

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA
FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS



EFFECTO DE LA DISPONIBILIDAD DE SUSTRATO SOBRE LOS PATRONES
DE CONSUMO DE OXÍGENO DE COMUNIDADES NATURALES DE
MICROBIOS MARINOS DEL LÍMITE SUR DEL SISTEMA DE LA CORRIENTE
DE CALIFORNIA

T E S I S

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

MAESTRO EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

PRESENTA

JUAN SEBASTIAN DE GYVES LÓPEZ

ENSENADA, BAJA CALIFORNIA, MÉXICO. DICIEMBRE, 2020

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA
FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS



EFFECTO DE LA DISPONIBILIDAD DE SUSTRATO SOBRE LOS PATRONES
DE CONSUMO DE OXÍGENO DE COMUNIDADES NATURALES DE
MICROBIOS MARINOS DEL LÍMITE SUR DEL SISTEMA DE LA CORRIENTE
DE CALIFORNIA

T E S I S

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

MAESTRO EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

PRESENTA

JUAN SEBASTIAN DE GYVES LÓPEZ

ENSENADA, BAJA CALIFORNIA, MÉXICO. DICIEMBRE, 2020

RESUMEN

El metabolismo microbiano mediante el consumo del carbono orgánico disuelto (DOC, por sus siglas en inglés) juega un importante rol para ayudar a explicar la influencia de la bomba microbiana de carbono en los ecosistemas marinos. La modificación biológica de esta fracción del carbono depende de la labilidad de las moléculas que lo componen (lábil, semilábil y refractario) y de la capacidad de metabolización de las comunidades microbianas. La estimación del DOC mediante incubaciones largas de comunidades microbianas naturales permite entonces calcular la cantidad consumida y recalcitrante de esta especie en toda la columna de agua y, con ello, permite inferir la exportación de DOC recalcitrante hacia el océano abierto. En este trabajo se reportan los resultados del muestreo de dos estaciones oceanográficas ubicadas en el límite sur del Sistema de la Corriente de California (SCC) que fueron obtenidas en primavera (30 de marzo) y verano (09 de agosto) del 2017. De cada estación se tomaron muestras de 5 profundidades (5, 20, 100, 500 y 800 m) y se realizaron incubaciones largas (~ 40 días) de la comunidad microbiana y de las bacterias heterótrofas. Con los resultados obtenidos en el laboratorio se determinó la cantidad de DOC consumido (lábil + semilábil) y recalcitrante (semilábil + refractario). Además, se ajustaron distintos modelos matemáticos a la cinética de consumo de oxígeno, se calculó el coeficiente de respiración a lo largo de la columna de agua y se empleó el modelo de demanda bioquímica de oxígeno (BOD, por sus siglas en inglés) para inferir si ocurrió oxidación del amonio. Se determinó que en las muestras de primavera se consumió más DOC, lo que sugirió una mayor concentración de la fracción recalcitrante en las muestras de verano. Se encontraron siete modelos matemáticos que pueden ser empleados para representar la cinética de consumo de oxígeno por la comunidad microbiana y bacterias heterótrofas, dado que presentan ajustes con coeficientes de determinación superiores al 90%. Entre estos modelos, aquél que emplea la raíz cuadrada del tiempo para predecir la concentración de oxígeno presentó el mejor desempeño puesto que permitió obtener los mayos ajustes para casi todas las muestras de verano. Con el uso de estos modelos se determinó que la disponibilidad de DOC generó patrones oscilantes de consumo de oxígeno entre máximos y mínimos en toda la columna de agua o en una parte de ella. Este comportamiento alternante pudo ser el resultado de las distintas fases de crecimiento celular. Así mismo, se infirió mediante el modelo de BOD la posible oxidación

del amonio a lo largo de todas las incubaciones de las muestras de verano y a partir de la primera semana en las de primavera. Finalmente, y como primera aproximación, se concluyó que el papel del metabolismo microbiano en el carbono orgánico disuelto podría estar influenciado por las capacidades que tienen las diferentes comunidades microbianas para degradarlo a pesar de sus distintas labilidades y/o con la disponibilidad de DOC lábil. Dicho resultado sugiere indirectamente que la temporada en la que decaiga la mayor parte de la biomasa microbiana heterotrófica por una menor disponibilidad de DOC lábil, es cuando mayor exportación de DOC recalcitrante podría ocurrir hacia el océano vía la bomba microbiana de carbono.

FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS
POSGRADO EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

EFFECTO DE LA DISPONIBILIDAD DE SUSTRATO SOBRE LOS PATRONES DE
CONSUMO DE OXÍGENO DE COMUNIDADES NATURALES DE MICROBIOS
MARINOS DEL LÍMITE SUR DEL SISTEMA DE LA CORRIENTE DE
CALIFORNIA

T E S I S

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

MAESTRO EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

PRESENTA

JUAN SEBASTIAN DE GYVES LÓPEZ

Aprobada por:



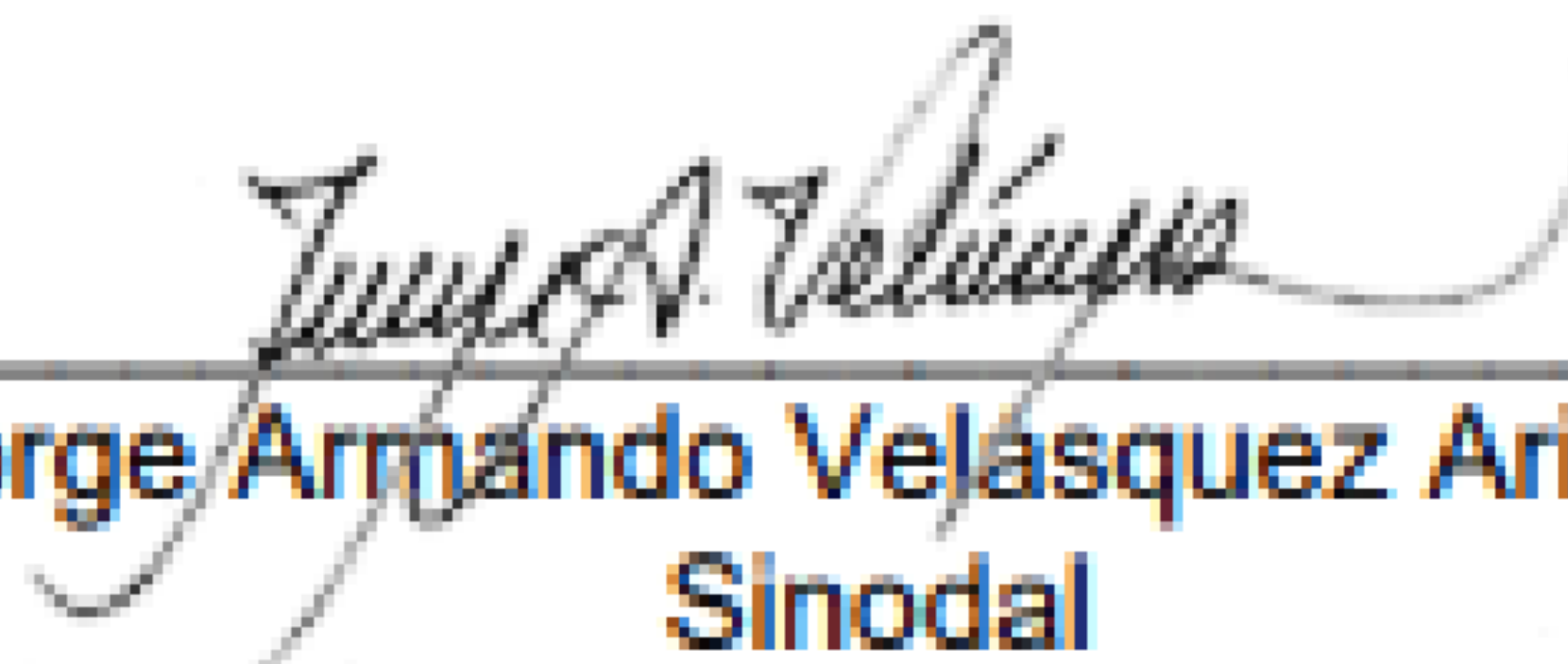
Dr. Josué Rodolfo Villegas Mendoza
Director de Tesis



Dra. Eliana Gómez Ocampo
Sinodal



Dra. Mary Carmen Ruiz de la Torre
Sinodal



Mtro. Jorge Armando Velásquez Aristizábal
Sinodal

AGRADECIMIENTOS

A la Facultad de Ciencias Marinas (FCM) y al Instituto de Investigaciones Oceanológicas (IIO) de la Universidad Autónoma de Baja California (UABC) por brindarme mi educación de maestría.

A la FCM por el uso de sus instalaciones durante el desarrollo de este trabajo de tesis.

Al Laboratorio de Biogeoquímica del IIO por el procesamiento de muestras de carbono orgánico disuelto.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por otorgarme la Beca Nacional.

Especial agradecimiento a todo mi Comité de Tesis: Dr. Josué Villegas Mendoza, Mtro. Jorge Armando Velásquez Aristizábal, Dra. Eliana Gómez Ocampo y Dra. Mary Carmen Ruiz de la Torre. Permítanme expresar a cada uno de ustedes mi más profunda gratitud por su tiempo, asesorías, consejos y el apoyo inigualable que me brindaron para lograr concluir con éxito este trabajo de investigación. Mi corazón se siente feliz y agradecido por coincidir y trabajar con personas tan cálidas y brillantes como ustedes.

DEDICATORIA

A mi padre
Gral. de división D.E.M. Mario Oliver Bustamante

A mi tía
Alicia De Gyves López

A mi sobrino
David Alejandro Nieto León

Feliz retorno solar

ÍNDICE

1.	Introducción	1
2.	Marco teórico	3
3.	Área de estudio.....	6
4.	Pregunta de investigación.....	9
5.	Hipótesis.....	9
6.	Objetivos.....	9
6.1.	Objetivo general.....	9
6.2.	Objetivos específicos	10
7.	Metodología.....	10
7.1.	Muestreo	10
7.2.	Incubación de muestras	11
7.3.	Abundancia.....	12
7.4.	Análisis de DOC	13
7.4.1.	Principio del método.....	13
7.4.2.	Determinación de DOC.....	13
7.5.	Perfil reconstruido de carbono orgánico disuelto para la Corriente de California	14
7.6.	Saturación de oxígeno en las muestras.....	16
7.7.	Determinación de oxígeno	18
7.8.	Uso de modelos matemáticos para el ajuste de la cinética de consumo de oxígeno.....	19
7.9.	Coeficiente de respiración.....	22
7.10.	Demanda Bioquímica de oxígeno.....	22
8.	Resultados y Discusión.....	24
8.1.	Perfil reconstruido de carbono orgánico disuelto para el límite sur del SCC.....	24
8.2.	DOC consumido y DOC remanente después de las incubaciones largas	27
8.3.	Perfil de oxígeno en primavera (Micmar).....	32
8.4.	Saturación de oxígeno en las muestras de la comunidad y bacterias	33
8.5.	Uso de modelos matemáticos para el ajuste de la cinética de consumo de oxígeno.....	36
8.5.1.	Mediciones discretas de oxígeno a lo largo de las incubaciones	36
8.5.2.	Mejores modelos ajustados a la cinética de consumo de oxígeno	39
8.5.3.	Tasas de respiración de las bacterias en las muestras de verano.....	47
8.5.4.	Abundancia y consumo de oxígeno por intervalos de tiempo.....	51
8.6.	Coeficiente de respiración RQ.....	56
8.7.	Demanda Bioquímica de Oxígeno.....	59

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Se muestra la interconexión de la bomba biológica con la bomba microbiana de carbono a través del lazo microbiano. DOCR se refiere a DOC refractario (Modificada de Jiao et al., 2010). 5
- Figura 2.** Estaciones oceanográficas de muestreo. La Isla de todos Santos no se observa en el mapa, pero se encuentra a ~15.5 km al noreste de Antares. Los sitios de muestreo se encuentran sobre la línea batimétrica de 1000 m (no se muestra en el mapa)..... 7
- Figura 3.** Representación esquemática de la tasa de respiración $m(t)_i$, donde i representa la línea tangente a cada punto de medición..... 21
- Figura 4.** Perfiles de DOC para las estaciones Sta.M, Sta.R y Sta.US obtenidos de Bauer et al. (1998a) y Loh y Bauer, 2000). El perfil magenta corresponde al DOC reconstruido que se obtuvo por interpolación PCHIP cada metro, y posterior promedio de las profundidades de los perfiles de las tres estaciones restantes. El perfil DOC inicial corresponde al cuantificado en el laboratorio. 25
- Figura 5.** (a) Perfil de DOC consumido para Antares y Micmar, y (b) perfiles de DOC postincubación y DOC final calculados a partir del DOC reconstruido y el DOC inicial, respectivamente, para Antares y Micmar. 28
- Figura 6.** (a) Productividad primaria para primavera y (b) para verano en $g\ C\ m^2\ d^{-1}$. (c) concentración de Cl-a para primavera y (d) para verano en $mg\ Cl-a\ m^3$, y (e) anomalías de temperatura para primavera y (f) para verano..... 29
- Figura 7.** Perfil de oxígeno en la columna de agua en primavera. 33
- Figura 8.** Correlación lineal entre el porcentaje de saturación de oxígeno calculado con los datos de CTD Micmar 2017 y con los datos de CTD CalCOFI julio 2017, para las muestras de a 5 a 500 m de profundidad en Antares. 35
- Figura 9.** Porcentaje de saturación de oxígeno de las muestras de la comunidad y bacterias para (a) Micmar y (b) Antares. Las barras de las bacterias son el promedio de tres subréplicas y las barras de la comunidad son el promedio de dos subréplicas. Las barras de error de las bacterias representan la dispersión de los datos a $\pm SD$. Las mediciones de oxígeno obtenidas con el PreSense a los 0.65 y 1.8 días para Micmar y Antares, respectivamente, fueron las que se utilizaron para hacer el cálculo de saturación de oxígeno..... 35
- Figura 10.** La columna izquierda muestra diagramas Hovmöller sobre la concentración de oxígeno con respecto al tiempo y profundidad: (a) primavera-comunidad, (c) primavera-bacterias, (e) verano-comunidad y (g) verano-bacterias. Las isolíneas segmentadas blancas representan un incremento de $20\ \mu M\ O_2$. (c y g) muestran líneas segmentadas negras que dividen los diagramas Hovmöller en dos secciones (superior e inferior) que parecen ser un reflejo. La columna derecha muestra la disminución de oxígeno con respecto al tiempo para las muestras de primavera (RB*i* M, donde i representa el número con el que se etiquetó la subréplica que se utilizó y M es la abreviatura de Micmar) y verano (RB*i* A, donde i representa el número con el que se etiquetó la subréplica que se utilizó y A es la abreviatura de Antares); (b) primavera-comunidad, (d) primavera-bacterias, (f) verano-

comunidad y (h) verano-bacterias. Los datos provienen de mediciones discretas obtenidas directamente de los optodos. 37

Figura 11. Modelos matemáticos por mínimos cuadrados que mejor se ajustaron a la cinética de consumo de oxígeno en primavera (Micmar) y verano (Antares) para las muestras de respiración de la comunidad (RC) y de bacterias (RB). Los nombres de los modelos se representan con el siguiente código de colores: raíz cuadrada de t (rojo), inversa de $[O_2]$ -raíz cuadrada de t (amarillo), cuadrado de $[O_2]$ -raíz cuadrada de t (morado), inversa de $[O_2]$ -cuadrado de t (blanco y gris), raíz cuadrada de $[O_2]$ (cian y azul), exponencial de $[O_2]$ (verde) y raíz cuadrada de $[O_2]$ -raíz cuadrada de t (café). La sección superior (i.e., a, b, c, d, e) pertenece a las muestras de primavera-Micmar comunidad (RC_{*i*} M) y bacterias (RB_{*i*} M), donde *i* representa el número con el que se etiquetó la subréplica que se utilizó y M es la abreviatura de Micmar. La sección inferior (i.e., f, g, h, i, j) pertenece a las muestras de verano-Antares comunidad (RC_{*i*} A) y bacterias (RB_{*i*} A), donde *i* representa el número con el que se etiquetó la subréplica que se utilizó y A es la abreviatura de Antares. Se efectuaron 3 subréplicas por profundidad (no se muestran las gráficas), y se escogió solo una subréplica. 41

Figura 12. Concentración de clorofila *a* de marzo a agosto (panel a al panel f). Las unidades están en mg Cl-a m³. 46

Figura 13. Tasas de respiración $m(t)$ (i.e., pendiente en función del tiempo) calculada con 5 modelos matemáticos que se ajustaron a la cinética de consumo de oxígeno para la subréplica RB1 A, la cual se muestreo a los 5 m de profundidad en la temporada de verano; (a) $m(t)$ con el modelo raíz cuadrada de t ; (b) $m(t)$ con el modelo exponencial de $[O_2]$; (c) $m(t)$ con el modelo inversa de $[O_2]$; (d) $m(t)$ con el modelo raíz cuadrada de $[O_2]$; (e) $m(t)$ con el modelo cuadrado de $[O_2]$; raíz cuadrada de t , y (f) no se ajustó el modelo raíz cuadrada de $[O_2]$ a la cinética de consumo. Nótese que el eje y llega a variar en la escala dependiendo del modelo..... 48

Figura 14. Para todas las muestras de verano (a) $m(t)$ calculada con raíz cuadrada de t (RB_{*i*}, donde *i* representa el número con el que se etiquetó la subréplica); (b) $m(t)$ calculada con raíz cuadrada de $[O_2]$; (c y d) estandarización de las variables correspondientes. 49

Figura 15. (a) Estimación con 6 modelos matemáticos del oxígeno consumido en todas las muestras de verano. Se comparan los modelos con el consumo neto de oxígeno y se muestra el DOC consumido (i.e., ΔDOC) en la primer subréplica de cada triplicado; (b) subréplica RB14 A no se ajustó con el modelo raíz cuadrada de $[O_2]$ 50

Figura 16. (a) Abundancia preincubación para primavera y verano, (b) diagrama Hovmöller para la comunidad en primavera, (c) diagrama Hovmöller para la comunidad en verano, (d) diagrama Hovmöller para las bacterias en primavera, (e) diagrama Hovmöller para las bacterias en verano y (f) abundancia postincubación para primavera y verano. 52

Figura 17. (a) Consumo de oxígeno calculado con los mejores modelos para primavera y verano; (b) gráficas de experimentos axénicos de *E. coli* en donde se comparan conteos de unidades formadores de colonias (CFU) con la demanda de oxígeno Q_{O_2} , en la parte superior S significa fase estacionaria, D es la fase de muerte y LTSP es “long-term stationary phase”, y (c) comparación del decaimiento del porcentaje de CFU contra el crecimiento de células “súper-respiradoras” también en porcentaje..... 54

Figura 18. Perfiles de RQ calculados con el DOC consumido (ΔDOC_i , donde *i* es el DOC consumido para cada profundidad) y los mejores modelos ajustados para primavera ($[O_2]_{c(j)i}$, donde *c* es consumo de oxígeno, *j* cada uno de los modelos e *i* el consumo de

oxígeno para cada profundidad), así como con el modelo raíz cuadrada de t ($[O_2]_{c,i}$) para verano. Los RQ calculados a partir de los modelos se compararon con los RQ calculados utilizando el consumo neto de oxígeno (ΔO_{2i}). 57

Figura 19. Disponibilidad de DOC lábil estimada para (a) primavera y (b) verano con base a RQs disponibles en la literatura para el Pacífico Norte (Tanioka y Matsumoto, 2020)... 59

Figura 20.(a) modelo BOD ajustado para las muestras de primavera y verano, las constantes k y UBOD se muestran dentro de cada gráfica, el eje secundario representa la escala del DOC; (b) muestra la demanda de oxígeno para todas las muestras de primavera, la flecha señala el posible inicio de la nitrificación, y (c) representación esquemática de la demanda bioquímica carbonosa de oxígeno y la demanda bioquímica nitrogenosa de oxígeno, asimismo se señala el inicio de la nitrificación y cómo se observa la cinética cuando hay suficiente número de microorganismos nitrificadores. 60

Figura 21. Disminución de la concentración de oxígeno con respecto al tiempo utilizando el modelo lineal para la subréplica RB11 A. Nótese como el modelo a pesar de tener una $R^2 > 95\%$ en unas zonas es evidente que sobrestima la concentración de oxígeno y en otras los subestima..... 67

Figura 22. Disminución de la concentración de oxígeno con respecto al tiempo utilizando el modelo lineal para la subréplica RB15 A. Nótese como el modelo a pesar de tener una $R^2 > 95\%$ en unas zonas es evidente que sobrestima la concentración de oxígeno y en otras los subestima..... 67

Figura 23. Tasas de respiración $m(t)$ estimadas con el modelo raíz cuadrada de t y $[O_2]$ para todas las subréplicas de primavera-Antares: (a) $m(t)$ a lo largo del tiempo de incubación, y (b) $m(t)$ estandarizadas y el tiempo sin estandarizar. 68

Figura 24. Tasas de respiración $m(t)$ estimadas con el modelo raíz cuadrada de $[O_2]$. para todas las subréplicas de primavera-Antares: (a) $m(t)$ a lo largo del tiempo de incubación, y (b) $m(t)$ estandarizadas y el tiempo sin estandarizar..... 68

Figura 25. Tasas de respiración $m(t)$ estimadas con el modelo Inversa de $[O_2]$. para todas las subréplicas de primavera-Antares: (a) $m(t)$ a lo largo del tiempo de incubación, y (b) $m(t)$ estandarizadas y el tiempo sin estandarizar. 69

Figura 26. Tasas de respiración $m(t)$ estimadas con el modelo exponencial de $[O_2]$. para todas las subréplicas de primavera-Antares: (a) $m(t)$ a lo largo del tiempo de incubación, y (b) $m(t)$ estandarizadas y el tiempo sin estandarizar..... 69

Figura 27. Tasas de respiración $m(t)$ estimadas con el modelo cuadrado de $[O_2]$ -raíz cuadrada de t para todas las subréplicas de primavera-Antares: (a) $m(t)$ a lo largo del tiempo de incubación, y (b) $m(t)$ estandarizadas y el tiempo sin estandarizar. 70

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Masas de agua superficiales, subsuperficiales e intermedias para el límite sur del SCC a una batimetría máxima de 1000 m (Reginaldo Durazo, 2015; Lynn y Simpson, 1987; Portela et al., 2016)..... 8

Cuadro 2. Modelos matemáticos ajustados con sus ecuaciones de predicción, derivadas y dominios. 20

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. DOC reconstruido, DOC inicial y contaminación del perfil del DOC inicial con respecto al perfil del DOC reconstruido.....	25
Tabla 2. Proporción de cambio expresada en porcentaje (%), DOC consumido y DOC recalcitrante para primavera y verano.....	27
Tabla 3. Mejores modelos ajustados a la cinética de consumo de oxígeno, delta de oxígeno (ΔO_2), consumo de oxígeno estimado ($[O_2]_{c(i)}$), relación $\Delta O_2/[O_2]_{c(i)}$ y resultado de estimación para las muestras de primavera (Micmar) comunidad (RC_i) y bacterias (RB_i), donde i representa el número con el que se etiquetó la subréplica que se utilizó.	42
Tabla 4. Mejores modelos ajustados a la cinética de consumo de oxígeno, delta de oxígeno (ΔO_2), consumo de oxígeno estimado ($[O_2]_{c(i)}$), relación $\Delta O_2/[O_2]_{c(i)}$ y resultado de estimación para las muestras de verano (Antares) comunidad (RC_i) y bacterias (RB_i), donde i representa el número con el que se etiquetó la subréplica que se utilizó.	43

EFFECTO DE LA DISPONIBILIDAD DE SUSTRATO SOBRE LOS PATRONES DE CONSUMO DE OXÍGENO DE COMUNIDADES NATURALES DE MICROBIOS MARINOS DEL LÍMITE SUR DEL SISTEMA DE LA CORRIENTE DE CALIFORNIA

1. Introducción

El metabolismo microbiano mediante el carbono orgánico disuelto (DOC, por sus siglas en inglés) interconecta la bomba biológica, el lazo microbiano y la bomba microbiana de carbono. La bomba biológica exporta nueva producción de carbono orgánico particulado (POC, por sus siglas en inglés) y carbono orgánico disuelto (DOC, por sus siglas en inglés) lábil y semilábil. El lazo microbiano consiste en la asimilación de DOC lábil-semilábil y su transformación a POC (Azam et al., 1983; Lawrence R. Pomeroy et al., 2007), y la bomba microbiana de carbono se refiere a la producción de DOC refractario mediante: (1) exudación celular bacteriana; (2) lisis por ataque viral a bacterias y arqueas, y (3) hidrólisis microbiana del POC (Jiao et al., 2010). En este sentido, el impulsor fundamental en la bomba biológica y el lazo microbiano es la producción primaria (domina en sistemas con disponibilidad de nutrientes), mientras que en la bomba microbiana de carbono es la actividad heterotrófica microbiana (domina en sistemas oligotróficos; Jiao et al., 2010).

El Sistema de la Corriente de California (SCC) es uno de los ecosistemas más productivos a nivel global con una clara señal estacional (Carr et al., 2006; Cepeda-Morales et al., 2017). La alta productividad ocurre en el límite sur debido a las condiciones de surgencia principalmente en primavera (Arellano y Rivas, 2019; Linacre et al., 2010) y, usualmente, durante el verano la productividad primaria disminuye a causa del debilitamiento de los vientos favorables de surgencia y el incremento en la estratificación (Cepeda-Morales et al., 2017). En el SCC se ha estudiado principalmente la bomba biológica (e.g., exportación de POC; Amos et al., 2019; Druffel et al., 1998; Druffel et al., 1996) y parece ser que la bomba microbiana de carbono ha sido poco explorada.

En general, la bomba microbiana de carbono se ha estudiado principalmente en trabajos enfocados en demostrar experimentalmente con muestras artificiales la

producción de especies moleculares refractarias (e.g., Gruber et al., 2006; Ogawa et al., 2001). Sin embargo, no se ha documentado que la relación entre el consumo microbiano de DOC y oxígeno (O_2) en incubaciones largas (e.g., escala de semanas) de muestras naturales de agua de mar, haya sido empleada como criterio que contribuya en la explicación de la bomba microbiana de carbono en ecosistemas marinos. Esta relación puede ser entendida mediante el estudio de la cinética de ambas variables y se suele determinar mediante modelación matemática. No obstante, dicha relación no ha sido muy explorada en incubaciones largas puesto que la mayor cantidad de estudios reportados hasta la fecha buscan cuantificar las tasas de respiración de oxígeno al metabolizar la fracción más lábil del DOC, que es consumida en el primer día de incubación.

En incubaciones cortas de ~ 1 día, Briand et al. (2004) ajustaron el consumo de oxígeno con un modelo exponencial, mientras que Vikström et al. (2019) sugirieron el uso de un ajuste polinomial de grado dos. Pocos trabajos han realizado incubaciones largas en escala de semanas; por ejemplo, Hung et al., (2007) usaron una función cinética de primer orden para ajustar el consumo de DOC en incubaciones de ~ 35 semanas, y propusieron un intervalo de concentración para diferenciar la transición de la fracción lábil y semilábil de la fracción refractaria. Por su parte, Baltar et al. (2012) ajustaron el consumo de oxígeno con un modelo exponencial en incubaciones de ~ 3 semanas y media, indicando que la respiración se vuelve estable entre los 10 y 23 días. Por añadidura, Münzner y Berggren (2019) recomendaron además considerar a la oxidación del amonio como un proceso importante que puede consumir oxígeno a lo largo de todo el periodo de incubación, lo cual afectaría la relación DOC: O_2 .

Con base a lo anterior, el presente trabajo tiene como objetivo incrementar el conocimiento del papel del metabolismo microbiano en el carbono orgánico disuelto mediante la relación carbono-oxígeno, para ayudar a explicar la influencia de la bomba microbiana de carbono en el límite sur del Sistema de la Corriente de California.

2. Marco teórico

La bomba biológica es un proceso mediante el cual, en la superficie del océano, el dióxido de carbono (CO_2) es convertido por los productores primarios a carbono orgánico. Posteriormente, es transportado hacia el interior del océano en forma de POC y DOC (Ducklow et al., 2001). Dicho proceso depende de la magnitud de la producción primaria neta en la superficie del océano que se estima en 53.6 Pg C (incluye POC y DOC; Hansell y Carlson, 2015; pág. 106). El POC no remineralizado en superficie es exportado (9.6 ± 3.6 Pg C año⁻¹; Dunne et al., 2007) principalmente por gravedad (Buesseler et al., 2020), mientras que el DOC que no es remineralizado en superficie es exportado (1.9 Pg C año⁻¹; Hansell y Carlson, 2015; pág. 106) por subducción (Stephens et al., 2018) y mezcla convectiva (Carlson et al., 1994).

El POC exportado por la bomba biológica puede constituirse de células intactas de fitoplancton, pellets fecales (Eppley y Peterson, 1979; Stephens et al., 2018) y detrito (Ducklow et al., 2001). A medida que este desciende desde la superficie del océano es remineralizado por bacterias que colonizan su superficie e interior, lo que disminuye la magnitud de su flujo con la profundidad (Omand et al., 2020). De la producción primaria neta en la zona eufótica, en promedio entre 18 y 20% (Dunne et al., 2007; Hedges y Keil, 1995) de la producción en forma de POC desciende de la zona eufótica, 10% alcanza profundidades de varios cientos de metros, 1% pasa los 4000 m y <0.5% es preservado en los sedimentos marinos (Hedges y Keil, 1995), que son el último reservorio de carbono orgánico (Dickens et al., 2004).

Por otra parte, el DOC exportado por la red trófica microbiana ha generado el mayor reservorio de DOC en el océano con 662 ± 32 Pg C (Hansell y Carlson, 2015; pág. 98). Este carbono está constituido por una gran variedad de compuestos (Hiroshi Ogawa y Tanoue, 2014) que se clasifican en tres categorías según su grado de labilidad, el cual se refiere a su facilidad de transformación bioquímica (i.e., DOC-lábil, semilábil y refractario; Lancelot et al., 1993). El DOC-lábil es metabolizado

rápidamente (minutos o días) en superficie. El DOC-semilábil se acumula y es resistente a la descomposición en aguas superficiales, pero después de su exportación al mesopelágico superior (100–500 m) es remineralizado en meses o años. El DOC-refractario es el depósito de carbono más persistente, puesto que es resistente a la descomposición biológica y tarda en degradarse miles de años (Hansell y Carlson, 2015; pág. 97-102).

El lazo microbiano consiste en que las arqueas y el bacterioplancton consumen el DOC lábil y semilábil, transformándolo en POC. Posteriormente, los protistas (principalmente microflagelados) se alimentan de las arqueas y el bacterioplancton; por último, el microzooplancton (principalmente ciliados; Pomeroy et al., 2007) depreda a los microflagelados por herbivoría (Azam et al., 1983; Lawrence R. Pomeroy et al., 2007). La gran mayoría del DOC (~93%) que pasa a través del lazo microbiano (bacterias heterótrofas y arqueas–flagelados–microzooplancton) es asimilado y se utiliza en la respiración, convirtiendo casi todo el DOC biodisponible en CO₂ (Ducklow, 1983; Kirchman, 2008; pág. 37), el cual se acumula en aguas profundas hasta que se ventila nuevamente hacia la superficie del mar (Jiao et al., 2010). Por lo tanto, el lazo microbiano se acopla a la bomba biológica (Fig. 1) mediante la remineralización (i.e., liberación de CO₂) y anabolismo microbiano (i.e., producción bacteriana) del DOC.

La bomba microbiana de carbono explica el papel de los procesos microbianos para la formación de DOC recalcitrante en la columna de agua del océano. Esta se conecta con la bomba biológica a través del lazo microbiano (Fig. 1). El impulsor fundamental en la bomba biológica es la producción primaria (domina en sistemas eutróficos), mientras que en la bomba microbiana de carbono es la actividad heterotrófica microbiana (domina en sistemas oligotróficos). De modo que, la bomba biológica se refiere a nueva producción, mientras que la bomba microbiana de carbono se refiere a la producción de DOC recalcitrante (Jiao et al., 2010).

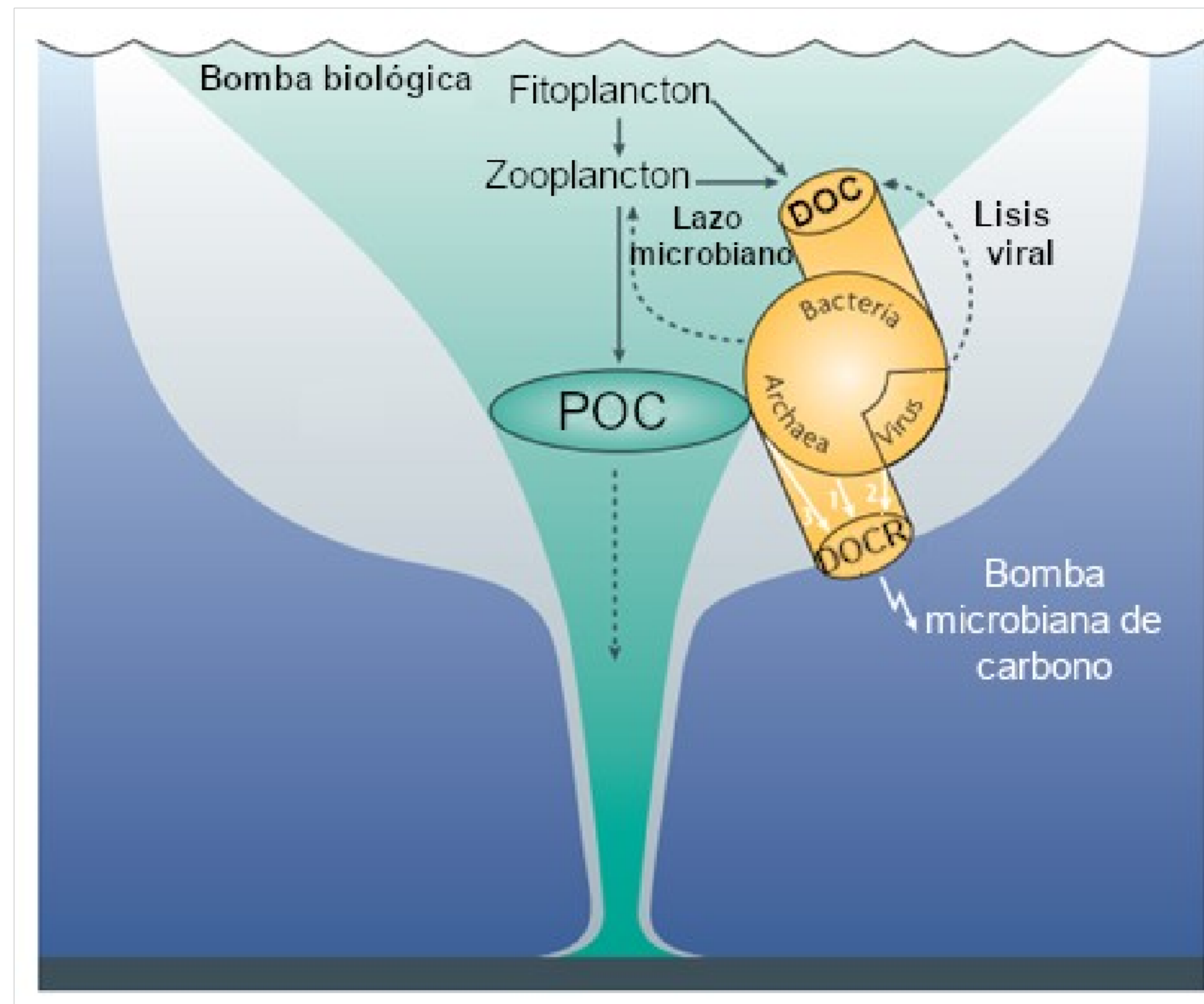


Figura 1. Se muestra la interconexión de la bomba biológica con la bomba microbiana de carbono a través del lazo microbiano. DOCR se refiere a DOC refractario (Modificada de Jiao et al., 2010).

