en la muestra de agua (Fig. 2). Una vez realizada la filtración,  $100 \text{ mL}$  fueron puestos en botellas BOD (por triplicado), previamente lavadas con peróxido de hidrógeno ( $\text{H}_2\text{O}_2$  al 3%) con parches sensibles al oxígeno (SP-PSt3-NAU-YOP) (PreSens, Regensburg, Germany).

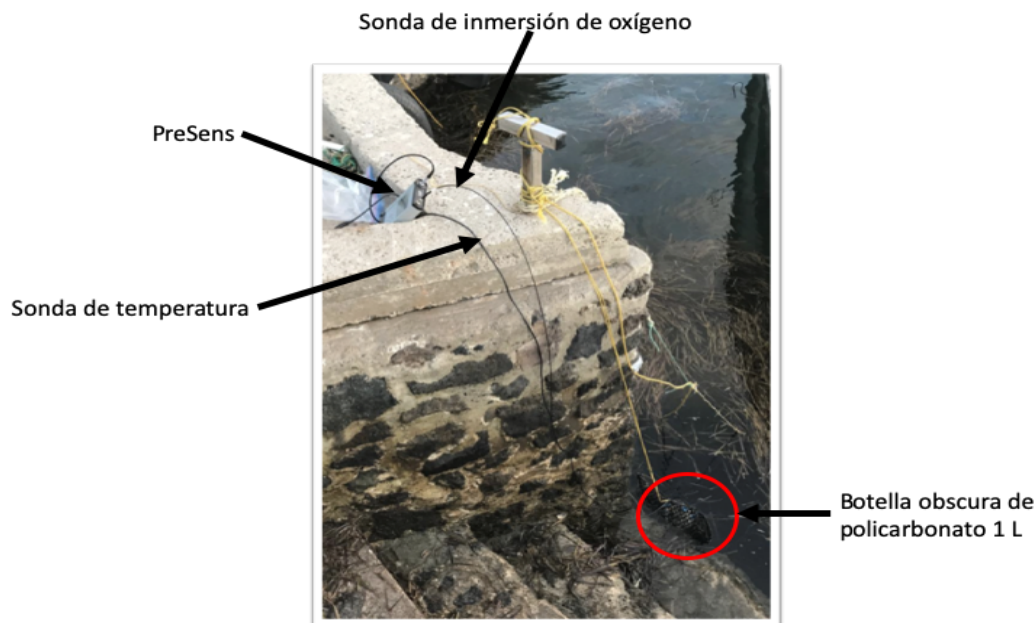
Para evitar cambios en la saturación de los gases fue necesario controlar la temperatura, por lo cual, las botellas de  $R_{\text{com}}$  y  $R_{\text{pro}}$  fueron incubadas a  $18 \text{ }^\circ\text{C}$  y en oscuridad para evitar la producción de oxígeno por la posible presencia de cianobacterias, en un periodo de tiempo de 24 horas para disminuir cambios en la fisiología de las comunidades microbianas (Aranguren-Gassis et al., 2012).



**Figura 2.** Metodología para la cuantificación de las tasas de respiración mediante el consumo de oxígeno utilizando optodos. 1) Muestra de agua superficial. 2) Filtración y botellas BOD para  $R_{pro}$ . 3) Muestra de campo en botellas BOD para  $R_{com}$ . 4) Incubación en oscuridad durante 24 hrs a una temperatura controlada de 18°C. 5) Medición de la concentración de oxígeno con el sistema Fibox 4, PreSens.

Una de las ventajas de utilizar el sistema Fibox 4 de la marca PreSens es que se pueden obtener medidas de la concentración de oxígeno y temperatura continuas donde el tiempo, material y reactivos no son limitantes como en otras metodologías. Por ejemplo, en la metodología de Winkler la muestra se pierde para su cuantificación, generalmente esto implica obtener únicamente valores iniciales y finales de  $O_2$  de las incubaciones (Bondyale-Juez et al., 2017).

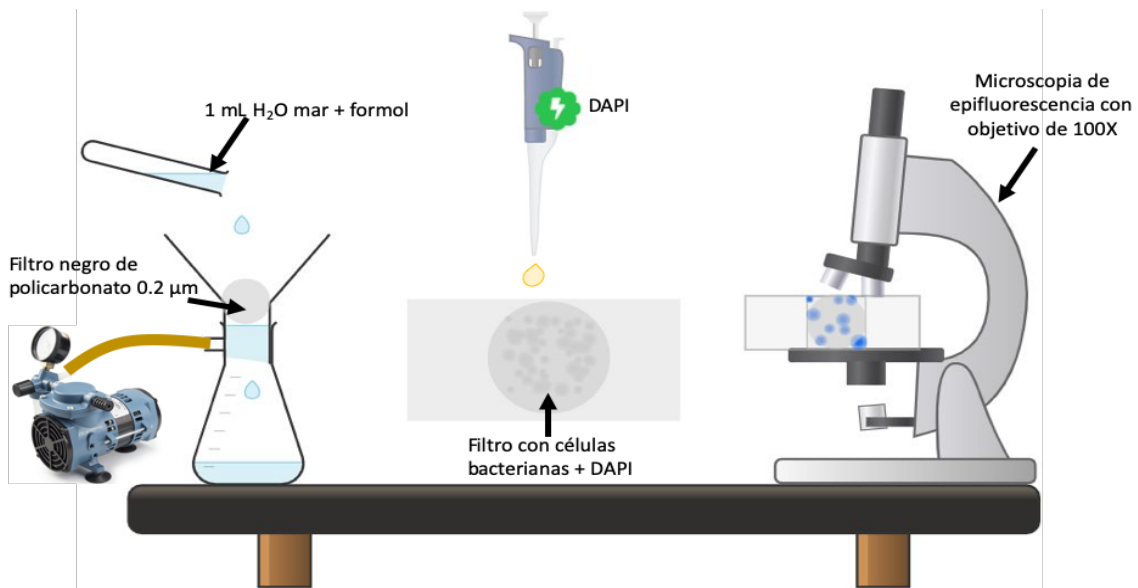
Para los muestreos realizados en 2019 se obtuvieron tasas de respiración de la comunidad pelágica mediante incubaciones *in situ* (Fig. 3) en la estación de Bahía Falsa. Se colocó una botella obscura de policarbonato de 1 L sumergida en superficie por ~ 48 horas. Durante este intervalo de tiempo se monitoreó la concentración de oxígeno cada diez minutos utilizando una sonda de inmersión (DP-PSt3-YOP) con el sistema Fibox 4 (PreSens, Regensburg, Germany). Especificaciones del sistema Fibox 4: Precisión:  $\pm 0.14 \mu\text{mol}$  a  $2.83 \mu\text{mol}$ , y  $\pm 1.4 \mu\text{mol}$  a  $283.1 \mu\text{mol}$ , exactitud:  $< 3\%$ , límite de detección: 15 ppb.



**Figura 3.** Diseño experimental para la cuantificación de la concentración de oxígeno disuelto *in situ*. Se colocó una botella obscura de policarbonato de 1 L sumergida en superficie por ~ 48 horas y se midió la concentración de oxígeno cada diez minutos utilizando una sonda de inmersión (DP-PSt3-YOP) con el sistema Fibox 4, PreSens.

## 5.2 Abundancia bacteriana (AB).

Se colectaron muestras naturales *in situ* de 20 mL colocadas en viales de centelleo. Las muestras fueron fijadas con formaldehído (2% solución final) para preservarlas. Posteriormente, en laboratorio se utilizó un filtro de 25 mm de diámetro (Whatman GF/F) como soporte de los filtros negros de policarbonato de 0.2  $\mu\text{m}$  de 25 mm de diámetro (Poretics) y se filtró un volumen de muestra de 0.5 a 1 mL (para obtener un volumen de 20 a 40 células por campo), se añadió el colorante DAPI (4'6 -diamino-2 fenilindol; Molecular Probes, Oregón, USA) a una concentración de 10  $\mu\text{g mL}^{-1}$  y se incubó por 10 minutos. Posteriormente, se realizó el montaje en portaobjetos, se colocó un cubreobjetos por cada montaje y se añadió aceite de inmersión de baja fluorescencia. Para los conteos se utilizó un microscopio de epifluorescencia (Carl Zeiss, Jena, Germany) con una lámpara de 175 W de xenón y un objetivo de 100X (Lambda LS, Sutter) (Fig. 4).



**Figura 4.** Diseño experimental para la cuantificación de la abundancia bacteriana.

El cálculo de la abundancia celular se realizó (Ec. 1) considerando un conteo superior a 300 células (Kirchman et al., 1993).

$$\text{Abundancia bacteriana (AB)} = \frac{(\text{PCM} * F)}{V}$$

### Ec. 1 Abundancia bacteriana

Dónde:

PCM = promedio de células por campo en la muestra.

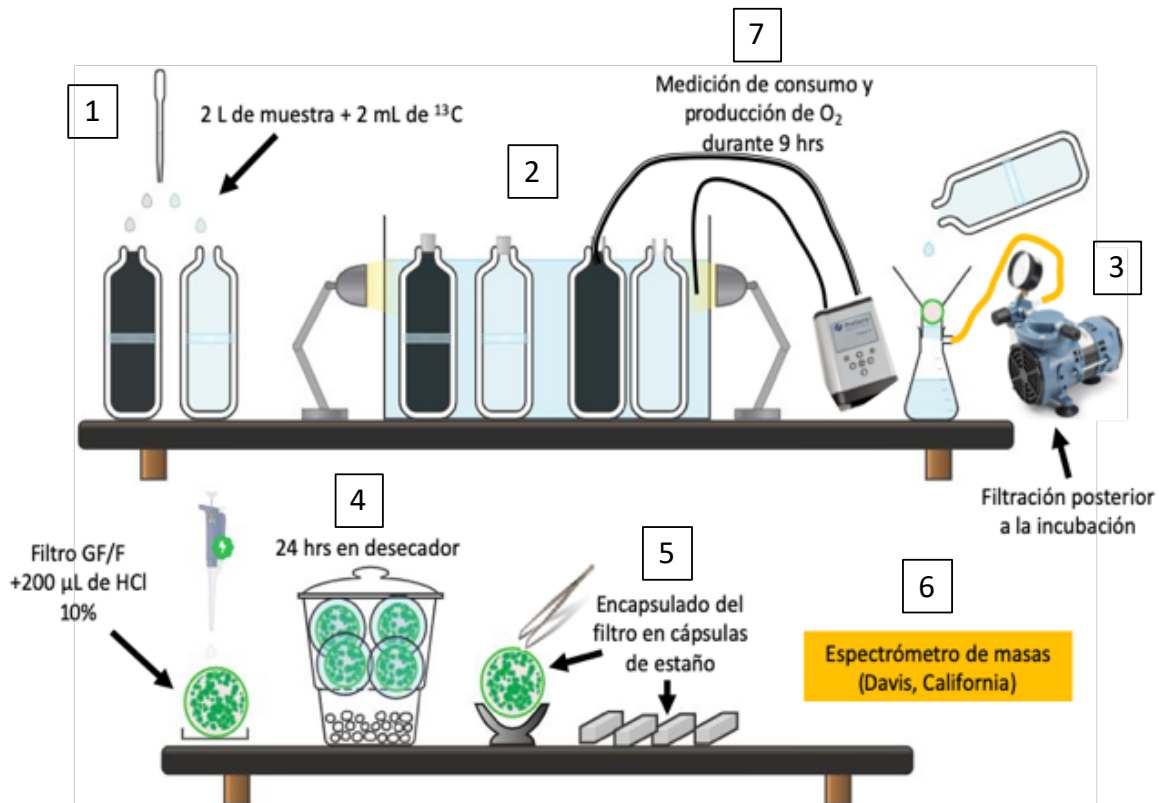
F = coeficiente entre el área superficial del filtro y el área de la cuadrícula de conteo.

V= volumen de muestra filtrado.

### **5.3 Producción primaria (PP).**

Se cuantificó la productividad primaria (Fig. 5) en la estación de Bahía Falsa (BF) durante los tres periodos de muestreo. En laboratorio se realizó un experimento de la asimilación de  $^{13}\text{C}$  a partir de la técnica descrita por Slawyk et al. (1977) modificada por López-Sandoval et al. (2018). Se colectaron muestras de agua superficial de 2 L enriquecidas con 2 mL de  $^{13}\text{C}$  (concentración:  $51.4 \mu\text{mol } ^{13}\text{C L}^{-1}$ ), posteriormente las muestras se incubaron a una temperatura controlada de  $20^{\circ}\text{C}$  bajo condiciones de luz constante durante 9 horas (simulación del fotoperíodo natural de las células fitoplanctónicas). Al término de las 9 horas se realizó una filtración con filtros de 25 mm de diámetro (Whatman GF/F) precalcificados ( $400^{\circ}\text{C}$ , 30 minutos) y se adicionaron 200  $\mu\text{L}$  de HCl 10% para remover el carbono inorgánico, los filtros se colocaron en un desecador durante 24 horas. Pasadas las 24 horas cada filtro se encapsuló en cápsulas de estaño de 10 x 10 mm las cuales fueron analizadas en la Universidad de Davis California (cmsf.ucdavis.edu) con un espectrómetro de masas PDZ Europa 20-20 (Sercon Ltd.,Cheshire, UK). Como control negativo se utilizaron botellas oscuras de policarbonato las cuales tuvieron el mismo proceso que las botellas incubadas con luz.

Complementario a la metodología de la producción primaria con  $^{13}\text{C}$  durante las 9 horas de incubación se obtuvo la concentración de oxígeno en una botella clara (producción de oxígeno) y en una botella oscura (consumo de oxígeno) de forma continua tomando una medición cada 10 minutos con una sonda de inmersión (DP-PSt3-YOP) con el sistema Fibox 4 (PreSens, Regensburg, Germany).



**Figura 5.** Estimación de la producción primaria a partir de la asimilación de  $^{13}\text{C}$ , diseño experimental. **1)**  $^{13}\text{C}$  en botellas claras y oscuras de 2 L de policarbonato. **2)** Incubación durante 9 hrs en condiciones de luz. **3)** Filtración Whatman GF/F. **4)** HCl al filtro y almacenamiento en un desecador. **5)** Encapsulación del filtro. **6)** Análisis de la muestra en un espectrómetro de masas. **7)** Medición la concentración de oxígeno como metodología complementaria durante las 9 hrs de incubación.

#### **5.4 Abundancia celular (AF) y biomasa fitoplanctónica.**

Las muestras de abundancia celular fueron procesadas por Cano-Suzan (2021). Se colectaron 600 mL de muestra los cuales fueron fijados con formaldehído al 2%, posteriormente se analizaron en el laboratorio de Microbios Marinos y Florecimientos Algaes Nocivos (MicMar y FAN) de la Universidad Autónoma de Baja California, donde se realizó un conteo siguiendo la técnica descrita por Utermöhl (1958). Una vez sedimentada la muestra se realizaron los conteos en un microscopio invertido marca Leica DMIRB.

NOTA: Los datos de abundancia celular fitoplanctónica en el mes de octubre 2018 fueron proporcionados por el Centro Estatal de Sanidad Acuícola e Inocuidad de Baja California (CESAIBC), fueron estaciones cercanas a BF y EE dos días posteriores al muestreo realizado en este trabajo. Dichos datos fueron tomados para caracterizar la comunidad fitoplanctónica durante este periodo. Es importante mencionar que también se utilizó la técnica descrita por Utermöhl (1958).

Para la biomasa fitoplanctónica se consideró la abundancia celular del fitoplancton, para ello se multiplicó por el factor de conversión  $138 \text{ pg C cel}^{-1}$  utilizado para convertir la abundancia celular en carbono orgánico particulado (Caron et al., 1995).

Finalmente, se realizó una investigación bibliográfica para identificar a las especies fitoplanctónicas capaces de ser mixotróficas. A partir de esta información se generaron diagramas de pastel para conocer el porcentaje de la comunidad fitoplanctónica autótrofa y el porcentaje de la comunidad mixótrofa.

### 5.5 Análisis de variables *in situ*.

Para calcular el porcentaje de saturación de oxígeno en la columna de agua se utilizaron las ecuaciones termodinámicas de estado Teos-10 (*Gibbs Seawater (GSW) Oceanographic Toolbox Getting Started with TEOS-10 and The*, 2011). La concentración de oxígeno disuelto y temperatura *in situ* se obtuvieron del PreSens y se consideró una salinidad promedio de 35. La saturación de oxígeno se trabajó en Matlab versión 8.3.0 donde se corrigió de salinidad práctica a salinidad absoluta y de temperatura *in situ* a temperatura conservativa.

### 5.6 Cálculo de los índice de Surgencia Costero (CUI) y el índice del transporte biológico efectivo por surgencia (BEUTI).

Se utilizó el producto de viento de ERA5, estos datos fueron tomados cada hora con una resolución de 0.25 grados (<https://cds.climate.copernicus.eu/cdsapp#!/dataset/reanalysis-era5-single-levels?tab=overview>).