De acuerdo con Jiao et al. (2010), en la bomba microbiana de carbono la producción de DOC recalcitrante se forma principalmente mediante tres mecanismos: (1) durante la producción bacteriana se pueden liberar moléculas refractarias por exudación (Benner y Kaiser, 2003; Dickens et al., 2004; Kaiser y Benner, 2008; McCarthy, 1998); (2) lisis celular por ataque viral (10–20% de la comunidad bacteriana diariamente; Suttle, 1994), aunque algunos de los productos liberados por lisis son lábiles (Suttle, 2007), y (3) algunas bacterias producen exoenzimas que hidrolizan el POC y se libera DOC refractario en el proceso (Smith et al., 1992). Además, en el modelo de la bomba microbiana de carbono la degradación consecutiva del DOC cada vez menos lábil va generando un depósito de DOC recalcitrante. Esto tiene dos consecuencias importantes. En primer lugar, se bombea carbono desde bajas concentraciones de DOC lábil y semilábil, generándose poco a poco un reservorio de carbono refractario (~656 Pg C; Hansell y Carlson, 2015; pág. 98). En segundo lugar, altera la composición química del DOC

al incrementarse cada vez más la proporción de carbono en la materia orgánica refractaria (Jiao et al., 2010).

La edad aparente del radiocarbono del DOC refractario oscila entre 4000–6000 años (Bauer et al., 1992). Este tiempo de degradación es mayor que el tiempo de rotación de la circulación global de retorno (550–2000 años; Chapman y Shackleton, 2000; Jiao et al., 2010; Primeau, 2005), la cual está mostrando una desaceleración por efectos del calentamiento global (Rahmstorf et al., 2015). No obstante, el tamaño del reservorio de DOC refractario en el océano parece estar modulado por la circulación global de retorno. Si se supone una tasa de producción constante de DOC refractario, su reservorio oceánico podría aumentar durante la desaceleración de la circulación de retorno, proporcionando una retroalimentación negativa a las crecientes concentraciones de CO₂ atmosférico (Shen y Benner, 2018). Esto indica que la generación de DOC refractario, a través de la bomba microbiana de carbono, es un mecanismo importante para el almacenamiento a largo plazo de carbono atmosférico fijado en la superficie del océano (Jiao et al., 2010).

3. Área de estudio

Las estaciones oceanográficas estudiadas en este trabajo se localizaron en la región oceánica del suroeste de Ensenada, Baja California, México. Las muestras se recolectaron en dos cruceros oceanográficos. El primero se realizó en primavera el día 30 de marzo de 2017 (Micmar; 31.5924 °N y –116.8636 °W) y el segundo en verano el 09 de agosto de 2017 (Antares; 31.75 N y -116.95 °W). Las estaciones oceanográficas se nombraron a lo largo del documento de acuerdo con el nombre del crucero y/o estación del año correspondientes (Fig. 2).

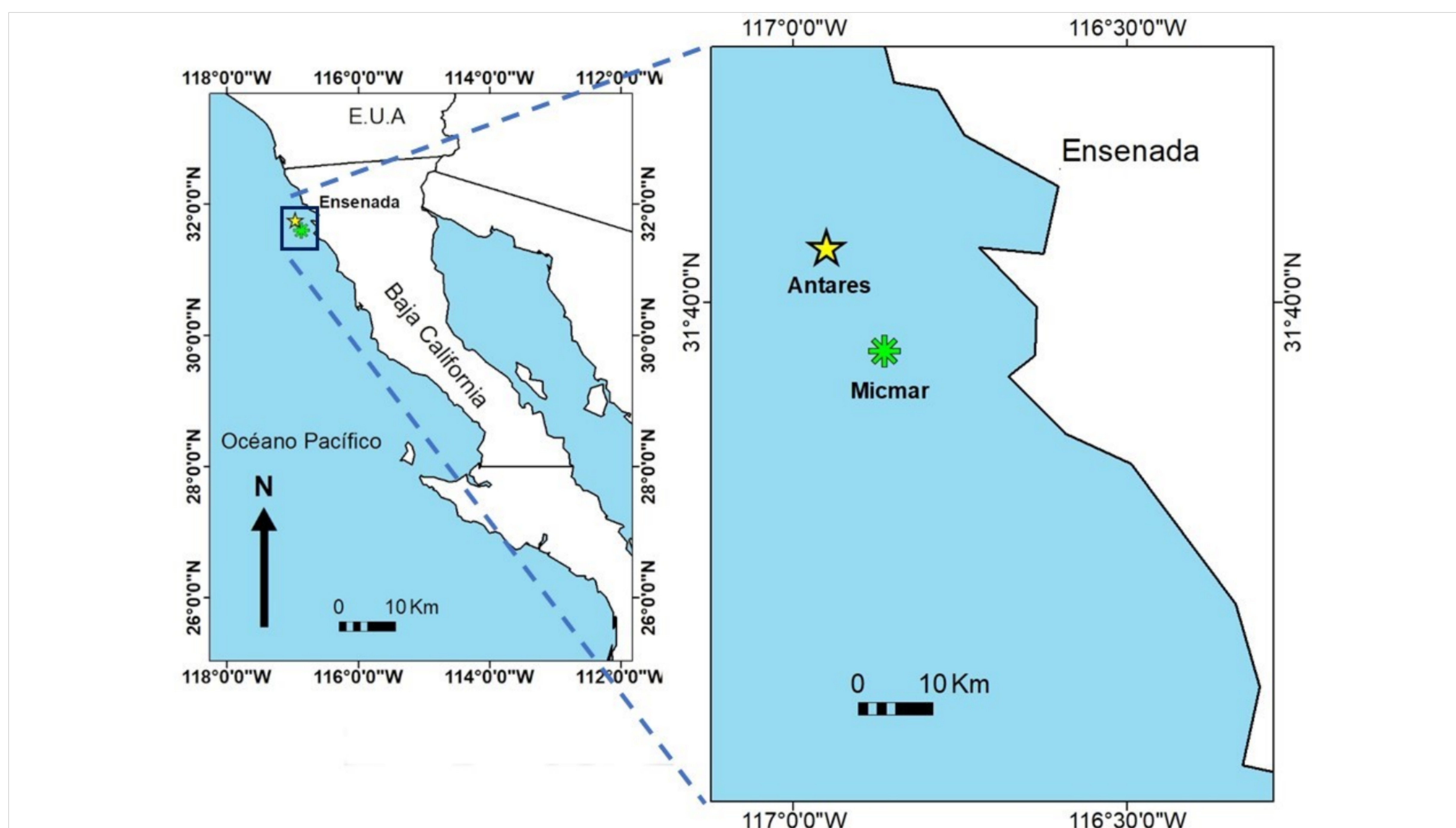


Figura 2. Estaciones oceanográficas de muestreo. La Isla de todos Santos no se observa en el mapa, pero se encuentra a ~15.5 km al noreste de Antares. Los sitios de muestreo se encuentran sobre la línea batimétrica de 1000 m (no se muestra en el mapa).

Micmar y Antares se encuentran sobre el límite sur del SCC frente a las costas de Baja California, México. Esta es una zona de transición con una clara señal estacional (Cepeda-Morales et al., 2017). En invierno y primavera recibe la influencia de masas de agua del Pacífico Subártico (baja salinidad y temperatura, y altas concentraciones de nutrientes y O₂; Song et al., 2011), a través de la Corriente de California (CC), mientras que en verano recibe contribuciones de la masa de agua del Norte del Pacífico Central (elevada salinidad, temperatura y nutrientes, y bajas concentraciones de oxígeno; Song et al., 2011), vía la Subcorriente de California (Bograd et al., 2008; Cepeda-Morales et al., 2017; Durazo y Baumgartner, 2002; Lynn y Simpson, 1987). Los desplazamientos laterales de masas de agua del Giro Subtropical del Pacífico Norte también confluyen con el límite sur del SCC (Bograd et al., 2008). El Cuadro 1 muestra las masas de agua correspondientes con la profundidad para el límite sur del SCC.

Cuadro 1. Masas de agua superficiales, subsuperficiales e intermedias para el límite sur del SCC a una batimetría máxima de 1000 m (Reginaldo Durazo, 2015; Lynn y Simpson, 1987; Portela et al., 2016).

Profundidad	Masas de agua
Superficiales (0–150 m)	Pacífico Subártico Agua del Norte del Pacífico Central Surgencias Costeras
Subsuperficiales (150–300 m)	Agua Subsuperficial Ecuatorial
Intermedias (400–1000 m)	Agua Intermedia del Pacífico Norte

El SCC es uno de los ecosistemas más productivos a nivel global (Carr et al., 2006; Cepeda-Morales et al., 2017). La alta productividad ocurre en el límite sur debido a las condiciones de surgencia principalmente en primavera que se generan por la intensidad de los vientos a lo largo de la costa (Arellano y Rivas, 2019; Linacre et al., 2010). Amos et al. (2019) demostraron que los remolinos ciclónicos formados cerca de las costas del SCC son capaces de atrapar agua de surgencia y transportar mar a dentro (hasta 1000 km de la costa) esta agua rica en carbono. El transporte de agua de surgencia desde la plataforma es importante porque aumenta el área influenciada por la elevada producción primaria (Amos et al., 2019).

Usualmente durante el verano la productividad disminuye en el límite sur del SCC a causa del debilitamiento de los vientos favorables de surgencia y el incremento en la estratificación (Cepeda-Morales et al., 2017). Sin embargo, posiblemente a causa del frente de Ensenada (estructura de mesoescala que se forma cuando el agua fría de la CC converge con el agua más cálida del noroccidente del Pacífico tropical; Venrick, 2000), se han cuantificado elevadas concentraciones de clorofila (Cl-a) para primavera y verano (Espinosa-Carreón et al., 2004; Peláez y McGowan, 1986).

En general, en aguas superficiales del sur del SCC se ha reportado un calentamiento significativo e intensificado con un aumento subsecuente en la estratificación térmica (Bograd et al., 2008; Palacios, 2004). Además, a lo largo de

todo el sistema se han registrado grandes disminuciones de oxígeno molecular (O_2 ; hasta $2.1 \mu\text{mol kg}^{-1} \text{ año}^{-1}$), pero los mayores descensos relativos se han observado por debajo de la termoclina. Las tendencias registradas son consistentes con la advección de aguas con bajo contenido de oxígeno disuelto en la región (e.g., agua del Norte del Pacífico Central; Song et al., 2011), así como con la disminución del transporte vertical de oxígeno luego del calentamiento cercano a la superficie y el aumento de la estratificación. Esto ha provocado una expansión de la capa mínima de oxígeno que podría provocar efectos en cascada sobre la columna de agua, incluida la compresión del hábitat y la reorganización de la comunidad (Bograd et al., 2008).

4. Pregunta de investigación

¿Qué papel tiene el metabolismo microbiano en el carbono orgánico disuelto al emplear la relación de consumo carbono:oxígeno para ayudar a explicar la influencia de la bomba microbiana de carbono en el límite sur del Sistema de la Corriente de California?

5. Hipótesis

El papel del metabolismo microbiano sobre el carbono orgánico disuelto depende de las capacidades que tienen las diferentes comunidades microbianas para degradar DOC con distintas labilidades, lo cual se ve reflejado en la cantidad de DOC y O_2 que es consumido en incubaciones largas. En el límite sur del Sistema de la Corriente de California, en primavera, domina la exportación de DOC lábil (metabolizado con menor cantidad de O_2). Por su parte, en verano, como decae la biomasa heterotrófica de primavera se favorece la exportación de DOC recalcitrante, lo cual incrementa el consumo de oxígeno en la respiración para mantener el metabolismo heterotrófico.

6. Objetivos

6.1. Objetivo general

Incrementar el conocimiento del papel del metabolismo microbiano en el carbono orgánico disuelto mediante la relación de consumo carbono:oxígeno, para ayudar a

explicar la influencia de la bomba microbiana de carbono en el límite sur del Sistema de la Corriente de California.

6.2. Objetivos específicos

- 1) Estimar la concentración de carbono orgánico disuelto en la columna de agua de los sitios del muestreo a partir de datos de la literatura.
- 2) Determinar mediante incubaciones largas de bacterias heterotróficas, la variabilidad de carbono orgánico disuelto consumido y recalcitrante entre ambos sitios de muestreo.
- 3) Determinar las posibles causas físicas y/o biológicas en las diferencias del porcentaje de saturación de oxígeno entre las muestras de la comunidad y de las bacterias heterotróficas obtenidas en los sitios muestreo.
- 4) Evaluar diferentes modelos matemáticos para ajustar las cinéticas de consumo de oxígeno de comunidades microbianas y de bacterias heterotróficas, en incubaciones largas de las muestras obtenidas en los sitios de estudio.
- 5) Determinar el coeficiente de respiración en la columna de agua de los sitios de muestreo, a partir de incubaciones largas de muestras de bacterias heterotróficas.
- 6) Emplear el modelo de la demanda bioquímica de oxígeno para determinar si la oxidación del amonio puede afectar la estimación del coeficiente respiratorio en incubaciones largas de las muestras obtenidas en los sitios de estudio.

7. Metodología

7.1. Muestreo

Se realizaron dos cruceros oceanográficos, el primero el 30 de marzo de 2017 (Micmar) y el segundo el 09 de agosto de 2017 (Antares). En una estación por crucero se recolectaron muestras de agua de mar en botellas oceanográficas Niskin (Fig. 2), en 5 profundidades diferentes (5, 20, 100, 500 y 800 m). Una vez que las

botellas Niskin/GoFlo (5 botellas en total) llegaron a cubierta se colocaron mangueras de silicón enjuagadas con agua de mar de su profundidad correspondiente. Frente a cada una de ellas se puso una botella de HDPE de 500 mL enjuagada previamente de la misma manera. Cada botella se llenó y se transportó cerrada al laboratorio del barco.

En el laboratorio del barco las muestras recolectadas para análisis de DOC se filtraron con filtros Whatman GF/F previamente calcinados (450°C / 2 h). El agua de mar filtrada se recolectó en botellas oscuras de policarbonato de 125 mL previamente descontaminadas y se mantuvieron a 4°C hasta montar los ensayos de incubación (Sección 7.2).

Por otro lado, se tomaron datos de CTD para Micmar (primavera), pero para Antares (verano) se emplearon datos de CTD disponibles en la bibliografía que pertenecen a la estación 93.3–35.0 (32.67971 N, -117.873 O) del proyecto CalCOFI (The California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations). Estos datos fueron tomados en verano de 2017 (igual que Antares), y dicha estación se encontraba a ~136 km al noroeste de Antares. Los datos de CTD CalCOFI se utilizaron para calcular el porcentaje de saturación de oxígeno de las muestras de verano (Sección 7.6).

7.2. Incubación de muestras

Las muestras naturales de agua de mar para incubación se montaron utilizando botellas BOD previamente lavadas con peróxido de hidrógeno (H₂O₂ al 3%). En la pared interna de cada botella se le instaló un parche sensible al oxígeno (SP-PSt3-NAU) (PreSens, Regensburg, Germany). Los experimentos de consumo de oxígeno de toda la comunidad se realizaron tomando de cada una de las muestras dos alícuotas de ~100 mL, las cuales se transfirieron a las botellas BOD para obtener dos subreplicas. Para los experimentos de consumo de oxígeno por bacterias se tomaron de cada una de las muestras alícuotas de ~400 mL. Estas se filtraron por

vacío utilizándose filtros de policarbonato de 1µm de tamaño de poro. A partir del filtrado de cada muestra se hicieron tres subréplicas de ~100 mL cada una.

7.3. Abundancia

A la primera subréplica de cada grupo de muestras de bacterias de ambos cruceros (grupos de tres para cada profundidad; 5, 10, 100, 500 y 800 m) se les realizó el conteo de abundancia celular por microscopia de epifluorescencia. Se realizó un conteo al inicio de la incubación (1.1 días) y otro postincubación (38.8 días).

A cada primera subréplica se le retiró una alícuota de agua de mar de 20 mL y se colocaron en viales de centelleo. Las muestras se fijaron con formaldehído al 2% de concentración final para preservarlas; posteriormente, se filtraron utilizando filtros negros de policarbonato de 0.2 µm y 25 mm de diámetro (Poretics). El volumen filtrado fue entre 0.1–1 mL para obtener una densidad de 20 a 40 células por campo. El volumen filtrado se desechó, y la tinción de las células contenidas en el filtro se hizo añadiendo colorante DAPI (4´6 -diamino-2 fenilindol; Molecular Probes, Oregón, USA) a una concentración final de 10 µg mL⁻¹. Las tinciones se incubaron por 10 minutos en oscuridad total. A los montajes se les agregó aceite de inmersión de baja fluorescencia y los conteos se efectuaron con un microscopio de epifluorescencia (Carl Zeiss, Jena, Germany).

El cálculo de la abundancia se realizó mediante la Ecuación 1,

$$\text{Cel L}^{-1} = \frac{\text{PCM} * F}{V} \quad (1)$$

donde PCM es el promedio de células por campo (Cel), F el coeficiente entre el área superficial del filtro y el área de la cuadrícula de conteo (adimensional), y V es el volumen filtrado (L).

7.4. Análisis de DOC

7.4.1. Principio del método

El método para la determinación de DOC sigue el mismo principio que el descrito por Dickson et al. (2007) y Camacho-Ibar (2012, 2014). Las muestras de agua de mar se acidifican con ácido fosfórico (H_3PO_4 ; 50%) para convertir las especies de carbono inorgánico (bicarbonato y carbonato) en CO_2 . Las muestras acidificadas se purgan con aire ultra puro (libre de CO_2) para eliminar el CO_2 liberado. Posteriormente, las muestras se inyectan en una columna de combustión empacada con un catalizador que tiene perlas de aluminio revestidas con platino. El carbono orgánico no purgable (i.e., DOC) se convierte en CO_2 al entrar en contacto con la columna de combustión que se encuentra a $680\text{ }^\circ\text{C}$. Este método de oxidación catalítica hace posible la oxidación eficiente no solo de compuestos de bajo peso molecular (LMW) de fácil descomposición, sino también de compuestos de alto peso molecular (HMW) insolubles y difíciles de descomponer. Finalmente, el CO_2 que se produce por la oxidación del carbono orgánico se mide mediante un detector de infrarrojo no dispersivo (NDIR).

7.4.2. Determinación de DOC

Para la determinación de DOC se utilizó un analizador de carbono orgánico Shimadzu TOC-L_{CSN} que funciona bajo el principio de oxidación catalítica de alta temperatura ($680\text{ }^\circ\text{C}$) descrito previamente. El equipo se calibró utilizando como estándar ftalato ácido de potasio en agua desionizada. Las concentraciones de la curva van desde $20.9\text{ }\mu\text{M C}$ hasta $99.3\text{ }\mu\text{M C}$, y el límite de detección ($\text{LD} = 0.68\text{ }\mu\text{M C}$; Ecuación 2) se calculó como la media de cinco blancos (S_{bl}) más un múltiplo de 3 de la desviación estándar del blanco ($3sd_{bl}$).

$$\text{LD} = S_{bl} + 3sd_{bl} \quad (2)$$

Después de correr la curva de calibración se analizó el lote de muestras con la siguiente secuencia: (I) dos blancos al inicio (agua Milli Qiu acidificada; MQ), (II) los materiales de referencia “Low carbon wáter” y “Deep sea water”, con una

concentración de 1 μM y 41-44 μM , respectivamente, (III) blanco MQ, (IV) cinco blancos de agua Milli Qiu acidificada con los cuales se calculó el LD, (VI) blanco MQ, (VII) se comienzan a leer las muestras preincubación y se van alternando una muestra y un blanco MQ, (VIII) dos blancos MQ seguidos de los dos materiales de referencia y otro blanco MQ, (IX) estándar 4 de la curva de calibración seguido de un blanco MQ, (X) se comienzan a leer las muestras postincubación y se van alternando una muestra y un blanco MQ, y (XI) se finaliza la corrida con dos blancos MQ seguidos de los dos materiales de referencia y otro blanco MQ. Los materiales de referencia que se utilizaron se conocen como “Consensus Reference Water”, y se emplearon para calcular la exactitud del equipo en el transcurso de toda la corrida.

La concentración de DOC se determinó al inicio y al final de la incubación (i.e., preincubación y postincubación) de la primera subréplica de cada grupo de muestras de bacterias para ambos cruceros.

7.5. Perfil reconstruido de carbono orgánico disuelto para la Corriente de California

Se efectuó una búsqueda bibliográfica de perfiles de DOC a lo largo de la CC. Las bases de datos que se revisaron fueron: NOAA West Coast Ocean Acidification Cruises(WCOA), NOAA Data Portal, NOAA Metadata, NOAA Ocean Carbon Data System (OCADS), NOAA-NODC, Environmental Systems Science Data Infrastructure for a Virtual Ecosystem (ESS-DIVE), PACIFICA-Pacific Ocean Interior Carbon, PMEL-Carbon Program, North American Carbon Program (NACP) y California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations (CalCOFI). Sin embargo, en estas bases de datos se encontraron sólo perfiles de carbono inorgánico disuelto (DIC), reflejando la escasez de datos de DOC para el SCC. No obstante, se usó una base de datos con mediciones discretas de DOC para dicho sistema (Letscher y Moore (2015) que fue amablemente suministrada por el Dr. Robert T. Letscher.

Para la CC se han reportado perfiles completos de DOC en los trabajos de Bauer et al. (1998a), Bauer et al. (1998b) y Loh y Bauer (2000). Estos estudios son

consistentes y también se utilizaron en el presente trabajo para reconstruir un perfil de DOC para las estaciones de Micmar y Antares en el límite sur del SCC.

Mediante el software Matlab R2015b se aplicó una interpolación cúbica PCHIP (Piecewise Cubic Hermite Interpolating Polynomial) por cada metro de profundidad del DOC de las estaciones US (talud continental superior), R (base del talud continental) y M (220 km al oeste de Punta concepción; Bauer et al., 1998a; Loh y Bauer, 2000). Se obtuvo un perfil promedio para cada metro de profundidad empleando las tres estaciones interpoladas. Este perfil promedio es el perfil de DOC reconstruido que se utilizó para los sitios de muestreo Micmar y Antares. Al utilizar el mismo perfil de DOC para ambos sitios se asumió que no hay una variabilidad estacional en la concentración de DOC sobre el límite sur del SCC. La magnitud de este error podría ser menor que lo esperado dado que el 2017 fue un año anómalo en términos de la productividad primaria y Cl-a como se explica en la Sección 8.2.

Por otra parte, el DOC consumido con la profundidad, o delta de DOC (ΔDOC), se calculó multiplicando el DOC reconstruido (DOC_{rec}) por la proporción de cambio (PC_{DOC}) de DOC que mostraron las muestras entre preincubación (DOC_{pre}) y postincubación (DOC_{pos} , Ecuación 3) analizadas con el equipo Shimadzu TOC-LCSN.

$$\begin{aligned} \Delta\text{DOC}(z) &= \text{DOC}_{\text{pre}}(z) * \text{PC}_{\text{DOC}}(z) & (3) \\ &= \text{DOC}_{\text{rec}}(z) * \left[\frac{\text{DOC}_{\text{pre}}(z) - \text{DOC}_{\text{pos}}(z)}{\text{DOC}_{\text{pre}}(z)} \right] \end{aligned}$$

Finalmente, se recalculó el DOC postincubación para Micmar y Antares, restando el delta de DOC al perfil de DOC reconstruido Ecuación 4.

$$\text{DOC}_{\text{pos}}(z) = \text{DOC}_{\text{rec}}(z) - \Delta\text{DOC}(z) \quad (4)$$

Este procedimiento se hizo para cada profundidad (z).

7.6. Saturación de oxígeno en las muestras

Para calcular el porcentaje de saturación inicial de oxígeno en las muestras se deben corregir la presión y temperatura a las condiciones del laboratorio. Estos cambios se determinaron utilizando el software TEOS-10 “Gibbs-SeaWater (GSW) Oceanographic Toolbox (McDougall y Barker, 2011) en Matlab (<http://www.teos-10.org/software.htm>).

Las funciones que se emplearon dentro del software (GSW) fueron `gsw_SA_from_SP` (SP, p , Long., Lat.), `gsw_O2sol` (SA, CT, p , Long., Lat.) y `gsw_sigma0` (SA, CT) (http://www.teos-10.org/pubs/gsw/html/gsw_contents.html). La primera de ellas calcula la salinidad absoluta (S_A , g kg⁻¹) como función de la salinidad práctica (SP, UPS), presión (p , 0 dbar), longitud y latitud. La segunda calcula la solubilidad del oxígeno (O_{2sol} , $\mu\text{mol kg}^{-1}$) en función de la S_A , temperatura conservativa (CT, °C), p (0 dbar), longitud y latitud. Esta función utiliza los coeficientes de solubilidad derivados de los datos de Benson y Krause (1984), según lo ajustado por (Garcia y Gordon, 1992, 1993). La tercera calcula la anomalía de densidad potencial referida a 0 dbares (σ_0 , kg m⁻³) en función de la S_A y CT. A esta última función se le sumó la densidad del agua pura (1000 kg m⁻³) para obtener la densidad de la muestra, y así poder transformar la concentración de oxígeno de μM a $\mu\text{mol kg}^{-1}$. El porcentaje de saturación de oxígeno (%Sat O₂) se calculó empleando la Ecuación 5.

$$\% \text{ Sat } O_2 = \frac{[O_2]}{O_{2sol}} * 100\% \quad (5)$$

donde $[O_2]$ es la concentración de oxígeno medida con optodos de acuerdo con Villegas-Mendoza et al. (2019) y O_{2sol} es la solubilidad del oxígeno calculada con TEOS-10. Ambas dadas en $\mu\text{mol kg}^{-1}$.

Para calcular el porcentaje de saturación de oxígeno es necesaria la salinidad absoluta. No obstante, como no se tenían datos de CTD para Antares, se aplicó un procedimiento de inferencia empleando los datos de CTD de Micmar y de una

estación de CalCOFI (Sección 7.1). Con este procedimiento se obtuvo una salinidad aproximada para las 5 profundidades en Antares que permitiera calcular la solubilidad de oxígeno correspondiente. Las estaciones de Antares y CalCOFI se encuentran a ~136 km de distancia y fueron muestreadas en julio y agosto de 2017, respectivamente. Bajo las mismas condiciones de verano (por ejemplo, el grado de estratificación de la columna de agua) y debido a la cercanía de las estaciones, se puede asumir poca variabilidad (sinóptica) en la distribución vertical de las masas de agua en esa pequeña ventana espacio-temporal. Por lo tanto, es posible suponer poca variabilidad entre las propiedades hidrográficas de la columna de agua obtenidas con CTD para Antares y CalCOFI. Sin embargo, como los datos de CTD de CalCOFI llegan hasta los 500 m de profundidad y en Antares se muestreó hasta los 800 m, se realizó un procedimiento extra para determinar el valor de la salinidad de Antares a 800 m. En este caso, se emplearon los datos de CTD de Micmar que, pese a que no estuvo tan cercana temporalmente de Antares, sí lo estuvo espacialmente. Dicho esto, si se determinaba una alta correlación entre datos de CTD de Micmar y CalCOFI, se podría suponer/inferir el valor de la salinidad para los 800m de Antares. Para ello, se empleó el porcentaje de saturación de oxígeno que depende de la solubilidad (Ecuación 5) que es calculada con datos de salinidad. Este procedimiento consistió en efectuar una prueba de hipótesis para determinar si existe igualdad entre el porcentaje de saturación de oxígeno para Antares calculado de dos maneras. Por un lado, empleando las salinidades de CalCOFI (Julio 2017, %Sat_C) y por el otro, las de Micmar (marzo 2017, %Sat_M).

$$H_0: \%Sat_C = \%Sat_M$$

$$H_a: \%Sat_C \neq \%Sat_M$$

Si el valor de Pearson (t_{cal}) es mayor que el valor de tablas (t_{crit}), el cual se manejó con un nivel de confianza del 95%, se acepta la hipótesis nula (H_0). Por el contrario, si $t_{cal} < t_{crit}$ se rechaza la hipótesis nula. De esta manera, si no puede rechazarse la H_0 con un 95% de confianza, se puede asumir que ambos porcentajes de saturación son similares y podrían emplearse indistintamente los datos de

salinidad de CalCOFI o Micmar para obtener la saturación de oxígeno de Antares. Esto es, calcular el porcentaje de saturación de oxígeno empleando la salinidad de Micmar (o CalCOFI), pero con los demás datos de Antares, es decir, con su latitud, longitud, temperatura y profundidad correspondientes.

7.7. Determinación de oxígeno

Las incubaciones de las muestras duraron 38.8 y 40.8 días para el crucero Micmar y Antares, respectivamente, bajo condiciones de oscuridad y temperatura constante en el laboratorio (Micmar, $15.2 \pm 2.4^{\circ}\text{C}$; Antares, $18.3 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$). La concentración de oxígeno se midió en diferentes intervalos de tiempo (Villegas-Mendoza et al., 2019) con el equipo Fibox 4 (PreSens, Regensburg, Alemania), el cual compensa la concentración de oxígeno por temperatura, presión y salinidad. El funcionamiento del equipo es el siguiente: a través de un cable de fibra óptica polimérica se envía un haz de luz que excita al luminóforo (i.e., genera luminiscencia) que está inmovilizado dentro del sensor u optodo plano SP-PSt3-NAU que está adherido a la superficie interna de las botellas BOD. Si hay oxígeno molecular en la muestra, éste pasa por difusión a través de una matriz permeable del optodo y disminuye la luminiscencia del complejo. El cable de fibra óptica por donde se suministra la luz de excitación también transporta la señal emitida de regreso al medidor de oxígeno (Bittig et al., 2018). Una ventaja de utilizar optodos de oxígeno es que se pueden obtener mediciones continuas (intervalos de segundos a minutos). Además, no ocurre contaminación de oxígeno por el ingreso de aire porque durante el transcurso del experimento no se abren las botellas BOD. El límite de detección del equipo es de 15 ppb, y tiene una precisión que puede cambiar con respecto a la concentración de oxígeno: $\pm 0.14 \mu\text{mol}$ a $2.83 \mu\text{mol}$, y $\pm 1.4 \mu\text{mol}$ a $283.1 \mu\text{mol}$.

7.8. Uso de modelos matemáticos para el ajuste de la cinética de consumo de oxígeno

A las incubaciones de consumo de oxígeno (primer subréplica de la comunidad y de las bacterias para ambos cruceros) se les ajustaron 27 modelos matemáticos para evaluar la cinética de consumo. Para ello se ajustó la concentración de oxígeno ($[O_2]$) y el tiempo (t) empleando mínimos cuadrados (Statgraphics Centurion XVI). Para cada incubación, se determinó el mejor ajuste cinético con base al modelo que tuviera el mayor coeficiente de determinación (R^2). Los modelos que se ajustaron mejor para las diferentes incubaciones de ambos cruceros se muestran en el Cuadro 2.

Para Antares se utilizaron las tres subréplicas para cada profundidad de las muestras de bacterias, y se exploraron a detalle tres de los cinco modelos matemáticos que presentaron un promedio de R^2 , por cada modelo, mayor o igual al 95% (Ecuación 6),

$$\overline{R_j^2} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n R_{i,j}^2 \quad (6)$$

donde $\overline{R_j^2}$ es el promedio de R^2 para cada modelo ajustado a todas las muestras, n es el número total de muestras, i es el contador de las muestras y j es el contador de los modelos matemáticos.

Para todas las incubaciones no se consideraron las primeras dos mediciones de oxígeno debido a su variabilidad mientras el agua del sistema alcanzaba el equilibrio de temperatura. Por lo tanto, los modelos cinéticos se ajustaron en los intervalos de 0.6–38.8 días y 1.8–40.8 días para las muestras de Micmar y Antares, respectivamente. Asimismo, se eliminaron residuos estudentizados (cada residuo i -ésimo es dividido entre la desviación estándar de todos los residuos salvo el i -ésimo; Montgomery et al., 2002) alejados del modelo ajustado por 3 desviaciones estándar.

La ecuación de predicción de cada modelo fue derivada para obtener la pendiente en función del tiempo ($m(t_i)$) que matemáticamente corresponde a la línea tangente a cada punto de medición i (Cuadro 2 y Fig. 3). Esta pendiente ($m(t_i) = d[O_2]/dt$) equivale a la velocidad de reacción/consumo de oxígeno (i.e. tasa de consumo de oxígeno o “tasa de respiración”) que tiene la comunidad o las bacterias. Para cada modelo cinético y su derivada se calculó el dominio del tiempo (valores para los cuales la función existe y, en este caso, predice valores de $[O_2]$ mayores o iguales a cero) y se eligió la unión de ellos para garantizar la existencia de ambas funciones en todo el intervalo de tiempo obtenido (Cuadro 2).

Cuadro 2. Modelos matemáticos ajustados con sus ecuaciones de predicción, derivadas y dominios.

Modelo matemático	$[O_2]$ Predicha	Derivada, $m(t_i)$	Dominio, D_f
Raíz cuadrada de $[O_2]$	$(a + bt_i)^2$	$2b(a + bt_i)$	$t \in [0, +\infty)$
Raíz cuadrada de t	$a\sqrt{t_i} + b$	$\frac{a}{2 * \sqrt{t_i}}$	$t \in (0, +\infty)$
Exponencial de $[O_2]$	e^{a+bt_i}	be^{a+bt_i}	$t \in [0, +\infty)$
Lineal	$a + bt_i$	b	$t \in [0, +\infty)$
Cuadrado de $[O_2]$ -Logaritmo natural de t	$\sqrt{a + blnt_i}$	$\frac{b}{2t_i\sqrt{a + blnt_i}}$	$\left\{ t \in \left(e^{-\frac{a}{b}}, +\infty \right) \right\} \vee \left\{ t \in \left(e^{-\frac{a}{b}}, +\infty \right) \right\}$ si $b > 0$ si $b < 0$
Cuadrado de $[O_2]$ -Raíz cuadrada de t	$\sqrt{a + b\sqrt{t_i}}$	$\frac{b}{4(at_i + bt_i^{3/2})^{1/2}}$	$\left\{ t \in \left(\left(-\frac{a}{b} \right)^2, +\infty \right) \right\} \vee$ si $b > 0$ $\left\{ t \in \left(0, \left(-\frac{a}{b} \right)^2 \right) \right\}$ si $b < 0$ $t \in \mathbb{R} \sim \left\{ -\frac{a}{b} \right\}$
Inversa de $[O_2]$	$\frac{1}{a + bt_i}$	$\frac{-b}{(a + bt_i)^2}$	$t \in \mathbb{R} \sim \left\{ -\frac{a}{b} \right\}$
Raíz cuadrada de $[O_2]$ y raíz cuadrada de t	$(a + b\sqrt{t_i})^2$	$\frac{ab}{\sqrt{t_i}} + b^2$	$t \in (0, +\infty)$
Inversa de $[O_2]$ -Raíz cuadrada de t	$\frac{1}{a + b\sqrt{t_i}}$	$\frac{-b}{2\sqrt{t_i}(a + b\sqrt{t_i})^2}$	$\left\{ t \in \left(\frac{a^2}{b^2}, +\infty \right) \right\} \vee \left\{ t \in \left(0, +\frac{a^2}{b^2} \right) \right\}$ si $b > 0$ si $b < 0$
Inversa de $[O_2]$ -Cuadrado de t	$\frac{1}{a + bt_i^2}$	$\frac{-2bt}{(a + bt_i^2)^2}$	$t > \sqrt{-\frac{a}{b}}$

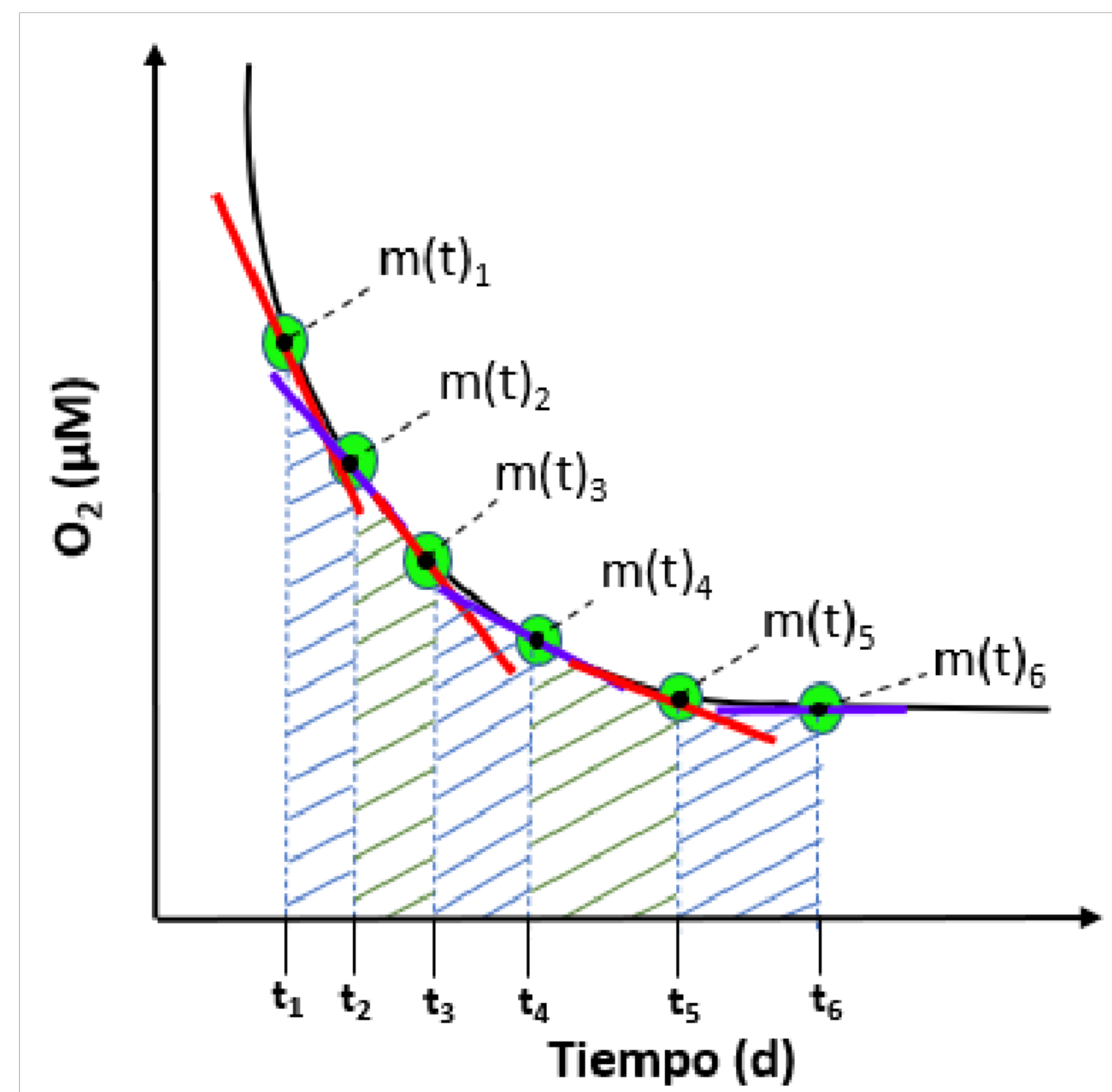


Figura 3. Representación esquemática de la tasa de respiración $m(t)_i$, donde i representa la línea tangente a cada punto de medición.

Para el cálculo de consumo de oxígeno por intervalo de medición, se promediaron pendientes consecutivas ($mp_{i,j}$; donde i es cada uno de los productos al multiplicar pendientes vecinas; Ecuación 7) y se multiplicaron por el delta de tiempo ($\Delta t_{i,j}$, donde i es cada una de las diferencias de dos valores de tiempo consecutivos) correspondiente. Esto se hizo para los 10 modelos matemáticos elegidos. La sumatoria de los productos ($n-1$, para n puntos) produjo la concentración de oxígeno consumido para cada modelo en todo el periodo de incubación ($[O_2]_{c,j}$; donde c es consumo y j cada modelo ajustado; Ecuación 8):

$$mp_{i,j} = \frac{m(t_{i+1,j}) + m(t_{i,j})}{2} \quad (7)$$

$$\Delta t_{i,j} = |t_{i+1,j} - t_{i,j}|$$

$$[O_2]_{c,j} = \sum_{i=1}^{n-1} (mp_{i,j} * \Delta t_{i,j}) \quad (8)$$

El tiempo que luego se emplea en la Sección 8.5.4 corresponde al promedio de dos t_i consecutivas ($t_{prom} = (t_{i+1} + t_i)/2$), por lo que al final se obtienen $n-1$ datos

promedio para n puntos. Esto se hizo dado que la concentración de oxígeno consumido también tiene n-1 datos para n puntos (Ecuaciones 7 y 8). Por consiguiente, existe un desfase de tiempo entre los diagramas **Hovmöller** de la Sección 8.5.4 con respecto a las gráficas que muestran la concentración de oxígeno vs tiempo en las Secciones 8.5.1 y 8.5.2.

Para determinar la precisión con la que los modelos estimaron el consumo neto de oxígeno se calculó el porcentaje del valor predicho respecto al valor absoluto del dato real ($|\Delta O_{2,j}|$) ($\%O_{2,j}$, donde j representa cada uno de los modelos ajustados, Ecuación 9).

$$\%O_{2,j} = \frac{[O_2]_{c,j}}{|\Delta O_{2,j}|} \times 100\% \quad (9)$$

Cuando el consumo de oxígeno estimado por los mejores modelos ajustados en todo el periodo de incubación estaba entre $95 \pm 105\%$ de exactitud, se concluía que los modelos calculaban con buena exactitud el consumo de oxígeno; de otra manera se concluía que sobrestimaban o subestimaban el consumo de oxígeno.

7.9. Coeficiente de respiración

Para calcular el coeficiente de respiración (RQ, Ecuación 10) a lo largo de la columna de agua, se interpolaron por PCHIP (Matlab) la concentración de DOC consumido y la concentración de oxígeno consumido estimada por cada modelo y para cada metro de profundidad (desde ~20 m hasta los 800 m).

$$RQ_i = \frac{\Delta DOC_i}{[O_2]_{c(j)_i}} \quad (10)$$

7.10. Demanda Bioquímica de oxígeno

La cantidad de oxígeno disuelto requerido para la oxidación de materia orgánica y la oxidación del amonio se denomina demanda bioquímica de oxígeno (BOD;

Metcalfe y Eddy, 2014). La BOD es una reacción cinética de primer orden y se modeló mediante la Ecuación 11.

$$\text{BOD}_p = \text{UBOD}(1 - e^{-kt}) \quad (11)$$

$$\text{UBOD} = \frac{|\Delta\text{O}_2|}{(1 - e^{-kt})}$$

donde BOD_p es el consumo de oxígeno predicho (expresado en μM) medido en un tiempo t por unidad de volumen de agua, UBOD es la constante “ultimate” (asíntota horizontal: límite asintótico de la BOD) de la BOD y corresponde a la demanda máxima de oxígeno que requieren los componentes lábiles de la muestra, siendo equivalente en algunos casos a la materia orgánica total biodegradable, k es la constante de velocidad de desoxigenación, t es el tiempo en días y ΔO_2 es el delta entre la concentración de O_2 inicial y la concentración de O_2 en un tiempo dado (Metcalfe y Eddy, 2014).

7.11. Datos satelitales

Con el fin de caracterizar las condiciones superficiales del mar durante los cruceros oceanográficos en las estaciones muestreadas, se analizaron compuestos semanales y mensuales de clorofila- (CHL), producción primaria (PP) y temperatura superficial del mar. De la base de datos ERDDAP se obtuvieron datos de SSTa derivados del sensor (MUR) con una resolución espacial de 1 km x 1 km y temporal diaria. Los datos de CHL derivados del sensor VIIRS fueron descargados también de ERDDAP, con una resolución espacial de 1 km x 1 km en un compuesto semanal. La producción primaria calculada a partir del modelo Vertical Generalized Production Model (VGPM,) con datos del sensor VIIRS, fue obtenida de la página de la Oregon State University (OSU) con una resolución espacial de 19 km x 19 km en un compuesto semanal. Estos compuestos fueron usados para observar si ocurrieron cambios temporales de producción primaria, Cl-a y temperatura, que pudieran aportar información sobre la posible disponibilidad de DOC.

8. Resultados y Discusión

8.1. Perfil reconstruido de carbono orgánico disuelto para el límite sur del SCC

El Tabla 1 muestra las concentraciones estimadas del DOC reconstruido para el SCC, y la Figura 4 muestra el perfil DOC reconstruido como el promedio de los perfiles de las estaciones vecinas previamente interpoladas por PCHIP. El perfil de DOC cuantificado en el laboratorio (DOC inicial) pertenece a la estación de Micmar (Fig. 4Figura 4.). Sin embargo, el perfil DOC inicial sobreestimó las concentraciones de DOC reportadas para el SCC (Bauer et al., 1998a; Loh y Bauer, 2000) y para el océano global (Aristegui et al., 2002; Letscher et al., 2015; Letscher y Moore, 2015).

Los altos valores del perfil DOC inicial (Tabla 1) sugieren la contaminación de las muestras. Mopper y Qian (2000) mencionan que una de las principales causas de contaminación de DOC es el almacenamiento, debido al uso de botellas que no se limpiaron correctamente o por liberación de sustancias orgánicas como plastificadores que arrojan botellas nuevas. Asimismo, se sospecha una posible liberación de carbono desde los frascos de policarbonato en presencia de ácido fosfórico, ya que Yoshimura (2013) y Yoro et al. (1999) sugieren que estos frascos pueden contaminar las muestras con DOC inclusive sin la presencia de ácidos. Además, Mitova et al. (2013) determinaron que el ácido fosfórico es un agente eficaz para degradar polímeros. En el presente trabajo, las muestras se colocaron en frascos de policarbonato para acidificarse con ácido fosfórico, y se mantuvieron guardadas durante varios meses previamente a su determinación con el analizador de carbono orgánico Shimadzu TOC-LCSN.

Tabla 1. DOC reconstruido, DOC inicial y contaminación del perfil del DOC inicial con respecto al perfil del DOC reconstruido.

Profundidad (m)	DOC reconstruido ($\mu\text{M C}$)	DOC inicial ($\mu\text{M C}$)	Contaminación ($\mu\text{M C}$)
5–25	64.2	159.7	95.5
100	55.0	136.7	81.7
500	41.9	163.7	121.8
800	39.0	160.4	121.4

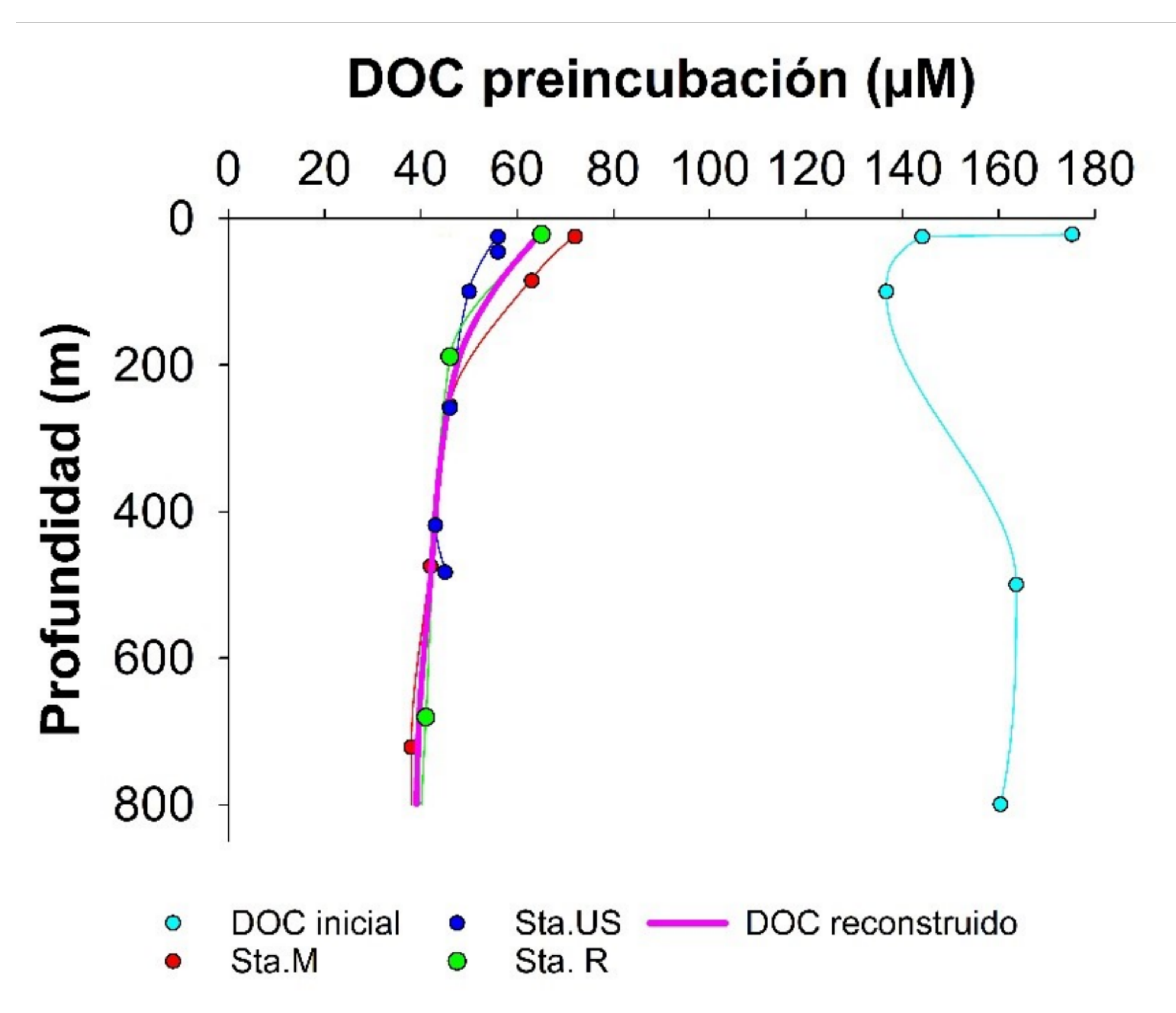


Figura 4. Perfiles de DOC para las estaciones Sta.M, Sta.R y Sta.US obtenidos de Bauer et al. (1998a) y Loh y Bauer, 2000). El perfil magenta corresponde al DOC reconstruido que se obtuvo por interpolación PCHIP cada metro, y posterior promedio de las profundidades de los perfiles de las tres estaciones restantes. El perfil DOC inicial corresponde al cuantificado en el laboratorio.

El perfil de DOC reconstruido mostró dos regiones divididas por la intensidad de consumo. Una zona de alto consumo entre superficie y los 200 m ($|\text{pendiente}| \approx 0.097 \mu\text{M C m}^{-1}$), y una de bajo consumo entre 200 y 800 m ($|\text{pendiente}| \approx 0.026 \mu\text{M C m}^{-1}$). La disminución de la pendiente ($\sim 73\%$) fue probablemente resultado de la disminución en la fracción lábil del DOC con la profundidad (e.g., Hansell y Carlson, 2015; pág. 98). Este decaimiento en la concentración de DOC se considera poco

significativo a partir de los 480 m, debido a que luego de esta profundidad la concentración promedio (\pm SD) de DOC es de $40.2 \pm 1 \mu\text{M C}$ con diferencias respecto al DOC de 800 m que no superan los $3.0 \mu\text{M C}$. Aristegui et al. (2002) reportaron que el decaimiento de DOC ($n = < 9578$) deja de ser significativo después de los 1000 m cuando la concentración promedio (\pm SD) de DOC es $\sim 42.5 \pm 1.5 \mu\text{M C}$ con diferencias alrededor de $\sim 3 \mu\text{M C}$ respecto a los 5000 m de profundidad en diversas cuencas oceánicas. De la Figura 1 de estos investigadores, se obtiene que las pendientes entre 20 y 200 m y entre 200 y 800 m son de ~ 0.070 y $0.09 \mu\text{M C m}^{-1}$, respectivamente. La comparación de dichas pendientes con las obtenidas para el perfil reconstruido, indica que pudo haber mayores tasas de consumo de DOC en ambos intervalos de profundidad para el perfil reconstruido quizás debido a una mayor disponibilidad de la fracción lábil. Resultado que indica para el mesopelágico inferior y el batipelágico, que el DOC es relativamente estable y que su exportación por la circulación global de retorno podría tener un papel menor en estimular la respiración en el océano oscuro (Aristegui et al. 2002).

La diferencia entre ambos perfiles puede estar ocurriendo debido a que el perfil de Aristegui et al. (2002), al ser una representación del océano global, contiene mayor proporción de DOC refractario. Por el contrario, el SCC es un sistema productivo con más proporción de DOC lábil y semilábil que pueden ser remineralizados mediante el consumo acelerado de oxígeno desde antes de los 500 m. Con relación a esto último, Kalvelage et al. (2015) reportaron que en sistemas productivos, el oxígeno remineraliza intensamente a la materia orgánica en profundidades medias (50–500 m). Con base a lo anterior, si sólo tomamos en consideración el perfil de DOC reconstruido para el SCC y lo comparamos con el perfil de DOC de Aristegui et al. (2002), una posible interpretación sería que en el SCC podría dominar la bomba biológica sobre la bomba microbiana de carbono. La misma interpretación se tendría si comparamos el perfil de DOC reconstruido con el perfil de DOC promedio de 34 estaciones del Golfo de México (Camacho-Ibar, 2014), en donde el decaimiento de DOC deja de ser significativo hasta después de los 1000 m. En este sentido, se ha reportado previamente que en sistemas

oligotróficos (e.g., Golfo de México y los giros subtropicales) predomina la bomba microbiana de carbono (Jiao et al., 2010), por lo que estos sistemas estarían actuando como reservorios de carbono, lo cual explicaría las elevadas concentraciones de DOC observadas entre 0–200 m en los océanos oligotróficos alrededor del mundo (e.g., Letscher et al., 2015).

8.2. DOC consumido y DOC remanente después de las incubaciones largas

La Figura 5a muestra el DOC consumido a lo largo del periodo de incubación para las muestras de primavera y verano de 2017. En la Figura 5b, los perfiles de DOC final de primavera y verano probablemente están sobreestimados; por consiguiente, únicamente se consideró la proporción de cambio (Tabla 2) que tuvieron con respecto al perfil de DOC inicial. Con la proporción de cambio y utilizando las Ecuaciones 3 y 4 se calculó el DOC consumido y recalcitrante, respectivamente (Tabla 2 y Figs. 5a y 5b).

Tabla 2. Proporción de cambio expresada en porcentaje (%), DOC consumido y DOC recalcitrante para primavera y verano.

Profundidad (m)	Proporción de cambio (%)		DOC consumido ($\mu\text{M C}$)		DOC recalcitrante ($\mu\text{M C}$)	
	Primavera	Verano	Primavera	Verano	Primavera	Verano
5	42	33	27.0	21.4	37.2	42.8
20	39	26	25.2	16.6	39.0	47.6
100	36	25	19.6	14.2	35.3	40.8
500	52	36	21.7	10.8	20.1	31.1
800	51	45	19.8	10.1	19.2	29.0

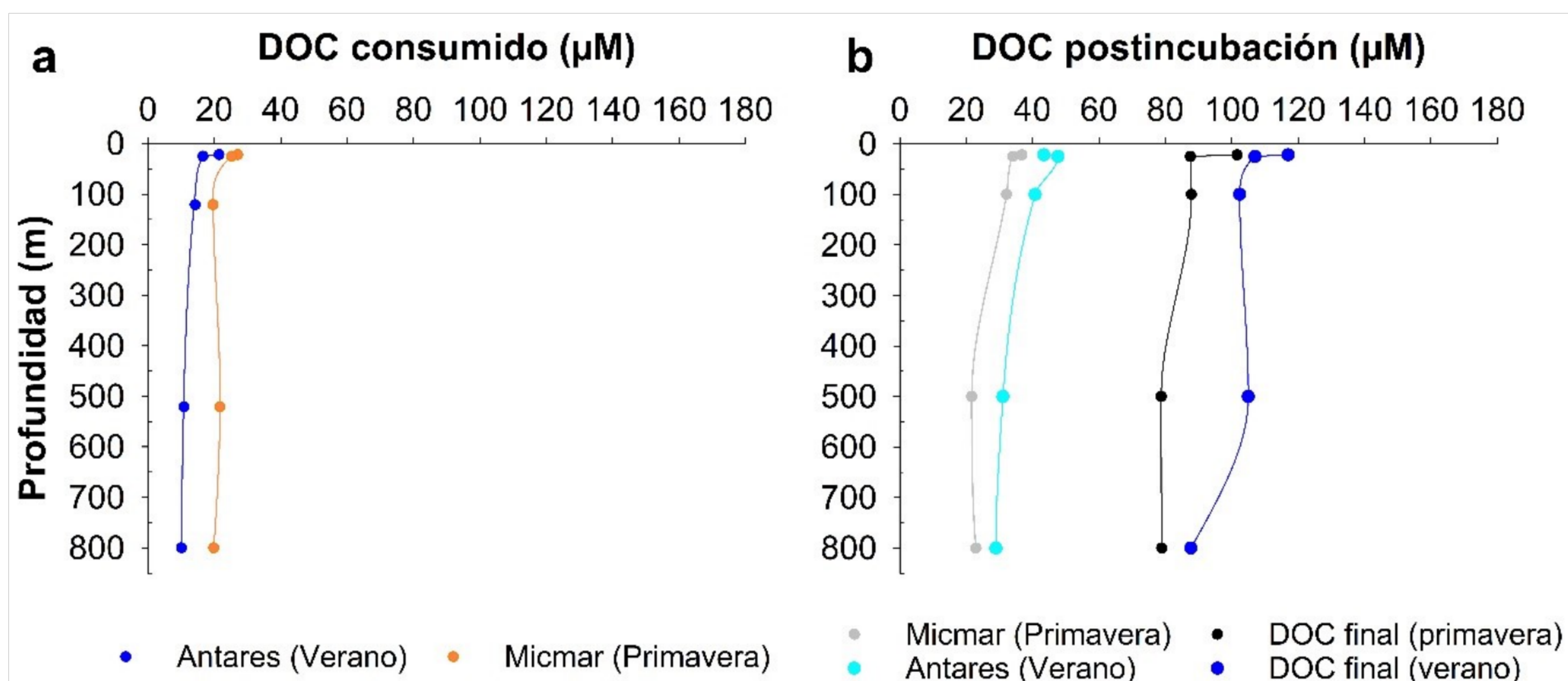


Figura 5. (a) Perfil de DOC consumido para Antares y Micmar, y (b) perfiles de DOC postincubación y DOC final calculados a partir del DOC reconstruido y el DOC inicial, respectivamente, para Antares y Micmar.

En condiciones normales, la primavera es la época más productiva en el límite sur del SCC (Wells et al., 2017). Sin embargo, para primavera y verano de 2017 la productividad primaria en superficie fue muy similar con $\sim 1.16 \text{ g C m}^2 \text{ d}^{-1}$ para ambas estaciones (Figs. 6a y 6b). Las concentraciones de clorofila a (Cl-a) también se asemejaron entre ambas temporadas, con 0.6 mg m^3 para primavera y 0.4 mg m^3 para verano (Figs. 6c y 6d). En ambos casos las anomalías de temperatura superficial del mar fueron positivas, pero con mayores valores en verano (Figs. 6e y 6f).

Peláez y McGowan (1986) cuantificaron concentraciones elevadas de Cl-a tanto para primavera como para verano, y atribuyeron al frente de Ensenada la posible explicación de esta anomalía. Mantyla et al. (2008) también detectaron valores elevados de Cl-a y productividad primaria en verano en el sur del SCC, pero no encontraron explicación a este fenómeno.

En la Sección 8.1 se explicó que el perfil DOC recalculado se utilizó para primavera y verano. La similitud en las concentraciones de Cl-a y la similitud en las

tasas de producción primaria para primavera y verano, muestran que esta suposición posiblemente se asemejó a la “realidad” para el año 2017.

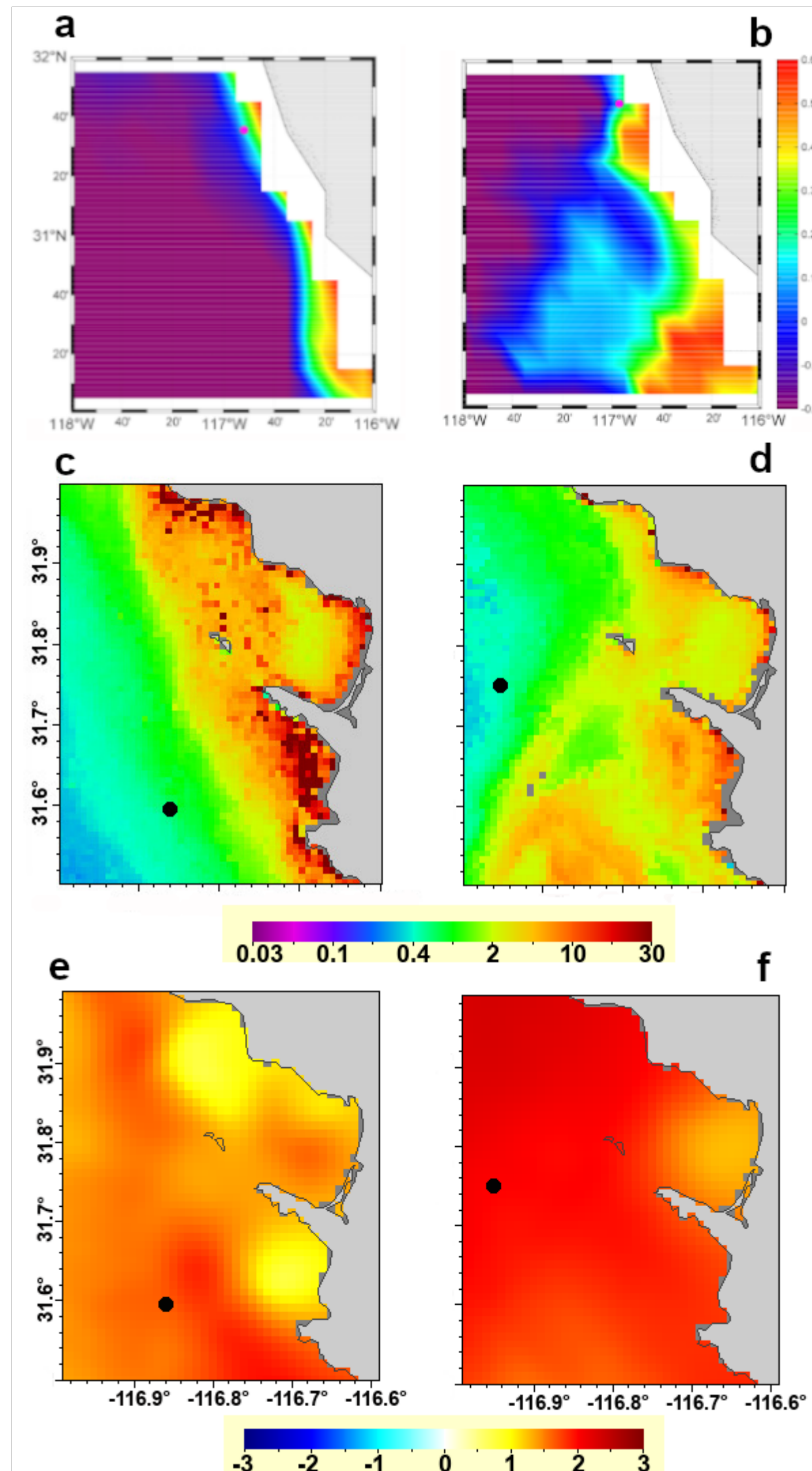


Figura 6. (a) Productividad primaria para primavera y (b) para verano en g C m² d⁻¹. (c) concentración de Cl-a para primavera y (d) para verano en mg Cl-a m³, y (e) anomalías de temperatura para primavera y (f) para verano.

Como se observa en el Tabla 2 y la Figura 5a, en primavera se consumió más DOC con respecto al verano en toda la columna de agua analizada. En la Figura 6c se observa que en la línea de costa hubo mayor concentración de Cl-a en primavera, y se ha visto que al decaer la biomasa (e.g., lisis celular; van Boekel et al., 1992) se forma un exceso de DOC-lábil (Doval et al., 1997) que puede ser transportado a mayor profundidad por flujos horizontales y hacia mar adentro en la CC (McGillicuddy, 2016), lo cual podría explicar que haya habido mayor disponibilidad de DOC-lábil en la columna de agua durante primavera. Por el contrario, en verano, una menor concentración de Cl-a en la línea de costa (Fig. 6d), pudo haber producido una menor exportación de DOC-lábil hacia Antares.

Por otra parte, las incubaciones largas se emplearon para evaluar la cantidad del DOC recalcitrante que tiene el potencial de ser exportado desde el límite sur de la CC. El perfil DOC postincubación en verano tuvo mayor concentración de DOC recalcitrante con respecto al perfil DOC postincubación en primavera (Fig. 5b). A pesar de que la concentración superficial de Cl-a y las tasas de productividad primaria fueron muy similares en los puntos de muestreo entre primavera y verano, se sugiere que estacionalmente puede variar la concentración de DOC-semilábil y refractario que está siendo exportado desde la CC por advección, subducción, convección y difusión (Fig. 5b).

En la Figura 5b el DOC postincubación es DOC recalcitrante semilábil y refractario. El DOC semilábil tarda en degradarse meses o años (Hansell y Carlson, 2015; pág.100) y el DOC refractario puede tardar hasta ~6000 años (Bauer et al., 1992). Sin embargo, no se descarta la posibilidad de que el DOC consumido en primavera y verano (Fig. 5a) haya sido también DOC semilábil y refractario, debido a que el material que es recalcitrante para un grupo de microorganismos puede ser biodisponible para otros (Jiao et al., 2011).

Algo notorio es que el perfil de DOC postincubación en primavera disminuyó más a los 500 m con respecto al del verano (Fig. 5b), lo cual fue más evidente en el DOC

consumido (Fig. 5a). Shen y Benner (2018) demostraron que al adicionar DOC lábil a muestras de diferentes profundidades (5–1200 m) aumenta la remineralización de DOC refractario. El DOC puede ser exportado por subducción al mesopelágico (DeVries y Weber, 2017), por lo que el DOC-lábil de la línea de costa en primavera (Fig. 6c) podría haber sido exportado a aguas más profundas aumentando la remineralización en el Agua Intermedia del Pacífico Norte (500 m). Algo similar se ha sugerido por Carlson et al. (2002) para el Mar de los Sargazos en el Atlántico.

Jiao et al. (2010) propusieron que la exportación vertical de POC por la bomba biológica domina en sistemas productivos; por consiguiente, en condiciones normales estacionales en el límite sur del SCC estaría dominando para primavera la bomba biológica como principal reservorio de carbono. Al ir disminuyendo la productividad primaria a consecuencia de la falta de nutrientes, la lisis celular liberaría una gran cantidad de DOC lábil y semilábil que sería principalmente remineralizado por el lazo microbiano. Posteriormente, la bomba microbiana de carbono, que en este caso pudo ser la que dominó en verano (Antares), liberaría DOC recalcitrante mediante diversos procesos que involucran a los microorganismos del lazo microbiano. En este sentido, calculando el DOC postincubación a partir del DOC recalculado de la literatura, se sugiere que en condiciones normales estacionales en el límite sur del SCC puede existir entre primavera (alta productividad) y verano (menor productividad) la interconexión entre la bomba biológica, el lazo microbiano y la bomba microbiana de carbono.

Aunado a lo anterior, los desplazamientos laterales de masas de agua del Giro Subtropical del Pacífico Norte confluyen con el límite sur del SCC (Bograd et al., 2008), por lo que la advección en primavera y verano de 2017 pudo aportar DOC recalcitrante al giro. Asimismo, los remolinos ciclónicos pudieron introducir este DOC recalcitrante al interior del Giro Subtropical del Pacífico Norte (Amos et al., 2019). Lo anterior indica que la generación de DOC semilábil y refractario por la bomba microbiana de carbono en el límite sur de la CC (principalmente en verano),

podría haber sido un mecanismo importante para el almacenamiento a largo plazo del carbono atmosférico fijado en superficie durante la primavera de 2017.