Esos datos se usaron para calcular el Índice de Surgencia Costero (CUI, por sus siglas en inglés) definido por Bakun en 1975 como el transporte de Ekman por 100 metros de costa

$$CUI = \frac{\tau}{\rho f} * 100$$

**Ec. 2** índice de surgencia costero.

Donde:

$\tau$ = esfuerzo del viento a lo largo de la costa calculado con la función de `ra_windstr` en Matlab (Ramkrushn, 2014)

$\rho$ = densidad del agua de mar [1025 Kg m<sup>-3</sup>]

$f$ = parámetro de Coriolis considerando los 30° N y 116° W

Además se obtuvo el índice del transporte biológico efectivo por surgencia (BEUTI) que es un indicador del transporte vertical de  $\text{NO}_3$  en la columna de agua. Para calcular este índice, se utilizó la base de datos de la NOAA utilizando una latitud de  $31^\circ\text{N}$ .

Tanto para el CUI como el BEUTI el valor obtenido fue el promedio acumulado de 10 días, es decir, se consideraron 7 días anteriores al muestreo más los 3 días de muestreo.

### **5.7 Análisis de los datos.**

Para los datos discretos de abundancia bacteriana y tasas de respiración de la comunidad y de los procariotas heterótrofos donde se hizo un análisis con estadística descriptiva, cuyos resultados se representaron en diagramas de barras donde se muestran la media aritmética y la desviación estándar. Para la media aritmética y la desviación estándar se utilizaron las siguientes ecuaciones:

$$\text{Media}(x) = \frac{\sum_{i=1}^n X_i}{N} = \frac{1}{N} (X_1 + \dots + X_n)$$

**Ec. 3** Media aritmética

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (X_i - \text{Media}(x))^2}{N}}$$

**Ec. 4** Desviación estándar

Dónde:

$\text{Media}(x)$  = es el promedio de los datos

$X_i$  = es el conjunto de los datos

$N$  = es el número total de datos

$\sigma$  = desviación estándar de los datos

## 6. Resultados y discusiones.

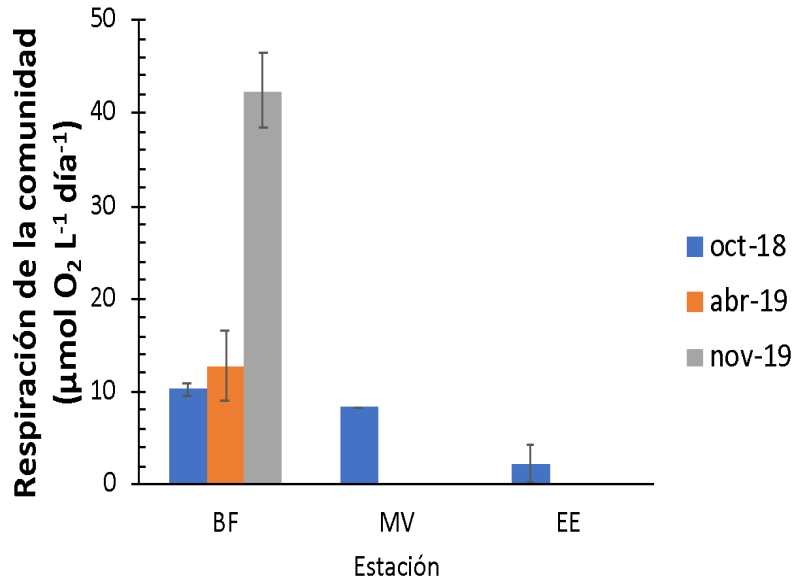
### 6.1 Tasas de respiración como parte del Metabolismo Neto del Ecosistema Pelágico en Bahía San Quintín.

Las tasas de la respiración de las comunidades microbianas heterótrofas ( $R_{com}$ ) consideran el consumo de oxígeno de organismos procariotas (bacterias y arqueas) y eucariotas (flagelados, ciliados, zooplancton, larvas de peces, etc.). En Bahía San Quintín la  $R_{com}$  se encontró en un intervalo de 2.2 a 42.4  $\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$  (Fig. 6), donde el valor mínimo se obtuvo en la estación ubicada en la boca (EE) para el mes de octubre en el año 2018, mientras que el valor máximo se presentó en la estación Bahía Falsa (BF) durante el mes de noviembre de 2019. Coincidentemente, Ibarra- Obando en 2004 reportó una  $R_{com}$  de 6  $\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$  en la región del canal de BSQ. Nuestros resultados de  $R_{com}$  comparados con otras regiones costeras se encuentran dentro del intervalo reportado (1.7 a 84  $\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ) según otros autores (Robinson et al., 1999; Robinson et al., 2005; Hopkinson and Smith, 2005; Robinson et al., 2019; Villegas-Mendoza et al., 2022). De acuerdo a estas magnitudes de  $R_{com}$ , BSQ es una laguna costera con una alta actividad respiratoria.

Los valores de  $R_{com}$  en BSQ permiten observar que la actividad respiratoria de la comunidad microbiana es mayor en el interior de la bahía que en la boca de esta. Durante el muestreo de octubre de 2018, se cuantificaron las tasas de  $R_{com}$  para las estaciones de BF, Molino Viejo (MV) y EE (10.2, 8.4, 2.2  $\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$ , respectivamente) de tal forma que, la estación ubicada en el brazo Este (BF) fue la que presentó una mayor  $R_{com}$ . Mientras que la estación que se encuentra en mayor interacción con el Pacífico (EE) fue al menos 4 veces menor a las otras dos estaciones. En los muestreos de abril y noviembre 2019 únicamente se obtuvieron tasas de respiración en la estación de BF, las cuales fueron de 12.7 y 42.4  $\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$ .

Además, para el mes de abril 2019 se obtuvo una tasa de respiración *in situ* en la estación de BF de  $13.2 \mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$ . Los cambios en la  $R_{\text{com}}$  dentro y fuera de la bahía pueden deberse a la calidad del sustrato disponible en cada una de ellas (Maske et al., 2017; Robinson, 2019). Además, se ha documentado que el carbono orgánico lábil es mayor en la boca que en el interior de la bahía (Aveytua, 2002), lo cual coincide con nuestros resultados, mostrando que BSQ presenta altas tasas de respiración y sugiere que hay sustrato orgánico disponible para la remineralización, siendo la boca, la región en la que hay menor consumo de DOC.

Por otro lado, al integrar los tres periodos de muestreo y al comparar las tasas de  $R_{\text{com}}$  en BF (estación que se cuantificó en los tres periodos), se observan mayores tasas de respiración en los meses de octubre y noviembre que con respecto al mes de abril (Fig. 6). Algunos autores han reportado que para noviembre se incrementa la actividad metabólica de la bahía y durante abril se tiene alta productividad primaria (Camacho-Ibar et al., 2003; Camacho-Ibar and Hernández-Ayón, 2007). Lo anterior concuerda con nuestros resultados y sugiere cambios en la estructura de la comunidad microbiana planctónica, donde se observa una dominancia de organismos heterótrofos en los meses de octubre y noviembre.



**Figura 6.** Tasas de respiración de la comunidad ( $R_{com}, \mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ) para las estaciones de Bahía Falsa (BF), Molino Viejo (MV) y la estación en la boca (EE). Durante los meses de octubre 2018 (color azul), abril 2019 (color naranja ) y noviembre 2019 (color gris) en Bahía San Quintín.

La magnitud de las tasas de respiración bacteriana ( $R_{pro}$ ) cuantifica la actividad respiratoria de organismos heterótrofos con un tamaño de ente 0.2 y 2  $\mu\text{m}$ . En este trabajo las tasas de  $R_{pro}$  se encontraron en un intervalo entre 15.4 y 90.3  $\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$ , en los meses de octubre 2018, abril y noviembre 2019. El valor mínimo se obtuvo en la estación BF en abril 2019 y el valor máximo se presentó en octubre 2018 en la estación de BF (Fig. 7). Para octubre 2018, se observó una mayor tasa de  $R_{pro}$  en la estación del brazo oeste (BF), seguido por la estación más interna ubicada en el brazo este (MV) y por último la estación cercana a la boca de la bahía (EE) (90.3, 37.6 y 22.6  $\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$ , respectivamente). En el caso particular de BSQ, no se han reportado tasas de respiración de los procariotas de forma previa a este trabajo

pero observamos que la magnitud de las tasas de  $R_{pro}$  es mayor a las tasas de  $R_{com}$  (Fig. 6). Algunos autores han reportado que el porcentaje al que equivalen las tasas de respiración de los procariotas heterótrofos va desde el 15 hasta el 91% de la respiración total (Robinson et al., 1999, Sherry et al., 1999; Robinson et al., 2019; Villegas-Mendoza et al., 2022) donde las regiones oceánicas tienen una menor actividad respiratoria que las zonas costeras. Algunos autores han reportado que en estas regiones el porcentaje de respiración por procariotas va del 15 al 52% (Robinson et al., 1999; Robinson et al., 2019) mientras que en las zonas costeras puede representar hasta el 91% de la respiración total ( Sherry et al., 1999; Villegas-Mendoza et al., 2022). En BSQ se observa una alta actividad respiratoria de los procariotas heterótrofos en la remineralización de la materia orgánica, que coincide con lo reportado por otros autores en regiones costeras.

En BSQ no existen antecedentes de cuantificación de  $R_{pro}$  con los que comparar nuestros datos de respiración procariota, sin embargo, en la zona occidente del Pacífico se han reportado valores de  $R_{pro}$  en un intervalo que varía entre 12 y 76.8  $\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$  (Weng Lee et al., 2009). Las tasas de  $R_{pro}$  cuantificadas en BSQ (Fig. 7) se encuentran dentro de este intervalo, excepto en el caso particular de la estación de BF en el mes de octubre de 2018. Se sugiere que la fuente de carbono orgánico lábil que sustenta la actividad respiratoria pelágica ( $R_{pro}=90.3 \mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ) tiene relación con la alta productividad biológica bentónica (Hernández-Ayón et al., 2007; Aveytua et al., 2008) reportada para el sitio (ver tabla II). Nuestros datos sugieren que el sustrato orgánico producido por *Zostera marina* y *Ulva sp.* es la principal fuente de sustrato orgánico para la respiración pelágica procariota.

**Tabla II.** Contenido total de carbono (t) en Bahía San Quintín asociado con la biomasa de *Ulva sp* y *Zostera marina*.

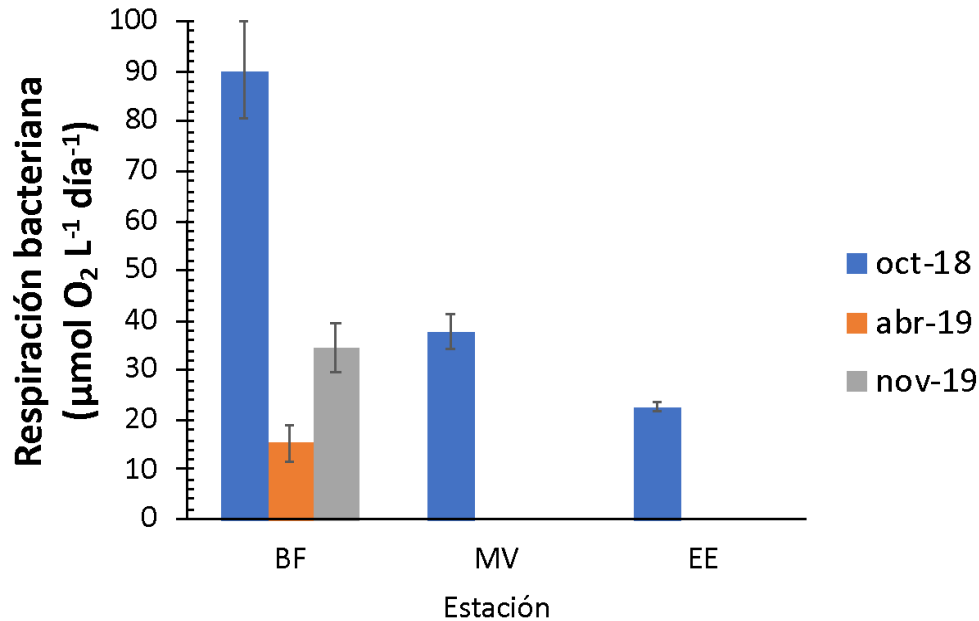
<b>Organismo</b>	<b>Contenido de Carbono (t)</b>	<b>Temporada</b>	<b>Cita</b>
<i>Ulva sp.</i>	1400	Marzo-Mayo	(Aveytua et al., 2008)
<i>Ulva sp.</i>	1160	Junio-Agosto	(Aveytua et al., 2008)
<i>Ulva sp.</i>	35	Diciembre-Febrero	(Aveytua et al., 2008)
<i>Zostera marina</i>	30	Enero- Junio	(Ibarra-Obando et al., 2007)
<i>Zostera marina</i>	369	Mayo- Junio	(Camacho-Ibar et al., 2007)
<i>Zostera marina</i>	726	Septiembre-Octubre	(Camacho-Ibar et al., 2007)
<i>Ulva sp.</i>	424	Mayo- Junio	(Camacho-Ibar et al., 2007)
<i>Ulva sp.</i>	57	Septiembre-Octubre	(Camacho-Ibar et al., 2007)

Al igual que con las tasas de  $R_{com}$ , la  $R_{pro}$  presenta cambios temporales en la estación de BF (estación que se cuantificó en los tres muestreos). La respiración procariota fue mayor en octubre 2018, en abril 2019 disminuyó al menos 6 veces y se incrementó para noviembre 2019 (90.3, 15.4 y 34.7  $\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$ , respectivamente). Existen distintos factores que pudieran propiciar las variaciones temporales de las tasas de respiración. Uno de los factores corresponde a los cambios en la estructura de la comunidad microbiana, donde las

condiciones oceanográficas en los meses de octubre y noviembre en BSQ favorecen la participación de las comunidades de los procariontas heterótrofos y en abril estas condiciones hidrográficas permitan que dominen las comunidades autotróficas. Otro factor a considerar, como un regulador de las tasas de respiración a lo largo del tiempo, es la disponibilidad del sustrato orgánico. Se ha reportado que esta disponibilidad de sustrato depende de la concentración y de la calidad del sustrato orgánico, es decir su composición química (Zobell,1946; Fang et al.,2005; Arias-Andres et al.,2018; Weng et al., 2019; Schlüter et al.,2019; Zhang et al., 2020). A su vez, las tasas de respiración dependen del sustrato orgánico y de la temperatura (Maske et al., 2017). Nuestros resultados de las tasas de respiración pudieran sugerir que existe mayor sustrato disponible en los meses de octubre y noviembre - meses en los cuales las tasas de respiración son mayores-. De tal forma que , los cambios temporales en las tasas de respiración están dados en función de los cambios hidrográficos de la bahía y la disponibilidad del sustrato orgánico lábil.

En BSQ nuestros resultados sugieren, además, variaciones espaciales en las tasas de respiración (observados en octubre). Estos cambios espaciales pueden estar relacionados con los tiempos de residencia, que de acuerdo con lo reportado son de aproximadamente 2 días en la boca, de 11 a 21 días en el brazo este (MV) y de 4 a 6 días en el brazo oeste (BF) (Camacho-Ibar et al., 2003). En la boca de la bahía, donde los tiempos de residencia son menores, se espera que haya mayor interacción con el océano Pacífico incrementando la entrada de nutrientes, principalmente nitratos, que favorecen a los organismos autotróficos por lo que vemos menores tasas de respiración en la estación cercana a la boca (Fig. 6). Además, el intercambio de agua con el Océano Pacífico por efecto de las mareas genera

cambios en el estado metabólico de BSQ (Hernández-Áyon et al., 2007). Durante las mareas vivas existe una circulación “positiva”, es decir, hay un flujo de agua hacia el interior de la bahía a través de los canales profundos. Mientras que en mareas muertas, esta intensidad disminuye y hay una salida del flujo de agua hacia la boca (región somera) de BSQ (Flores-Vidal, 2006). Además, BSQ es una laguna costera somera en la cual, la productividad primaria (PP) es una suma de la PP bentónica y pelágica, que a su vez, es fuente de carbono orgánico para los heterótrofos (Del Giorgio and Duarte, 2002; López-Urrutia et al., 2006; Del Giorgio and Williams, 2007; Villegas et al., 2022). Con base en nuestros resultados (Fig. 6 y Fig. 7) observamos que existe mayor actividad respiratoria en el interior que fuera de la bahía, en el interior se esperaría una mayor acumulación de sustrato orgánico asociado con mayores tiempos de residencia y la contribución de *Z.marina* (su distribución está principalmente en el interior de la bahía). Por lo tanto, los tiempos de residencia, las mareas y la productividad propia de cada sitio pueden ser factores que controlan la actividad metabólica de BSQ.



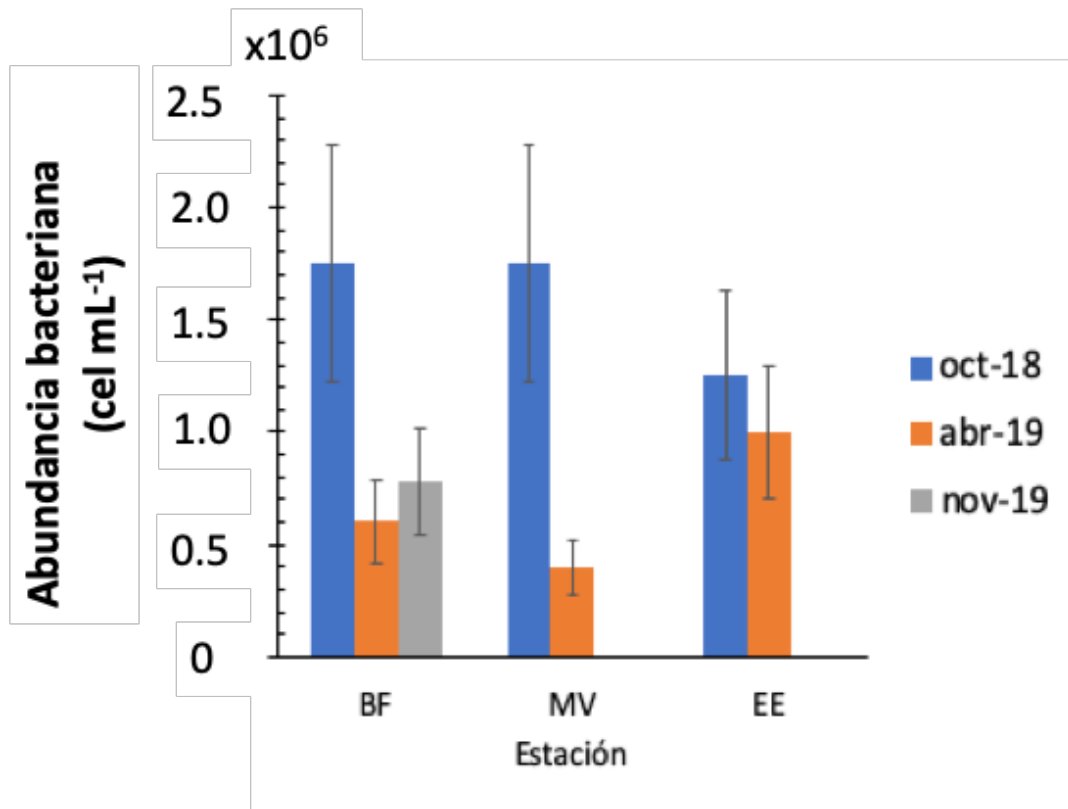
**Figura 7.** Tasas de respiración bacteriana ( $R_{pro}$ ,  $\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ) para las estaciones de Bahía Falsa (BF), Molino Viejo (MV) y la estación en la boca (EE). Durante los meses de octubre 2018 (color azul), abril 2019 (color naranja) y noviembre 2019 (color gris) en Bahía San Quintín.

### **6.2 Control top-down en la abundancia bacteriana en Bahía San Quintín.**

La abundancia bacteriana (AB) expresa la cantidad de células por unidad de volumen de agua de mar. En BSQ la abundancia bacteriana presentó un mínimo de  $4 \times 10^5 \text{ cel mL}^{-1}$  en la estación MV para el mes de abril y un máximo de  $1.75 \times 10^6 \text{ cel mL}^{-1}$  en las estaciones BF y MV durante el mes de octubre 2018 (Fig. 8). El valor mínimo de AB coincide con el intervalo reportado en la literatura de  $2.6$  a  $9.1 \times 10^5 \text{ cel mL}^{-1}$  (Lee et al., 2001) para regiones del Pacífico Norte, y ambos valores concuerdan con los documentados en BSQ de  $0.6$  a  $1.9 \times 10^6 \text{ cel mL}^{-1}$  (Aveytua, 2002). Algunos autores ya han reportado que la baja variabilidad en las abundancias bacterianas se debe a un control por parte de sus predadores (Gocke et al., 2004;

Silva et al., 2019; Pradeep-Ran et al., 2022). Lo que observamos en nuestros resultados de AB es una baja variabilidad (Fig. 8) la cual puede estar asociada con el control ecológico realizado por los bacterívoros en BSQ.

Los resultados sugieren que la mayor abundancia bacteriana en los meses de octubre 2018 y noviembre 2019, con respecto al mes de abril 2019 (Fig. 8), responden a las condiciones oceanográficas de BSQ que propician cambios en las comunidades de los bacterívoros que ejercen un control tipo top-down sobre las abundancias celulares de los procariontas. En relación a nuestros datos de  $R_{pro}$  observamos un incremento en las abundancias bacterianas en los meses de octubre 2018 y noviembre 2019, mientras que los valores menores se muestran en abril 2019. Con base en los resultados, se puede sugerir que en BSQ la abundancia bacteriana está controlada por la bacterivoría y por los factores físico-químicos en la columna de agua. Sin embargo, es importante considerar el papel de los virus y nanoflagelados quienes de acuerdo con lo reportado en la literatura juegan un papel importante en el control top-down de las abundancias bacterianas, se sabe que los virus podrían ejercer un control del 60% sobre la densidad celular y los nanoflagelados heterótrofos un 45% (Pradeep-Ran et al., 2022). Por lo cual, sugerimos que en BSQ la AB está controlada por los bacterívoros del fitoplancton, no obstante, en la literatura no se encontró información que indique el porcentaje del control que ejerce el fitoplancton sobre las abundancias bacterianas y se resalta la importancia de considerar esta información para las comunidades microbianas.



**Figura 8.** Abundancia Bacteriana (AB, cel mL<sup>-1</sup>) para las estaciones de Bahía Falsa (BF), Molino Viejo (MV) y la estación en la boca (EE). Durante los meses de octubre 2018 (color azul), abril 2019 (color naranja ) y noviembre 2019 (color gris) en Bahía San Quintín.

### ***6.3 Metabolismo Neto del Ecosistema Pelágico en Bahía San Quintín.***

El metabolismo neto del ecosistema pelágico (MNEP) es positivo (autotrófico) cuando la producción primaria excede la respiración y negativo (heterotrófico) cuando la respiración excede la producción. En este trabajo se cuantificó el MNEP para los meses de abril y noviembre 2019, se encontró que durante el mes de abril el MNEP fue predominantemente autotrófico con un valor positivo de  $1516.5 \mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$  (tabla. III). A diferencia de lo esperado para BSQ, ya que algunos autores han propuesto que Bahía San Quintín es un sistema con un MNEP predominantemente heterotrófico con un intervalo entre  $-128$  y  $-176 \mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$  (Camacho-Ibar et al., 2003; Camacho-Ibar and Hernández-Ayón, 2007). Se propone que durante abril, existió un control tipo bottom-up sobre el MNEP donde las condiciones oceanográficas, como la disponibilidad de nutrientes y los factores físicos (Nixon and Buckley, 2002) de la bahía en este periodo favorecen a la productividad primaria.

En noviembre el MNEP cuantificado fue negativo indicando que la respiración dominó sobre la producción primaria, el valor que se obtuvo fue de  $-136.7 \mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$  (ver tabla III). Al igual que en las abundancias bacterianas y en las tasas de respiración, se observa que existe un control por depredación en el MNEP para el mes de noviembre. Particularmente, durante este mes se obtuvo un MNEP predominantemente heterotrófico, donde la disponibilidad de sustrato orgánico bentónico y las condiciones hidrográficas permitieron que se lleven a cabo procesos de respiración y se presenten en BSQ condiciones heterótroficas como se ha reportado con anterioridad en la bahía (Camacho-Ibar et al., 2003; Camacho-Ibar and Hernández-Ayón, 2007).

**Tabla III.** Tasas de producción primaria ( $\mu\text{g C L}^{-1} \text{h}^{-1}$ ) a partir de la incorporación de  $^{13}\text{C}$ , tasas de respiración ( $\mu\text{mol O}_2 \text{L}^{-1} \text{d}^{-1}$ ), tasas de producción de oxígeno ( $\mu\text{mol O}_2 \text{L}^{-1} \text{d}^{-1}$ ) y la cuantificación del metabolismo neto (Producción – respiración;  $\mu\text{mol O}_2 \text{L}^{-1} \text{d}^{-1}$ ).

<b>Muestreo</b>	<b>Producción</b>	<b>Respiración</b>	<b>Producción de</b>	<b>Metabolismo</b>
<b>2019</b>	<b>primaria <math>^{13}\text{C}</math></b>	<b>(<math>\mu\text{mol O}_2 \text{L}^{-1} \text{d}^{-1}</math>)</b>	<b>oxígeno</b>	<b>neto</b>
	<b>(<math>\mu\text{g C L}^{-1} \text{h}^{-1}</math>)</b>		<b>(<math>\mu\text{mol O}_2 \text{L}^{-1} \text{d}^{-1}</math>)</b>	<b>(<math>\mu\text{mol O}_2 \text{L}^{-1} \text{d}^{-1}</math>)</b>
Abril	0.45	14.16	1530.7	1516.54
Noviembre	< Ld	78.28	-56.4	-136.68

Ld= límite de detección ( $0.005 \mu\text{g C L}^{-1} \text{h}^{-1}$ )

Las surgencias son un factor que puede influir en el MNEP en BSQ. Se encontró un Índice de Surgencia Costero (CUI) de 22.2, 28.9 y 20  $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$  por 100 m de costa, en los periodos de octubre 2018, abril y noviembre 2019 (ver tabla III), para estos mismos periodos el BEUTI (que es un indicador del flujo vertical de  $\text{NO}_3$ ) fue de 0.4, 3.2 y 0.3  $\text{mmol m}^{-1} \text{s}^{-1}$ , respectivamente (ver tabla IV). En BSQ hay un cambio de los controles ecológicos a través del tiempo que pudieran estar relacionados con los índices de surgencia, por ejemplo, en el mes de abril se presentó un control tipo bottom-up y en el mes de noviembre un control tipo top down. Se ha documentado que en BSQ la interacción con las surgencias acarrea nutrientes desde el Pacífico adyacente y se introducen a la bahía por acción de las mareas (Álvarez-Borrego, 2004) esta introducción de nutrientes acarrea, entre otros nutrientes, nitrato que favorece a los productores primarios, razón por la cual, en el mes de abril se tienen mayores índices de surgencia y un MNEP predominantemente autotrófico con un control tipo bottom-up. Nuestros resultados sugieren que en BSQ los cambios en los índices de surgencia propician cambios en el MNEP de la bahía.

En nuestros resultados de índices de surgencia y MNEP observamos que hay cambios en el estado metabólico de BSQ asociados con el sistema de surgencias, lo cual concuerda con lo reportado por otros autores. Por ejemplo: durante 2007 en las costas de Baja California ocurrió un retraso del sistema de surgencias en la Corriente de California lo cual originó un aumento en las temperaturas de la columna de agua en BSQ, también en 2014 se presentó una condición anómala cálida que incrementó 2 °C la temperatura de la columna de agua, lo que propició cambios de un sistema heterotrófico a uno parcialmente autótrofo con una media de  $2.2 \pm 7.1 \text{ mmol C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$  (Ávila-López et al., 2017; Barth et al., 2007). Nuestros resultados podrían asociarse a los cambios en las tasas de respiración con un CUI menor, no obstante, la eficiencia de crecimiento bacteriano se vio favorecido con un mayor índice de surgencia (Anexo 9.1, Tabla I) lo que significa una mayor remineralización del carbono convertido en células procariotas nuevas. En general, se ha documentado que bajas temperaturas mejoran la utilización de DOC lábil utilizado en la producción bacteriana (Silva et al., 2019). Por lo anterior, los cambios en la temperatura de la columna de agua relacionados con la intensidad o disminución de las surgencias pueden llevar a cambios en las variables metabólicas de los procariotas heterótrofos.

En este trabajo se encontró que las surgencias no son un factor que controla a las tasas de respiración, pero sí influyen en la estructura de la comunidad microbiana. Además, en el mes de abril, cuando se presenta un CUI de  $28.9 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  por 100 m de costa, se tiene la mayor eficiencia de crecimiento bacteriano de 30 y 55% (Anexo 9.1, Tabla I). También se muestra que en noviembre 2019, cuando el CUI fue menor, se observó una mayor tasa de respiración por parte de la comunidad, es decir, una  $R_{\text{com}}$  en BF  $42.4 \text{ } \mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$ , con este resultado

una vez más se observa que la relajación de la surgencia favorece la participación de otros organismos eucariotas heterótrofos además de los procariotas a las tasas de respiración. Por lo anterior se sugiere que, en BSQ la variabilidad de las surgencias genera cambios en la estructura de la comunidad y particularmente cuando hay relajación de la surgencia, estos cambios favorecen a las comunidades heterótrofas.

Con respecto a la relación entre la  $R_{com}$  y la  $R_{pro}$  (Fig. 9) se observa que en la estación de BF para el mes de octubre 2018 la respiración realizada por los procariotas es mayor con respecto a la respiración de la comunidad; en el mes de abril 2019 observamos que la  $R_{pro}$  se equipara con la  $R_{com}$ . Finalmente, en el mes de noviembre 2019 la  $R_{com}$  es dominante sobre  $R_{pro}$ , en este periodo se tuvo mayor contribución de otros organismos heterótrofos aunque la respiración de los procariotas heterótrofos representan el mayor porcentaje de la respiración de la comunidad. Al comparar estos resultados con las surgencias se encontró que, cuando se tienen altos índices de surgencia, se favorecen las comunidades autótrofas. Esto ocurre principalmente en los meses de abril a julio en donde las surgencias fertilizan las aguas de BSQ y como resultado se tiene un aumento en la concentración de clorofila, máximos de nitrato y salinidad y mínimos de temperatura (Pennington and Chávez, 2002; Bart et al., 2007). Esto coincide con nuestros resultados en el mes de abril, cuando se tuvo un MNEP predominantemente autótrofo bajo condiciones de altos índices de surgencia y un MNEP predominantemente heterótrofo (con alta actividad respiratoria) en periodos de bajas surgencias. Resaltando nuevamente, que en el mes de abril existe un control tipo bottom-up sobre las tasas de respiración y en el mes de noviembre un control top-down.

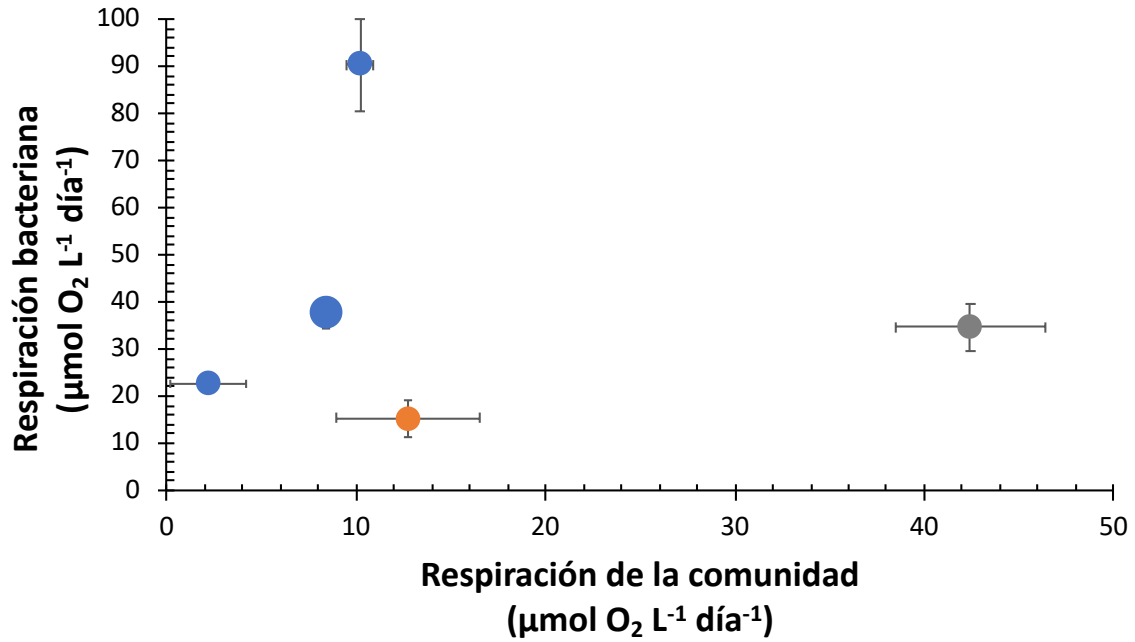
Otra explicación a los cambios en el MNEP en BSQ (predominantemente autotrófico en abril y heterotrófico en noviembre) por efecto de las surgencias es que, cuando los periodos del viento son más cortos, se disminuye la surgencia y se forma una circulación homogénea con corrientes de  $1 \text{ cm s}^{-1}$ , y es la marea el principal forzador que modula el transporte horizontal en la bahía (Flores-Vidal, 2006). Cuando esto ocurre hay incremento de carbono total (Ct) a la bahía introducido por la marea viva que equivale hasta  $250 \mu\text{mol kg}^{-1}$  en la región más interna de BSQ. Como resultado de este incremento, en el carbono total hay un aumento en la  $p\text{CO}_2$ , por lo que hay una dirección de  $\text{CO}_2$  con gradiente océano-atmósfera (Hernández-Ayón et al., 2007). De tal forma que se espera que en relajación de surgencia y marea viva se tenga una mayor actividad respiratoria donde habrá una salida de  $\text{CO}_2$  del sistema marino. Nuestros resultados coinciden con lo anterior, ya que en octubre y noviembre (meses con menor índices de surgencia ) se tuvo una mayor actividad respiratoria en BSQ.