Finalmente, se enfatiza que el DOC consumido en todo el periodo de incubación fue calculado como una diferencia (i.e. $\Delta\text{DOC}_i = \text{DOC}_{i, \text{ final}} - \text{DOC}_{i, \text{ inicial}}$ donde i es el cambio de la variable para cada profundidad, Tabla 2). Para calcular la tasa de respiración de carbono orgánico es necesario tomar varias muestras discretas de DOC a lo largo de las incubaciones largas (no realizado en este estudio). De esta manera, se podría conocer la tasa de consumo de DOC (e.g., Hung et al., 2007; Letscher et al., 2013; Shen y Benner, 2018) utilizando ajustes como el propuesto por Hung et al. (2007) quienes emplearon una función cinética de primer orden para el consumo de DOC. Combinando esta información, se podrían evaluar las tasas de consumo de DOC y las tasas de respiración que permitirían determinar las fases donde el consumo es más activo, tal y como se propone posteriormente en este trabajo para el consumo de oxígeno (ver Sección 8.5).

8.3. Perfil de oxígeno en primavera (Micmar)

Las estaciones oceanográficas Micmar y Antares se encuentran sobre la zona de mínimo oxígeno en el SCC (Fig. 2). El perfil de CTD en primavera muestra que a los 20 m se encontró el pico máximo de oxígeno ($267.8 \mu\text{mol kg}^{-1} \text{O}_2$) y conforme aumentó la profundidad fue disminuyendo la concentración (Fig. 7). Con base a Chan et al. (2019), se considera que a los 160 m la columna de agua en primavera fue hipóxica (2 mg L^{-1} o $61 \mu\text{mol O}_2 \text{ kg}^{-1}$) y por debajo de los 420 m tuvo una hipoxia severa ($\leq 0.7 \text{ mg L}^{-1}$ o $\leq 21.4 \mu\text{mol O}_2 \text{ kg}^{-1}$). Bograd et al. (2008) determinaron que en el sur del SCC por debajo de la termoclina (300 m de profundidad) puede existir una reducción del transporte vertical de oxígeno.

El oxígeno disuelto en aguas intermedias (50–500 m) a lo largo del SCC ha estado disminuyendo desde hace varias décadas (Bograd et al., 2008, 2014; Meinvielle y Johnson, 2013; Pierce et al., 2012). Los modelos en un escenario de cambio climático predicen que el oxígeno disuelto continuará disminuyendo (Bopp et al., 2002; Pierce et al., 2012) y las zonas de mínimo oxígeno continuarán

expandiéndose (Pierce et al., 2012). En el Norte del SCC (Chan et al., 2019) observaron por primera vez condiciones anóxicas sobre la plataforma continental (<50 m), acompañado de una expansión de hipoxia severa en la zona de mínimo oxígeno. Este fenómeno se atribuyó a una mayor intensidad de surgencias asociado al cambio climático (Chan et al., 2019). En el límite sur del SCC las proyecciones también apuntan a que ocurrirá un incremento en la intensidad de las surgencias como consecuencia del cambio climático (Arellano y Rivas, 2019), por lo que se sugiere monitorear posibles incrementos de hipoxia en la zona de mínimo oxígeno entre 29° y 31° N (en cercanía a Micmar y Antares), ya que es donde se han observado las mayores surgencias de Baja California (Zaytsev et al., 2003).

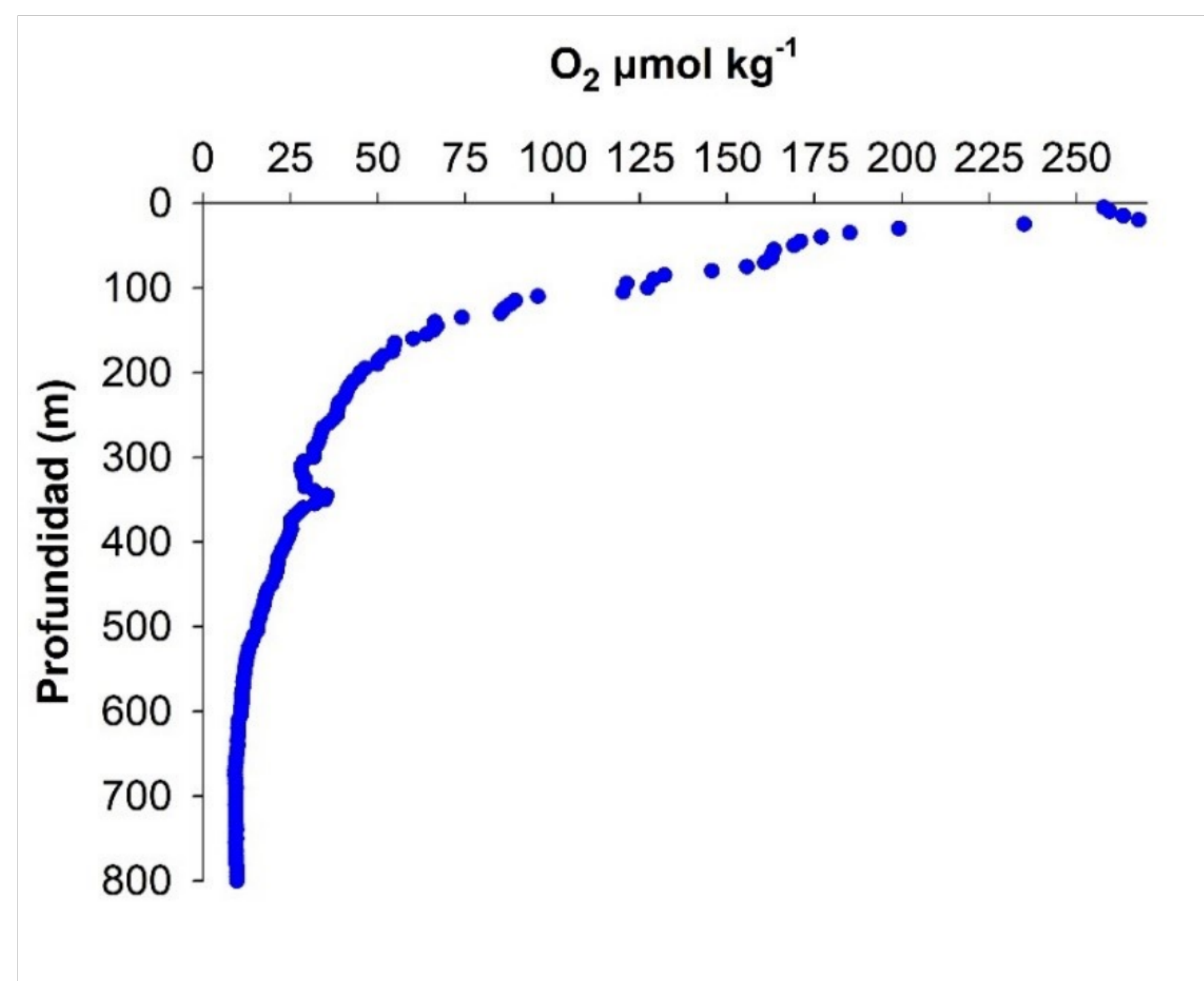


Figura 7. Perfil de oxígeno en la columna de agua en primavera.

8.4. Saturación de oxígeno en las muestras de la comunidad y bacterias

Como las muestras de agua de mar de diferentes profundidades (5–800 m) de Micmar y Antares se llevaron a condiciones de laboratorio, la solubilidad del oxígeno se modificó debido principalmente a los cambios de T (incrementó) y P (disminuyó) que experimentaron, principalmente las muestras de mayor profundidad (100–800 m).

La atmósfera del laboratorio se encontraba a mayor T y menor P, con respecto a las condiciones de las muestras al momento de su manipulación en el laboratorio, por lo que hubo un flujo de energía en forma de calor y de concentración de oxígeno desde la atmósfera hacia las muestras, principalmente en los experimentos de bacterias a causa de la filtración para separar a los eucariontes. Las muestras de la comunidad, aunque no se filtraron se pudieron haber contaminado de oxígeno a causa del mismo principio de transferencia de energía y masa hasta alcanzar el equilibrio termodinámico. Evitar la contaminación de oxígeno en experimentos de respiración para las zonas de mínimo oxígeno es un proceso complejo, y estudios recientes aún no logran solucionar esta problemática (Garcia-Robledo et al., 2016).

Por otra parte, los datos de CTD CalCOFI van de 5 a 500 m de profundidad, pero Antares se muestreo hasta los 800 m. Para calcular el porcentaje de saturación de oxígeno es necesario tener datos de salinidad práctica para todas las profundidades (ver Sección 7.6). La Figura 8 muestra una correlación lineal entre los porcentajes de saturación de oxígeno calculados hasta los 500 m de profundidad utilizando datos de CTD CalCOFI (julio 2017) y datos de CTD Micmar (marzo 2017). El coeficiente de determinación fue de 0.999, lo cual demostró que el modelo explica el 99.9% de la variabilidad de los datos. La prueba de hipótesis nula (ver Sección 7.6) determinó igualdad entre variables hasta los 500 m de profundidad, ya que $t_{cal} > t_{crit}$ ($t_{cal} = 0.9996$; $t_{crit} = 0.576$), donde t_{cal} es el valor de Pearson y t_{crit} es el valor de tablas con un nivel de confianza del 95%. Dado que la prueba de hipótesis mostró igualdad entre variables se decidió utilizar los datos de CTD Micmar (i.e., salinidad práctica) para calcular el porcentaje de saturación de oxígeno en las incubaciones de Antares (verano).

En la comunidad para ambos cruceros la saturación de oxígeno disminuyó conforme incrementó la profundidad (Figs. 9a y 9b). Al comparar la concentración inicial de oxígeno medida con el PreSense para la comunidad y la concentración de oxígeno medida con el CTD, observamos que a los 5–20 m la comunidad consumió oxígeno antes de hacer la primera medición. A los 100 m no parece haber habido

un consumo ni tampoco contaminación de la muestra, y a los 500–800 m ocurrió contaminación (Fig. 9a).

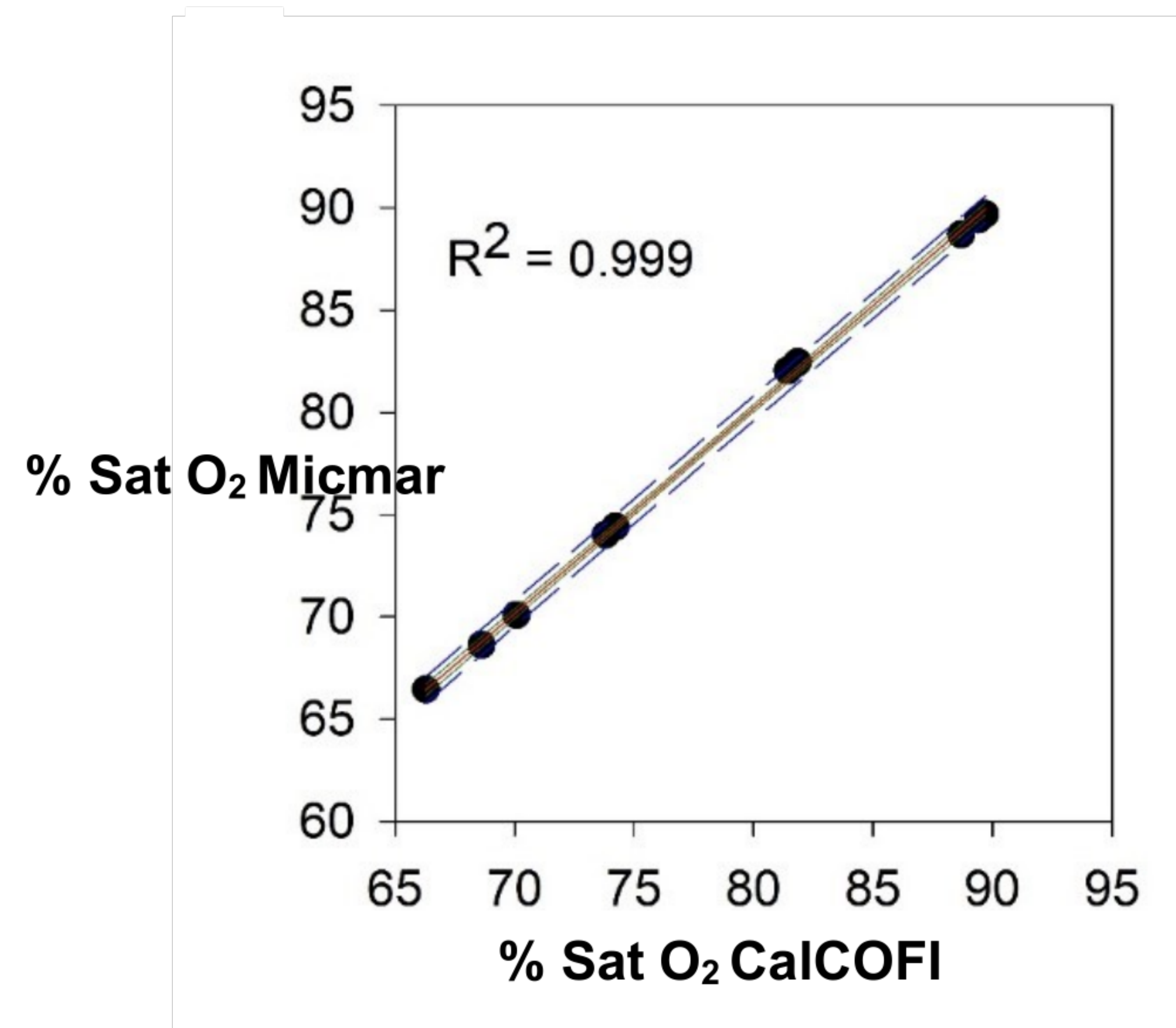


Figura 8. Correlación lineal entre el porcentaje de saturación de oxígeno calculado con los datos de CTD Micmar 2017 y con los datos de CTD CalCOFI julio 2017, para las muestras de a 5 a 500 m de profundidad en Antares.

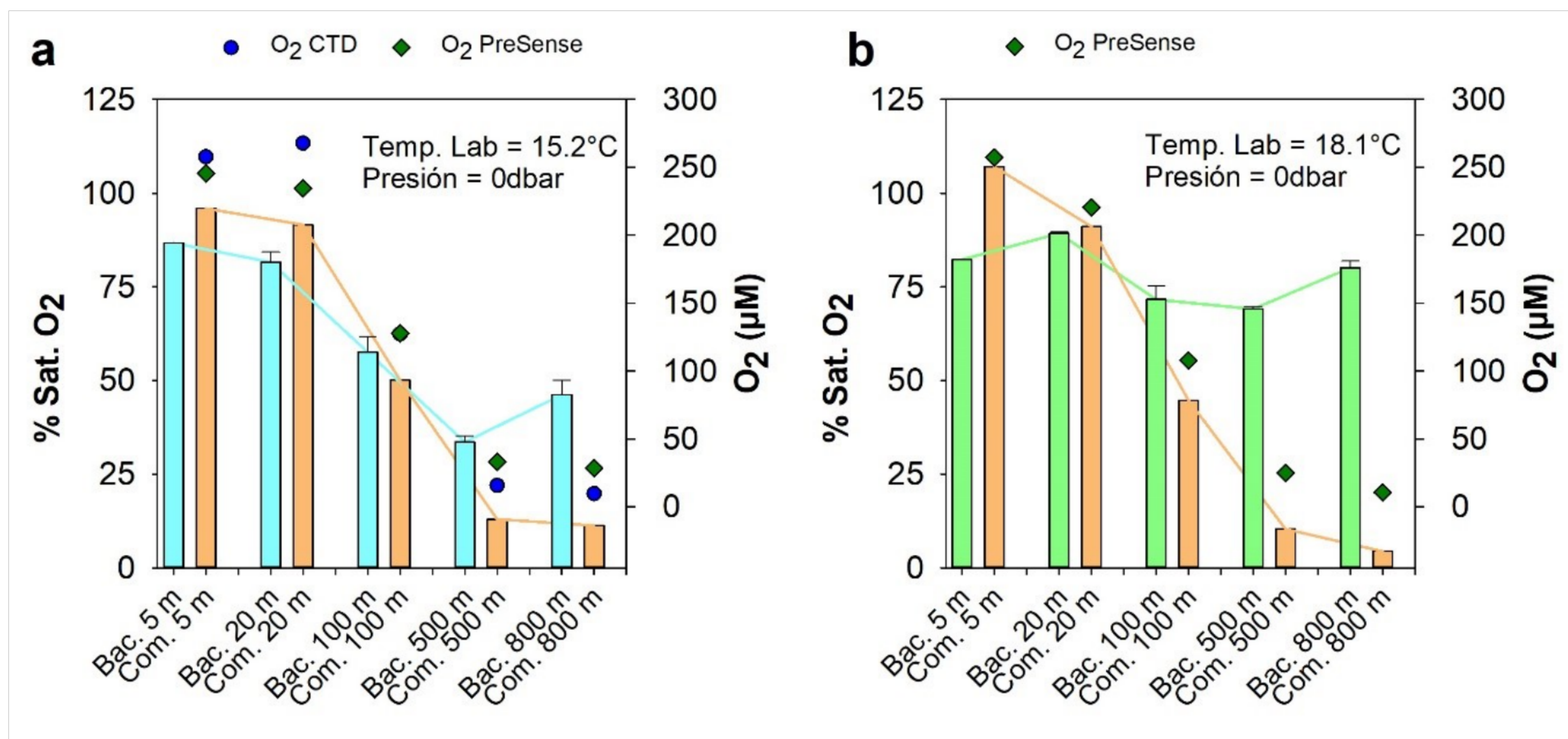


Figura 9. Porcentaje de saturación de oxígeno de las muestras de la comunidad y bacterias para (a) Micmar y (b) Antares. Las barras de las bacterias son el promedio de tres subréplicas y las barras de la comunidad son el promedio de dos subréplicas. Las barras de error de las bacterias representan la dispersión de los datos a \pm SD. Las mediciones de oxígeno obtenidas con el PreSense a los 0.65 y 1.8 días para Micmar y Antares, respectivamente, fueron las que se utilizaron para hacer el cálculo de saturación de oxígeno.

Con respecto a las muestras de bacterias, el enriquecimiento de oxígeno a causa de la filtración fue mayor en Antares (20–800 m; Fig. 9b). Para ambos cruceros, de

los 20 a 800 m si las muestras no disminuyeron en escala descendente o esta disminución no es muy notoria, es porque podrían haber influido una serie de factores combinados, por ejemplo: diferencias de temperatura en el agua de mar de dos muestras continuas (e.g., 500 y 800 m); diferencias en el tiempo de filtración, y diferencias de concentración de oxígeno *in situ* de dos muestras continuas. Esto último generaría un flujo de masa más intenso en muestras que tuvieran menor concentración de oxígeno, y si estas además son más frías incrementaría la capacidad de solubilización. Otros factores que se sugiere considerar en futuros estudios son evaluar los parámetros geométricos que regulan la transferencia de masa como el área transversal y el volumen de muestra en la torre de filtración en contacto con la atmósfera, ya que si se aumenta el área de transferencia se alcanza el equilibrio más rápido con el volumen de muestra.

8.5. Uso de modelos matemáticos para el ajuste de la cinética de consumo de oxígeno

8.5.1. Mediciones discretas de oxígeno a lo largo de las incubaciones

La Figura 10 muestra las concentraciones de oxígeno a lo largo de las incubaciones de la comunidad y bacterias para primavera y verano. En comparación con el trabajo de Pomeroy et al. (1994) se observó un comportamiento similar, en donde la disminución de oxígeno disuelto no fue lineal.

La concentración de oxígeno para cada muestra de la comunidad en primavera y verano fue disminuyendo conforme aumentó la profundidad (Figs. 10a , 10b, 10e y 10f), debido a que estas muestras no se filtraron. Todas las muestras de la comunidad en primavera presentaron el mismo patrón en el cambio de concentración de oxígeno, aunque en diferente proporción. A los 8.6 días se observó un punto de inflexión o cambio de pendiente para todas las muestras, seguido de una fase estacionaria de 6.6 días y de un segundo cambio de pendiente (Figs. 10a y 10b).

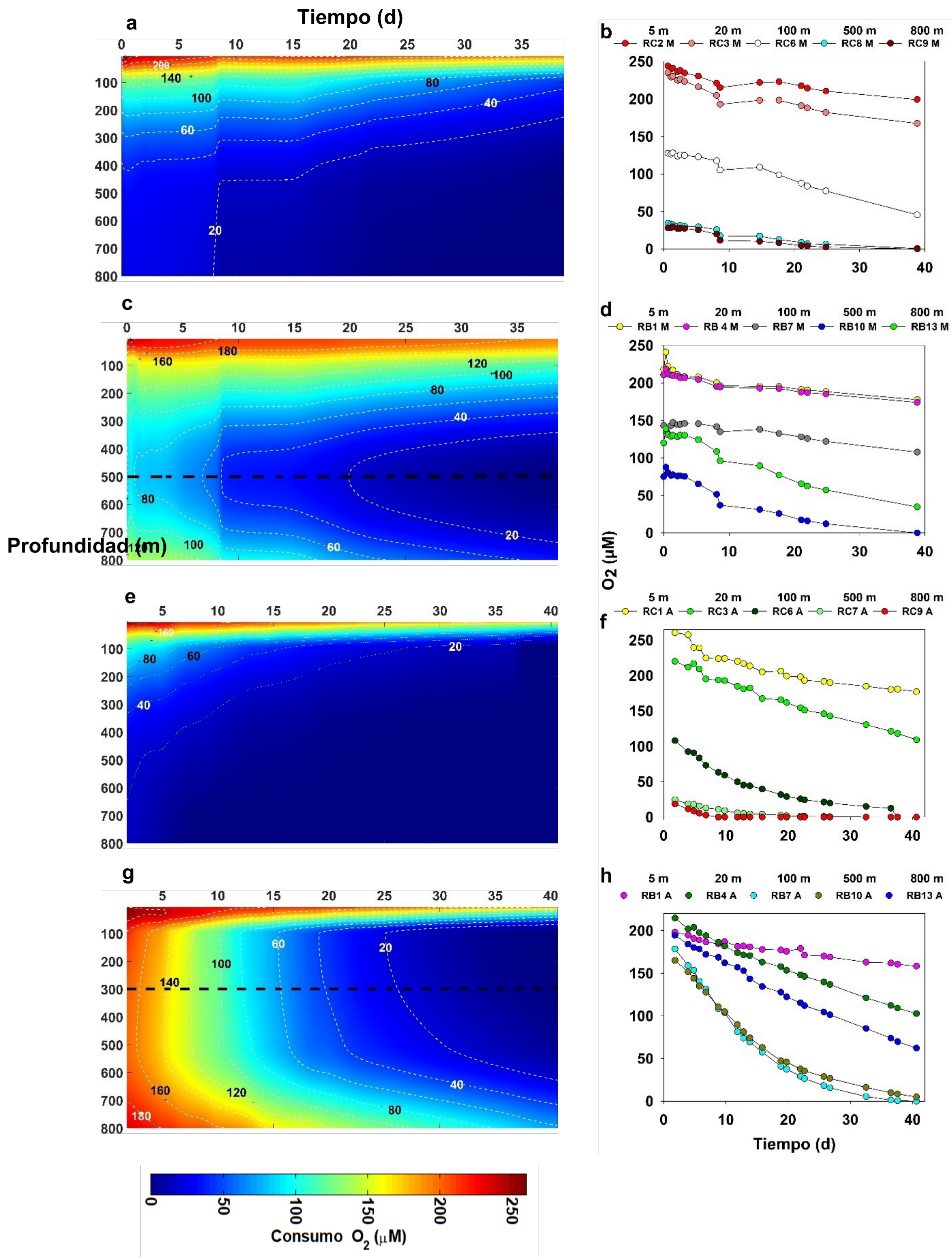


Figura 10. La columna izquierda muestra diagramas Hovmöller sobre la concentración de oxígeno con respecto al tiempo y profundidad: (a) primavera-comunidad, (c) primavera-bacterias, (e) verano-comunidad y (g) verano-bacterias. Las isolíneas segmentadas blancas representan un incremento de $20 \mu\text{M}$ O_2 . (c y g) muestran líneas segmentadas

negras que dividen los diagramas Hovmöller en dos secciones (superior e inferior) que parecen ser un reflejo. La columna derecha muestra la disminución de oxígeno con respecto al tiempo para las muestras de primavera (RB*i* M, donde *i* representa el número con el que se etiquetó la subréplica que se utilizó y M es la abreviatura de Micmar) y verano (RB*i* A, donde *i* representa el número con el que se etiquetó la subréplica que se utilizó y A es la abreviatura de Antares); (b) primavera-comunidad, (d) primavera-bacterias, (f) verano-comunidad y (h) verano-bacterias. Los datos provienen de mediciones discretas obtenidas directamente de los optodos.

En las muestras de la comunidad para verano no se observó el cambio de concentración de oxígeno en tiempos definidos como en primavera (Figs. 10e y 10f), y la principal fase estacionaria se observó entre los 15.8 y 18.8 días para las muestras de 5 y 20 m (Fig. 10f). Pomeroy et al. (1994) y Briand et al. (2004) reportaron la presencia de fases estacionarias en el consumo de oxígeno en incubaciones cortas, seguido de un cambio de pendiente negativo en el consumo de oxígeno que corresponde a un incremento en la respiración y la abundancia celular. Sin embargo, en el presente trabajo solamente se cuentan con datos discretos de abundancia al principio y al final de las incubaciones, por lo que no se pudieron determinar los lapsos de crecimiento microbiano.

La concentración de oxígeno para las muestras de bacterias en primavera y verano no fue disminuyendo conforme aumentó la profundidad (Figs. 10c, 10d, 10g y 10h). En las incubaciones de primavera entre los 0.6–8.6 días, por arriba y por debajo de los 500 m la concentración de oxígeno fue aumentando casi en la misma proporción (Fig. 10c). Esto se debe a que en este intervalo de tiempo la concentración de oxígeno a los 800 m fue muy semejante a la concentración de oxígeno de 100 m (Fig. 10d), lo cual generó dos intervalos de profundidad que parecen ser un reflejo al hacer un corte transversal a los 500 m de profundidad (Fig. 10c línea segmentada negra).

En las muestras de bacterias para verano también se observaron dos intervalos de profundidad que parecen ser un reflejo al hacer un corte transversal a los 300 m (Fig. 10g; línea segmentada negra). La simetría se dio porque a los 100 y 500 m se tuvo casi la misma tendencia en la disminución de oxígeno con respecto al tiempo

(Fig. 10h). Asimismo, la muestra a los 800 m se alineó paralelamente con la de 20 m (Fig. 10h), por lo que la disminución en la concentración de oxígeno en superficie y en profundidad fueron muy similares (Fig. 10g). Lo anterior parece indicar que similares concentraciones iniciales de oxígeno pueden ser determinantes en la tendencia de consumo con respecto al tiempo en muestras de diferentes profundidades; por ejemplo, en la Figura 10h este comportamiento fue muy evidente entre los pares de muestras 20 m–800 m y 100 m–500 m. Este comportamiento no se observó cuando las concentraciones iniciales de oxígeno no tuvieron par (RC6 M; Fig. 10b, RB10 M; Fig. 10d, y RC6 A; Fig. 10f), y en la muestra RB1 A (Fig. 10h).

El que la concentración de oxígeno inicial marcara una similitud entre las tendencias a diferentes profundidades podría indicar: (1) la adición proporcional de oxígeno hace que las bacterias de diferentes profundidades del mesopelágico puedan metabolizar el sustrato disponible de manera similar (e.g., 100 y 500 m en verano; Fig. 10h), y (2) las tasas de respiración del mesopelágico pueden llegar a ser inclusive mayores que las producidas por remineralizar DOC menos recalcitrante en superficie. No obstante, hay que considerar la influencia de otros procesos biogeoquímicos que pudieron haber consumido oxígeno (e.g., oxidación del amonio), provocando la sobrestimación de las tasas de respiración calculadas. Además, hay que considerar posibles variaciones a causa del efecto botella, el cual establece que las superficies minerales (e.g., vidrio) actúan como catalizadores para la utilización de materia orgánica compleja (Taylor y Gulnick, 1996).

8.5.2. Mejores modelos ajustados a la cinética de consumo de oxígeno

La no linealidad en la respiración se ha visto en incubaciones cortas (e.g., Briand et al., 2004; Pomeroy et al., 1994; Vikström et al., 2019) y largas (Baltar et al., 2012). Se ha sugerido que el modelo exponencial (Baltar et al., 2012; Briand et al., 2004) y un ajuste polinomial de grado dos (Vikström et al., 2019) son los más adecuados para ajustar a la cinética de consumo de oxígeno. La Figura 11 muestra los modelos matemáticos por mínimos cuadrados que mejor se ajustaron a la cinética de

consumo de oxígeno de la comunidad y bacterias para primavera y verano en el límite sur del SCC.

Para nuestros datos el modelo más recurrente fue exponencial de $[O_2]$ (verde; Figs. 11e, 11g, 11h y 11i), seguido de raíz cuadrada de t (rojo; Figs. 11a, 11b, 11e y 11j) y raíz cuadrada de $[O_2]$ (i.e., polinomio de grado dos, cian y azul; Figs. 11d y 11h). Los modelos inversa de $[O_2]$ -raíz cuadrada de t (amarillo; Figs. 11a y 11f), inversa de $[O_2]$ -cuadrado de t (blanco y gris; Fig. 11c) y cuadrado de $[O_2]$ -raíz cuadrada de t (morado; Figs. 11b y 11f) se ajustaron para el mismo número de muestras. Finalmente, el modelo raíz cuadrada de $[O_2]$ -raíz cuadrada de t (café; Fig. 11i) sólo se ajustó para una muestra (RB10 M, 500 m).

En ninguno de los casos el mejor ajuste fue con el modelo lineal (Fig. 11), el cual es principalmente utilizado para medir las tasas de respiración en incubaciones cortas que duran generalmente de 12 a 24 h (Briand et al., 2004). En incubaciones largas se sugiere utilizar sólo los datos que confirmen una linealidad en el consumo de oxígeno y se corroboró con un incremento de la abundancia celular (Robinson, 2019). No obstante, inclusive en incubaciones cortas si se utiliza un modelo lineal, se pueden llegar a introducir errores sistemáticos con relación a la exactitud de las mediciones (Vikström et al., 2019). En este trabajo el 60% de los mejores modelos ajustados para la comunidad en primavera calculó con buena exactitud el consumo de oxígeno en todo el periodo de incubación, el 20% lo subestimó y el otro 20% lo sobrestimó. Para las muestras de bacterias en primavera el 40% lo calculó con buena exactitud, el 20% lo subestimó y el otro 40% lo sobrestimó (Tabla 3). De los mejores modelos ajustados para la comunidad en verano, el 60% calculó con buena exactitud el consumo de oxígeno, el 20% lo sobrestimó y el otro 20% lo subestimó, y para las muestras de bacterias en verano el 40% calculó con buena exactitud el consumo de oxígeno, el otro 40% lo sobrestimó y el 20% lo subestimó (Tabla 4).

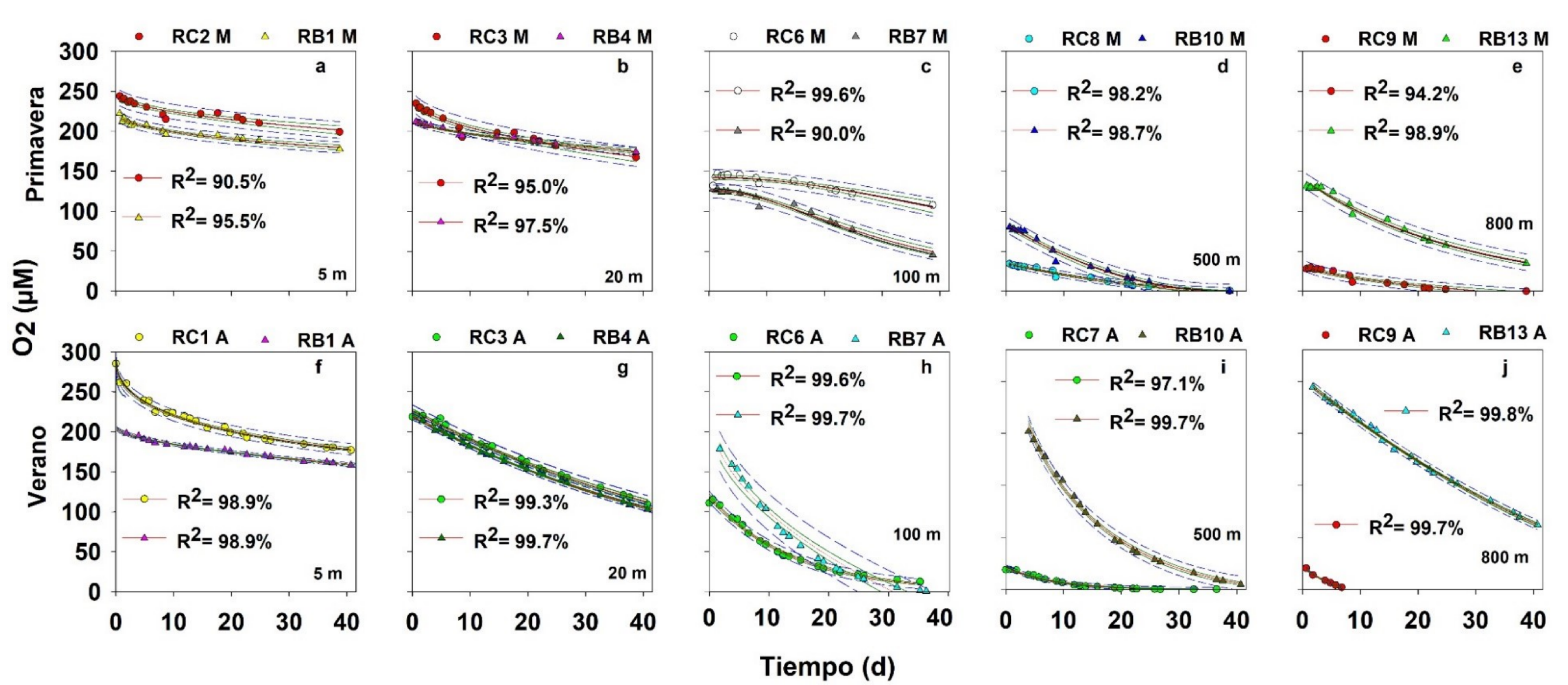


Figura 11. Modelos matemáticos por mínimos cuadrados que mejor se ajustaron a la cinética de consumo de oxígeno en primavera (Micmar) y verano (Antares) para las muestras de respiración de la comunidad (RC) y de bacterias (RB). Los nombres de los modelos se representan con el siguiente código de colores: raíz cuadrada de t (rojo), inversa de $[O_2]$ -raíz cuadrada de t (amarillo), cuadrado de $[O_2]$ -raíz cuadrada de t (morado), inversa de $[O_2]$ -cuadrado de t (blanco y gris), raíz cuadrada de $[O_2]$ (cian y azul), exponencial de $[O_2]$ (verde) y raíz cuadrada de $[O_2]$ -raíz cuadrada de t (café). La sección superior (i.e., a, b, c, d, e) pertenece a las muestras de primavera-Micmar comunidad ($RC_i M$) y bacterias ($RB_i M$), donde i representa el número con el que se etiquetó la subréplica que se utilizó y M es la abreviatura de Micmar. La sección inferior (i.e., f, g, h, i, j) pertenece a las muestras de verano-Antares comunidad ($RC_i A$) y bacterias ($RB_i A$), donde i representa el número con el que se etiquetó la subréplica que se utilizó y A es la abreviatura de Antares. Se efectuaron 3 subréplicas por profundidad (no se muestran las gráficas), y se escogió solo una subréplica.