Los cambios en la presión parcial del dióxido de carbono se contrarrestan con la presión parcial del oxígeno, ya que se espera que haya un mayor consumo de este gas. Particularmente, el oxígeno estimado en la columna de agua durante los meses de abril y noviembre se estimó a partir de las ecuaciones termodinámicas TEOS-10, para obtener el porcentaje de la saturación del oxígeno en la columna de agua al compararla con la concentración de oxígeno medida *in situ* (Fig. 10). Se encontró que en abril la saturación del oxígeno fue mayor al 100 % durante los días de muestreo (Fig. 10a) y en noviembre menor al 100% (Fig. 10b), en ambos casos se asocia con el índice de surgencia en el océano adyacente  $28.9$  y  $20 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  por  $100 \text{ m}$  de costa, respectivamente. En el mes de mayor surgencia hubo un incremento en la producción primaria (Tabla. III) lo que incrementa la

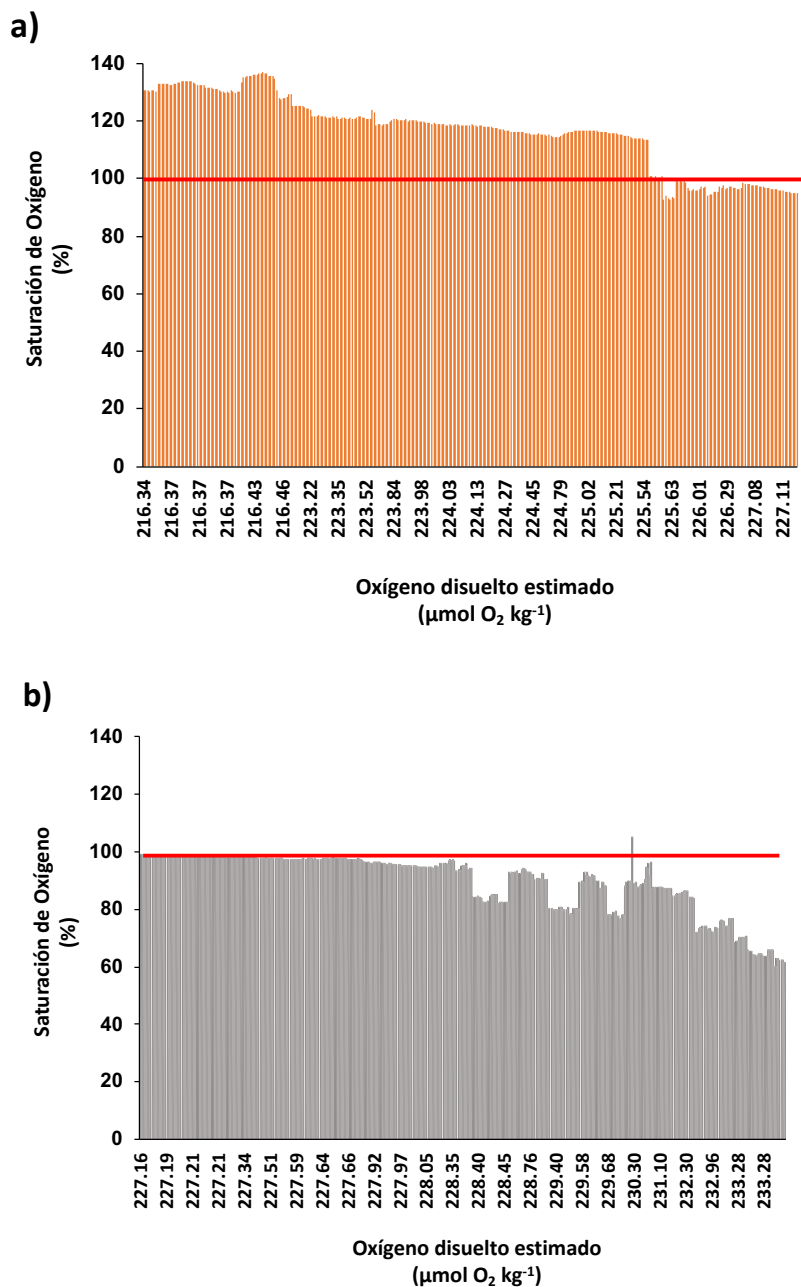
concentración del oxígeno en la columna de agua como subproducto del proceso metabólico de la fotosíntesis. Mientras que, en noviembre, al incrementar la pCO<sub>2</sub> en el océano, se espera haya más respiración, tal cual se observa en las figuras 6 y 7. Estos resultados muestran que en BSQ las surgencias son un factor a considerar para cuantificar el MNEP.

**Tabla IV.** Tasas de respiración ( $R_{com}$  y  $R_{pro}$ ;  $\mu\text{M O}_2 \text{ d}^{-1}$ ), abundancia bacteriana (AB;  $\text{cel mL}^{-1}$ ) e índices de surgencias CUI ( $\text{m}^3 \text{ s}^{-1}$  por 100 m de costa) y BEUTI ( $\text{mmol m}^{-1} \text{ s}^{-1}$ ) en las estaciones de Bahía Falsa (BF), Molino Viejo (MV) y la estación en la boca (EE) en la Bahía de San Quintín.

Muestreo	Estación	$R_{com}$	$R_{pro}$	AB	CUI	BEUTI
		( $\mu\text{M O}_2 \text{ d}^{-1}$ )	( $\mu\text{M O}_2 \text{ d}^{-1}$ )	( $\text{cel mL}^{-1}$ ) $\times 10^6$	( $\text{m}^3 \text{ s}^{-1}$ 100 m)	( $\text{mmol m}^{-1} \text{ s}^{-1}$ )
<b>Octubre 2018</b>	BF	10.2	90.3	1.7	22.4	0.4
	MV	8.4	37.6	1.7		
	EE	2.2	22.6	1.2		
<b>Abril 2019</b>	BF	12.7	15.4	0.6	28.9	3.2
	MV	-	-	0.4		
	EE	-	-	1.0		
<b>Noviembre 2019</b>	BF	42.4	34.7	0.8	20.0	0.3



**Figura 9.** Tasas de respiración  $R_{\text{com}}$  vs  $R_{\text{pro}}$  ( $\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ) para las estaciones de Bahía Falsa (BF), Molino Viejo (MV) y la estación en la boca (EE). Durante los meses de octubre 2018 (color azul), abril 2019 (color naranja ) y noviembre 2019 (color gris) en Bahía San Quintín.



**Figura 10.** Concentración oxígeno disuelto estimado en la columna de agua ( $\mu\text{mol O}_2 \text{ kg}^{-1}$ ) calculado con las ecuaciones termodinámicas TEOS y la saturación de oxígeno (%) para los meses de abril 2019 (a) y noviembre 2019 (b) en la estación de Bahía Falsa (BF). La línea roja indica el 100 % y es un referente de la sobresaturación ( $>100$ ) o subsaturación ( $<100$ ).

#### **6.4 Producción primaria como parte del Metabolismo Neto del Ecosistema Pelágico: Control bottom-up en Bahía San Quintín.**

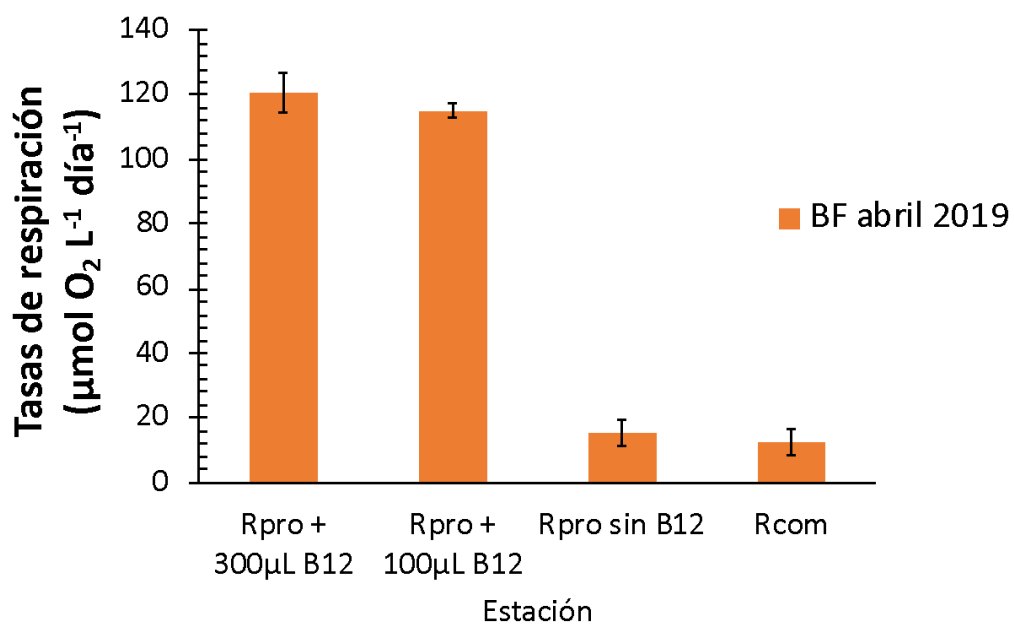
En BSQ existe una aparente dominancia autotrófica para el mes de abril y un dominio de la heterotrofia en el mes de noviembre. Nuestros resultados de producción primaria cuantificada con la incorporación de  $^{13}\text{C}$  para los muestreos realizados en abril y noviembre de 2019 en la estación de BF fueron, respectivamente, de  $0.25 \mu\text{g C L}^{-1} \text{ h}^{-1}$  y menor a  $0.005 \mu\text{g C L}^{-1} \text{ h}^{-1}$ . Del mismo modo, la producción de  $\text{O}_2$  fue de  $1530.7 \mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$  en el mes de abril y no se tuvo producción de oxígeno en el mes de noviembre, sino que hubo un consumo de  $-56.4 \mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$  (Tabla. III). Lo anterior coincide con la variabilidad que se ha documentado en BSQ, donde la producción primaria pelágica es más alta en primavera y menor durante el invierno (Lara-Lara and Álvarez, 1975). No obstante, durante los meses de septiembre a octubre la producción primaria se asocia con la biomasa de la especie *Zostera marina* (ver tabla. II; Hernández-Ayón et al., 2007; Aveytua et al., 2008). Nosotros observamos que durante el mes de abril 2019 la producción primaria pelágica dominó sobre la respiración, mientras que en noviembre 2019 la respiración predominó sobre la producción primaria pelágica, donde el sustrato de carbono pudiera provenir de los productores primarios bentónicos de la región coincidentemente con las tasas de respiración.

En octubre la menor abundancia fitoplanctónica se encontró en la estación de Bahía Falsa con un valor de 5.8 y de  $15.5 \text{ cel mL}^{-1}$  en la estación de la boca de la bahía (EE) (Fig. 13). La abundancia fitoplanctónica fue mayor durante el mes de abril que en noviembre 2019, para el primer mes se encontró una abundancia celular de 10.1, 1.8 y  $40 \text{ cel mL}^{-1}$  en las estaciones de MV, EE y BF, mientras que en el mes de noviembre con un valor de 2.7, 10.1 y  $1.6 \text{ cel mL}^{-1}$ , respectivamente (Fig. 13). En términos generales, para el mes de abril BF se presentó mayor

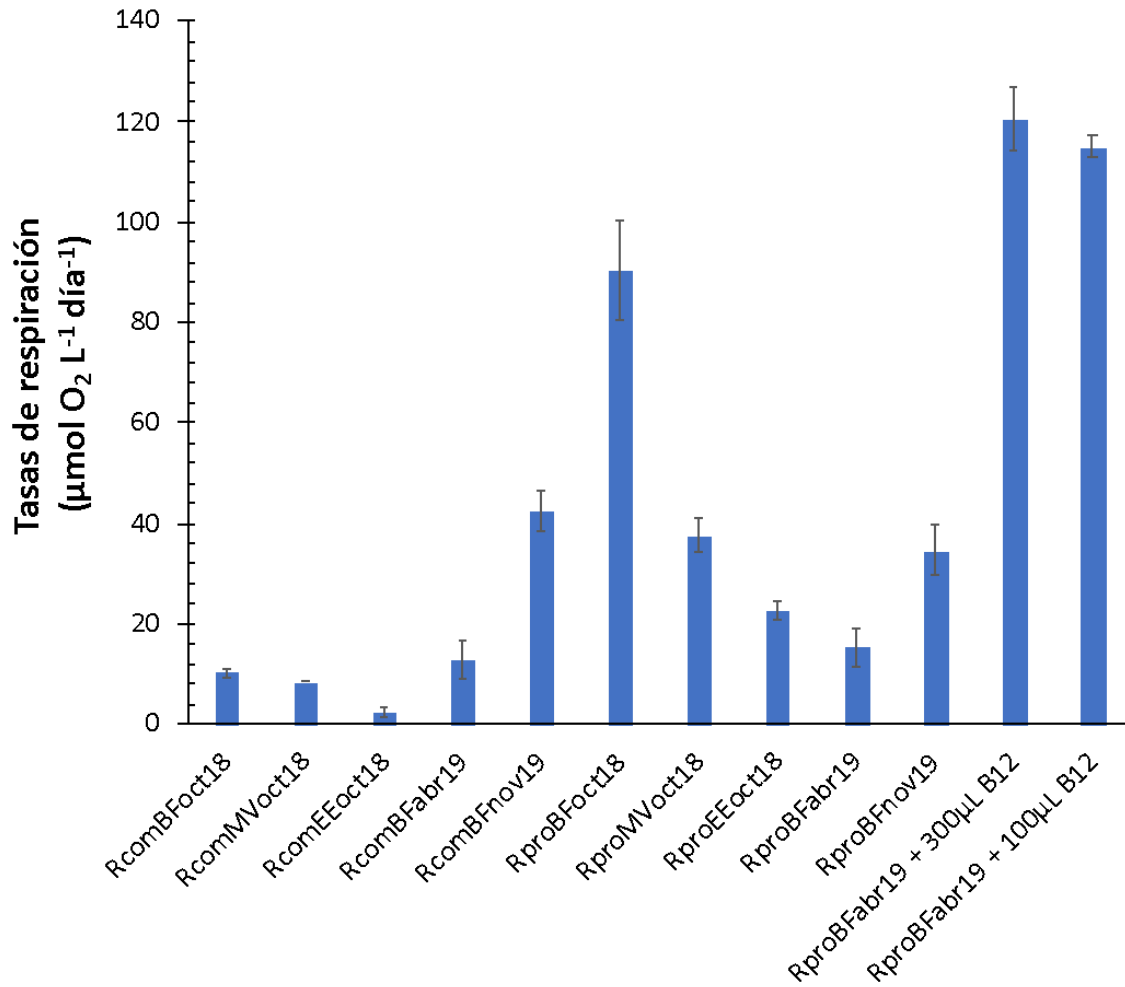
abundancia fitoplanctónica que el resto de la bahía. Sin embargo, en los meses de octubre 2018 y noviembre 2019 es esta región la que presentó menor abundancia celular fitoplanctónica (Figura. 13). Lo anterior coincide con lo ya reportado para la bahía en donde se tiene mayor abundancia fitoplanctónica durante el mes de abril, mayo, julio y septiembre 2016 de  $20 \text{ cel mL}^{-1}$  disminuyéndose la abundancia celular durante el invierno (Zumaya-Basurto, 2020). Tanto en el trabajo de Zumaya-Basurto como en este trabajo, se muestra que la mayor abundancia fitoplanctónica se presenta cuando se tienen índices de surgencia mayores que coincide con los reportados en otros trabajos de la región (Gracia-Escobar et al., 2014; Gracia-Escobar et al., 2015), de manera que en BSQ los periodos de alta surgencia favorecen a los organismos del fitoplancton.

Los resultados de este trabajo indican que en abril 2019 existió un control tipo bottom-up sobre el metabolismo neto del ecosistema pelágico (MNEP) en la bahía, sobre la abundancia y la actividad metabólica tanto en los productores primarios como en los procariotas. Por lo cual, se realizó un experimento adicional en el cual se agregaron 100 y 300  $\mu\text{L}$  de un stock de vitamina  $\text{B}_{12}$  a los cultivos para medir las tasas de respiración. Se encontró que las tasas de  $R_{\text{pro}}$  se incrementaron al menos 8 veces (Fig. 11) donde los valores fueron de 115.1 y 120.6  $\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$ , que, comparados con el resto de las tasas de respiración de este trabajo fueron las mayores tasas (Fig. 12). Esto podría ser un indicio de una limitación por vitamina  $\text{B}_{12}$  en BSQ, lo que concuerda con los resultados del capítulo anterior, en donde vemos mayores índices de surgencias durante este periodo, en el que posiblemente se introdujo vitamina  $\text{B}_{12}$  a la bahía favoreciendo a los productores primarios. De forma consistente se muestra que,

durante el mes de abril existe un control tipo bottom-up , donde la vitamina B<sub>12</sub> pudiera ser un nutriente orgánico limitante.



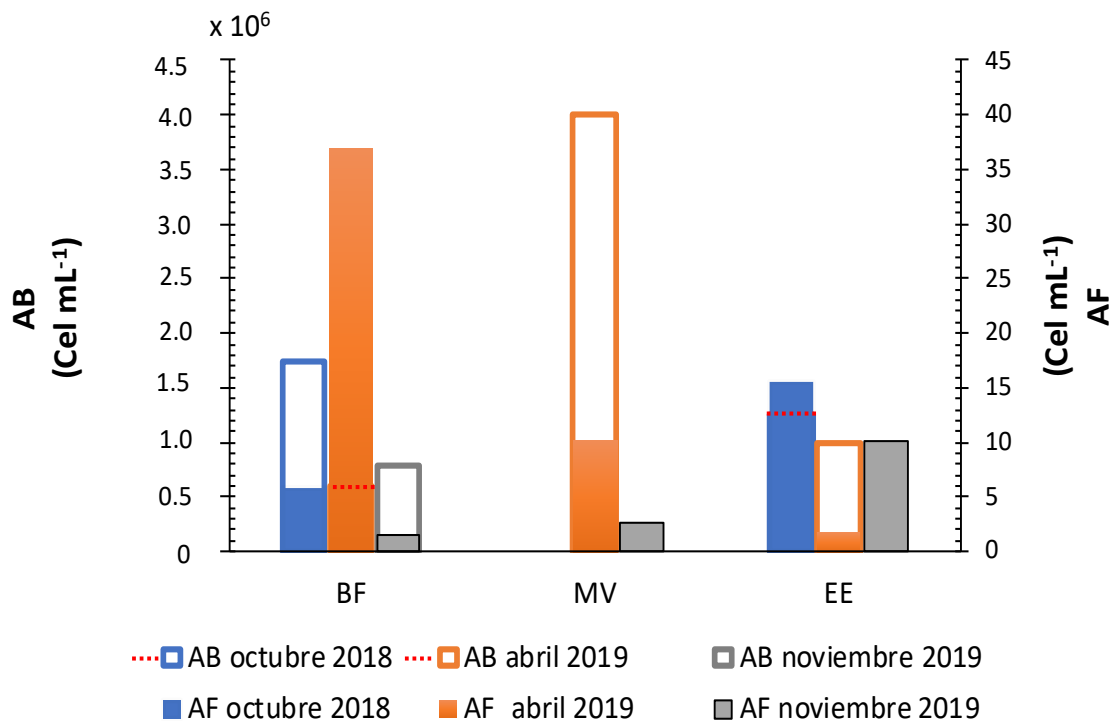
**Figura 11.** Tasas de respiración ( $\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ) al adicionar vitamina B<sub>12</sub> en la estación de Bahía Falsa (BF) durante el muestreo de abril 2019 en Bahía San Quintín.



**Figura 12.** Tasas de respiración, tanto  $R_{com}$  como  $R_{pro}$  ( $\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ) cuantificadas en BSQ durante octubre 2018, abril y noviembre 2019.

### ***6.5 Relación inversa entre la abundancia bacteriana y la abundancia fitoplanctónica en Bahía San Quintín.***

Al comparar la abundancia celular fitoplanctónica y bacteriana durante el mes de abril se observa que, en la estación EE con menor abundancia fitoplanctónica se observó la mayor abundancia celular bacteriana  $1 \times 10^6$  cel mL<sup>-1</sup> (Fig. 13) mismo caso ocurre en el mes de noviembre donde se tiene una abundancia fitoplanctónica de 1.6 cel mL<sup>-1</sup> y una abundancia bacteriana de  $7.8 \times 10^5$  cel mL<sup>-1</sup>. Con base en estos resultados, se observó una relación inversa entre la abundancia celular de los productores primarios pelágicos y los procariotas heterótrofos. Asociada, además del control bottom-up, a una competencia por los nutrientes inorgánicos entre las bacterias procariotas y el fitoplancton (Furhman, 1991), lo cual puede generar el desfase observado entre la abundancia celular de estos organismos. También se ha documentado que existe un desacoplamiento temporal entre la producción primaria y las tasas de respiración con una escala de días a semanas (Aristegui and Harrison, 2002; Lemée et al., 2002; Pradeep-Ram et al., 2022). Posiblemente por estas razones observamos que en BSQ existe una relación inversa entre las abundancias celulares de los procariotas y del fitoplancton.



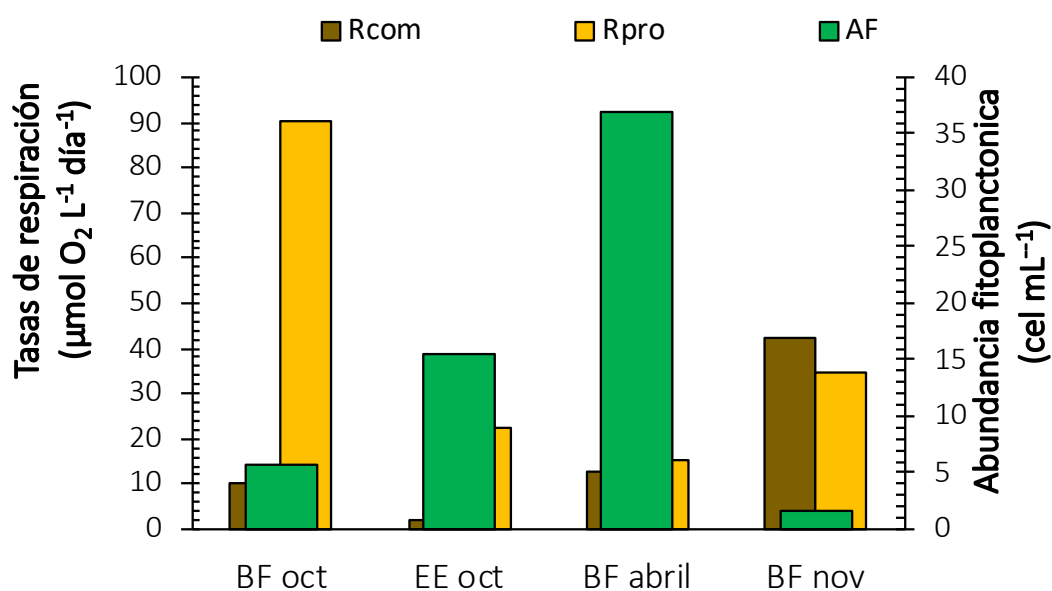
**Figura 13.** Abundancia celular bacteriana (AB, cel mL<sup>-1</sup>) y fitoplanctónica (AF, cel mL<sup>-1</sup>) para el mes de octubre 2018 (azul), abril 2019 (naranja) y noviembre 2019 (gris) corresponden a una estación cercana a Bahía Falsa (BF), una estación en la boca de BSQ (EE) y en molino viejo (MV) en Bahía San Quintín.

Ahora bien, respecto a la relación de la abundancia celular y las tasas de respiración se encontró que, en la estación de BF durante el mes de abril, cuando se presentó una abundancia celular de 37 cel mL<sup>-1</sup>, las tasas de respiración fueron de 12.7 y 15.4  $\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$  (Fig. 14). En el mes de noviembre la abundancia fitoplanctónica fue de 1.6 cel mL<sup>-1</sup> y las tasas de respiración fueron al menos dos veces mayor a las observadas durante el mes de abril, en el caso de octubre se presentó la  $R_{\text{pro}}$  mayor aun cuando la abundancia celular del fitoplancton fue de 5 cel mL<sup>-1</sup> (Figura. 14). Al observar la estación de BF que es en la que se tienen valores durante los tres periodos de muestreo, se muestra un desfase entre las tasas de respiración ya

que en el mes con mayor densidad celular fitoplanctónica no se ve favorecida la respuesta metabólica de los procariotas en la respiración. Por lo que se sugiere que, la abundancia celular del fitoplancton no es la fuente directa de carbono orgánico para los procariotas heterótrofos (Anexo 9.3, Fig. XIX) y que durante el periodo de abril 2019 se tiene un metabolismo neto del ecosistema pelágico autótrofo en donde existe un control tipo bottom-up en BSQ. Adicionalmente, al comparar con otro estudio que reporta una productividad primaria bruta global cuantificada en un intervalo entre 70 y 145 Gt C año<sup>-1</sup>, donde se propone que del 10 al 30% del carbono orgánico disuelto es respirado durante las 24 horas posteriores a su producción, por lo que existe un desacoplamiento entre las tasas de producción primaria bruta y la respiración (Carvalho et al., 2017). Este desacoplamiento reportado en la literatura puede ser la explicación al desfase entre la abundancia celular fitoplanctónica y el metabolismo de los procariotas heterótrofos que se observó en BSQ.

Por otra parte, en el océano abierto el procesamiento del carbono microbiano (la transferencia de DOC a carbono orgánico refractario) se ve influenciado por los nutrientes bajo dos escenarios: A) corresponde a condiciones con alta concentración de nutrientes los cuales reducirán la relación C: N y C:P movilizando el DOC e incrementando la respiración microbiana, es decir, mayor participación del enlace microbiano; para el escenario B) existe una entrada baja de nutrientes que incrementan la relación C:N y C:P, en donde se favorece la inmovilización de DOC y el decremento en la respiración bacteriana y ocurre una conversión a carbono refractario (Jiao et al., 2011). Particularmente, se ha propuesto que BSQ es un sumidero de nitrógeno y una fuente de fósforo (Camacho-Ibar et al., 2003; Camacho-Ibar and Hernández-Ayón, 2007) por lo que correspondería con el escenario “A” y se refleja en nuestros resultados de las tasas de respiración. Además, durante el mes de abril 2019, a

pesar de la posible introducción de nutrientes a la bahía por las surgencias, no se observa un incremento en las tasas de respiración. Por lo anterior se sugiere que, durante este mes, la razón C:N se incrementa porque hay una generación de carbono a través de la producción primaria (Fig. 14) reduciendo la movilización del carbono orgánico disuelto. Finalmente, se considera que para comprender los cambios en el MNEP en la bahía de San Quintín es importante cuantificar las razones de C:N bajo las distintas condiciones oceanográficas, siendo nuestros resultados un primer antecedente en el que se muestra una movilización del DOC posiblemente asociada con la concentración de los nutrientes de la bahía.



**Figura 14.** Tasas de respiración ( $\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$ )  $R_{\text{com}}$  (color café),  $R_{\text{pro}}$  (color amarillo) y la abundancia fitoplanctónica (color verde;  $\text{cel mL}^{-1}$ ) para las estaciones de Bahía Falsa (BF) y una estación en la boca de BSQ ( EE) durante el mes de octubre 2018. Para los meses de abril y noviembre 2019 en la estación de Bahía Falsa (BF).

### ***6.6 Cambios en la estructura de la comunidad fitoplanctónica y participación de las especies mixotróficas como control top-down.***

En Bahía San Quintín observamos que existe un control ecológico tipo top-down asociado con la estructura de la comunidad microbiana. En octubre 2018 y noviembre 2019 se encontró una mayor participación de grupos fitoplanctónicos mixotróficos con respecto a abril 2019. En abril 2019 las especies fitoplanctónicas autótrofas representaron entre un 89 al 100 %, en octubre del 27 al 62 % y en noviembre el intervalo fue del 45 a 58 % (Fig. 15). Ahora bien, se observa un cambio en el metabolismo de los productores primarios ya que se tuvo un incremento en el porcentaje de la comunidad mixótrofa en octubre y noviembre con respecto a abril (Fig. 15). Algunos autores han documentado que la participación del metabolismo mixótrofo genera cambios en la transferencia de materia y energía en la red trófica y se ha visto que en florecimientos algales nocivos de dinoflagelados mixotróficos, son estos los principales actores en la remineralización de la materia orgánica superando incluso a los procariotas heterótrofos (Lee et al., 2016; Millete et al., 2016; Mathos-Rodríguez, 2022). Con nuestros resultados inferimos que los cambios en el metabolismo neto del ecosistema pelágico en BSQ principalmente fueron generados por los cambios en la estructura de la comunidad fitoplanctónica.

Se encontró menor diversidad de especies mixotróficas en abril que en noviembre (Fig. 16), en abril se identificaron (Cano-Suzan,2021): *Dinophysis acuminata*, *Heterocapsa sp.*, *Prorocentrum micans*, *Protoperidinium sp.*, *Tripos furca*, *Euglenophyceae sp.* y *Tintinidos*, el mayor número de especies se registró en el brazo de Bahía Falsa (Fig. 16). En noviembre también se reportó la presencia de *Euglenophyceae sp.* y las especies de dinoflagelados

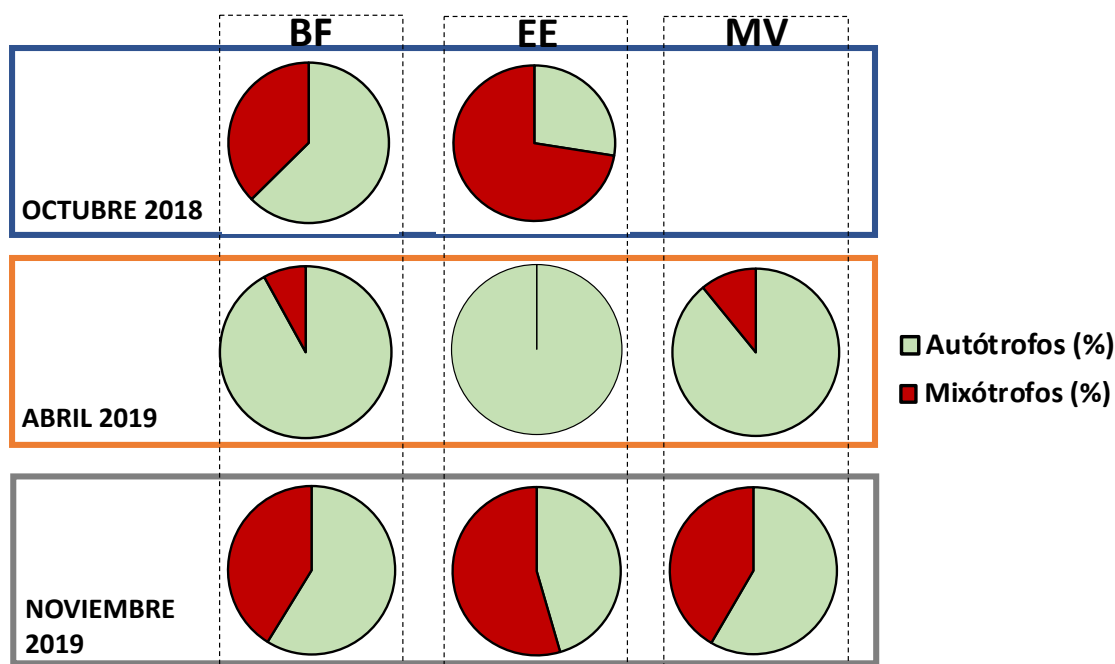
presentes fueron: *Gyrodinium sp.*, *Heterocapsa sp.*, *Karenia sp.*, *Oxytoxum sp.*, *Prorocentrum micans*, *Scrippsiella trochoidea*, *Phalacroma sp.*, *Protoberidinium sp.*, *Dinophysis sp.*, *Noctiluca sp.*, *Scrippsiella trochoidea*, *Lingulodinium polyedra*, *Tripes pentagonus*, *Gonyaulax sp.*, *Chattonella marina*. Es claro que, durante noviembre 2019, se observó una mayor diversidad de especies mixotróficas (Fig. 16). Se ha reportado que los grupos mixotróficos con capacidad de combinar su nutrición tienden a dominar en sistemas eutróficos (Mitra et al., 2014), como lo es BSQ (Camacho-Ibar et al., 2007) pero se observa que las especies mixotróficas en la bahía se incrementaron en octubre 2018 y noviembre 2019, meses donde la producción primaria fue menor (Fig. 14). En BSQ las especies mixotróficas son principalmente dinoflagelados y ciliados quienes incrementaron su abundancia celular en los meses de otoño-invierno. Mientras que, en el mes muestreado en primavera la comunidad fitoplanctónica estuvo conformada principalmente por diatomeas quienes no poseen la capacidad de ser mixotróficas.

Se sugiere que las especies de dinoflagelados y ciliados mencionadas en el párrafo anterior que han sido reconocidas por diversos autores como especies mixótrofas (Hansen and Nielsen, 1997; Jacobson and Anderson, 1996; Jeong et al., 2005; Kim et al., 2008; Hansen et al., 2011; Kyung et al., 2014; Lee et al., 2016; Millete et al., 2016), pueden presentar distintas formas de realizar su mixotrofia. Particularmente en BSQ, se sugiere que las especies del fitoplancton pertenecen al grupo de los mixótrofos constitutivos quienes son fagótrofos y tienen una capacidad inherente para la fototrofia (Mitra et al., 2016) razón por la cual, contribuyen a la respiración de BSQ, fagocitan a las células y controlan su abundancia celular.