Tabla 3. Mejores modelos ajustados a la cinética de consumo de oxígeno, delta de oxígeno (ΔO_2), consumo de oxígeno estimado ($[O_2]_{c(j)}$), relación $\Delta O_2/[O_2]_{c(j)}$ y resultado de estimación para las muestras de primavera (Micmar) comunidad (RC*i*) y bacterias (RB*i*), donde *i* representa el número con el que se etiquetó la subréplica que se utilizó.

Mejor modelo ajustado	Ensayos (M)	Profundidad (m)	ΔO_2 μM	$[O_2]_{c(j)}$ μM	$\Delta O_2/[O_2]_{c(j)}$ (%)	Resultado de estimación
Raíz cuadrada de t	RC2	5	44.9	40.6	110.6	Subestima
Raíz cuadrada de t	RC3	20	67.6	65.5	103.2	Buena exactitud
Inversa de $[O_2]$, Cuadrado de t	RC6	100	82.2	80.9	101.6	Buena exactitud
Raíz cuadrada de $[O_2]$	RC8	500	33.6	33.4	100.6	Buena exactitud
Raíz cuadrada de t	RC9	800	28.0	35.5	78.9	Sobrestima
Inversa de $[O_2]$, Raíz cuadrada de t	RB1	5	44.7	35.9	124.5	Subestima
Cuadrado de $[O_2]$, Raíz cuadrada de t	RB4	20	37.9	37.1	102.2	Buena exactitud
Inversa de $[O_2]$, Cuadrado de t	RB7	100	24.3	35.6	68.3	Sobrestima
Raíz cuadrada de $[O_2]$	RB10	500	80.2	80.2	100.0	Buena exactitud
Exponencial de $[O_2]$	RB13	800	96.2	102.2	94.1	Sobrestima

Tabla 4. Mejores modelos ajustados a la cinética de consumo de oxígeno, delta de oxígeno (ΔO_2), consumo de oxígeno estimado ($[O_2]_{c(j)}$), relación $\Delta O_2/[O_2]_{c(j)}$ y resultado de estimación para las muestras de verano (Antares) comunidad (RC*i*) y bacterias (RB*i*), donde *i* representa el número con el que se etiquetó la subréplica que se utilizó.

Mejor modelo ajustado	Ensayos (A)	Profundidad (m)	ΔO_2 μM	$[O_2]_{c(j)}$ μM	$\Delta O_2/[O_2]_{c(j)}$ (%)	Resultado de estimación
Inversa de $[O_2]$ -Raíz cuadrada de t	RC1	5	108.1	93.9	115.1	Subestima
Exponencial de $[O_2]$	RC3	20	109.7	114.4	95.9	Buena exactitud
Exponencial de $[O_2]$	RC6	100	110.8	102.8	107.8	Subestima
Exponencial de $[O_2]$	RC7	500	24.5	28.6	85.7	Sobrestima
Raíz cuadrada de t	RC9	800	13.4	24.3	55.1	Sobrestima
Cuadrado de $[O_2]$ -Raíz cuadrada de t	RB1	5	39.8	39.2	101.5	Buena exactitud
Exponencial de $[O_2]$	RB4	20	112.0	108.4	103.3	Buena exactitud
Raíz cuadrada de $[O_2]$	RB7	100	177.9	167.6	106.1	Subestima
Raíz cuadrada de $[O_2]$ -Raíz cuadrada de t	RB10	500	146.7	155.3	94.5	Sobrestima
Exponencial de $[O_2]$	RB13	800	132.2	165.2	80.0	Sobrestima

En la Figura 11 se observa que en superficie (5-20 m; primavera y verano) las tendencias en la cinética de consumo de oxígeno de la comunidad y de bacterias fueron muy similares (Figs. 11a, 11b y 11g). Los organismos eucariotas presentes en la comunidad (Figs. 11a, 11b y 11g) parecen no haber tenido mucha influencia en la respiración, porque sus pendientes son menos pronunciadas con respecto a las muestras de bacterias.

A partir de los 100 m fueron más evidentes las diferencias entre las cinéticas de consumo de oxígeno de la comunidad y de bacterias para ambas estaciones. Las bacterias tienen una respiración muy activa en el mesopelágico (150–1000 m; Arístegui et al., 2005), lo cual podría explicar que las muestras de 100 a 800 m presentaron mayor pendiente (Figs. 11c al panel 11e y 11h al panel 11j) con respecto a las muestras de bacterias en superficie (5–20 m). Como se explicó en la Sección 8.4, al separar a las bacterias de la comunidad por filtración de muestras profundas (e.g., 500–800 m) con bajo contenido de oxígeno (CTD; 15.6 y 9.7 $\mu\text{mol kg}^{-1} \text{O}_2$, respectivamente), se provocó un incremento en la concentración del 514% a los 500 m y de 1349% a los 800 m en las muestras de primavera. Las Figs. 11c al panel 11e y 11h al panel 11j muestran que la adición de oxígeno al separar a las bacterias de la comunidad pudo haber favorecido el proceso de remineralización, inclusive si el DOC que metabolizaron era principalmente recalcitrante, ya que generalmente en superficie el DOC-lábil se agota rápidamente (Hansell y Carlson, 2015; pág. 98).

De manera general, se observó que el consumo de oxígeno en primavera fue menos intenso que en verano (5–800 m). Sin embargo, en primavera se consumió más DOC (Tabla 2 y Fig. 5a), lo cual aparenta indicar que la labilidad del DOC fue mayor en primavera. En verano se consumió más oxígeno (20–800 m) pero se consumió menor cantidad de DOC (Tabla 2 y Fig. 5a), lo cual podría indicar que la labilidad del DOC fue menor en verano.

Briand y colaboradores. (2004) determinaron cuatro tendencias que representan la cinética de consumo de oxígeno mediada por bacterias en diferentes ecosistemas. Con base a su análisis, cuando el consumo de oxígeno tiene una curvatura cóncava al inicio de la incubación (modelo c) seguido de un consumo acelerado (i.e., aumenta la tasa de consumo a lo largo de la incubación; Vikström et al., 2019), se categoriza el consumo como perteneciente a un ecosistema con alta producción bacteriana neta. La alta producción bacteriana neta genera que el ecosistema se vuelva más heterotrófico, y este cambio coincide con el incremento de la presión parcial de CO₂ (Ask et al., 2012).

El modelo c de Briand y colaboradores se observó en el límite sur de la CC durante primavera (Fig. 10d y Figs. 11a al panel 11e), pero con la diferencia que después de la curvatura cóncava presentó una fase estacionaria, seguida del consumo acelerado de oxígeno. Es importante no confundir la tendencia en la disminución de oxígeno con la disminución progresiva de la pendiente y de los intervalos de confianza y predicción del mejor modelo ajustado (Figs. 11a, 11b, 11d y 11e), debido a que se podría llegar a una interpretación errónea del resultado, y confundir la disminución de oxígeno con el modelo d de Briand y colaboradores.

La disminución progresiva en el consumo de oxígeno se observó en verano en el límite sur del SCC (Figs. 11f al panel 11j). Cuando el consumo de oxígeno es máximo al inicio de la incubación y disminuye con el paso del tiempo (modelo d; Briand et al., 2004), se categoriza como una respiración característica de ecosistemas eutróficos. La explicación a este tipo de disminución es el agotamiento de los recursos tróficos (e.g., DOC), provoca la disminución de la actividad bacteriana heterotrófica (Briand et al., 2004; Vikström et al., 2019) y esto se ve reflejado en la disminución del consumo de oxígeno. El sur del SCC no es un sistema eutrófico, sin embargo, en condiciones normales para verano disminuyen los recursos tróficos y hay estratificación (Mantyla et al., 2008).

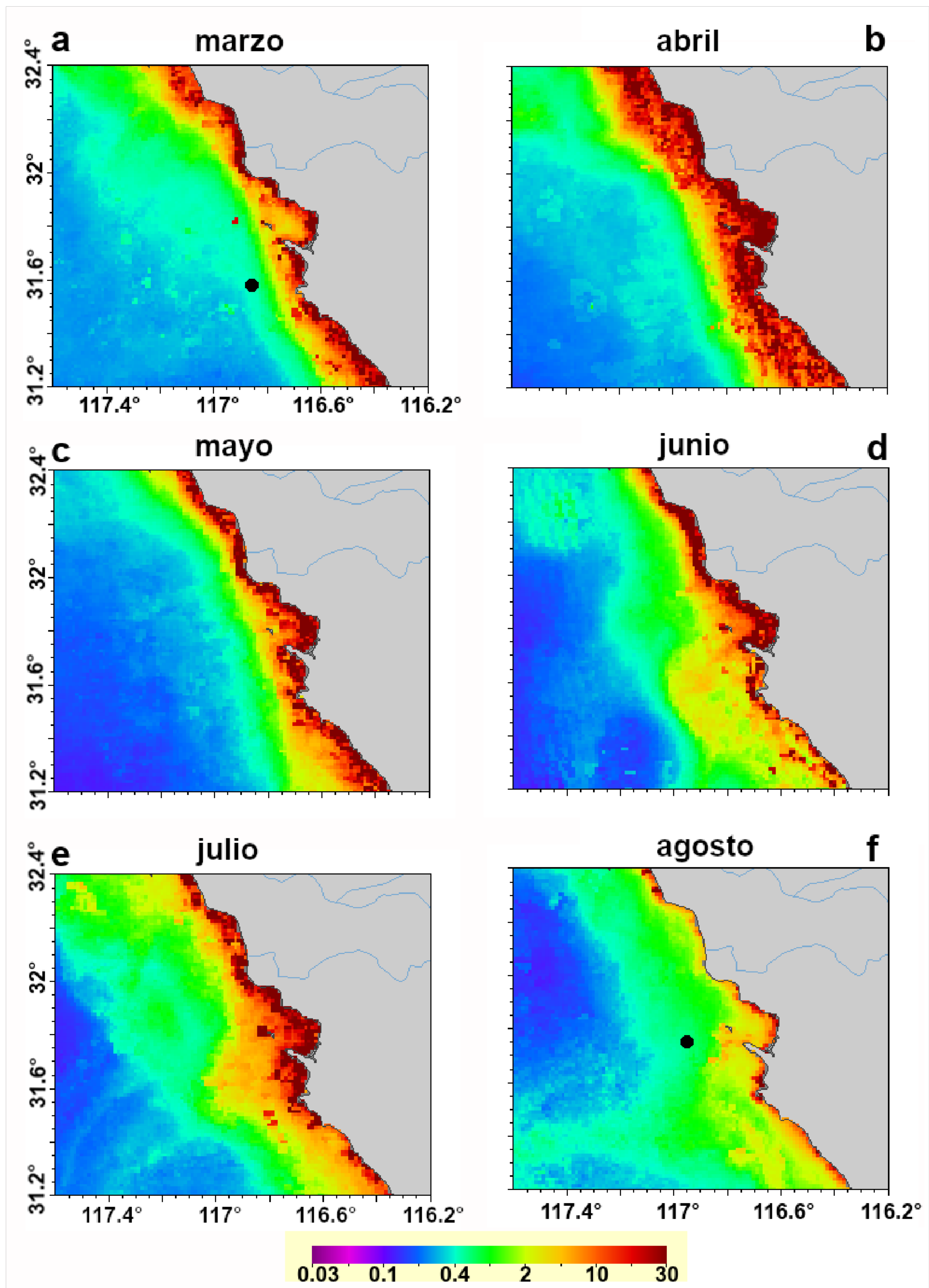
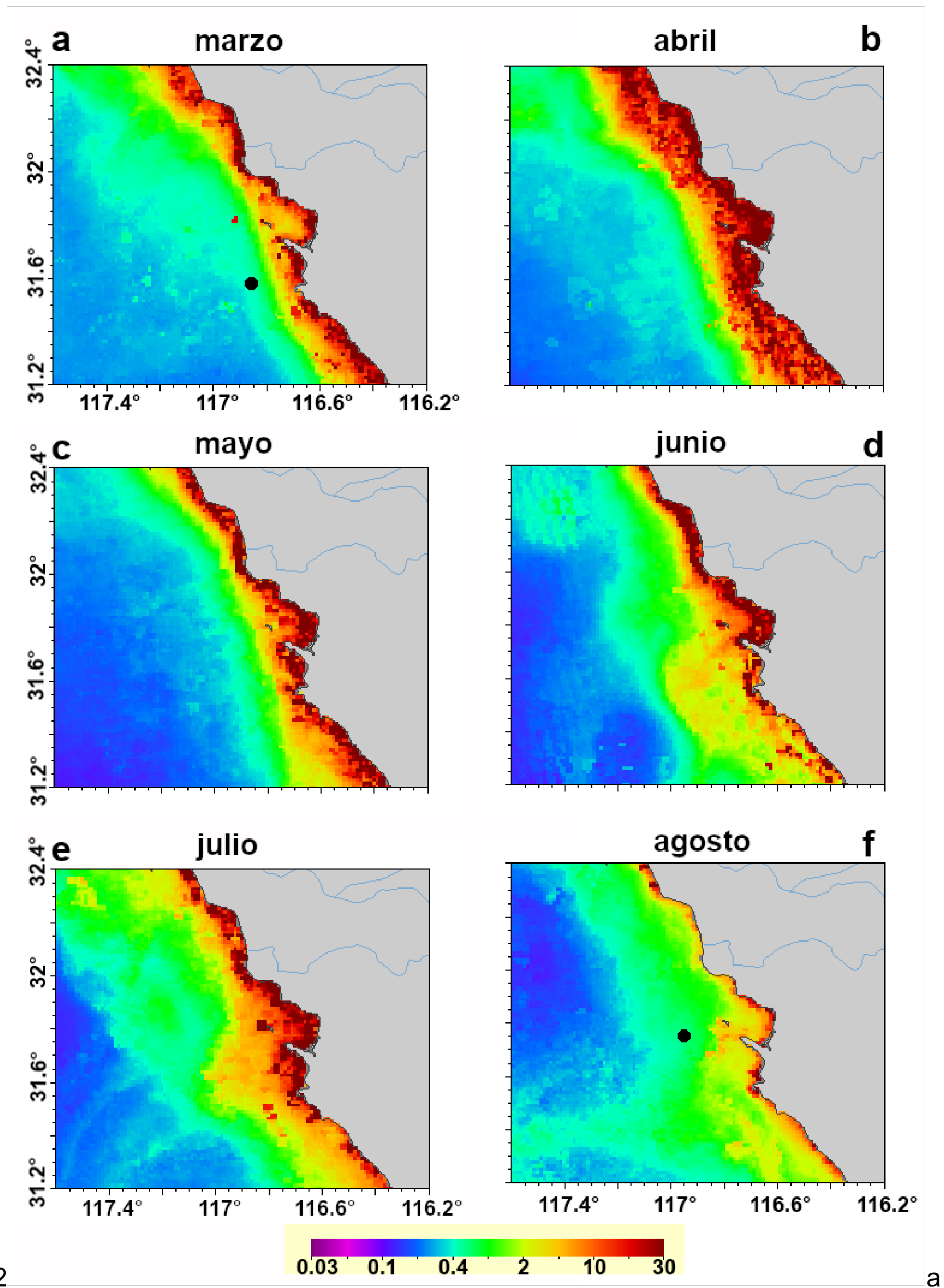


Figura 12. Concentración de clorofila a de marzo a agosto (panel a al panel f). Las unidades están en mg Cl-a m³.

Otra posible interpretación de los resultados es que imágenes satelitales de Cl-a superficial desde marzo hasta agosto de 2017, mostraron que concentraciones elevadas de Cl-a, persistieron desde marzo hasta julio y decayeron en agosto (Figs.



12

a

del panel al f). Esto parecería indicar que en agosto se habría liberado la mayor concentración de DOC-lábil como consecuencia del decaimiento de la biomasa. En

este sentido, se esperaría que los perfiles de DOC inicial entre ambas estaciones mostraran variabilidad, existiendo mayor disponibilidad de DOC en verano. Esta última interpretación explicaría que la disminución en el consumo de oxígeno en verano (Figs.11f al panel 11j) se asemeje al modelo d de Briand y colaboradores, ya que el verano tal vez se comportó como un sistema con elevada disponibilidad de sustrato lábil que fue oxidado con mayor cantidad de oxígeno, y al irse agotando los recursos tróficos la actividad heterotrófica debió disminuir.

8.5.3. Tasas de respiración de las bacterias en las muestras de verano

Los tres modelos que tuvieron un promedio de $R^2 \geq 95\%$ (ver Sección 7.8) fueron raíz cuadrada de t (98.4%), exponencial de $[O_2]$ (97.3%) y cuadrado de $[O_2]$ -raíz cuadrada de t (95%). Adicionalmente, para todas las muestras de respiración de verano se exploraron los modelos raíz cuadrada de $[O_2]$, inversa de $[O_2]$ y raíz cuadrada de $[O_2]$ y t. Estos últimos modelos no se pudieron ajustar a todas las subréplicas de todas las profundidades a causa de la limitación de sus dominios, ya que sobrepasaban el intervalo de tiempo definido por el dominio (Cuadro 2). No obstante, en algunas subréplicas tuvieron el mejor ajuste y, por esta razón, se decidió ajustarlos a todas las subréplicas de todas las profundidades.

Los modelos lineal y cuadrado de $[O_2]$ -logaritmo natural de t, tuvieron un promedio de R^2 de 95.4 y 95.3, respectivamente, pero en ninguno de los casos presentaron el mejor ajuste. Ejemplos de las gráficas del modelo lineal se incluyen en los anexos en donde se muestra que a pesar de tener coeficientes de determinación $>95\%$, es evidente la subestimación y la sobrestimación del valor predicho a lo largo del periodo de incubación (Figs. 21 y 22).

Las tasas de respiración tuvieron valores diferentes dependiendo del modelo con el que fueron calculadas (e.g., Fig. 13). Además, en algunos casos las tendencias en las tasas de respiración fueron dependientes de la función (e.g., Raíz cuadrada de t; Fig. 14 y ver anexos raíz cuadrada doble de t y de $[O_2]$; Fig. 23, y Raíz cuadrada de $[O_2]$; Fig. 24), lo cual se observó mejor al estandarizar las variables. Esto generó

dificultades en la interpretación de las tasas de respiración, dado que están condicionadas al modelo que se utilice.

En la Fig. 15a se utilizó el consumo neto de oxígeno como referencia para determinar si los modelos ajustados están subestimando o sobrestimando la concentración de oxígeno. El modelo exponencial que ha sido utilizado anteriormente para aguas superficiales en lagos (Baltar et al., 2012; Briand et al., 2004), se ajustó muy bien para aguas superficiales del SCC, pero entre 100 y 800 m, sobrestimó el consumo de oxígeno.

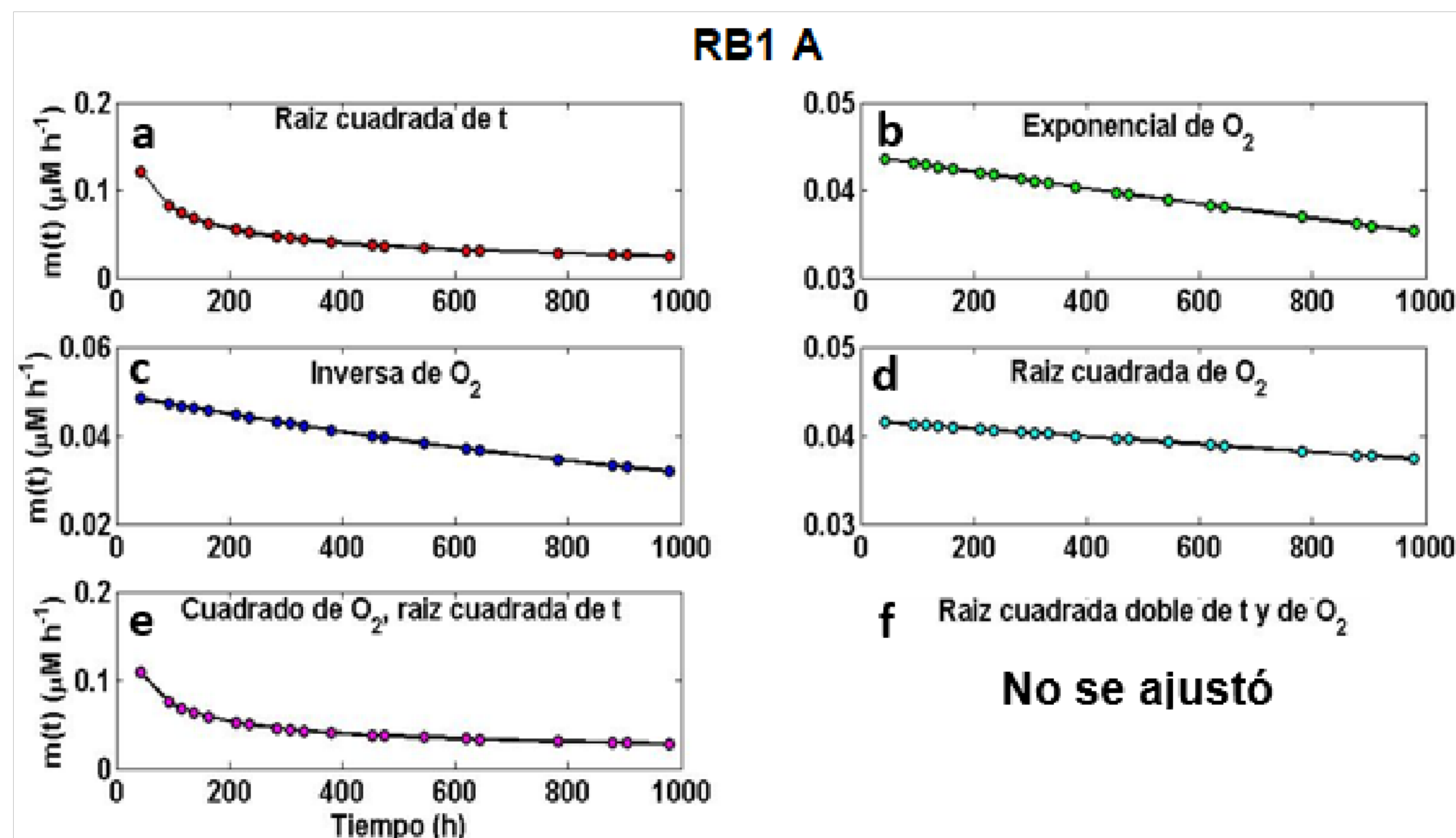


Figura 13. Tasas de respiración $m(t)$ (i.e., pendiente en función del tiempo) calculada con 5 modelos matemáticos que se ajustaron a la cinética de consumo de oxígeno para la subréplica RB1 A, la cual se muestreo a los 5 m de profundidad en la temporada de verano; (a) $m(t)$ con el modelo raíz cuadrada de t ; (b) $m(t)$ con el modelo exponencial de $[O_2]$; (c) $m(t)$ con el modelo inversa de $[O_2]$; (d) $m(t)$ con el modelo raíz cuadrada de $[O_2]$; (e) $m(t)$ con el modelo cuadrado de $[O_2]$; raíz cuadrada de t , y (f) no se ajustó el modelo raíz cuadrada de $[O_2]$ a la cinética de consumo. Nótese que el eje y llega a variar en la escala dependiendo del modelo.

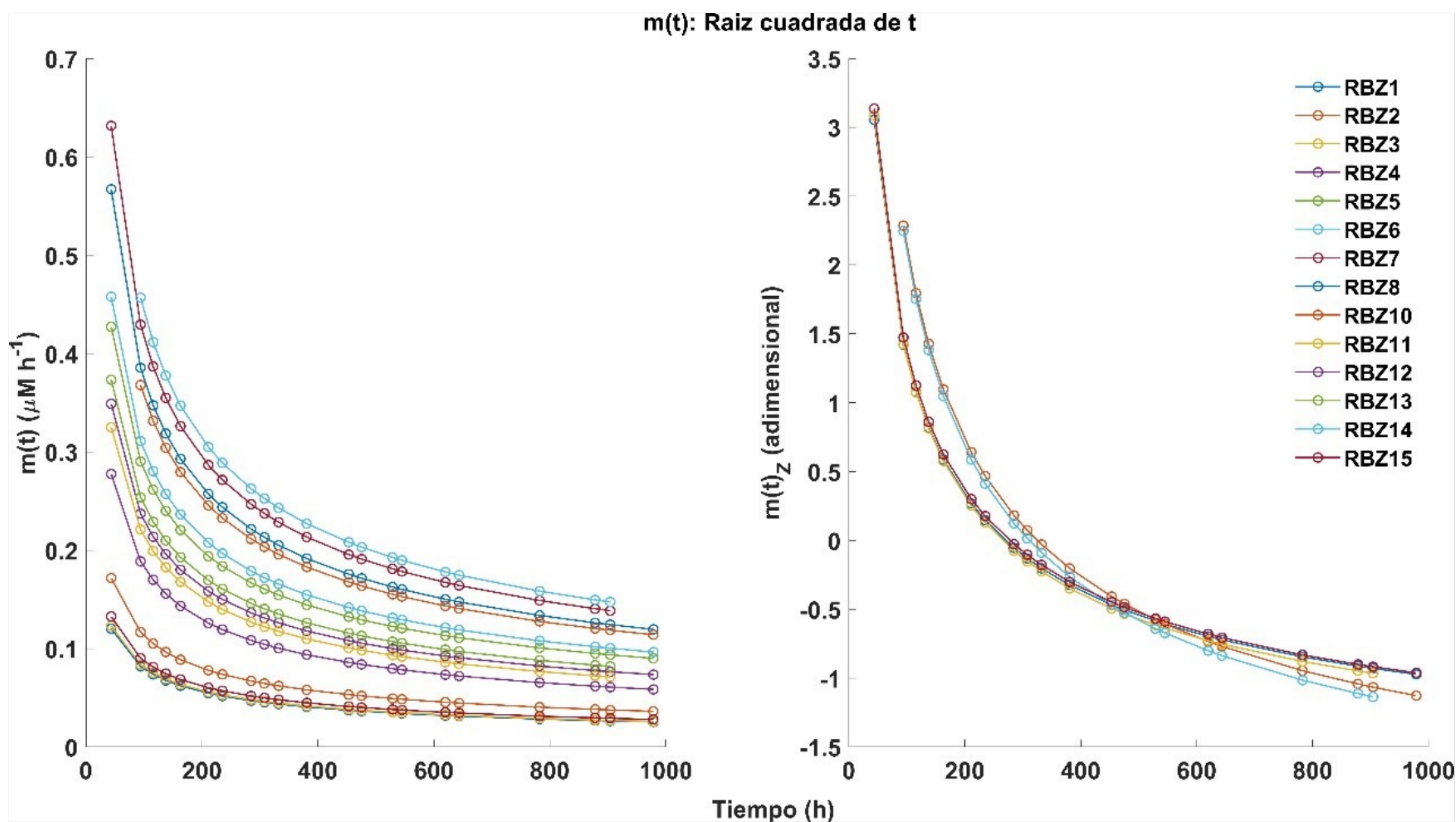


Figura 14. Para todas las muestras de verano (a) $m(t)$ calculada con raíz cuadrada de t (RB_i , donde i representa el número con el que se etiquetó la subréplica); (b) $m(t)$ calculada con raíz cuadrada de $[\text{O}_2]$; (c y d) estandarización de las variables correspondientes.

El modelo raíz cuadrada de $[\text{O}_2]$ no se ajustó a 800 m de profundidad para la subréplica RB14 A, puesto que la concentración de oxígeno predicha llegó a estar por debajo de cero entre 727–807 h (Fig. 15b). Si no se tomaran en cuenta estas observaciones, el modelo raíz cuadrada de $[\text{O}_2]$ hubiera sido el mejor modelo para ajustar a la cinética de consumo de todas las muestras de respiración bacteriana de verano de 2017. No obstante, si la naturaleza de los datos hace que el valor predicho llegue por debajo de cero (e.g., Fig. 15b), no se podrá emplear este modelo para ajustar a la cinética de consumo y calcular la tasa de respiración.

Vikström y colaboradores (2019) sugirieron utilizar el modelo tipo polinomial de grado dos para calcular las tasas de respiración en aguas superficiales oxigenadas. La Fig. 15a indica que se puede utilizar también para muestras del mesopelágico inclusive en zonas de mínimo oxígeno.

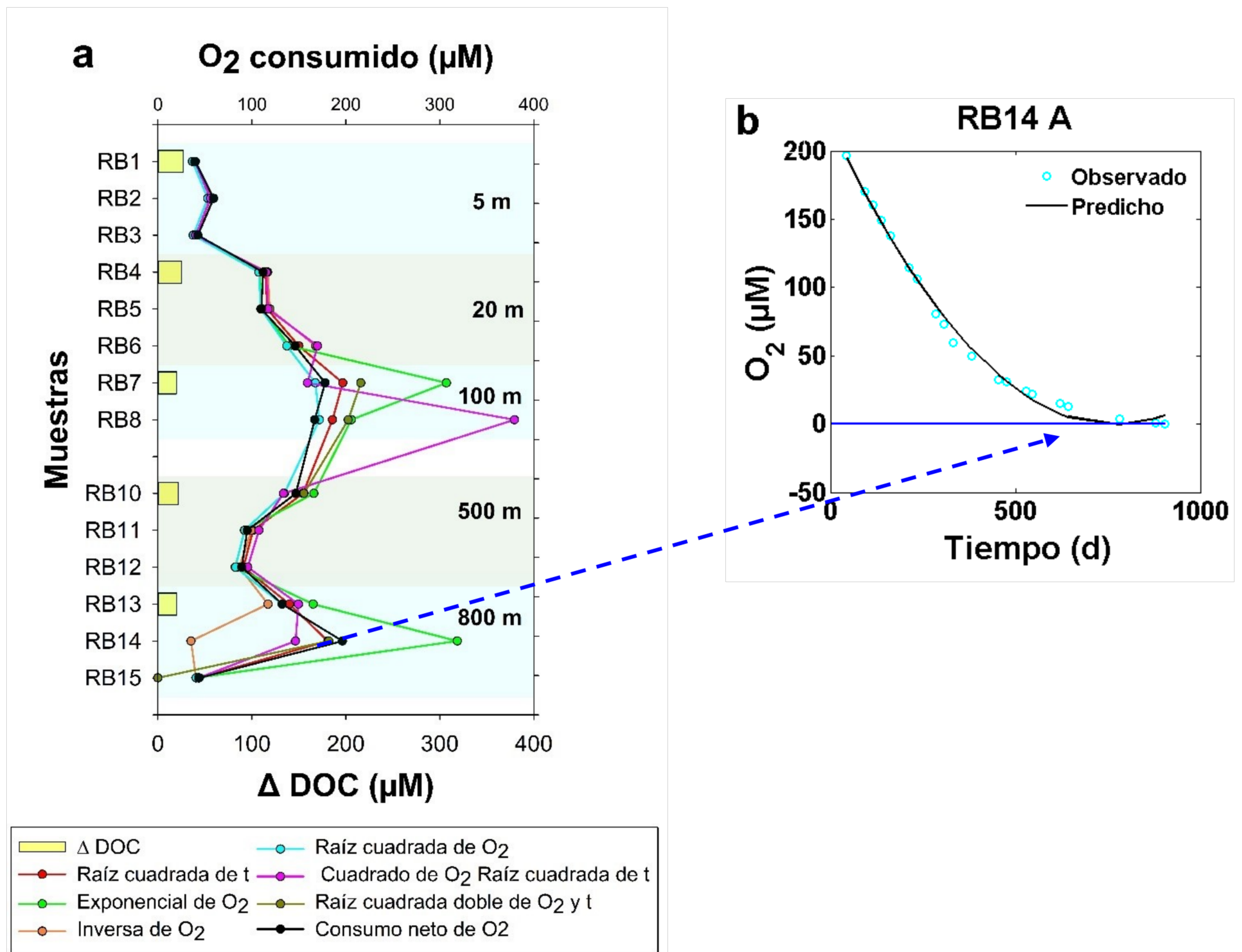


Figura 15. (a) Estimación con 6 modelos matemáticos del oxígeno consumido en todas las muestras de verano. Se comparan los modelos con el consumo neto de oxígeno y se muestra el DOC consumido (i.e., ΔDOC) en la primer subréplica de cada triplicado; (b) subréplica RB14 A no se ajustó con el modelo raíz cuadrada de $[\text{O}_2]$.

El modelo raíz cuadrada de t se ajustó a la cinética de consumo de oxígeno de todas las muestras. Se recomienda utilizar este modelo puesto que estimó relativamente bien el consumo de oxígeno de todas las profundidades evaluadas (Fig. 15 Error! Reference source not found.a). Al igual que Vikström et al. (2019) se destaca la necesidad de incrementar el número de mediciones precisas y exactas de las tasas respiratorias con el fin de comprender el papel del metabolismo microbiano en diferentes condiciones ambientales.

8.5.4. Abundancia y consumo de oxígeno por intervalos de tiempo

Las Figuras 16b y 16d muestran los intervalos de consumo de oxígeno en primavera para las muestras de la comunidad y bacterias, respectivamente. En ambos casos, el consumo de oxígeno se dividió en aproximadamente tres intervalos temporales de mayor consumo. Entre estos intervalos temporales hubo intervalos de transición de mínimo consumo $\leq 2 \mu\text{M O}_2$. Las isolíneas de $2 \mu\text{M O}_2$ dividieron los intervalos de transición de los intervalos de mayor consumo. La amplitud de las isolíneas de $2 \mu\text{M O}_2$ y, por lo tanto, la amplitud de los intervalos de transición y de mayor consumo variaron con respecto al tiempo y la profundidad.

La comunidad y las bacterias en primavera también mostraron dos regiones verticales de profundidad a partir de ~ 400 m (líneas segmentadas negras; Figs. 16b y 16d). En la comunidad el consumo de oxígeno fue en aumento para ambas regiones en la vertical conforme avanzó el tiempo, pero entre 5–400 m fue más intenso el consumo (Fig. 16b). En el caso de las bacterias también el consumo de oxígeno fue en aumento entre 5–400 m conforme avanzó el tiempo, pero entre 400–800 m la mayor intensidad de consumo se dividió en los últimos dos intervalos temporales (Fig. 16d).

Las Figs. 16c y 16e muestran los intervalos de consumo de oxígeno en verano para las muestras de la comunidad y bacterias, respectivamente. En ambos casos, el consumo de oxígeno se dividió en siete intervalos temporales de mayor consumo. Entre estos intervalos temporales hubo intervalos de transición de menor consumo. Los intervalos de transición para la comunidad estuvieron entre las isolíneas $4 \mu\text{M O}_2$ (Fig. 16c) y para las bacterias los intervalos de transición variaron entre las isolíneas 10, 8, 6 y $4 \mu\text{M O}_2$, en orden descendente conforme avanzó la temporalidad (Fig. 16e). Las isolíneas $4 \mu\text{M O}_2$ en los experimentos de la comunidad y las isolíneas 10, 8, 6 y $4 \mu\text{M O}_2$ en los experimentos de las bacterias dividieron los intervalos de transición de los intervalos de mayor consumo. La amplitud de las isolíneas y, por lo tanto, la amplitud de los intervalos de transición y de mayor consumo variaron con respecto al tiempo y la profundidad.

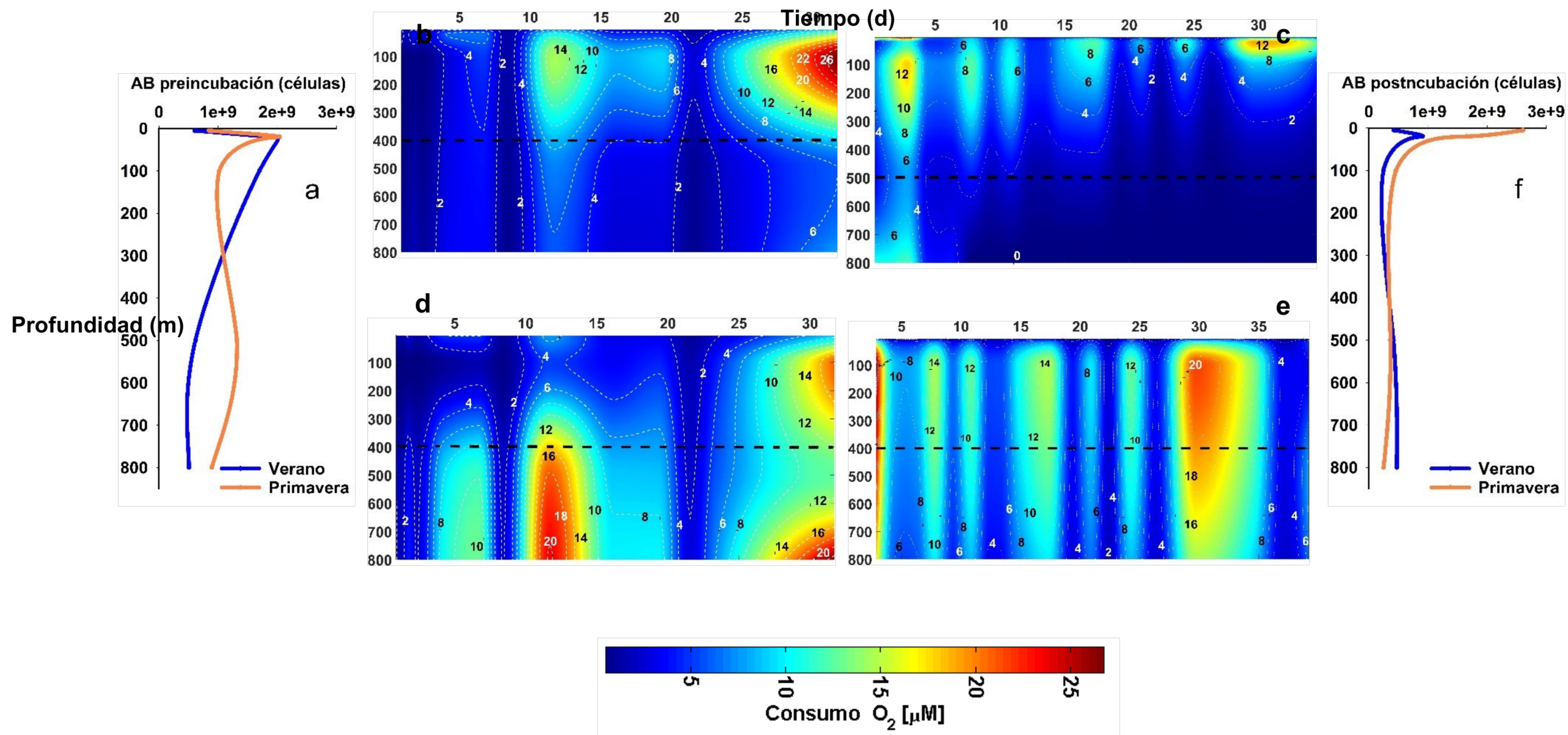


Figura 16. (a) Abundancia preincubación para primavera y verano, (b) diagrama Hovmöller para la comunidad en primavera, (c) diagrama Hovmöller para la comunidad en verano, (d) diagrama Hovmöller para las bacterias en primavera, (e) diagrama Hovmöller para las bacterias en verano y (f) abundancia postincubación para primavera y verano.

La comunidad y las bacterias en verano también mostraron dos regiones verticales con la profundidad, dividiéndose a partir de aproximadamente 500 m para la comunidad y alrededor de 400 m para las bacterias (líneas segmentadas negras; Figs. 16c y 16e). En ambos casos la mayor parte del oxígeno se consumió en el primer y último intervalo temporal entre 5–500 m para la comunidad y 5–400 m para las bacterias. Para la comunidad entre 500–800 m sólo se observó el primer intervalo temporal de mayor consumo, el cual tomó mayor amplitud a los 700-800 m (0–4 días); posteriormente, se observó el incremento escalonado de un consumo entre 0–2 $\mu\text{M O}_2$ que penetró por arriba de los 500 m a través de los intervalos de transición. Entre los 400–800 m de los experimentos de bacterias únicamente muestra la disminución del consumo de oxígeno con la profundidad de cada intervalo temporal.

Las Figuras 16a y 16f muestran que la abundancia disminuyó a lo largo de la incubación para ambas estaciones, pero como se explicó previamente el consumo de oxígeno aumentó conforme avanzan los intervalos temporales, por lo que parecería tener una discrepancia. Una primera aproximación de este comportamiento se podría dar al hacer un “retroanálisis” comparando los resultados obtenidos por Riedel et al. (2013) con el consumo de oxígeno por intervalos de tiempo obtenidos en este trabajo (Fig. 16)

Riedel y colaboradores (2013) cuantificaron la demanda de oxígeno expresada como QO_2 (i.e., tasa de respiración por CFU, donde CFU son unidades formadoras de colonias). Estos autores determinaron en cultivos limitados en carbono que la menor demanda de oxígeno (QO_2) ocurre en la fase estacionaria del crecimiento celular (comparar QO_2 y CFU; Fig. 17b), en la cual las células adaptaron su metabolismo para lidiar con la falta de nutrientes. Asimismo, demostraron que una pequeña parte de la población bacteriana (monocultivos) se adaptó para enfrentar la inanición y se volvieron heterogéneas, y por microscopia de epifluorescencia utilizando el reactivo Redox Sensor Green lograron determinar la respiración de un subconjunto pequeño de células “super-respiradoras” que fueron altamente activas.

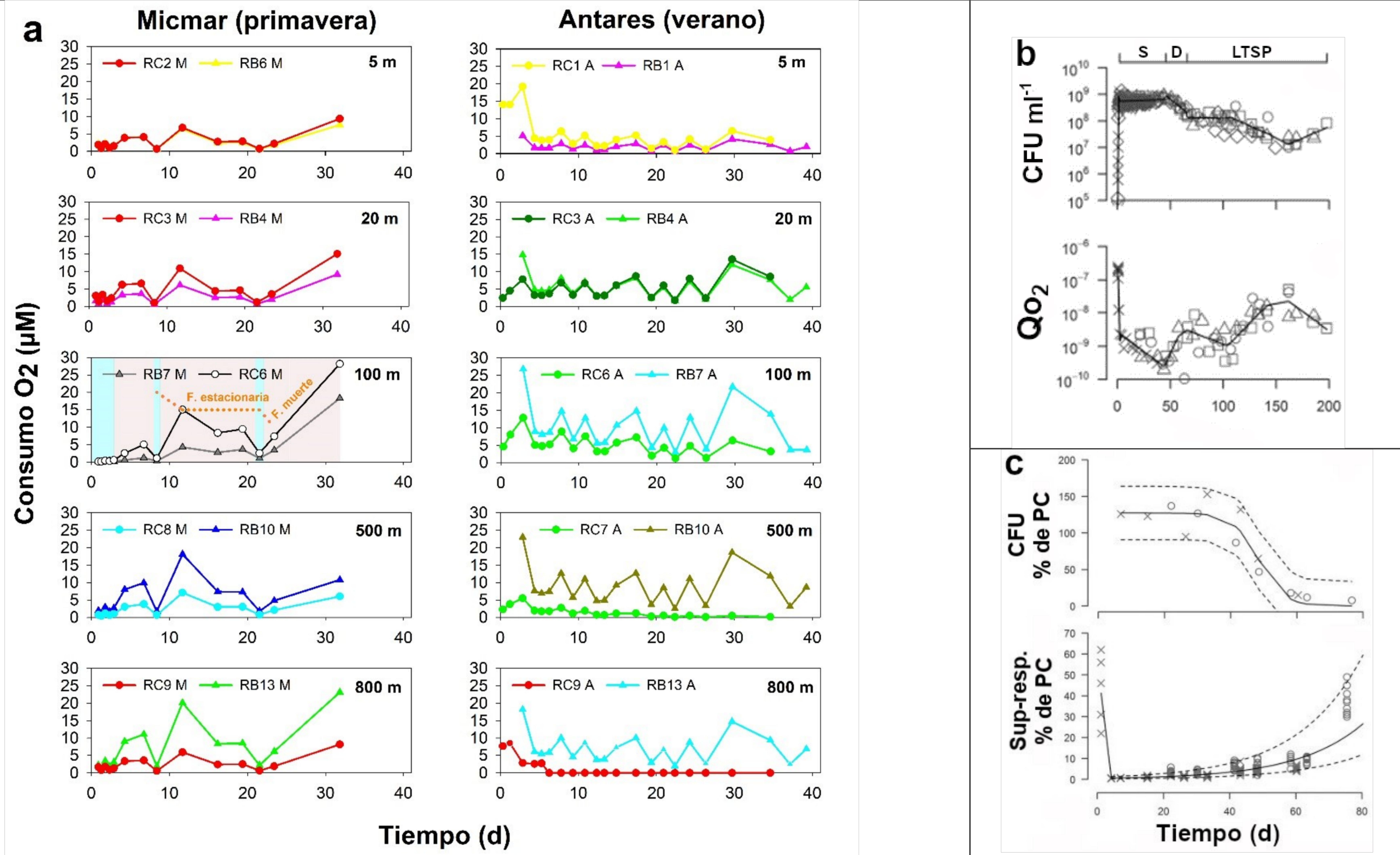


Figura 17. (a) Consumo de oxígeno calculado con los mejores modelos para primavera y verano; (b) gráficas de experimentos axénicos de *E. coli* en donde se comparan conteos de unidades formadoras de colonias (CFU) con la demanda de oxígeno Q_{O_2} , en la parte superior S significa fase estacionaria, D es la fase de muerte y LTSP es “long-term stationary phase”, y (c) comparación del decaimiento del porcentaje de CFU contra el crecimiento de células “súper-respiradoras” también en porcentaje.

En nuestros experimentos (Fig. 17a) el consumo de oxígeno por intervalos de tiempo (μM) tuvo un comportamiento sinusoidal muy similar al que se observó en los datos de QO_2 medido de Riedel y colaboradores (Fig. 17b), sólo que entre ambos trabajos se observan diferencias en la frecuencia de máxima y mínima demanda de oxígeno con respecto al tiempo. La frecuencia es mayor en nuestros experimentos probablemente porque son muestras naturales de agua mar y contienen numerosas poblaciones de microorganismos, en cambio Riedel y colaboradores utilizaron cultivos axénicos de microorganismos heterótrofos. Lo anterior, podría demostrar la utilidad del trabajo de Riedel et al. (2013) para estudiar muestras naturales.

Una de las ventajas de representar el consumo de oxígeno en los diagramas Hovmöller es que nos permitió interpolar bidimensionalmente los datos. En la Figura 16 paneles b al e podemos observar que, en los intervalos de transición, es donde se cuantificó la mínima demanda de oxígeno. Esta mínima demanda de oxígeno podría equipararse a la sección final de la fase estacionaria de un cultivo de lote, y conforme las isolíneas aumentaron en el Hovmöller la mayor parte de la población podría haber entrado en fase de muerte hasta que se alcanzó la mayor isolínea. Si al igual que en los experimentos de Riedel et al. (2013) existió la formación de células heterogéneas “super-respiradoras” que reactivan su consumo de oxígeno cuando mueren las otras células de las poblaciones, la existencia de tales comunidades bacterianas podría ayudar a explicar parte de los máximos y mínimos observados en el consumo de oxígeno a lo largo de los periodos de incubación de agua de mar del SCC de nuestros experimentos. Sin embargo, se tiene que considerar también que en el presente trabajo no se hicieron mediciones continuas de oxígeno, y que los máximo y mínimos pueden deberse también porque hay diferencias entre los deltas de tiempo a lo largo de las incubaciones, por lo que al multiplicar las tasas de respiración promedio (aunque tengan valores pequeños) por deltas de tiempo con valores grandes, el consumo de oxígeno en ese intervalo de tiempo será elevado (Ecuación 8). Asimismo, otro factor a considerar son los cambios de temperatura que ocurrieron a lo largo de las incubaciones, ya que Warkentin et al. (2007), determinaron que pequeños cambios de temperatura (e.g.,

0.5°C) pueden afectar hasta 20 μM la concentración de oxígeno. Aunque el equipo Fibox 4 (PreSens, Regensburg, Alemania) que se utilizó para medir la concentración de oxígeno a lo largo de las incubaciones compensa la concentración de oxígeno por temperatura, presión y salinidad, se sugiere hacer experimentos detallados para medir la influencia que pueden tener los cambios de temperatura sobre las concentraciones de oxígeno.

8.6. Coeficiente de respiración RQ

La Figura 18 muestra para primavera y verano el coeficiente de respiración (RQ) utilizando el DOC consumido, el consumo neto de oxígeno, el consumo de oxígeno estimado con los modelos matemáticos que mejor se ajustaron a las cinéticas de consumo (primavera) y el consumo de oxígeno calculado con el modelo raíz cuadrada de t (verano). El consumo neto de oxígeno se utilizó como referencia para determinar si los modelos están subestimando o sobrestimando el posible RQ en ambas estaciones.

El RQ calculado a partir de los mejores modelos para primavera sobrestimó la labilidad del DOC en superficie y lo subestimó a 100 m. En verano el RQ calculado con el modelo raíz cuadrada de t parece ser que estimó con bastante precisión la labilidad del DOC a lo largo de la columna de agua.

Generalmente, los valores de RQ en ecosistemas acuáticos van desde 0.5 a 1.33 (Williams y del Giorgio, 2005) o inclusive se han reportado valores hasta de 4.0 (Berggren et al., 2012). Si se presentan valores de RQ en ese rango entonces se pueden sugerir los principales compuestos orgánicos que están siendo consumidos en el sistema. A lo largo de la superficie del Giro Subtropical del Pacífico Norte se han reportado valores de RQ de 0.71 ± 0.29 (Tanioka y Matsumoto, 2020). La columna de agua en primavera en el límite sur del SCC (i.e., el desplazamiento lateral oriental del giro), desde superficie hasta aproximadamente los 300 m de profundidad (Fig. 18), entró dentro del rango de RQ reportado por Tanioka y colaboradores.

Con base a Williams y del Giorgio (2005), como la superficie del límite sur de la CC durante primavera tiene un RQ de 0.6, se correspondería a ácidos grasos saturados, y de 0.7 a 8.1 se considera que se metabolizaron compuestos orgánicos provenientes de algas (Münzner y Berggren, 2019), los cuales aparentemente alcanzaron su pico máximo de consumo a los 100 m (Fig. 18). Conforme aumenta la profundidad, el material orgánico parece que se volvió más recalcitrante, ya que disminuyeron los valores de RQ.

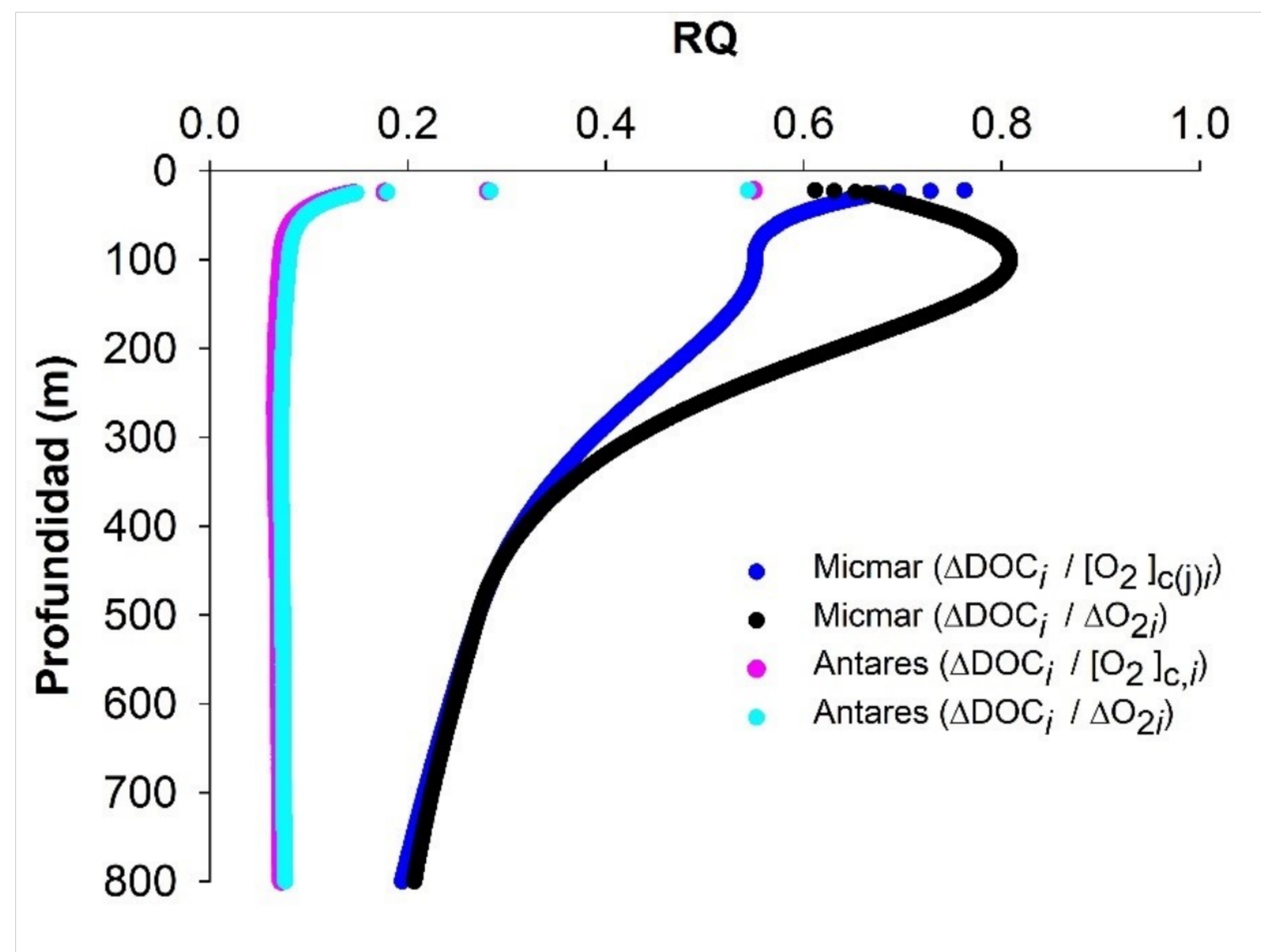


Figura 18. Perfiles de RQ calculados con el DOC consumido (ΔDOC_i , donde i es el DOC consumido para cada profundidad) y los mejores modelos ajustados para primavera ($[\text{O}_2]_{c(j)i}$, donde c es consumo de oxígeno, j cada uno de los modelos e i el consumo de oxígeno para cada profundidad), así como con el modelo raíz cuadrada de t ($[\text{O}_2]_{c,i}$) para verano. Los RQ calculados a partir de los modelos se compararon con los RQ calculados utilizando el consumo neto de oxígeno (ΔO_{2i}).

Hay que considerar que las muestras de bacterias al filtrarse se enriquecieron con oxígeno, por lo que los perfiles de RQ para ambos cruceros (Fig. 18) están subestimando los valores reales de RQ en la CC, por ejemplo, en la zona hipóxica (2 mg L^{-1} o $61 \text{ } \mu\text{mol O}_2 \text{ kg}^{-1}$; 160–420 m) e hipóxica severa ($\leq 0.7 \text{ mg L}^{-1}$ o $\leq 21.4 \text{ } \mu\text{mol O}_2 \text{ kg}^{-1}$).

En verano el RQ parece ser que se subestimó demasiado (Fig. 18). Los cálculos estequiométricos del RQ están diseñados asumiendo que no ocurre oxidación de amonio (Williams y del Giorgio, 2005). La oxidación de amonio es un proceso que puede llegar a subestimar los valores de RQ arrojando valores extremadamente bajos (0.2–0.6; Münzner y Berggren, 2019). Beman et al. (2013) cuantificaron la presencia de organismos oxidantes de amonio (*Nitrospina*) en la columna de agua de la CC, por lo que al no haberse inhibido la oxidación de amonio en las muestras tanto de primavera como de verano es posible que parte del oxígeno haya sido consumido por este proceso biogeoquímico. Asimismo, probablemente otros factores influyeron en la subestimación del RQ, como el enriquecimiento de oxígeno por filtración (muy importante), posible formación de células heterogéneas “superbreather” y cambios en la temperatura a lo largo de las incubaciones.

Por otra parte, es común convertir unidades de oxígeno en unidades de carbono asumiendo un valor constante de RQ (Arístegui et al., 2005), lo cual se emplea cuando no se cuenta con datos sobre la naturaleza del sustrato (Reinthaler et al., 2006). Al utilizar RQs que se han reportado sobre la superficie del Pacífico Norte (0.71 ± 0.29 ; Tanioka y Matsumoto, 2020) para calcular la cantidad de DOC lábil en primavera y verano en el límite sur del SCC, observamos que hubo sobrestimación principalmente a los 500–800 m en primavera y, probablemente, todos los perfiles de DOC lábil calculados para verano también se sobrestimaron, ya que presentaron concentraciones de DOC lábil muy elevadas inclusive a los 800 m de profundidad (Fig. 19). La sobrestimación pudo haberse generado por los factores discutidos previamente (e.g., filtración, oxidación del amonio).

Como se utilizó un RQ constante significa que la labilidad del sustrato no cambió con la profundidad, lo cual se sabe que no es verdad (Hansell y Carlson, 2015; pág. 98) y, únicamente, en la Figura 19 estaríamos representando el cambio en la disponibilidad de sustratos específicos que tienen relaciones molares C:O₂ de 0.5, 0.71 y 1.

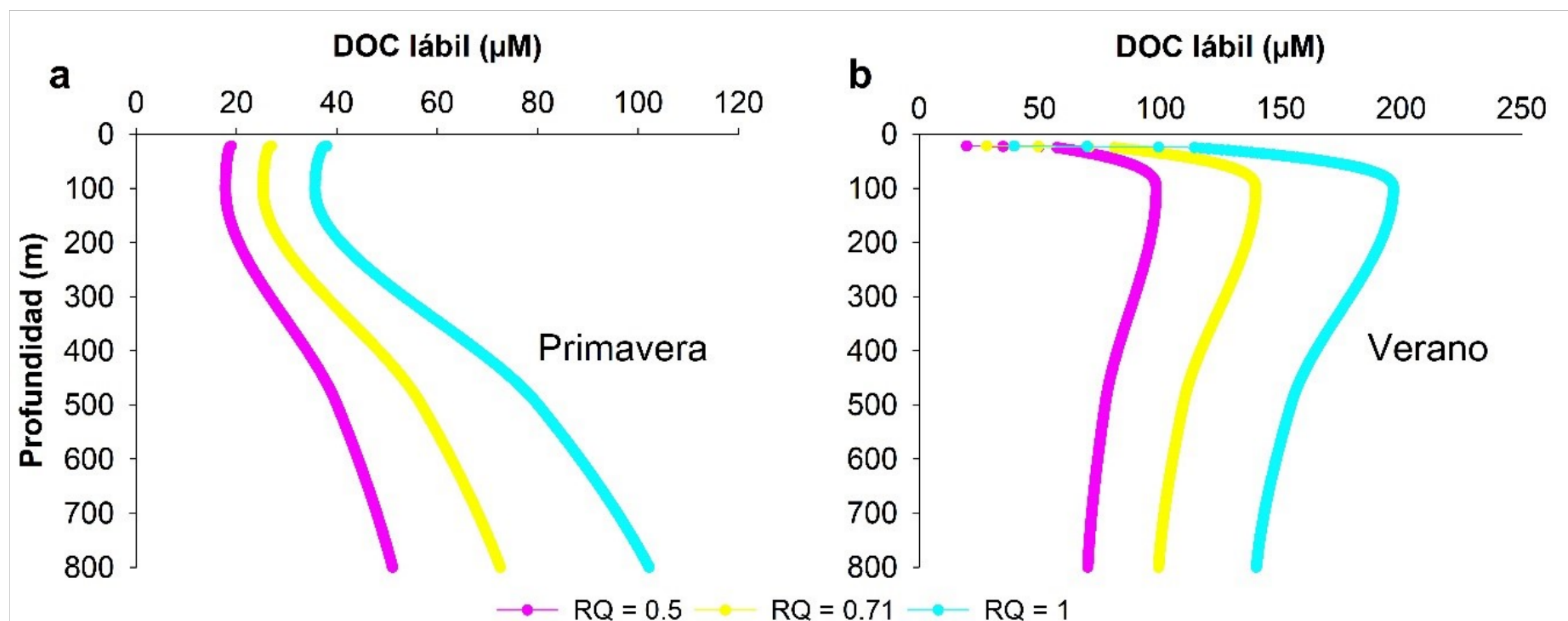


Figura 19. Disponibilidad de DOC lábil estimada para (a) primavera y (b) verano con base a RQs disponibles en la literatura para el Pacífico Norte (Tanioka y Matsumoto, 2020).

8.7. Demanda Bioquímica de Oxígeno

La nitrificación se asume convencionalmente como un proceso de dos pasos: (1) oxidación del amonio ($\text{NH}_4^+ \rightarrow \text{NO}_2^-$; se utiliza O_2 como aceptor de electrones) catalizada por arqueas y bacterias oxidantes de amonio, y (2) oxidación de nitritos ($\text{NO}_2^- \rightarrow \text{NO}_3^-$; se utiliza H_2O como aceptor de electrones) catalizada por bacterias oxidantes de nitritos (Hu y He, 2017). Sin embargo, van Kessel et al. (2015) reportaron que algunas especies del género *Nitrospira* pueden hacer la oxidación completa de NH_4^+ a NO_3^- . El modelo BOD en el presente trabajo se utilizó para detectar indirectamente si ocurrió el consumo de oxígeno por oxidación de amonio, pero de manera generalizada se le llamará nitrificación porque así es como se refiere en la literatura (Fig. 20c).

La Figura 20a muestra la demanda de oxígeno para ambos cruceros con el modelo BOD. En la Figura 20c se observa que si hay organismos nitrificantes en la muestra, sobresale una curvatura del BOD a los 5–8 días de haber empezado la incubación, pues es el tiempo en que aproximadamente tardan en reproducirse las bacterias nitrificantes a 20°C (Metcalf y Eddy, 2014).

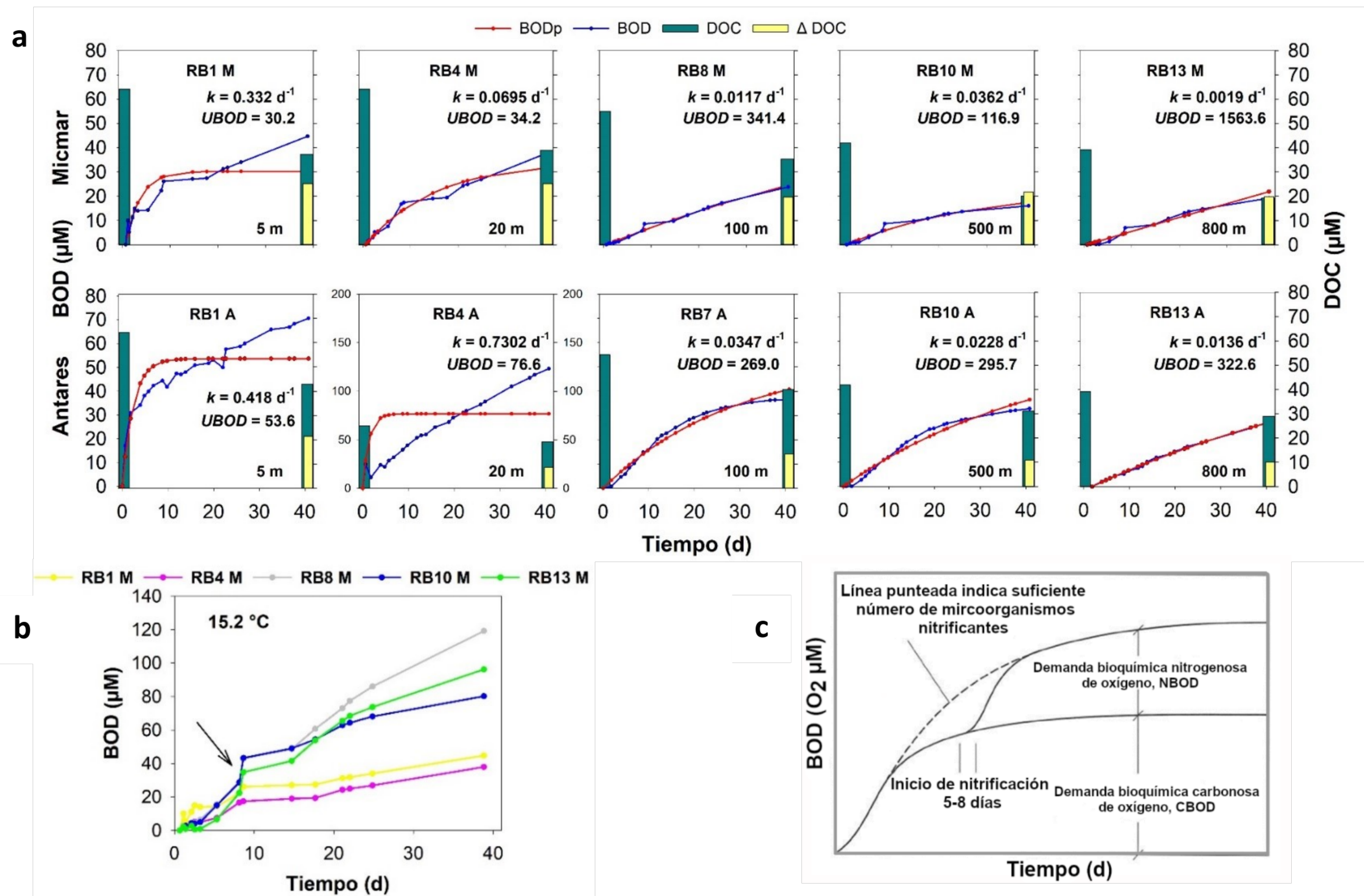


Figura 20.(a) modelo BOD ajustado para las muestras de primavera y verano, las constantes k y UBOD se muestran dentro de cada gráfica, el eje secundario representa la escala del DOC; (b) muestra la demanda de oxígeno para todas las muestras de primavera, la flecha señala el posible inicio de la nitrificación, y (c) representación esquemática de la demanda bioquímica carbonosa de oxígeno y la demanda bioquímica nitrogenosa de oxígeno, asimismo se señala el inicio de la nitrificación y cómo se observa la cinética cuando hay suficiente número de microorganismos nitrificadores.

Todas las muestras de primavera se incubaron a la temperatura del laboratorio ($15.2 \pm 2.4^\circ\text{C}$), y se observó que aproximadamente entre 3–8 días se formó una curvatura en la BOD (Figs. 20a y 20b) que parece coincidir con el inicio de la nitrificación (Fig. 20c).

En la Figura. 20c después del pico máximo de la demanda bioquímica nitrogenosa de oxígeno, hay una fase estacionaria en el consumo de oxígeno que se mantiene constante con el tiempo. En primavera esta fase estacionaria duró 6.6 días y después volvió a incrementar la BOD (Figs. 20a y 20b).