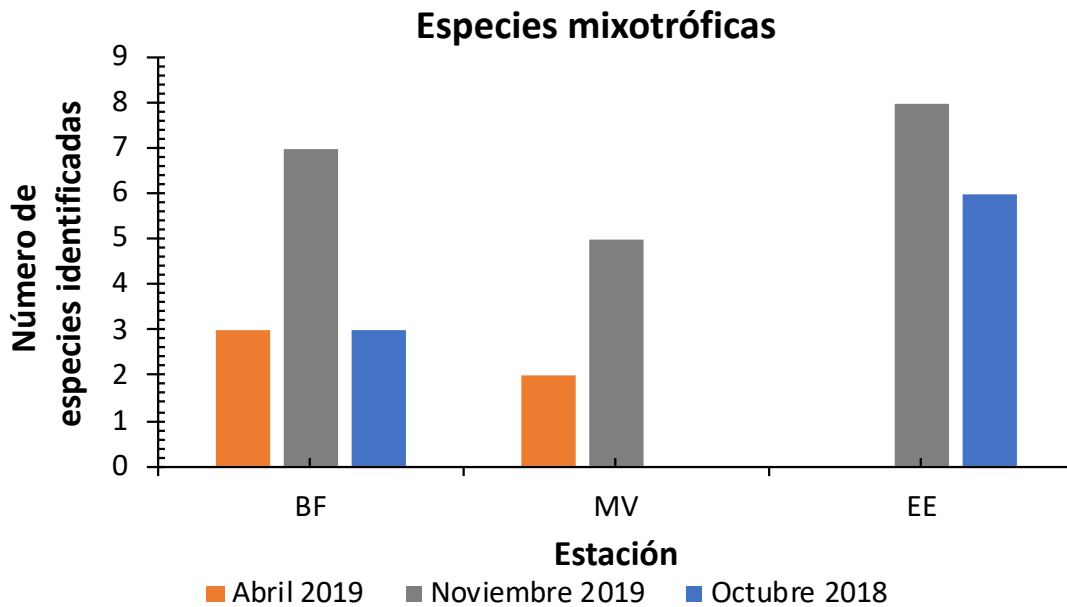
La bacterivoría de los grupos fitoplanctónicos mixótrofos es la principal causa del control tipo top-down en la bahía. Durante abril 2019 la estación de MV fue la que presentó una mayor participación de especies mixotróficas, seguida de BF y finalmente en la estación EE el 100% de la comunidad fue autótrofa (Fig. 15). En Bahía Falsa se observa mayor influencia de los grupos mixotróficos, los cuales pudieran tener una actividad bacterívora, debido a que durante ambos periodos de muestreo en esta esta región se registraron las menores abundancias celulares bacterianas cuantificadas en este trabajo (de 6 y  $7.8 \times 10^5$  cel mL<sup>-1</sup> en abril y noviembre, respectivamente) (Fig. 8). Además, se observa la contribución del fitoplancton mixótrofo a la respiración, ya que en noviembre se cuantificó la tasa de respiración  $R_{com}$  mayor que fue de  $42.4 \mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$  (Fig. 6) reflejando la contribución de las especies de fitoplancton mixótrofas a la respiración ( Fig. 8 y Fig. 15). Lo que coincide con las tasas de respiración y producción primaria, de tal forma que, el metabolismo neto pelágico heterótrofo que se propone para el mes de noviembre 2019 está en función de la estructura de la comunidad fitoplanctónica. Durante octubre 2018 y noviembre 2019 se tuvo en BSQ un control ecológico tipo top-down ejercido por los grupos mixotróficos del fitoplancton.

En los meses de octubre 2018 y noviembre 2019 cuando hay un incremento en el porcentaje de los grupos mixótrofos, observamos que a pesar de la bacterivoría los procariotas heterótrofos se hacen más eficientes porque la actividad respiratoria por célula fue mayor en ambos meses ( $41$  y  $44 \text{ fmol O}_2 \text{ cel}^{-1} \text{ mL}^{-1}$ , respectivamente). En abril 2019, mes en el que dominaron los grupos autótrofos, la actividad respiratoria por célula fue menor ( $25 \text{ fmol O}_2 \text{ cel}^{-1} \text{ mL}^{-1}$ ), mostrando que en BSQ la transferencia de energía sí se modifica por las estrategias de alimentación del fitoplancton. Algunos autores han observado que los organismos del fitoplancton mixótrofos tienen la capacidad de combinar la fototrofia y fagotrofia dentro de

una misma célula (Reynolds, 2006; Mitra et al., 2014), esta estrategia de alimentación afecta la dinámica trófica microbiana y la bomba biológica porque la cadena trófica se acorta y se eficientiza desde la regeneración de nutrientes hasta la producción primaria (Mitra et al., 2014). Es importante mencionar que la actividad respiratoria por célula elimina el efecto por depredación en las tasas de respiración. Por lo cual, nuevamente observamos que en octubre y noviembre existe un control ecológico tipo top-down en BSQ, periodos de tiempo en los cuales los grupos mixotróficos pudieran estar acortando la red trófica, mientras que en abril, a pesar de haber sustrato orgánico por parte del fitoplancton, la actividad respiratoria por célula es menor a los otros dos meses, evidenciando el control bottom-up que se ha propuesto para BSQ durante este mes.



**Figura 15.** Comunidad fitoplanctónica en porcentaje de los autótrofos (rojo) y mixótrofos (verde) en la BSQ durante octubre 2018 (cuadro azul), abril (cuadro naranja) y noviembre (cuadro gris) 2019 en las estaciones de Bahía Falsa (BF), en la boca de BSQ (EE) y en la región de Molino Viejo (MV).



**Figura 16.** Número de especies mixotróficas identificadas en BSQ en octubre 2018 (azul), abril 2019 (naranja) y noviembre 2019 (gris) en las estaciones de Bahía Falsa (BF), en la boca de BSQ (EE) y en la región de Molino Viejo (MV).

Finalmente, nuestros resultados resaltan la importancia de considerar a los grupos mixotróficos como organismos capaces de controlar las abundancias bacterianas y participar en el reciclamiento de la materia orgánica en Bahía San Quintín. En este trabajo se generó una línea base que permite hacer énfasis en este tipo de información -que es escasa en la literatura- y que es necesaria para entender el rol de las comunidades microbianas.

## **7. Conclusiones.**

En BSQ se encontró una dominancia de los procariotas heterótrofos en las tasas de respiración de la comunidad, cuya actividad respiratoria fue mayor en el interior que en la boca de la bahía. Además, se observó que tanto las tasas de respiración como la abundancia bacteriana son controladas por la bacterivoría y se asocian con los cambios en el metabolismo neto de BSQ aparentemente controlados en función de los cambios en la hidrografía, los periodos de intensificación y atenuación de las surgencias y la estructura de la comunidad fitoplanctónica en la bahía.

Durante el mes de abril 2019 el metabolismo neto del ecosistema pelágico fue autotrófico bajo condiciones de: bajas tasas de respiración, alta productividad primaria, bajas abundancias bacterianas, baja mixotrofia y altos índices de surgencia existiendo un control tipo bottom-up. En noviembre 2019 en BSQ se cuantificó un metabolismo neto del ecosistema pelágico heterotrófico bajo condiciones de: altas tasas de respiración, baja productividad primaria, altas abundancias bacterianas, alta mixotrofia y bajos índices de surgencia presentándose un control ecológico tipo top-down.

Finalmente, en BSQ el metabolismo neto pelágico no es siempre heterotrófico, pues observamos que sí existe una dominancia de la heterotrofia donde la mayor remineralización de la materia orgánica está dada por los procariotas heterótrofos y por la participación de los grupos mixotróficos del fitoplancton. Los cambios en el estado trófico pelágico de la bahía se asocian con el metabolismo del fitoplancton y los cambios en la estructura de la comunidad de los productores primarios. Además, en BSQ se observó una relación inversa entre la abundancia fitoplanctónica, la abundancia bacteriana y su actividad metabólica.

## 8. Bibliografía

- Álvarez-Borrego, S. (2004). Nutrient and phytoplankton dynamics in a coastal lagoon strongly affected by coastal upwelling. *Ciencias Marinas*, 30 (1A), 1–19.  
<https://doi.org/10.7773/cm.v30i1a.2510>
- Amaral-Acosta, V. (2015). Bomba de carbono microbiana a lo largo del ciclo hidrológico de una laguna costera.
- Aranguren-Gassis, M., Teira, E., Serret, P., Martínez-García, S., and Fernández, E. (2012). Potential overestimation of bacterial respiration rates in oligotrophic plankton communities. *Marine Ecology Progress Series*, 453, 1–10.  
<https://doi.org/10.3354/meps09707>
- Arias-Andres, M., Kettner, M., Miki, T., Grossart, H-P. (2018). Microplastics: New substrates for heterotrophic activity contribute to altering organic matter cycles in aquatic ecosystems. *El Selvier* (635) 1152-1159.
- Aristegui, J., Agustí, S., Middelburg, J. J., and Duarte, C. M. (2005). Respiration in the mesopelagic and bathypelagic zones of the oceans. *Respiration in Aquatic ...*, January, 181–205. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198527084.003.0010>
- Aristegui, JDCM. ASDMÁ-SXA. HDA (2002) Dissolved Organic Carbon Support of Respiration in the Dark Ocean. *Science* (80) 298:90.
- Aveytua-Alcázar, L. (2002). Carbono orgánico disuelto en Bahía San Quintín, México. (FCM, UABC). Tesis de maestría.
- Aveytua-Alcázar, L., Camacho-Ibar, V. F., Souza, A. J., Allen, J. I., and Torres, R. (2008). Modelling *Zostera marina* and *Ulva* spp. in a coastal lagoon. *Ecological modelling*, 218(3-4), 354-366.
- Ávila-López, M. C., Hernández-Ayón, J. M., Camacho-Ibar, V. F., Bermúdez, A. F., Mejía-Trejo, A., Pacheco-Ruiz, I., and Sandoval-Gil, J. M. (2017). Air–Water CO<sub>2</sub> Fluxes and Net Ecosystem Production Changes in a Baja California Coastal Lagoon During the Anomalous North Pacific Warm Condition. *Estuaries and Coasts*, 40(3), 792–806.  
<https://doi.org/10.1007/s12237-016-0178-x>

- Azam, F. (1998). Microbial control of oceanic carbon flux: The plot thickens. *Science*, 280(5364), 694–696. <https://doi.org/10.1126/science.280.5364.694>
- Barnard, J. L. (1964). *MARINE AMPHIPODA OF BAHIA DE SAN QUINTIN, BAJA CALIFORNIA*.
- Barth, J.A., Bruce A. Menge, Jane Lubchenco, Francis Chan, John M. Bane, Anthony R. Kirincich, Margaret A. McManus, Karina J. Nielsen, Stephen D. Pierce, and Libe Washburn. (2007). Delayed upwelling alters nearshore coastal ocean ecosystems in the northern California current. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(10), 3719–3724. <https://doi.org/10.1073/pnas.94.26.14530>
- Baxter, R., Hastings, N., Law, A., and Glass, E. J. (2008). Microbial Ecology of the oceans. In *Animal Genetics* (Vol. 39, Issue 5).
- Bell, R. T. (2018). Estimating Production of Heterotrophic Bacterioplankton via Incorporation of Tritiated Thymidine. *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology*, 495–503. <https://doi.org/10.1201/9780203752746-57>.
- Benner, R. and Herndl, G. J. (2011). *Microbial Carbon Pump in the Ocean* (eds Jiao, N. Z., Azam, F. and Sanders, S.) American Association for the Advancement of Science, Washington DC.
- Bondyale-Juez, D. R., Packard, T. T., Viera-Rodríguez, M. A., and Gómez, M. (2017). Respiration: comparison of the Winkler technique, O<sub>2</sub> electrodes, O<sub>2</sub> optodes and the respiratory electron transport system assay. *Marine Biology*, 164(12), 1–11. <https://doi.org/10.1007/s00227-017-3271-1>
- Borges, A. V., Delille, B., Schiettecatte, L. S., Gazeau, F., Abril, G., and Frankignoulle, M. (2004). Gas transfer velocities of CO<sub>2</sub> in three European estuaries (Randers Fjord, Scheldt, and Thames). *Limnology and Oceanography*, 49(5), 1630–1641. <https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.5.1630>
- Borges, A. V., Schiettecatte, L. S., Abril, G., Delille, B., and Gazeau, F. (2006). Carbon dioxide in European coastal waters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 70(3), 375–387. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.05.046>
- Borges, Alberto V., and Frankignoulle, M. (2002). Distribution and air-water exchange of carbon dioxide in the Scheldt plume off the Belgian coast. *Biogeochemistry*, 59(1–2),

- 41–67. <https://doi.org/10.1023/A:1015517428985>
- Cabello-Pasini, A. (2004). Biochemical characterization of the eelgrass *Zostera marina* at its southern distribution limit in the North Pacific. *Ciencias Marinas*, 30(1A), 21–34. <https://doi.org/10.7773/cm.v30i11.123>.
- Calbet, A., Landry, M., (2004). Phytoplankton growth, microzooplankton grazing, and carbon cycling in marine systems, *Limnology and Oceanography*, 1, doi: 10.4319/lo.2004.49.1.0051.
- Camacho-Ibar, V. F., Carriquiry, J. D., and Smith, S. V. (2003). Non-conservative P and N Fluxes and Net Ecosystem Production. *Estuarine Research Federation Estuaries*, 26(5), 1220–1237. <http://www>.
- Camacho-Ibar, V. F., and Hernández-Ayón, J. M. (2007). *Carbono en ecosistemas acuáticos de México Benigno Hernández de la Torre. June 2014*.
- Camacho-Ibar, V. F., and Rivera-Monroy, V. H. (2014). Coastal Lagoons and Estuaries in Mexico: Processes and Vulnerability. *Estuaries and Coasts*, 37(6), 1313–1318. <https://doi.org/10.1007/s12237-014-9896-0>
- Cano-Suzan, A. (2021). Distribución de vitamina B12 y composición fitoplanctónica en Bahía San Quintín, durante un muestreo en abril 2019. (FCM,UABC) Tesis de licenciatura.
- Caron, D. A, Dam, H.G., Kremer, P., Lessard, E.J., Madin, L.P., Malone, T.C., Napp, J.M. Peele, E.R., Roman, M.R. and Youngbluth, M.J.(1995).The contribution of microorganisms to particulate carbon and nitrogen in surface waters of the Sargasso Sea near Bermuda, *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*,(42) 943-972,
- Carvalho, M. C., Schulz, K. G., and Eyre, B. D. (2017), Respiration of new and old carbon in the surface ocean: Implications for estimates of global oceanic gross primary productivity, *Global Biogeochem. Cycles*, 31, 975– 984, doi:[10.1002/2016GB005583](https://doi.org/10.1002/2016GB005583).
- Chen, C. T. A., and Borges, A. V. (2009). Reconciling opposing views on carbon cycling in the coastal ocean: Continental shelves as sinks and near-shore ecosystems as sources of atmospheric CO<sub>2</sub>. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 56(8–10), 578–590. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2009.01.001>

- Del Giorgio, P. A., and Duarte, C. M. (2002). Respiration in the open ocean. *Nature*, 420(6914), 379–384. <https://doi.org/10.1038/nature01165>
- Del Giorgio, P., and Williams, P. (2007). Respiration in Aquatic Ecosystems. In *Respiration in Aquatic Ecosystems*. Oxford University Press.  
<https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198527084.001.0001>
- Dolan JR (2018) Microbial Ecology of the Oceans. *J Plankton Res* 40:500–502.
- Ducklow, H. W., and Doney, S. C. (2013). What Is the Metabolic State of the Oligotrophic Ocean? A Debate. *Annual Review of Marine Science*, 5(1), 525–533.  
<https://doi.org/10.1146/annurev-marine-121211-172331>
- Fang, C., Smith, P., Moncrieff, J. *et al.* (2005). Similar response of labile and resistant soil organic matter pools to changes in temperature. *Nature* (433) 57–59  
<https://doi.org/10.1038/nature03138>
- Flores-Vidal, X. (2006). Circulación residual en Bahía San Quintín, BC, México: Ensenada, BC, Mexico, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE). (MSc thesis, 80 p).
- Frangoulis, C., Christou, E. D. and Hecq, J. H. (2005). Comparison of marine copepod outfluxes: nature, rate, fate and role in the carbon, and nitrogen cycles, *Advances in Marine Biology*, (47) 251-307.
- Friederich, G. E., Walz, P. M., Burczynski, M. G., and Chavez, F. P. (2002). Inorganic carbon in the central California upwelling system during the 1997-1999 El Niño-La Niña event. In *Progress in Oceanography* (Vol. 54, Issues 1–4, pp. 185–203). Elsevier Ltd. [https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(02\)00049-6](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(02)00049-6)
- Friederich, Gernot E., Ledesma, J., Ulloa, O., and Chavez, F. P. (2008). Air-sea carbon dioxide fluxes in the coastal southeastern tropical Pacific. *Progress in Oceanography*, 79(2–4), 156–166. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2008.10.001>
- Fukuda, R., Ogawa, H., Nagata, T., and Koike, I. (1998). Direct determination of carbon and nitrogen contents of natural bacterial assemblages in marine environments. *Applied and Environmental Microbiology*, 64(9), 3352–3358.  
<https://doi.org/10.1128/AEM.64.9.3352-3358.1998>
- Fuhrman, J. A., Capone, D.G., (1991), Possible biogeochemical consequences of ocean fertilization, *Limnology and Oceanography*, (36), doi: 10.4319/lo.1991.36.8.1951.