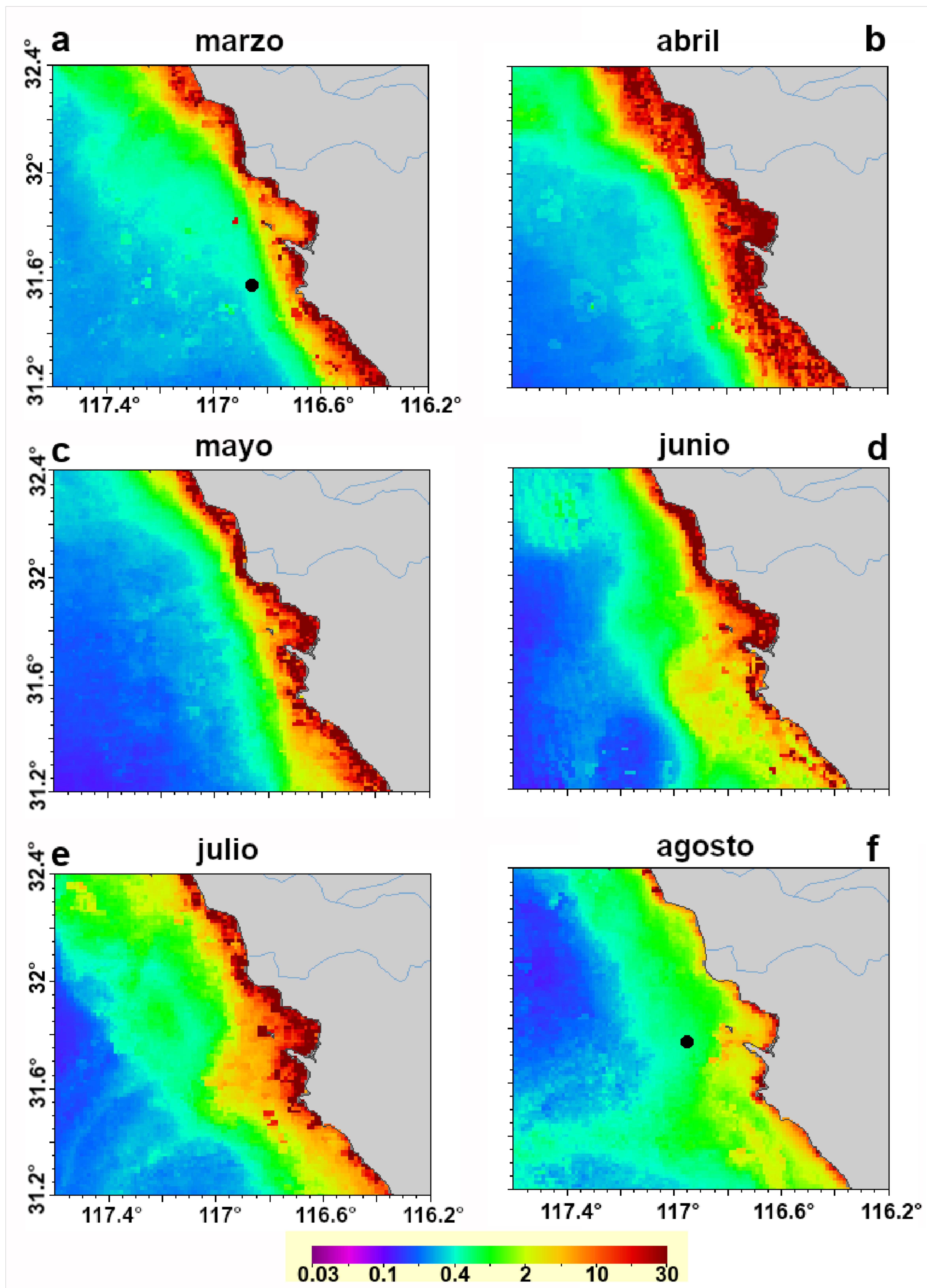
La demanda bioquímica nitrogenosa de oxígeno en la Figura 20c se refiere a la demanda de oxígeno asociada con la oxidación del amonio, y la demanda bioquímica de carbono de oxígeno se refiere a la demanda de oxígeno requerida para la oxidación de materia orgánica, respiración endógena y reacciones de síntesis de material orgánico (Metcalf y Eddy, 2014). De acuerdo con estos autores suficiente cantidad de bacterias nitrificantes están presentes desde el inicio, se forma una interferencia significativa que genera un curva convexa en la BOD como se observa en la Figura 20c. En las muestras de verano fue donde mayor consumo de oxígeno se observó (Fig. 11), y la BOD mostró una curva convexa en todo el periodo de incubación (Fig. 20a), principalmente entre 100–500 m.

Stark (1996) demostraron que conforme aumenta la temperatura se genera un incremento en las tasas de nitrificación (i.e., oxidación de amonio + oxidación de nitrito). Al igual que en primavera, todas las muestras en verano se incubaron con la temperatura del laboratorio ($18.1 \pm 0.5^\circ\text{C}$). Por consiguiente, se sugiere que las muestras de primavera y verano pudieron haber incrementado la oxidación de amonio a consecuencia del aumento de temperatura (Fig. 20a).

La disponibilidad de materia orgánica lábil resulta en una competición entre nitrificadores quimioautótrofos y organismos heterótrofos por el O_2 y NH_4^+ . Si hay disponibilidad de sustrato lábil los organismos nitrificadores no pueden competir por

el O_2 y NH_4^+ con los heterótrofos, generándose una disminución en las tasas de nitrificación y, como resultado, más tiempo transcurre para que se logre la nitrificación completa (Hu et al., 2009). En primavera utilizando el DOC recalculado parecer ser que hubo mayor disponibilidad de DOC “lábil” (Fig. 5a) y el modelo BOD marcó el inicio de posible nitrificación (Fig. 20; Micmar 5–20 m), por lo que parece ser que los heterótrofos predominaron sobre los nitrificadores. Además, Stephens et al. (2020) mostraron que cuando en la CC hay disponibilidad de Cl-a se genera una mayor producción de NH_4^+ por la activa degradación de la materia orgánica, y se marca el comienzo de la nitrificación (tasas de nitrificación que van aumentando progresivamente). En este sentido, habría suficiente nitrógeno inorgánico para sostener al fitoplancton, organismos heterótrofos y nitrificadores, lo cual parece ser el escenario que probablemente ocurrió en primavera (Fig. 20a).

Cuando las concentraciones de materia orgánica disminuyen se reduce la competencia por el NH_4^+ y NO_2^- entre los nitrificadores con el fitoplancton (Stephens et al., 2020) y los heterótrofos (Hu et al., 2009), incrementándose las tasas de nitrificación (Stephens et al., 2020), lo cual no quiere decir que predominen los organismos nitrificadores sobre los heterótrofos. Esto se ha observado para el sur del SCC en verano, cuando la Cl-a es menor y las bacterias heterótrofas comprenden la mayor proporción de la biomasa en la parte superior del océano (Stephens et al., 2020) y en el océano oscuro. Por consiguiente, si asumimos a partir del DOC recalculado que el verano fue menos productivo, se podría interpretar que el modelo BOD mostró la curvatura cóncava a causa del incremento de las tasas de oxidación del amonio porque hay menos competición por el sustrato. Por el contrario, si asumimos con base a la



a al

panel f que en agosto hubo mayor disponibilidad de DOC como consecuencia del decaimiento de la biomasa, entonces las curvaturas cóncavas en Antares

principalmente a los 5, 100 y 500 m de profundidad (Fig. 20a) se podrían explicar posiblemente por una intensa remineralización acompañada de elevadas tasas de oxidación del amonio.

Los análisis estequiométricos muestran que las proporciones de carbono: nitrógeno: fósforo de DOC refractario (~ 3511: 202: 1) son muy diferentes de las del DOC lábil (199: 20: 1) y POC (106: 16: 1) en el océano (Hopkinson y Vallino, 2005; Jiao et al., 2010). Esta diferencia indica que la bomba microbiana de carbono transfiere más carbono que nitrógeno y fósforo, del conjunto de DOC lábil al reservorio de DOC refractario (Jiao et al., 2010). La degradación continua del DOC en incubaciones largas hace que cada vez se vuelva más recalcitrante, y como consecuencia se libere nitrógeno inorgánico que puede ser utilizado en el proceso de nitrificación. Por ende, estaríamos hablando de dos procesos que están acoplados.

Las constantes de velocidad de reacción k (i.e., velocidad de desoxigenación) disponibles en la literatura están enfocadas principalmente para muestras a 20°C de aguas residuales (Metcalf y Eddy, 2014). En la Figura 20a se muestran para todas las profundidades de Micmar y Antares las constantes k que se calcularon a $15.2 \pm 2.4^\circ$ y $18.1 \pm 0.5^\circ\text{C}$, respectivamente, así como las constantes UBOD que corresponden a la demanda máxima de oxígeno que requerían los componentes lábiles de la muestra.

La cantidad de oxígeno consumido al inicio de las incubaciones determinó el valor de la constante k y de la UBOD, y ambas definieron la forma de la función del modelo (BOD_p). La única muestra en la que no se ajustó bien el modelo fue en RB4 A (20 m; verano), ya que al inicio de la incubación hubo un incremento seguido de un decremento de la concentración de oxígeno, lo cual mostró que desde el primer cambio en la concentración de oxígeno se determina el cálculo de ambas constantes y de la forma funcional de BOD_p .

Si el modelo se ajusta bien a los datos observados entonces el valor de k podría arrojar información sobre la labilidad del sustrato. En primavera los valores de k disminuyeron conforme al cambio de la posible labilidad del sustrato con la profundidad (Fig. 20a), a excepción de los 500 m donde hubo un incremento de la constante k y de la labilidad del sustrato. En verano los valores de k también van disminuyendo conforme disminuye la posible labilidad del sustrato con la profundidad, a excepción de la muestra a 20 m (RB4 A; verano) en donde el modelo no predice adecuadamente la distribución de los datos (Fig. 20a).

9. Conclusiones

1. El perfil DOC reconstruido muestra un decaimiento de DOC que deja de ser significativo a partir de los 500 m. Al comparar este perfil con otros perfiles del océano global y ambientes oligotróficos, una interpretación sería que el límite sur del SCC al ser un sistema productivo domina la bomba biológica sobre la bomba microbiana de carbono, ya que se está acumulando menor cantidad de DOC con la profundidad.
2. Se estima que para todas las profundidades en primavera se consumió más DOC con respecto al verano (partiendo del DOC reconstruido para ambas estaciones), por lo que el perfil DOC postincubación en verano tuvo mayor concentración de DOC recalcitrante. En este sentido, se sugiere que estacionalmente podría variar la concentración de DOC-semilábil y refractario que puede estar siendo exportado desde el límite sur del SCC por advección, subducción, convección y difusión hacia el Giro Subtropical del Pacífico Norte.
3. Las diferencias en el porcentaje de saturación de oxígeno entre las muestras de la comunidad y de bacterias están dadas principalmente por el proceso de filtración para separar a los eucariontes de las bacterias, ya que las muestras al momento de su manipulación en el laboratorio se encontraban a menor temperatura y mayor presión con respecto a la atmósfera, por lo que hubo un flujo de energía en forma de calor y de concentración de oxígeno desde la atmósfera hacia las muestras.

4. Siete modelos matemáticos fueron el mejor ajuste para las diferentes cinéticas de consumo de oxígeno de comunidades microbianas naturales marinas incubadas por largos periodos de tiempo. El modelo más recurrente fue exponencial de $[O_2]$, seguido de raíz cuadrada de t y raíz cuadrada de $[O_2]$. Además, el modelo raíz cuadrada de t se pudo ajustar eficientemente para las 15 muestras de verano. Al derivar las ecuaciones de los siete mejores modelos ajustados se evidenció que la disponibilidad de sustrato genera patrones en el consumo de oxígeno, los cuales pueden estar influenciados probablemente por las distintas fases de crecimiento celular y por cambios en la temperatura. Asimismo, se determina que en algunos casos las tendencias en las tasas de respiración varían en dependencia a la función.
5. El RQ calculado a partir de los mejores modelos ajustados para primavera sobrestimó la labilidad del DOC en superficie y lo subestimó a 100 m. En verano el RQ calculado con el modelo raíz cuadrada de t parece estimó con bastante precisión la labilidad del DOC a lo largo de la columna de agua. Los RQ para ambas estaciones están subestimados debido al proceso de filtración que aumenta las concentraciones de oxígeno principalmente en muestras de la zona hipóxica e hipóxica severa. Además, otros factores como la oxidación del amonio, la formación de células heterogéneas “super-respiradoras” o los cambios de temperatura posiblemente también influyeron en la subestimación del RQ. No se recomienda utilizar un RQ constante para determinar la disponibilidad del DOC a lo largo de la columna de agua, ya que también se pueden subestimar o sobrestimar los valores de DOC, además de que la labilidad del sustrato debería cambiar con la profundidad.
6. Las muestras de primavera presentaron una curvatura en la BOD entre 3–8 días que parece coincidir con el inicio de la nitrificación, y las muestras en verano presentaron una curvatura cóncava en la BOD que podría indicar mayor presencia de organismos nitrificadores. Además, si el modelo se ajusta bien a los datos observados entonces el valor de k posiblemente arroja información relevante sobre la labilidad del sustrato.

7. Al utilizar el perfil DOC recalculado se interpreta que el papel del metabolismo microbiano sobre el carbono orgánico disuelto depende de las capacidades que tienen las diferentes comunidades microbianas, entre primavera y verano, para degradar DOC con distintas labilidades, atribuyéndoles a las bacterias de verano una mayor capacidad de metabolizar DOC recalcitrante con mayor cantidad de oxígeno. Sin embargo, de acuerdo a las interpretaciones de las cinéticas de consumo de oxígeno de Briand et al. (2004), en verano tendríamos mayor disponibilidad de DOC lábil que pudo haber sido consumido con mayor cantidad de oxígeno, lo cual se corresponde con el decaimiento de biomasa (Cl-a) que se observó satelitalmente en agosto de 2017. En este sentido, el papel del metabolismo microbiano sobre el carbono orgánico disuelto estaría influenciado principalmente por la disponibilidad de DOC lábil. Cuando las bacterias heterotróficas se terminen el sustrato lábil, entonces ocurrirá un decaimiento de las poblaciones y se liberará DOC refractario, aumentando la bomba microbiana de carbono. Cuando esto ocurre generalmente es porque disminuyó la producción primaria y el sistema empieza a ser dominado por bacterias heterotróficas, que por los tres mecanismos propuestos por Jiao et al. (2010) liberan DOC refractario. Por lo tanto, determinar la influencia de la bomba microbiana de carbono en el límite sur del SCC se vuelve un proceso complejo que involucra considerar también la intensidad de las surgencias, estacionalidad, fenómenos interanuales y fenómenos de mesoescala.

Anexos

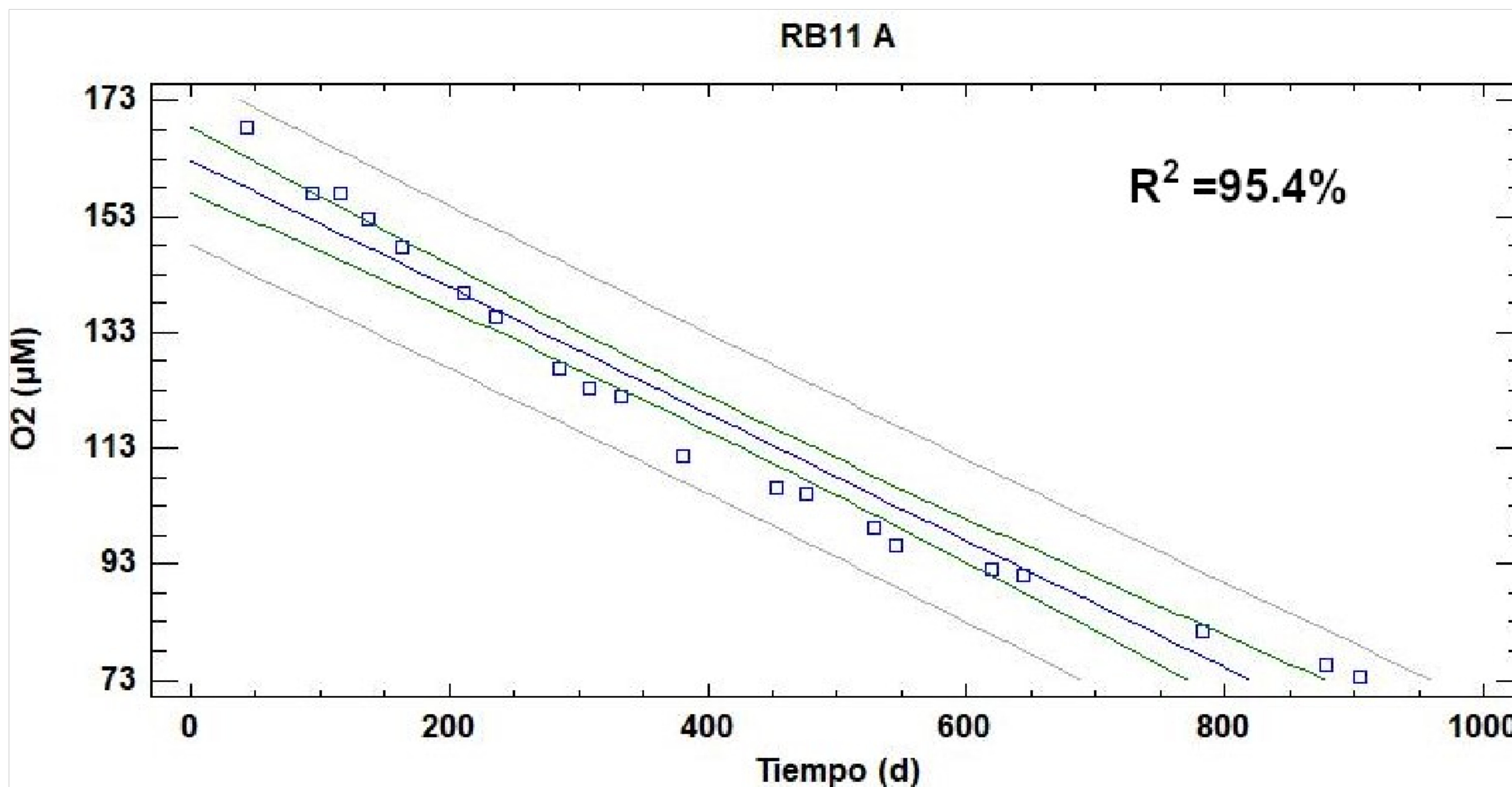


Figura 21. Disminución de la concentración de oxígeno con respecto al tiempo utilizando el modelo lineal para la subréplica RB11 A. Nótese como el modelo a pesar de tener una $R^2 > 95\%$ en unas zonas es evidente que sobrestima la concentración de oxígeno y en otras los subestima.

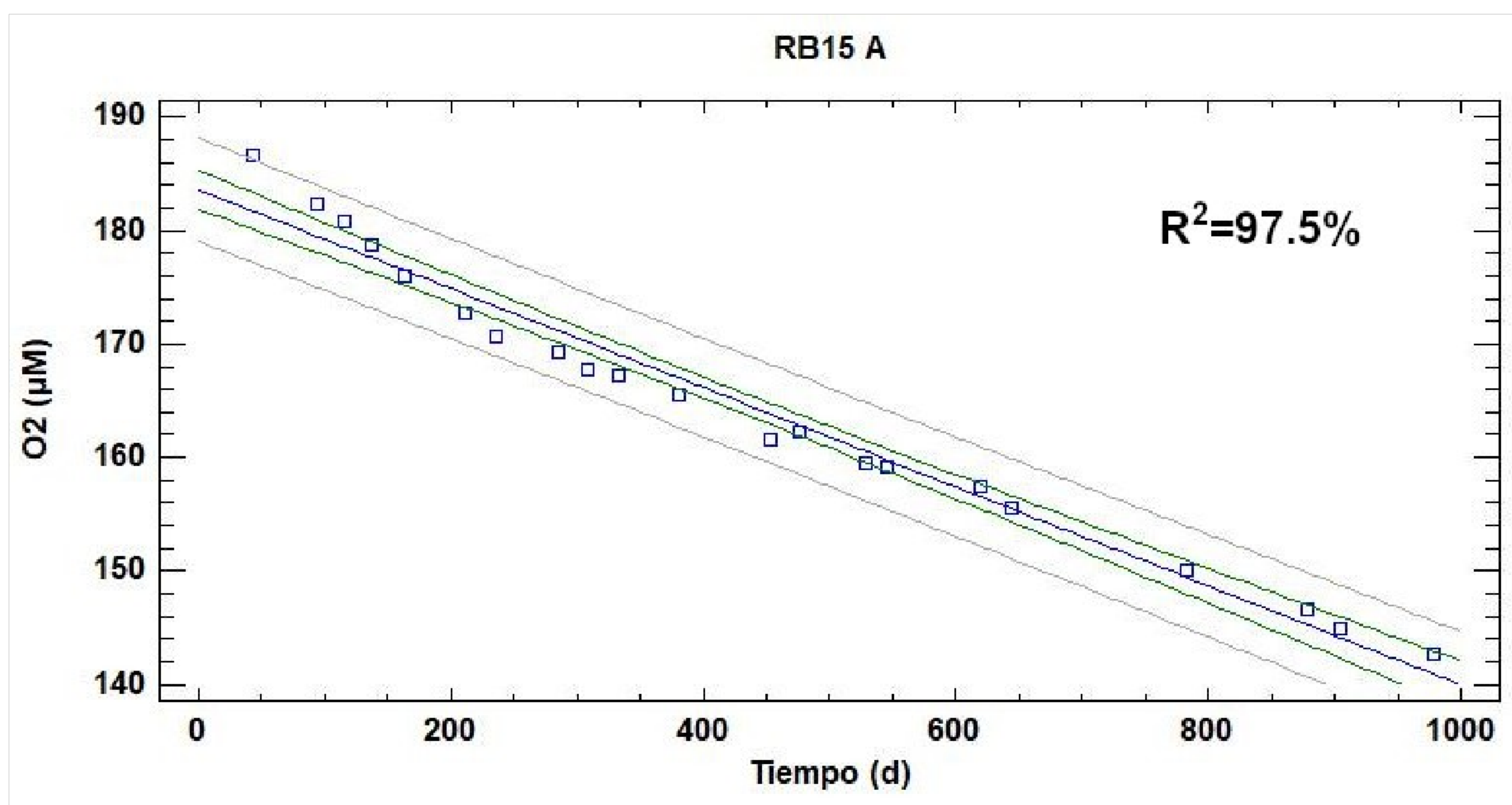


Figura 22. Disminución de la concentración de oxígeno con respecto al tiempo utilizando el modelo lineal para la subréplica RB15 A. Nótese como el modelo a pesar de tener una $R^2 > 95\%$ en unas zonas es evidente que sobrestima la concentración de oxígeno y en otras los subestima.

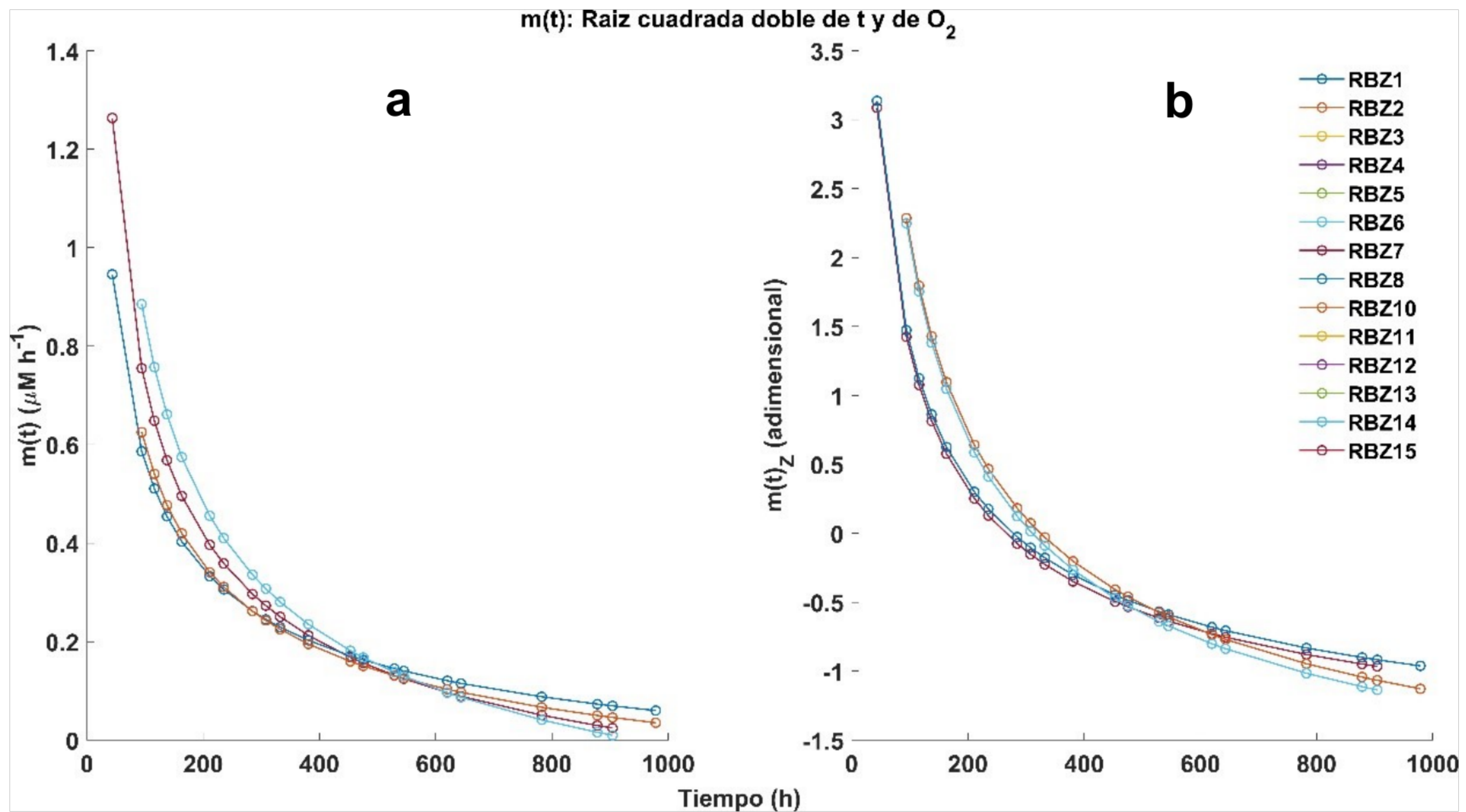


Figura 23. Tasas de respiración $m(t)$ estimadas con el modelo raíz cuadrada de t y $[O_2]$ para todas las subréplicas de primavera-Antares: (a) $m(t)$ a lo largo del tiempo de incubación, y (b) $m(t)$ estandarizadas y el tiempo sin estandarizar.

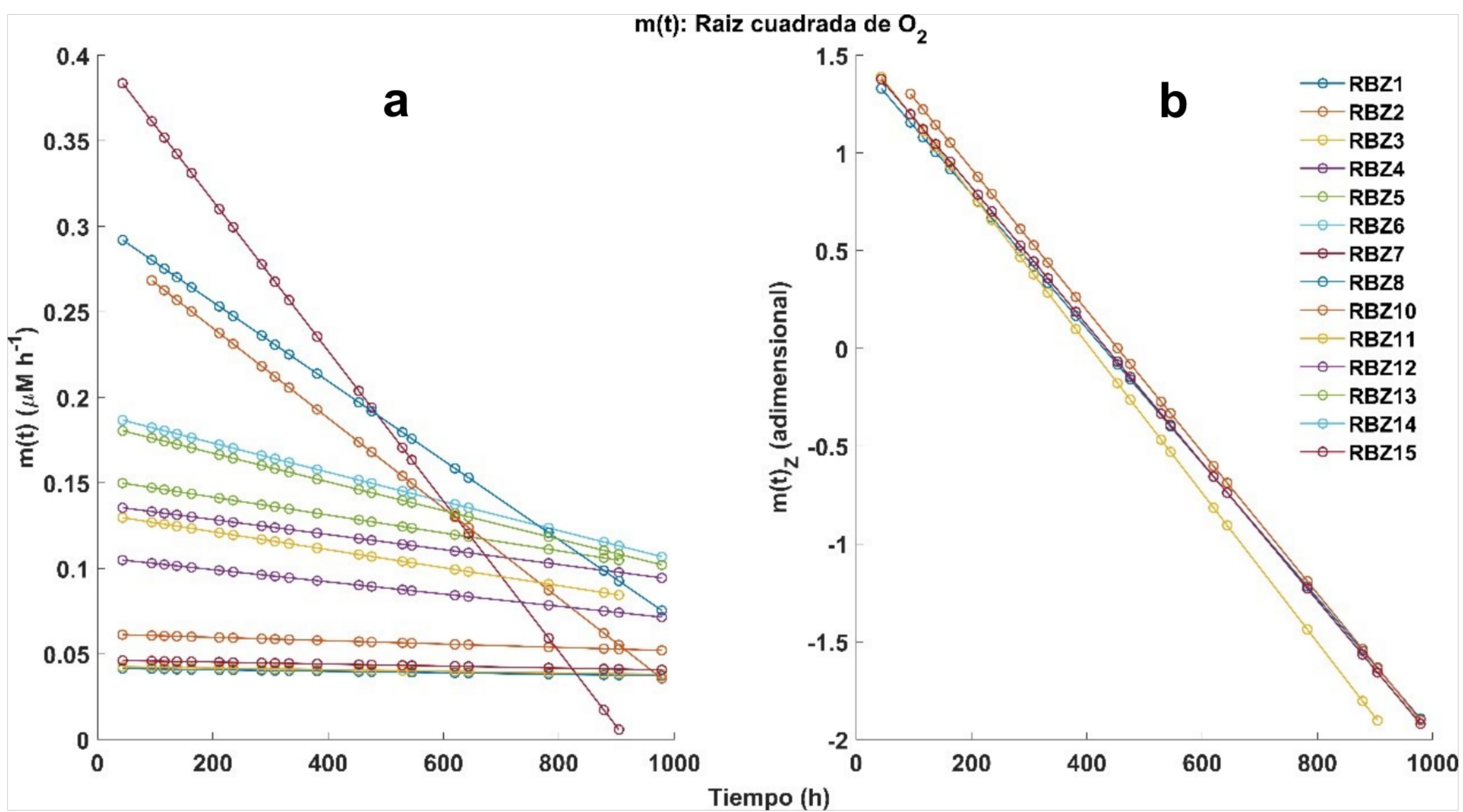


Figura 24. Tasas de respiración $m(t)$ estimadas con el modelo raíz cuadrada de $[O_2]$. para todas las subréplicas de primavera-Antares: (a) $m(t)$ a lo largo del tiempo de incubación, y (b) $m(t)$ estandarizadas y el tiempo sin estandarizar.

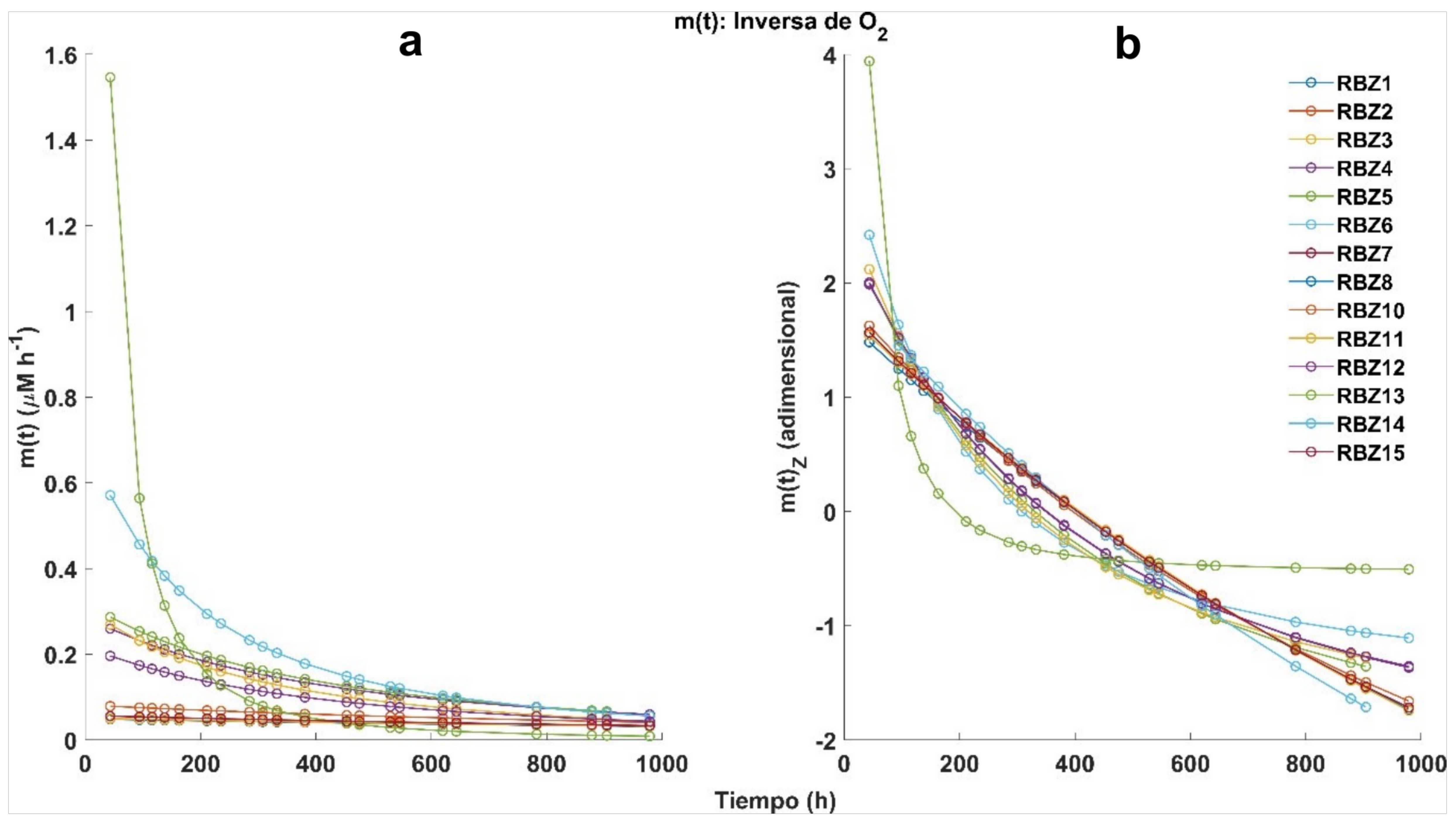


Figura 25. Tasas de respiración $m(t)$ estimadas con el modelo Inversa de $[O_2]$. para todas las subréplicas de primavera-Antares: (a) $m(t)$ a lo largo del tiempo de incubación, y (b) $m(t)$ estandarizadas y el tiempo sin estandarizar.

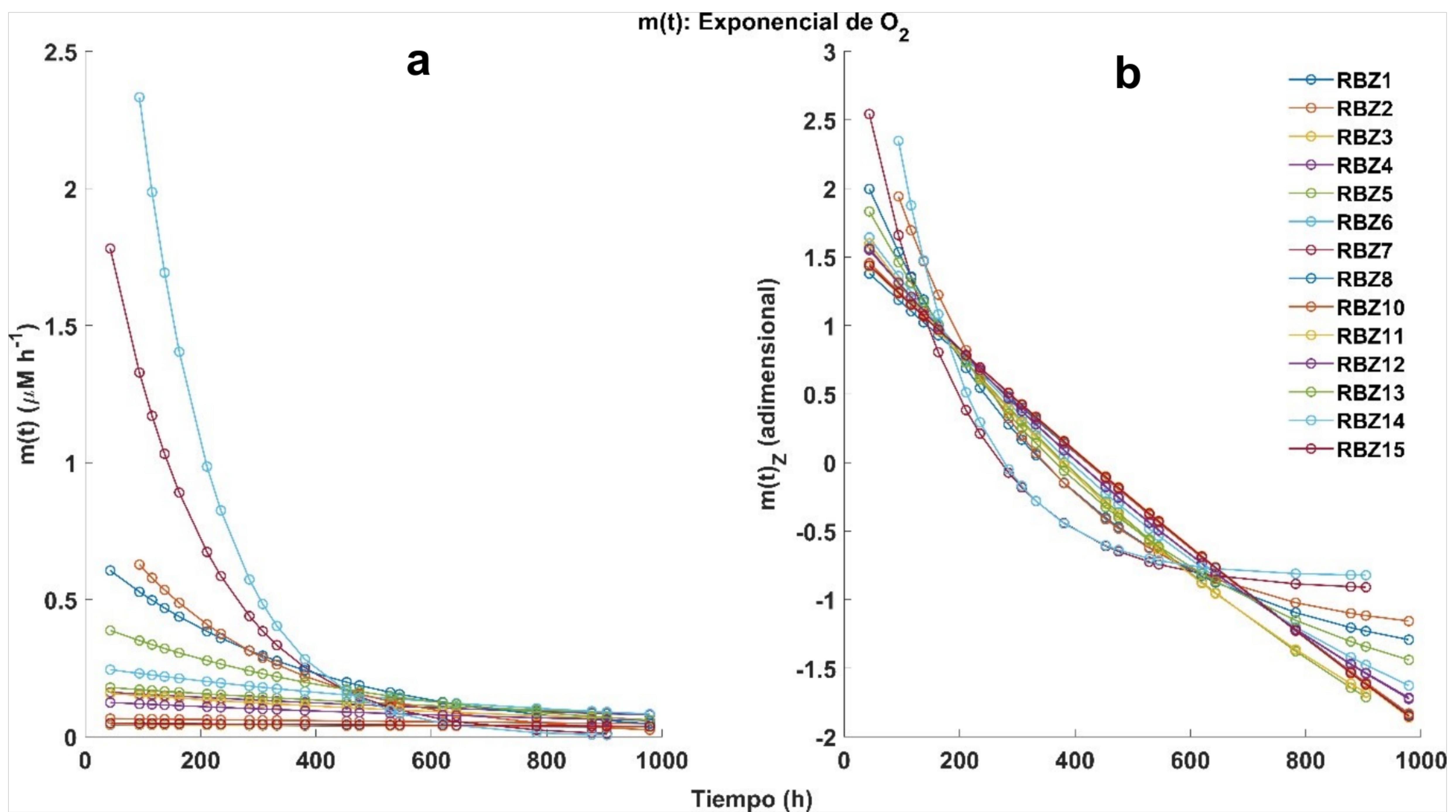


Figura 26. Tasas de respiración $m(t)$ estimadas con el modelo exponencial de $[O_2]$. para todas las subréplicas de primavera-Antares: (a) $m(t)$ a lo largo del tiempo de incubación, y (b) $m(t)$ estandarizadas y el tiempo sin estandarizar.