- Gattuso, J.-P., Frankignoulle, M., and Wollast, R. (1998). CARBON AND CARBONATE METABOLISM IN COASTAL AQUATIC ECOSYSTEMS. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29(1), 405–434.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.405>
- Gaxiola-Castro G and Hernández de la Torre B (2007). Carbono en ecosistemas acuáticos de México . Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- Gibbs Seawater (GSW) Oceanographic Toolbox Getting started with TEOS-10 and the*. (2011).
- Gocke, K., Hernández, C., Giesenhagen, H. and Hoppe, H. (2004). Seasonal variations of bacterial abundance and biomass and their relation to phytoplankton in the hypertrophic tropical lagoon Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia. *Journal of Plankton Research* 26(12): 1429–1439.
- González-Dávila, M., Santana-Casiano, J. M., and Ucha, I. R. (2009). Seasonal variability of fCO<sub>2</sub> in the Angola-Benguela region. *Progress in Oceanography*, 83(1–4), 124–133. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2009.07.033>
- Gracia-Escobar, M. F., Millán-Núñez, R., González-Silvera, A., Santamaría-del-Ángel, E., Camacho-Ibar, V. F., and Trees, C. C. (2014). Changes in the abundance and composition of phytoplankton in a coastal lagoon during neap-spring tide conditions. *Open Journal of Marine Science*, 4(2), 80.
- Gracia-Escobar, M. F., Millán-Núñez, R., González-Silvera, A., Santamaría-del-Ángel, E., Camacho-Ibar, V. F., and Trees, C. C. (2015). Changes in composition and abundance of phytoplankton in a coastal lagoon during 2011. *Open Journal of Marine Science*, 5(2).
- Hansen, P.J. and Nielsen, T. G. (1997). Mixotrophic feeding of *Flagellidium subglobosum* (Dinophyceae) on three species of *Ceratium*: effects of prey concentration, prey species and light intensity. *Microbial ecology progress series*. (147) 187-196.
- Hansen, P.J. (2011), The Role of Photosynthesis and Food Uptake for the Growth of Marine Mixotrophic Dinoflagellates. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 58: 203-214. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2011.00537.x>
- Hansell, D.A , Carlson CA, Repeta DJ et al (2009). Dissolved organic matter in the ocean: a controversy stimulates new insights. *Oceanog2009*; 22: 202–11.a

- Hales, B., Takahashi, T., and Bandstra, L. (2005). Atmospheric CO<sub>2</sub> uptake by a coastal upwelling system. *Global Biogeochemical Cycles*, 19(1), 1–11.  
<https://doi.org/10.1029/2004GB002295>
- Hernández-Ayón, J. M. (2004). *Bahía de San Quintín El Niño*. 30(3), 119–132.
- Hernández-Ayón, J. M., Zirino, A., Dickson, A. G., Camiro-Vargas, T., Valenzuela-Espinoza, E. (2007). Estimating the contribution of organic bases from microalgae to the titration alkalinity in coastal seawaters, *Limnol. Oceanogr. Methods*, 5, doi:10.4319/lom.2007.5.225.
- Hopkinson, C.S., and Smith, E.M. (2005). Estuarine respiration: an overview of benthic, pelagic and whole system respiration, *Respiration in Aquatic Ecosystems*, Oxford University Press, New York. 123-146.
- Hosack, G. R., Dumbauld, B. R., Ruesink, J. L., and Armstrong, D. A. (2006). Habitat associations of estuarine species: Comparisons of intertidal mudflat, seagrass (*Zostera marina*), and oyster (*Crassostrea gigas*) habitats. *Estuaries and Coasts*, 29(6), 1150–1160. <https://doi.org/10.1007/BF02781816>
- Ibarra-Obando, S. E., Smith, S. V., Poumian-Tapia, M., Camacho-Ibar, V., Carriquiry, J. D., and Montes-Hugo, M. (2004). Benthic metabolism in San Quintín Bay, Baja California, Mexico. *Marine Ecology Progress Series*, 283, 99-112.
- Jacobson, D.M. and Anderson, D.M. (1996), widespread phagocytosis of ciliates and other protists by marine mixotrophic and heterotrophic thecate dinoflagellates. *Journal of Phycology*, 32: 279-285. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1996.00279.x>
- Jeon, H., Yoo, Y., Park, J., Song, J., Kim, S., Lee, S., Yih, W. (2005). Feeding by phototrophic red-tide dinoflagellates: five species newly revealed and six species previously known mixotrophic. *Aquatic microbial Ecology* (40) 133-150.
- Jiao N, Tang K, Cai H, Mao Y (2011) Increasing the microbial carbon sink in the sea by reducing chemical fertilization on the land. *Nat Rev Microbiol* 9:75.
- Kim S, Kang YG, Kim HS, Yih W, Coats DW, Park MG (2008) Growth and grazing responses of the mixotrophic dinoflagellate *Dinophysis acuminata* as functions of light intensity and prey concentration. *Aquat Microb Ecol* 51:301-

310. <https://doi.org/10.3354/ame01203>

- Kirchman, D. L., Keel, R. G., Simon, M., and Welschmeyer, N. A. (1993). Biomass and production of heterotrophic bacterioplankton in the oceanic subarctic Pacific. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 40(5), 967–988.  
[https://doi.org/10.1016/0967-0637\(93\)90084-G](https://doi.org/10.1016/0967-0637(93)90084-G)
- Kyung Ha Lee, Hae Jin Jeong, Tae Young Jang, An Suk Lim, Nam Seon Kang, Ju-Hyoung Kim, Kwang Young Kim, Ki-Tae Park, Kitack Lee. (2014). Feeding by the newly described mixotrophic dinoflagellate *Gymnodinium smaydae*: Feeding mechanism, prey species, and effect of prey concentration, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* (459).
- Lara-Lara, J. R., and Álvarez, B. S. (1975). Ciclo anual de clorofilas y producción orgánica primaria en Bahía San Quintín, B. C. *Ciencias Marinas*, 2(I), 77–97.
- Lee, C., Kudo, I., and Yanada, M. (2001). Bacterial abundance and production and heterotrophic nanoflagellate abundance in subarctic coastal waters (Western North Pacific Ocean). *Aquatic microbial ecology* (23) 263-271.
- Lemée R, Rochelle-Newall E, Van Wambeke F, Pizay M, Rinaldi P, Gattuso J (2002) Seasonal variation of bacterial production, respiration and growth efficiency in the open NW Mediterranean Sea. *Aquat Microb Ecol* 29:227–237.
- López-Sandoval, D. C., Delgado-Huertas, A., and Agustí, S. (2018). The  $^{13}\text{C}$  method as a robust alternative to  $^{14}\text{C}$ -based measurements of primary productivity in the Mediterranean Sea. *Journal of Plankton Research*, 40(5), 544–554.  
<https://doi.org/10.1093/plankt/fby031>
- López-Urrutia, A., San Martín, E., Harris, R. P., and Irigoien, X. (2006). Scaling the metabolic balance of the oceans. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103(23), 8739–8744.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.0601137103>
- Mathos-Rodríguez, V. (2022). Tasas de respiración de comunidades microbianas dominadas por dinoflagelados formadores de florecimientos algales nocivos (*Lingulodinium polyedra* y *Noctiluca Scintillans*) en muestras naturales de la Bahía Todos Santos. (FCM, UABC) Tesis de licenciatura.

- Martínez-Gaxiola, M. D., Sosa-Avalos, R., and Gaxiola-Castro, G. (2007). Producción de carbono orgánico en los mares mexicanos (1998-2005). *Carbono en Ecosistemas Acuáticos de México*. Hernández-De la Torre, B., Gaxiola-Castro, G.(eds.), *Carbono en Ecosistemas Acuáticos de México: Instituto Nacional de Ecología, CICESE*.
- Maske H, Cajal-Medrano R, Villegas-Mendoza J (2017) Substrate-Limited and -Unlimited Coastal Microbial Communities Show Different Metabolic Responses with Regard to Temperature. *Front Microbiol* 8.
- Meyer, J. L. (2010). Sources of Carbon for the Microbial Loop. *Microbial Ecology*, 28(2), 195–199.
- Millete, N. (2016). Ecosystem impact of winter dinoflagellate blooms in the Choptank River, MD. (University of Maryland, College Park) PhD thesis.
- Mitra, A., Flynn, K. J., Burkholder, J. M., Berge, T., Calbet, A., Raven, J. A., Granéli, E., Glibert, P. M., Hansen, P. J., Stoecker, D. K., Thingstad, F., Tillmann, U., Våge, S., Wilken, S., and Zubkov, M. V.(2014). The role of mixotrophic protists in the biological carbon pump, *Biogeosciences*, 11, 995–1005, <https://doi.org/10.5194/bg-11-995>.
- Mitra, A., Flynn, K. J., Burkholder, J. M., Berge, T., Calbet, A., Raven, J. A., Granéli, E., Glibert, P. M., Hansen, P. J., Stoecker, D. K., Thingstad, F., Tillmann, U., Våge, S., Wilken, S., and Zubkov, M. V. (2016). Defining Planktonic Protist Functional Groups on Mechanisms for Energy and Nutrient Acquisition: Incorporation of Diverse Mixotrophic Strategies, *Protist*. (166) 106-120.
- Nixon, S.W., and Buckley, B.A. (2002). A strikingly rich zone - nutrient enrichment and secondary production in coastal marine ecosystems. *Estuaries* 25:782-796. <https://doi.org/10.1007/BF02804905>
- Pennington, J.T, Chavez, F.P., Castro, C.G, Ryan, J.P., Michisaki, R.P, Schlining, B Walz, P Buck K.R, McFadyen A, Collins, C.A (2002). Biological and chemical consequences of the 1997–1998 El Niño in central California waters, *Progress in Oceanography*, (54) 205-232
- Pradeep Ram AS, Mauduit M-E, Colombet J, Perriere F, Thouvenot A, Sime-Ngando T. (2022). top-down Controls of Bacterial Metabolism: A Case Study from a Temperate

- Freshwater Lake Ecosystem. *Microorganisms*. 10(4):715.  
<https://doi.org/10.3390/microorganisms10040715>
- Reynolds, C. S. (2006). The Ecology of Phytoplankton (Ecology Biodiversity and Conservation). *Cambridge University Press*, Cambridge
- Ridgwell, A., and Arndt, S. (2015). Why Dissolved Organics Matter: DOC in Ancient Oceans and Past Climate Change. 1-20.
- Robinson, C., Archer, S., and Williams, P. (1999). Microbial dynamics in coastal waters of East Antarctica: plankton production and respiration. *Marine ecology progress series*, (180) 23-36.
- Robinson, C., Archer, S., and Williams, P. (2005). Respiration and its measurement in surface marine waters. *Respiration in aquatic ecosystems chap 9*.
- Robinson, C. (2019). Microbial Respiration, the Engine of Ocean Deoxygenation. *Frontiers in Marine Science*, 5(January), 1–13. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00533>
- Siegel, D. A., Buesseler, K. O., Behrenfeld, M. J., Benitez-Nelson, C. R., Boss, E., Brzezinski, M., Burd, A., Carlson, C., D'Asaro, E., Doney, S., Perry, M., Stanley, R., Steinberg, D. (2016). Prediction of the Export and Fate of Global Ocean Net Primary Production: *Frontiers in Marine Science* (3).
- Silva L, Calleja ML, Megan Huete-Stauffer T, Ivetic S, Ansari MI, Viegas M, Morán XAG (2019). Low abundances but high growth rates of coastal heterotrophic bacteria in the red sea. *Front Microbiol* 10:1–15.
- Sherry, N., Boyd, P., Sugimoto, K., and Harrison, P. (1999). Seasonal and spatial patterns of heterotrophic bacterial production, respiration, and biomass in the subarctic NE Pacific, *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, (46)2557-2578.
- Schlüter, S., Zawallich, J., Vogel, H.-J., and Dörsch, P. (2019). Physical constraints for respiration in microbial hotspots in soil and their importance for denitrification, *Biogeosciences*, (16), 3665–3678, <https://doi.org/10.5194/bg-16-3665-2019>.

- Smith. (1992). A simple, economical method for measuring bacterial protein synthesis rates in seawater using  $^3\text{H}$ -leucine. *Aquat Microb Ecol* 6.
- Slawyk, G., Collos, Y., and Auclair, J. -C. (1977). The use of the  $^{13}\text{C}$  and  $^{15}\text{N}$  isotopes for the simultaneous measurement of carbon and nitrogen turnover rates in marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 22(5), 925–932.  
<https://doi.org/10.4319/lo.1977.22.5.0925>
- Slonczewski, J., and Foster, J. W. (2009). *Microbiology: an evolving science*. W.W. Norton  
[https://books.google.com.mx/books/about/Microbiology.html?id=UoMpHAAACAAJ&redir\\_esc=y](https://books.google.com.mx/books/about/Microbiology.html?id=UoMpHAAACAAJ&redir_esc=y)
- Villegas-Mendoza, J., Gómez-Ocampo, E., Velásquez-Aristizábal, J and Rodríguez-Escobar, D. (2022). Microbial metabolic activity in two basins of the Gulf of Mexico influenced by mesoscale structures, *Journal of Marine Systems* (234).
- Vrede, K., Heldal, M., Norland, S., Bratbak, G. (2002). Elemental composition (C, N,P) and cell Volume of exponentially growing and Nutrient-limited bacterioplankton. *Applied and Environmental Microbiology* (68) 6.
- Warkentin, M., Freese, H. M., Karsten, U., and Schumann, R. (2007). New and fast method to quantify respiration rates of bacterial and plankton communities in freshwater ecosystems by using optical oxygen sensor spots. *Applied and Environmental Microbiology*, 73(21), 6722–6729. <https://doi.org/10.1128/AEM.00405-07>
- Wen, Y., Zang, H., Freeman, B., Musarika, S., Evans, S., Chadwick, D and Jones. (2019). Microbial utilization of low molecular weight organic carbon substrates in cultivated peats in response to warming and soil degradation, *Soil Biology and Biochemistry*, (139).
- Zhan, K., Chen, L., Li, Y., Brookes, P., Xu, J. and Luo, Y. (2020). Interactive effects of soil pH and substrate quality on microbial utilization. *El Selvier*, vol 98.
- Zobell, C. E. (1946). Action of microorganisms on hydrocarbons. *Bacteriological Reviews*, 10(1-2), 1-49.  
<https://doi.org/https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC440899/>
- Zumaya-Basurto, L. (2020). Evaluación de los cambios de la comunidad fitoplanctónica durante el periodo 2016-2017 y sus implicaciones para el aprovechamiento acuícola en

San Quintín Baja California, México. (FCM,UABC) (MSc thesis).

## 9. Anexos

### 9.1 Metodología asociada al Metabolismo Neto del Ecosistema Pelágico en Bahía San Quintín: Eficiencia de crecimiento bacteriano (BGE).

La eficiencia de crecimiento (BGE) indica la proporción de carbono que se demanda para la producción bacteriana (Dolan, 2018). Para ello se determinó la biomasa bacteriana a partir de la multiplicación de la abundancia bacteriana celular por un factor de conversión de carbono por unidad de célula, se consideró el factor de 20 fg C cel<sup>-1</sup> (Bell, 2018; Fukuda et al., 1998) que es el valor promedio característico de las regiones oceánicas y el factor de 149 fg C cel<sup>-1</sup> que es el máximo que se ha reportado (Vrede et al., 2002). La producción de carbono bacteriano se estimó utilizando las velocidades específicas de crecimiento reportadas por (Aveytua, 2002) para Bahía San Quintín multiplicada por la biomasa “*in situ*”.

Para validar las tasas de respiración se despejó la ecuación de eficiencia de crecimiento ver Ec. 5 (Kirchman et al., 1993) y se consideró una eficiencia de crecimiento del 30% (Aveytua, 2002).

$$\text{Eficiencia de crecimiento (BGE)} = \frac{PB}{PB + R_{pro}}$$

**Ec. 5** Eficiencia de crecimiento.

$$\mu = \frac{PB}{B}$$

**Ec. 6** Velocidad específica de crecimiento.

Donde:

PB= producción bacteriana [fg C mL<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>]

R<sub>pro</sub>= tasa de respiración de los procariotas [μmol O<sub>2</sub> L<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>]

B= biomasa bacteriana [fg C cel mL<sup>-1</sup>]

## **9.2 Eficiencia de crecimiento bacteriano y tamaño celular de los procariotas**

### **heterótrofos en Bahía San Quintín.**

Para estimar la cantidad de carbono presente como biomasa bacteriana, se realizó el cálculo de la eficiencia de crecimiento utilizando los factores de conversión de 20 y 149 fg C cel<sup>-1</sup>. Se encontró que la BGE en BSQ se encuentra en un intervalo de entre el 4 al 54% (Fig. XVII). El patrón de la BGE se mantuvo independientemente del factor de conversión utilizado excepto en la estación MV. Los valores máximos de BGE correspondieron a la estación EE para el mes de abril 2019 la cual fue de 28% (Fig. XVIIa) y de 54% (Fig. XVIIb) y la menor BGE se registró en la estación de BF durante el mes de octubre 2018 tanto en el factor de 20 como en el de 149 fg C cel<sup>-1</sup> (4 y 26%, respectivamente). Los cambios en la BGE coinciden con la estacionalidad de las tasas de respiración, es decir, la eficiencia de crecimiento fue mayor para los meses de octubre 2018 y noviembre 2019 y menor para el mes de abril 2019, excepto en la estación EE (mayor interacción con el océano Pacífico). Considerar la BGE en un sistema marino es de gran importancia para estimar el flujo de carbono en la red trófica y evaluar el aprovechamiento en la producción de biomasa nueva a partir de la materia orgánica disuelta (Silva et al., 2019). En general, en BSQ se observó que se tiene una mayor eficiencia de crecimiento en la boca de la bahía que en el interior (Fig. XVII) contrario a lo encontrado con las tasas de respiración (Figs.6 y 7), por lo que se sugiere que, en BSQ durante octubre 2018, abril y noviembre 2019 el carbono y la energía son usados para el crecimiento de los procariotas heterótrofos en la boca de BSQ y utilizados para respirar en el interior de la bahía.

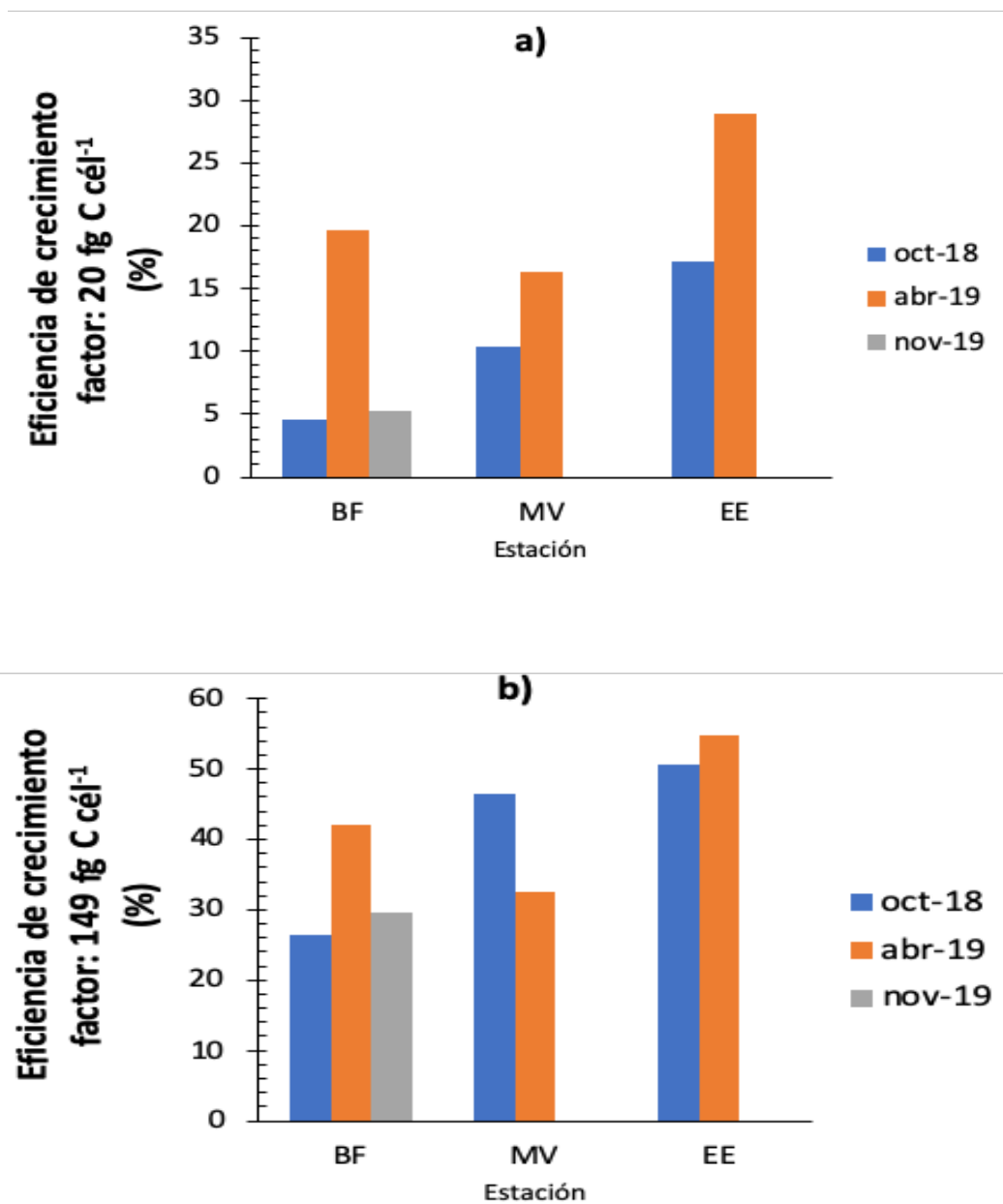
En el muestreo de abril 2019 la estación de MV presentó las menores eficiencias de crecimiento (Fig. XVII). En un trabajo reportado con anterioridad para BSQ se encontró que la eficiencia de crecimiento fue menor en el interior de la bahía que en la boca, se reportó una BGE de 40% para la región que corresponde a MV y un 34% en el brazo oeste (BF) y en la boca de la bahía (34%) (Aveytua, 2002). En nuestro caso particular, el patrón de comportamiento fue distinto a lo reportado ya que encontramos mayor BGE en la boca de la bahía que en el interior. La diferencia entre nuestras eficiencias de crecimiento y las reportadas puede deberse, a cambios inducidos en el metabolismo microbiano por factores como: la temperatura, la composición de la comunidad, la calidad y la disponibilidad de materia orgánica disuelta (DOM) (Maske et al., 2017), la concentración de nutrientes inorgánicos (Lemée et al., 2002) y la incidencia de la luz ultra violeta (UV), que pueden regular las eficiencias de crecimiento (Silva et al., 2019). Finalmente observamos que la estación EE en los tres periodos de muestreo es la que presenta mayor eficiencia de crecimiento, durante el muestreo de octubre 2018 las menores BGE se encontraron en la estación de BF en donde los factores abióticos influyen sobre la eficiencia de crecimiento bacteriano en BSQ.

Otro aspecto importante de nuestros resultados de BGE, es la comparación al utilizar ambos factores de conversión para la biomasa bacteriana, se sabe que el factor de 20 fg C cel<sup>-1</sup> es el más utilizado (Bell, 2018; Fukuda et al., 1998) ya que es el valor promedio característico de las regiones oceánicas, mientras que, el factor de 149 fg C cel<sup>-1</sup> que es el máximo que se ha reportado (Vrede et al., 2002). Cuando utilizamos el factor de 20 el intervalo de BGE encontrados es similar a lo reportado en el océano y similar a lo que se ha documentado previamente en la bahía (Aveytua, 2002). Sin embargo, las velocidades específicas de

crecimiento para este factor fueron de entre 17 a 59 d<sup>-1</sup>, mientras que con el factor de 149 fueron de 2 a 7 d<sup>-1</sup> estos últimos coinciden con lo reportado por Aveytua en el 2002. Entonces, se tiene que para las BGE el factor de 20 fg C cel<sup>-1</sup> fue más preciso, no obstante para la velocidad específica de crecimiento el factor de 149 fg C cel<sup>-1</sup> coincidió con lo reportado en BSQ, lo anterior sugiere que la BGE en BSQ durante octubre 2018, abril y noviembre 2019 es mayor al 30% y se podría inferir que las células procariotas de la bahía son de mayor tamaño lo que pudiera sugerir mayor recuperación del carbono orgánico disuelto.

**Tabla I.** Cálculo de la velocidad específica de crecimiento ( $\mu$ ; d<sup>-1</sup>) para los factores de 20 y 149 fg C cel<sup>-1</sup> en las estaciones de Bahía Falsa (BF), Molino Viejo (MV) y en la boca (EE) en Bahía San Quintín.

Muestreo	Estación	Velocidad	Velocidad
		específica de crecimiento factor: 20 fg C cel <sup>-1</sup>	específica de crecimiento factor: 149 fg C cel <sup>-1</sup>
Octubre 2018	BF	59.0	7.9
	MV	24.6	3.3
	EE	20.7	2.8
Abril 2019	BF	29.3	3.9
	MV	43.9	5.9
	EE	17.6	2.4
Noviembre 2019	BF	50.8	6.8



**Figura XVII.** Eficiencia de crecimiento (BGE,%) para las estaciones de muestreo en octubre 2018, abril y noviembre 2019, factor de conversión de 20 (a) y 149 (b) fg de carbono por célula en las estaciones de Bahía Falsa (BF), Molino Viejo (MV) y en la boca (EE) en Bahía San Quintín.

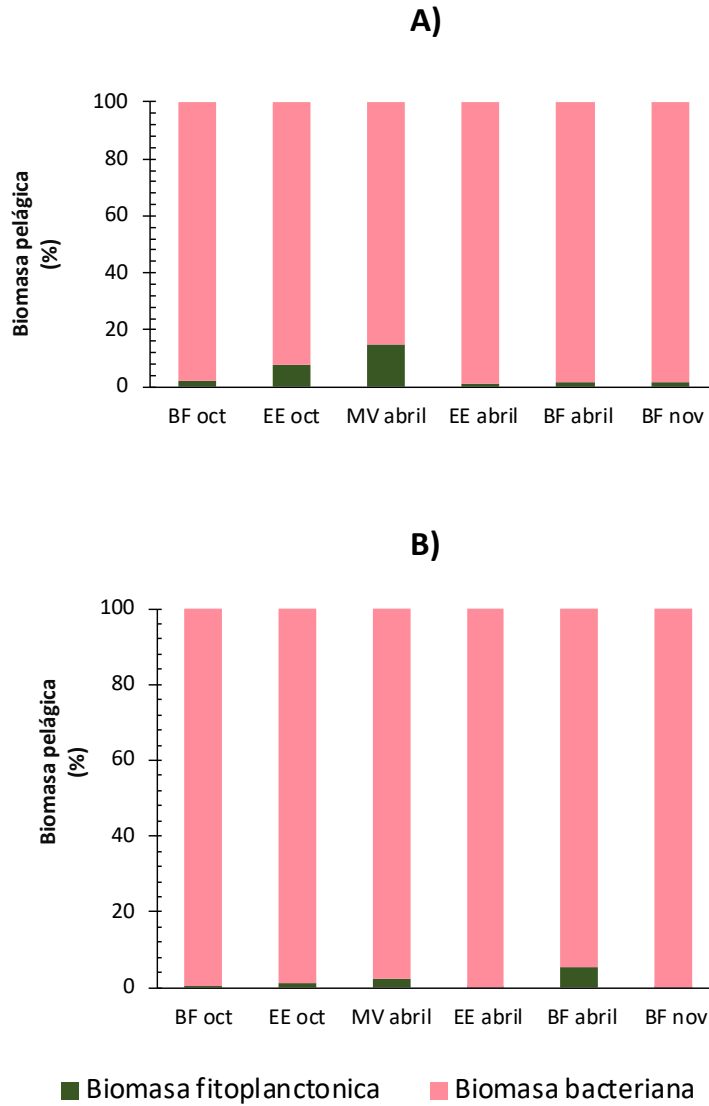
### **9.3 Biomasa bacteriana, biomasa fitoplanctónica y biomasa total pelágica en Bahía**

#### **San Quintín.**

Se estimó la biomasa total pelágica, se observó una dominancia por parte de los procariotas heterótrofos. En octubre la biomasa fitoplanctónica fue de 2.2 y 7.8 % en las estaciones de BF y EE. En abril el porcentaje de biomasa fitoplanctónica fue de entre el 0.2 a 14.9 % mientras que la biomasa bacteriana representó entre un 85.1 a 99.8 % (Figura. XVIII). Con respecto a las estaciones se muestra la comparación entre la biomasa fitoplanctónica y la biomasa bacteriana utilizando el factor de 20 fg C por célula para la última. La estación de MV la que muestra una mayor contribución por parte de los productores primarios pelágicos, seguido por la estación de BF y finalmente la estación EE (14.9, 1.4 y 1.2, respectivamente) al utilizar este factor no se observa diferencia en la estación de BF para los meses de abril y noviembre 2019 (Fig. XVIIIa).

Al utilizar el factor de 149 fg C por célula para la biomasa bacteriana (Fig. XVIIIb) se muestra que para el mes octubre una aportación casi nula por parte de los productores primarios, ya que se registro un porcentaje de 0.3 y 1.1% en BF y la EE. En abril 2019 la estación con mayor contribución de biomasa fitoplanctónica fue la estación de BF, seguido por la estación de MV y finalmente EE (5.4, 2.3 y 0.2 %, respectivamente). Con el uso de este factor observamos una diferencia temporal en la estación de BF para los meses de octubre, abril y noviembre 2019, siendo menor la contribución de biomasa fitoplanctónica en el mes de octubre (0.3%) seguido por noviembre (0.2%) y finalmente una mayor contribución en el mes abril (5.4%).

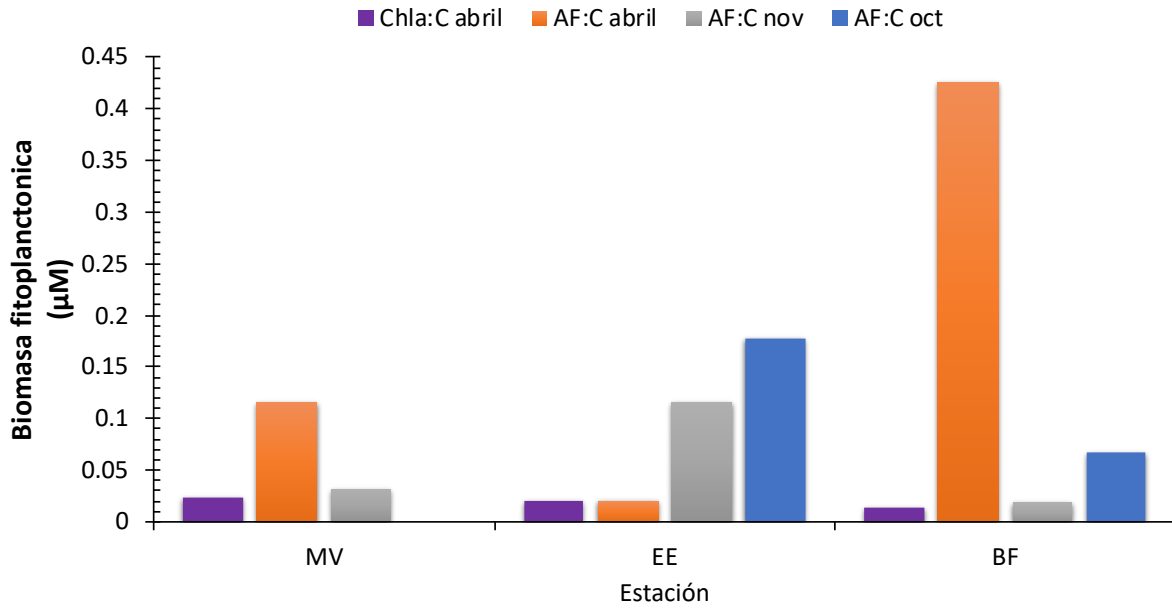
Las diferencias entre las figuras XVIIIa y XVIIIb se deben a la razón de carbono que representa la abundancia celular bacteriana en cada una de las estaciones muestreadas. Es importante señalar que en la estación EE el aporte de carbono por parte del fitoplancton es menor al resto de las estaciones, lo cual coincide con las abundancias celulares, posiblemente en esta estación hay mayor pastoreo para las comunidades fitoplanctónicas. Además, se perciben los cambios temporales en la estación de BF la cual presentó mayor biomasa fitoplanctónica en abril, lo cual puede ser una consecuencia de las surgencia en BSQ durante este periodo.



**Figura XVIII.** Biomasa pelágica en porcentaje para los meses de octubre 2018, abril y noviembre 2019. En el **panel a)** se utilizó el factor de 20 fg C por célula y en el **panel b)** 149 fg C por célula para la biomasa bacteriana y de 138 pg C por célula para la biomasa fitoplanctónica en las estaciones de Bahía Falsa (BF), Molino Viejo (MV) y en la estación de la boca (EE) en Bahía San Quintín.

Adicionalmente, se encontró que el equivalente de biomasa fitoplanctónica a carbono es mayor en el brazo oeste que corresponde a la estación BF y menor en el brazo este correspondiente a MV (en promedio 0.3 y 0.08  $\mu\text{M}$ , respectivamente) (Fig. XIX). La estación 9 con mayor biomasa fitoplanctónica (1  $\mu\text{M}$ ) es una estación que se encuentra en el canal de BSQ de tal forma, que hay mayor biomasa fitoplanctónica en la boca que en el interior de la bahía. También, se observa el cambio temporal en la biomasa fitoplanctónica, siendo mayor en el mes de abril (barras color naranja) que en el mes de noviembre (barras color gris) con un intervalo de 0.02 a 1  $\mu\text{M}$  y 0.03 a 0.8  $\mu\text{M}$ , respectivamente.

Finalmente se realizó una comparación entre dos factores de conversión para el mes de abril 2019 (Fig. XIX) el primer factor es utilizando una razón de clorofila a carbono de 27:64 (Gocke,2004) y el segundo es a partir de las abundancias celulares, con el primero encontramos un intervalo de 0.01 a 0.07  $\mu\text{M}$  y en el segundo fue de 0.02 a 1  $\mu\text{M}$ , lo que sugiere una razón mayor entre la clorofila y el carbono en BSQ. Sin embargo, estos resultados resaltan que el fitoplancton no es la fuente de carbono orgánico que sustenta la respiración en BSQ.



**Figura XIX.** Biomasa fitoplanctónica ( $\mu\text{M}$ ) para los meses de octubre 2018, abril y noviembre 2019 en BSQ en morado se encuentra la conversión de clorofila a carbono utilizando una razón de 27:64 de *chl-a*:C, en azul, naranja y gris se muestra la biomasa fitoplanctónica obtenida de la multiplicación de la abundancia celular por el factor de  $138 \text{ pg C c\acute{e}l}^{-1}$ .