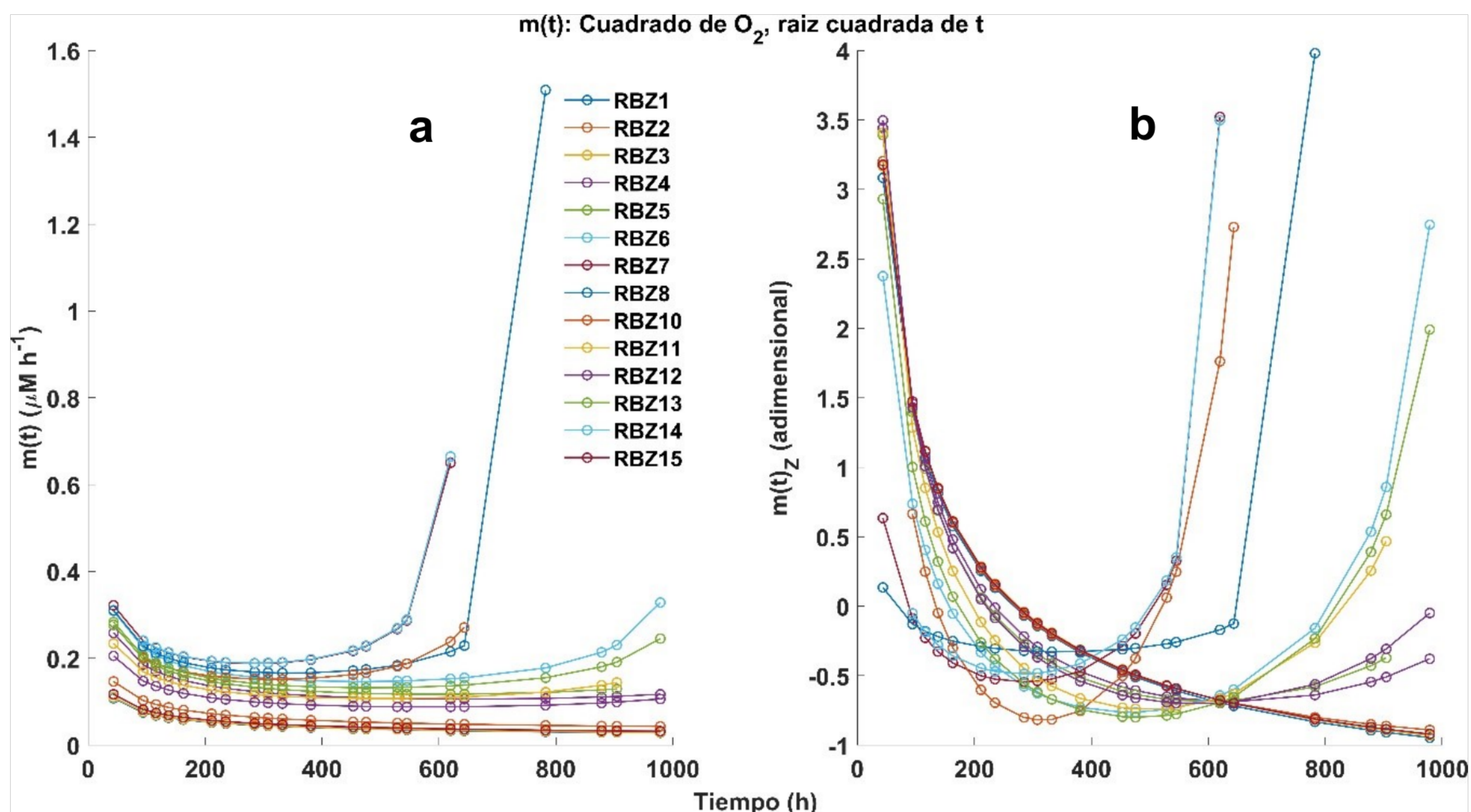


Figura 27. Tasas de respiración $m(t)$ estimadas con el modelo cuadrado de $[\text{O}_2]$ -raíz cuadrada de t para todas las subréplicas de primavera-Antares: (a) $m(t)$ a lo largo del tiempo de incubación, y (b) $m(t)$ estandarizadas y el tiempo sin estandarizar.

Referencias

- Amos, C. M., Castelao, R. M., & Medeiros, P. M. (2019). Offshore transport of particulate organic carbon in the California Current System by mesoscale eddies. *Nature Communications*, 10(1), 4940. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-12783-5>
- Arellano, B., & Rivas, D. (2019). Coastal upwelling will intensify along the Baja California coast under climate change by mid-21st century: Insights from a GCM-nested physical-NPZD coupled numerical ocean model. *Journal of Marine Systems*, 199(July), 103207. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2019.103207>
- Arístegui, J., Agustí, S., Middelburg, J. J., & Duarte, C. M. (2005). Respiration in the mesopelagic and bathypelagic zones of the oceans. In *Respiration in Aquatic Ecosystems* (pp. 181–205). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198527084.003.0010>
- Aristegui, J., Duarte, C. M., Agustí, S., Doval, M., Álvarez-Salgado, X. A., & Hansell, D. A. (2002). Dissolved Organic Carbon Support of Respiration in the Dark Ocean. *Science*, 298(5600), 1967–1967. <https://doi.org/10.1126/science.1076746>
- Ask, J., Karlsson, J., & Jansson, M. (2012). *Net ecosystem production in clear-water and brown-water lakes*. 26(August 2010), 1–7. <https://doi.org/10.1029/2010GB003951>
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J., Gray, J., Meyer-Reil, L., & Thingstad, F. (1983). The Ecological Role of Water-Column Microbes in the Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 10(13), 257–263. <https://doi.org/10.3354/meps010257>
- Baltar, F., Lindh, M. V., Parparov, A., Berman, T., & Pinhassi, J. (2012). Prokaryotic community structure and respiration during long-term incubations. *MicrobiologyOpen*, 1(2), 214–224. <https://doi.org/10.1002/mbo3.25>
- Bauer, J. E., Druffel, E. R. M., Williams, P. M., Wolgast, D. M., & Griffin, S. (1998). Temporal

- variability in dissolved organic carbon and radiocarbon in the eastern North Pacific Ocean. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 103(C2), 2867–2881. <https://doi.org/10.1029/97JC02545>
- Bauer, J. E., Druffel, E. R. M., Wolgast, D. M., Griffin, S., & Masiello, C. A. (1998). Distributions of dissolved organic and inorganic carbon and radiocarbon in the eastern North Pacific continental margin. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 45(4–5), 689–713. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(97\)00098-2](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(97)00098-2)
- Bauer, J. E., Williams, P. M., & Druffel, E. R. M. (1992). 14C activity of dissolved organic carbon fractions in the north-central Pacific and Sargasso Sea. *Nature*, 357(6380), 667–670. <https://doi.org/10.1038/357667a0>
- Beman, J. M., Leilei Shih, J., & Popp, B. N. (2013). Nitrite oxidation in the upper water column and oxygen minimum zone of the eastern tropical North Pacific Ocean. *ISME Journal*, 7(11), 2192–2205. <https://doi.org/10.1038/ismej.2013.96>
- Benner, R., & Kaiser, K. (2003). Abundance of amino sugars and peptidoglycan in marine particulate and dissolved organic matter. *Limnology and Oceanography*, 48(1), 118–128. <https://doi.org/10.4319/lo.2003.48.1.0118>
- Benson, B. B., & Krause, D. (1984). The concentration and isotopic fractionation of oxygen dissolved in freshwater and seawater in equilibrium with the atmosphere. *Limnology and Oceanography*, 29(3), 620–632. <https://doi.org/10.4319/lo.1984.29.3.0620>
- Berggren, M., Lapierre, J.-F., & del Giorgio, P. A. (2012). Magnitude and regulation of bacterioplankton respiratory quotient across freshwater environmental gradients. *The ISME Journal*, 6(5), 984–993. <https://doi.org/10.1038/ismej.2011.157>
- Bittig, H. C., Körtzinger, A., Neill, C., van Ooijen, E., Plant, J. N., Hahn, J., Johnson, K. S., Yang, B., & Emerson, S. R. (2018). Oxygen Optode Sensors: Principle, Characterization, Calibration, and Application in the Ocean. *Frontiers in Marine Science*, 4(January), 1–25. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00429>
- Bograd, S. J., Castro, C. G., Lorenzo, E. Di, Palacios, D. M., Bailey, H., Gilly, W., & Chavez, F. P. (2008). Oxygen declines and the shoaling of the hypoxic boundary in the California Current. 35, 1–6. <https://doi.org/10.1029/2008GL034185>
- Bograd, S. J., Pozo, M., Di, E., Castro, C. G., Schroeder, I. D., Goericke, R., Anderson, C. R., Benitez-nelson, C., & Whitney, F. A. (2014). Deep-Sea Research II Changes in source waters to the Southern California Bight. *Deep-Sea Research Part II*, 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2014.04.009>
- Bopp, L., Que, C. Le, Heimann, M., Manning, A. C., & Monfray, P. (2002). *Climate-induced oceanic oxygen fluxes : Implications for the contemporary carbon budget*. 16(2).
- Briand, E., Pringault, O., Jacquet, S., & Torréton, J. P. (2004). The use of oxygen microprobes to measure bacterial respiration for determining bacterioplankton growth efficiency. *Limnology and Oceanography: Methods*, 2(12), 406–416. <https://doi.org/10.4319/lom.2004.2.406>
- Buesseler, K. O., Boyd, P. W., Black, E. E., & Siegel, D. A. (2020). Metrics that matter for assessing the ocean biological carbon pump. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(18), 9679–9687. <https://doi.org/10.1073/pnas.1918114117>
- Camacho-Ibar, Victor F. (2012). *Carbono Oránico Disuelto*.
- Camacho-Ibar, Víctor F. (2014). *Carbono Orgánico disuelto*.
- Carlson, C. A., Ducklow, H. W., & Michaels, A. F. (1994). Annual flux of dissolved organic carbon from the euphotic zone in the northwestern Sargasso Sea. *Nature*, 371(6496), 405–408. <https://doi.org/10.1038/371405a0>
- Carlson, C. A., Giovannoni, S. J., Hansell, D. A., Goldberg, S. J., Parsons, R., Otero, M. P., Vergin, K., & Wheeler, B. R. (2002). Effect of nutrient amendments on bacterioplankton production, community structure, and DOC utilization in the northwestern Sargasso Sea. *Aquatic Microbial Ecology*, 30(1), 19–36. <https://doi.org/10.3354/ame030019>

- Carr, M.-E., Friedrichs, M. A. M., Schmeltz, M., Noguchi Aita, M., Antoine, D., Arrigo, K. R., Asanuma, I., Aumont, O., Barber, R., Behrenfeld, M., Bidigare, R., Buitenhuis, E. T., Campbell, J., Ciotti, A., Dierssen, H., Dowell, M., Dunne, J., Esaias, W., Gentili, B., ... Yamanaka, Y. (2006). A comparison of global estimates of marine primary production from ocean color. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 53(5–7), 741–770. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.01.028>
- Cepeda-Morales, J., Durazo, R., Millán-Nuñez, E., De la Cruz-Orozco, M., Sosa-Ávalos, R., Espinosa-Carrerón, L., Soto-Mardones, L., & Gaxiola-Castro, G. (2017). Response of primary producers to the hydrographic variability in the southern region of the California Current System. *Ciencias Marinas*, 40(2), 123–135. <https://doi.org/10.7773/cm.v43i2.2752>
- Chan, F., Barth, J. A., Kroeker, K. J., Lubchenco, J., & Menge, B. A. (2019). The dynamics and impact of ocean acidification and hypoxia: Insights from sustained investigations in the northern California current large marine ecosystem. *Oceanography*, 32(3), 62–71. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2019.312>
- Chapman, M. R., & Shackleton, N. J. (2000). Evidence of 550-year and 1000-year cyclicities in North Atlantic circulation patterns during the Holocene. *The Holocene*, 10(3), 287–291. <https://doi.org/10.1191/095968300671253196>
- DeVries, T., & Weber, T. (2017). The export and fate of organic matter in the ocean: New constraints from combining satellite and oceanographic tracer observations. *Global Biogeochemical Cycles*, 31(3), 535–555. <https://doi.org/10.1002/2016GB005551>
- Dickens, A. F., Gélinas, Y., Masiello, C. A., Wakeham, S., & Hedges, J. I. (2004). Reburial of fossil organic carbon in marine sediments. *Nature*, 427(6972), 336–339. <https://doi.org/10.1038/nature02299>
- Dickson, A. G., Sabine, C. L., & Christian, J. R. (2007). Guide to Best Practices for Ocean CO₂ measurements. PICES Special Publication 3. In *Guide to Best Practices for Ocean CO₂ measurements. PICES Special Publication* (Vol. 3, Issue 8).
- Doval, M. D., Galicia, X. De, Alvarez-salgado, X. A., & National, S. (1997). *Dissolved organic matter in a temperate embayment affected by coastal upwelling. April 2017*. <https://doi.org/10.3354/meps157021>
- Druffel, E.R.M, Griffin, S., Bauer, J. ., Wolgast, D. ., & Wang, X.-C. (1998). Distribution of particulate organic carbon and radiocarbon in the water column from the upper slope to the abyssal NE Pacific Ocean. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 45(4–5), 667–687. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(98\)00002-2](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(98)00002-2)
- Druffel, Ellen R M, Bauer, J. E., Williams, P. M., Griffin, S., & Wolgast, D. (1996). Seasonal variability of particulate organic radiocarbon in the northeast Pacific Ocean. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 101(C9), 20543–20552. <https://doi.org/10.1029/96JC01850>
- Ducklow, H., Steinberg, D., & Buesseler, K. (2001). Upper Ocean Carbon Export and the Biological Pump. *Oceanography*, 14(4), 50–58. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2001.06>
- Ducklow, H. W. (1983). Production and Fate of Bacteria in the Oceans. *BioScience*, 33(8), 494. <https://doi.org/10.2307/1309138>
- Dunne, J. P., Sarmiento, J. L., & Gnanadesikan, A. (2007). A synthesis of global particle export from the surface ocean and cycling through the ocean interior and on the seafloor. *Global Biogeochemical Cycles*, 21(4), n/a-n/a. <https://doi.org/10.1029/2006GB002907>
- Durazo, R., & Baumgartner, T. . (2002). Evolution of oceanographic conditions off Baja California: 1997–1999. *Progress in Oceanography*, 54(1–4), 7–31. [https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(02\)00041-1](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(02)00041-1)
- Durazo, Reginaldo. (2015). Seasonality of the transitional region of the California Current

- System off Baja California. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 120(2), 1173–1196. <https://doi.org/10.1002/2014JC010405>
- Eppley, R. W., & Peterson, B. J. (1979). Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. *Nature*, 282(5740), 677–680. <https://doi.org/10.1038/282677a0>
- Espinosa-Carreón, T. L., Strub, P. T., Beier, E., Ocampo-Torres, F., & Gaxiola-Castro, G. (2004). Seasonal and interannual variability of satellite-derived chlorophyll pigment, surface height, and temperature off Baja California. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 109(C3), 1–20. <https://doi.org/10.1029/2003JC002105>
- García-Robledo, E., Borisov, S., Klimant, I., & Revsbech, N. P. (2016). Determination of Respiration Rates in Water with Sub-Micromolar Oxygen Concentrations. *Frontiers in Marine Science*, 3(NOV), 1–13. <https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00244>
- García, H. E., & Gordon, L. I. (1992). Oxygen solubility in seawater: Better fitting equations. *Limnology and Oceanography*, 37(6), 1307–1312. <https://doi.org/10.4319/lo.1992.37.6.1307>
- García, H. E., & Gordon, L. I. (1993). Erratum: Oxygen Solubility in Seawater: Better Fitting Equations. *Limnology and Oceanography*, 38(3), 656.
- Gruber, D. F., Simjouw, J., Seitzinger, S. P., & Taghon, G. L. (2006). *Dynamics and Characterization of Refractory Dissolved Organic Matter Produced by a Pure Bacterial Culture in an Experimental Predator-Prey System*. 72(6), 4184–4191. <https://doi.org/10.1128/AEM.02882-05>
- Hansell, D. A., & Carlson, C. A. (2015). Biogeochemistry of Marine Dissolved Organic Matter. In *Biogeochemistry of Marine Dissolved Organic Matter*. Elsevier. <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B9780124059405099933>
- Hedges, J. I., & Keil, R. G. (1995). Sedimentary organic matter preservation: an assessment and speculative synthesis. *Marine Chemistry*, 49(2–3), 81–115. [https://doi.org/10.1016/0304-4203\(95\)00008-F](https://doi.org/10.1016/0304-4203(95)00008-F)
- Hopkinson, C. S., & Vallino, J. J. (2005). Efficient export of carbon to the deep ocean through dissolved organic matter. *Nature*, 433(7022), 142–145. <https://doi.org/10.1038/nature03191>
- Hu, H.-W., & He, J.-Z. (2017). Comammox—a newly discovered nitrification process in the terrestrial nitrogen cycle. *Journal of Soils and Sediments*, 17(12), 2709–2717. <https://doi.org/10.1007/s11368-017-1851-9>
- HU, J., LI, D., LIU, Q., TAO, Y., HE, X., WANG, X., LI, X., & GAO, P. (2009). Effect of organic carbon on nitrification efficiency and community composition of nitrifying biofilms. *Journal of Environmental Sciences*, 21(3), 387–394. [https://doi.org/10.1016/S1001-0742\(08\)62281-0](https://doi.org/10.1016/S1001-0742(08)62281-0)
- Hung, J.-J., Wang, S.-M., & Chen, Y.-L. (2007). Biogeochemical controls on distributions and fluxes of dissolved and particulate organic carbon in the Northern South China Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 54(14–15), 1486–1503. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2007.05.006>
- Jiao, N., Herndl, G. J., Hansell, D. A., Benner, R., Kattner, G., Wilhelm, S. W., Kirchman, D. L., Weinbauer, M. G., Luo, T., Chen, F., & Azam, F. (2010). Microbial production of recalcitrant dissolved organic matter: long-term carbon storage in the global ocean. *Nature Reviews Microbiology*, 8(8), 593–599. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2386>
- Jiao, N., Herndl, G. J., Hansell, D. A., Benner, R., Kattner, G., Wilhelm, S. W., Kirchman, D. L., Weinbauer, M. G., Luo, T., Chen, F., & Azam, F. (2011). The microbial carbon pump and the oceanic recalcitrant dissolved organic matter pool. *Nature Reviews Microbiology*, 9(7), 555–555. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2386-c5>
- Kaiser, K., & Benner, R. (2008). Major bacterial contribution to the ocean reservoir of detrital organic carbon and nitrogen. *Limnology and Oceanography*, 53(1), 99–112.

- <https://doi.org/10.4319/lo.2008.53.1.0099>
- Kalvelage, T., Lavik, G., Jensen, M. M., Revsbech, N. P., Löscher, C., Schunck, H., Desai, D. K., Hauss, H., Kiko, R., Holtappels, M., LaRoche, J., Schmitz, R. A., Graco, M. I., & Kuypers, M. M. M. (2015). Aerobic Microbial Respiration In Oceanic Oxygen Minimum Zones. *PLOS ONE*, *10*(7), e0133526. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0133526>
- Kirchman, D. L. (2008). Microbial Ecology of the Oceans. In David L. Kirchman (Ed.), *Microbial Ecology of the Oceans* (2a ed.). John Wiley & Sons, Inc. <https://doi.org/10.1002/9780470281840>
- Lancelot, C., Fasham, M., Legendre, L., Radach, G., Scott, M., & Kirchman, D. L. (1993). Dissolved Organic Matter in Biogeochemical Models of the Ocean. In G. T. Evans & M. J. R. Fasham (Eds.), *Towards a Model of Ocean Biogeochemical Processes* (Vol. 10, pp. 209–225). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-84602-1_10
- Letscher, R T, Moore, J. K., Teng, Y., & Primeau, F. (2015). *Variable C : N : P stoichiometry of dissolved organic matter cycling in the Variable C : N : P stoichiometry of dissolved organic matter cycling*. January. <https://doi.org/10.5194/bg-12-209-2015>
- Letscher, Robert T, Hansell, D. A., Carlson, C. A., Lumpkin, R., & Knapp, A. N. (2013). *Dissolved organic nitrogen in the global surface ocean : Distribution and fate*. *27*, 141–153. <https://doi.org/10.1029/2012GB004449>
- Letscher, Robert T, & Moore, J. K. (2015). Preferential remineralization of dissolved organic phosphorus and non-Redfield DOM dynamics in the global ocean: Impacts on marine productivity, nitrogen fixation, and carbon export. *Global Biogeochemical Cycles*, *29*(3), 325–340. <https://doi.org/10.1002/2014GB004904>
- Linacre, L., Durazo, R., Hernández-Ayón, J. M., Delgadillo-Hinojosa, F., Cervantes-Díaz, G., Lara-Lara, J. R., Camacho-Ibar, V., Siqueiros-Valencia, A., & Bazán-Guzmán, C. (2010). Temporal variability of the physical and chemical water characteristics at a coastal monitoring observatory: Station ENSENADA. *Continental Shelf Research*, *30*(16), 1730–1742. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2010.07.011>
- Loh, A. N., & Bauer, J. E. (2000). Distribution, partitioning and fluxes of dissolved and particulate organic C, N and P in the eastern North Pacific and Southern Oceans. *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, *47*(12), 2287–2316. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(00\)00027-33](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(00)00027-33)
- Lynn, R. J., & Simpson, J. J. (1987). The California Current system: The seasonal variability of its physical characteristics. *Journal of Geophysical Research*, *92*(C12), 12947. <https://doi.org/10.1029/JC092iC12p12947>
- Mantyla, A. W., Bograd, S. J., & Venrick, E. L. (2008). Patterns and controls of chlorophyll-a and primary productivity cycles in the Southern California Bight. *Journal of Marine Systems*, *73*(1–2), 48–60. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2007.08.001>
- McCarthy, M. D. (1998). Major Bacterial Contribution to Marine Dissolved Organic Nitrogen. *Science*, *281*(5374), 231–234. <https://doi.org/10.1126/science.281.5374.231>
- McDougall, T. J., & Barker, P. M. (2011). *Getting started with TEOS-10 and the Gibbs Seawater (GSW) Oceanographic Toolbox* (p. 28). <https://doi.org/SCOR/IAPSO WG127>, ISBN 978-0-646-55621-5.
- McGillicuddy, D. J. (2016). Mechanisms of Physical-Biological-Biogeochemical Interaction at the Oceanic Mesoscale. *Annual Review of Marine Science*, *8*(1), 125–159. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015606>
- Meinvielle, M., & Johnson, G. C. (2013). *Decadal water-property trends in the California Undercurrent , with implications for ocean acidification*. *118*(December), 6687–6703. <https://doi.org/10.1002/2013JC009299>
- Metcalf, & Eddy. (2014). *Wastewater Engineering Treatment and Resource* (pp. 115–122). McGrawHill Education.

- Mitova, V., Grancharov, G., Molero, C., Borreguero, A. M., Troev, K., & Rodriguez, J. F. (2013). Chemical Degradation of Polymers (Polyurethanes, Polycarbonate and Polyamide) by Esters of H-phosphonic and Phosphoric Acids. *Journal of Macromolecular Science, Part A*, 50(7), 774–795. <https://doi.org/10.1080/10601325.2013.792667>
- Montgomery, D. C., Peck, E. A., & Vining G.G. (2002). *Introducción al análisis de regresión lineal* (3a ed.). CECSA. <http://repositorio.unan.edu.ni/2986/1/5624.pdf>
- Mopper, K., & Qian, J. (2000). Water Analysis: Organic Carbon Determinations. In *Encyclopedia of Analytical Chemistry* (pp. 1–9). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9780470027318.a0884>
- Münzner, K., & Berggren, M. (2019). In situ plankton community respiration measurements show low respiratory quotients in a eutrophic lake. *Environmental Microbiology*, 21(4), 1425–1435. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.14574>
- Ogawa, H., Amagai, Y., Koike, I., Kaiser, K., & Benner, R. (2001). Production of Refractory Dissolved Organic Matter by Bacteria. *Science*, 292(5518), 917–920. <https://doi.org/10.1126/science.1057627>
- Ogawa, Hiroshi, & Tanoue, E. (2014). Dissolved Organic Matter in Oceanic Waters. *New Centennial Review*, 14(3), 49–74. <https://doi.org/10.1023/A:1025528919771>
- Omand, M. M., Govindarajan, R., He, J., & Mahadevan, A. (2020). Sinking flux of particulate organic matter in the oceans: Sensitivity to particle characteristics. *Scientific Reports*, 10(1), 5582. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-60424-5>
- Palacios, D. M. (2004). Long-term and seasonal trends in stratification in the California Current, 1950–1993. *Journal of Geophysical Research*, 109(C10), C10016. <https://doi.org/10.1029/2004JC002380>
- Peláez, J., & McGowan, J. A. (1986). Phytoplankton pigment patterns in the California Current as determined by satellite1. *Limnology and Oceanography*, 31(5), 927–950. <https://doi.org/10.4319/lo.1986.31.5.0927>
- Pierce, S. D., Barth, J. A., Shearman, R. K., & Erofeev, A. Y. (2012). Declining Oxygen in the Northeast Pacific*. *Journal of Physical Oceanography*, 42(3), 495–501. <https://doi.org/10.1175/JPO-D-11-0170.1>
- Pomeroy, L. R., Sheldon, J. E., & Sheldon, W. M. (1994). Changes in bacterial numbers and leucine assimilation during estimations of microbial respiratory rates in seawater by the precision winkler method. *Applied and Environmental Microbiology*, 60(1), 328–332. <https://doi.org/10.1128/aem.60.1.328-332.1994>
- Pomeroy, Lawrence R., le Williams, P. J. B., Azam, F., & Hobbie, J. E. (2007). The microbial loop. *Oceanography*, 20(SPL.ISS. 2), 28–33. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2007.45>
- Portela, E., Beier, E., Barton, E. D., Castro, R., Godínez, V., Palacios-Hernández, E., Fiedler, P. C., Sánchez-Velasco, L., & Traviña, A. (2016). Water Masses and Circulation in the Tropical Pacific off Central Mexico and Surrounding Areas. *Journal of Physical Oceanography*, 46(10), 3069–3081. <https://doi.org/10.1175/JPO-D-16-0068.1>
- Primeau, F. (2005). Characterizing Transport between the Surface Mixed Layer and the Ocean Interior with a Forward and Adjoint Global Ocean Transport Model. *Journal of Physical Oceanography*, 35(4), 545–564. <https://doi.org/10.1175/JPO2699.1>
- Rahmstorf, S., Box, J. E., Feulner, G., Mann, M. E., Robinson, A., Rutherford, S., & Schaffernicht, E. J. (2015). Exceptional twentieth-century slowdown in Atlantic Ocean overturning circulation. *Nature Climate Change*, 5(5), 475–480. <https://doi.org/10.1038/nclimate2554>
- Reinthal, T., van Aken, H., Veth, C., Arístegui, J., Robinson, C., Williams, P. J. le B., Lebaron, P., & Herndl, G. J. (2006). Prokaryotic respiration and production in the meso- and bathypelagic realm of the eastern and western North Atlantic basin. *Limnology and Oceanography*, 51(3), 1262–1273. <https://doi.org/10.4319/lo.2006.51.3.1262>

- Riedel, T. E., Berelson, W. M., Nealson, K. H., & Finkel, S. E. (2013). Oxygen consumption rates of bacteria under nutrient-limited conditions. *Applied and Environmental Microbiology*, 79(16), 4921–4931. <https://doi.org/10.1128/AEM.00756-13>
- Robinson, C. (2019). *Microbial Respiration , the Engine of Ocean Deoxygenation*. 5(January), 1–13. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00533>
- Schmittner, A., Oschlies, A., Matthews, H. D., & Galbraith, E. D. (2008). Future changes in climate, ocean circulation, ecosystems, and biogeochemical cycling simulated for a business-as-usual CO₂ emission scenario until year 4000 AD. *Global Biogeochemical Cycles*, 22(1), n/a-n/a. <https://doi.org/10.1029/2007GB002953>
- Shen, Y., & Benner, R. (2018). Mixing it up in the ocean carbon cycle and the removal of refractory dissolved organic carbon. *Scientific Reports*, 8(1), 2542. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-20857-5>
- Smith, D. C., Simon, M., Alldredge, A. L., & Azam, F. (1992). Intense hydrolytic enzyme activity on marine aggregates and implications for rapid particle dissolution. *Nature*, 359(6391), 139–142. <https://doi.org/10.1038/359139a0>
- Song, H., Miller, A. J., Cornuelle, B. D., & Di Lorenzo, E. (2011). Changes in upwelling and its water sources in the California Current System driven by different wind forcing. *Dynamics of Atmospheres and Oceans*, 52(1–2), 170–191. <https://doi.org/10.1016/j.dynatmoce.2011.03.001>
- Stark, J. M. (1996). Modeling the temperature response of nitrification. *Biogeochemistry*, 35(3), 433–445. <https://doi.org/10.1007/BF02183035>
- Stephens, B. M., Porrachia, M., Dovel, S., Roadman, M., Goericke, R., & Aluwihare, L. I. (2018). Nonsinking Organic Matter Production in the California Current. *Global Biogeochemical Cycles*, 32(9), 1386–1405. <https://doi.org/10.1029/2018GB005930>
- Stephens, Brandon M., Wankel, S. D., Beman, J. M., Rabines, A. J., Allen, A. E., & Aluwihare, L. I. (2020). Euphotic zone nitrification in the California Current Ecosystem. *Limnology and Oceanography*, 65(4), 790–806. <https://doi.org/10.1002/lno.11348>
- Suttle, C. A. (1994). The significance of viruses to mortality in aquatic microbial communities. *Microbial Ecology*, 28(2), 237–243. <https://doi.org/10.1007/BF00166813>
- Suttle, Curtis A. (2007). Marine viruses — major players in the global ecosystem. *Nature Reviews Microbiology*, 5(10), 801–812. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1750>
- Tanioka, T., & Matsumoto, K. (2020). Stability of Marine Organic Matter Respiration Stoichiometry. *Geophysical Research Letters*, 47(1), 1–10. <https://doi.org/10.1029/2019GL085564>
- Taylor, G. T., & Gulnick, J. D. (1996). Enhancement of marine bacterial growth by mineral surfaces. *Canadian Journal of Microbiology*, 42(9), 911–918. <https://doi.org/10.1139/m96-117>
- van Boekel, W. H. ., Hansen, F. C., Riegman, R., & Bak, R. P. M. (1992). *Lysis-induced decline of a Phaeocystis spring bloom and coupling with the microbial foodweb*. 81, 269–276. <https://doi.org/10.3354/meps081269>
- van Kessel, M. A. H. J., Speth, D. R., Albertsen, M., Nielsen, P. H., Op den Camp, H. J. M., Kartal, B., Jetten, M. S. M., & Lücker, S. (2015). Complete nitrification by a single microorganism. *Nature*, 528(7583), 555–559. <https://doi.org/10.1038/nature16459>
- Venrick, E. L. (2000). Summer in the Ensenada Front: The distribution of phytoplankton species, July 1985 and September 1988. *Journal of Plankton Research*, 22(5), 813–841. <https://doi.org/10.1093/plankt/22.5.813>
- Vikström, K., Tengberg, A., & Wikner, J. (2019). Improved accuracy of optode-based oxygen consumption measurements by removal of system drift and nonlinear derivation. *Limnology and Oceanography: Methods*, 17(3), 179–189. <https://doi.org/10.1002/lom3.10297>
- Villegas-Mendoza, J., Cajal-Medrano, R., & Maske, H. (2019). The chemical transformation

- of the cellular toxin INT (2-(4-iodophenyl)-3-(4-nitrophenyl)-5-(phenyl) tetrazolium chloride) as an indicator of prior respiratory activity in aquatic bacteria. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(3), 1–11. <https://doi.org/10.3390/ijms20030782>
- Warkentin, M., Freese, H. M., Karsten, U., & 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*. *Water Research*, 41(21), 6722–6729. <https://doi.org/10.1128/AEM.00405-07>
- Williams, P. J. le B., & del Giorgio, P. A. (2005). Respiration in aquatic ecosystems: history and background. In *Respiration in Aquatic Ecosystems* (pp. 1–17). Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198527084.003.0001>
- Yoro, S. C., Panagiotopoulos, C., & Sempéré, R. (1999). Dissolved organic carbon contamination induced by filters and storage bottles. *Water Research*, 33(8), 1956–1959. [https://doi.org/10.1016/S0043-1354\(98\)00407-2](https://doi.org/10.1016/S0043-1354(98)00407-2)
- Yoshimura, T. (2013). Appropriate bottles for storing seawater samples for dissolved organic phosphorus (DOP) analysis: A step toward the development of DOP reference materials. *Limnology and Oceanography: Methods*, 11(4), 239–246. <https://doi.org/10.4319/lom.2013.11.239>
- Zaytsev, O., Cervantes-Duarte, R., Montante, O., & Gallegos-Garcia, A. (2003). Coastal upwelling activity on the Pacific shelf of the Baja California Peninsula. *Journal of Oceanography*, 59(4), 489–502. <https://doi.org/10.1023/A:1025544700632>