

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA
FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS



Tasas de consumo de oxígeno de la comunidad microbiana marina en el Golfo de México en las regiones de Perdido y la cuenca de Coatzacoalcos durante los cruceros oceanográficos MMF-01 y MMF-02.

TESIS

Para obtener el grado de Oceanólogo

Presenta

Diana Laura Rodríguez Escobar

Director de tesis:

Dr. Josué Rodolfo Villegas Mendoza

Ensenada, B.C. México, marzo 2020

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA
FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS

Tasas de consumo de oxígeno de la comunidad microbiana marina en el Golfo de México en las regiones de Perdido y la cuenca de Coatzacoalcos durante los cruceros oceanográficos MMF-01 y MMF-02.

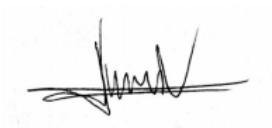
TESIS

Para obtener el grado de Oceanólogo

Presenta

Diana Laura Rodríguez Escobar

Aprobada por:



Dr. Josué Rodolfo Villegas Mendoza

Director de tesis



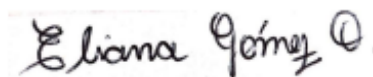
Dra. Mary Carmen Ruiz de la Torre

Secretario y Sinodal



Dra. Sorayda Aime Tanahara Romero

Sinodal



Dra. Eliana Gómez Ocampo

Sinodal



M. Sc. Jorge Armando Velásquez Aristizábal

Sinodal

Para mis padres Laura y Oscar por ser mis pilares de vida, por su amor, confianza, esfuerzo y apoyo en cada una de mis etapas.

Para mi tragoncito por ser mi guía, mi incondicional y una de las personas a las que más amo en la vida.

Para mayo y Kamaria por ser mi hogar y mi alegría.



AGRADECIMIENTOS

A mi director de tesis, Dr. Josué Villegas, por su guía, consejos, recomendaciones y enseñanzas para mi mejora en este camino de la ciencia. Sobre todo, por su paciencia ante mis múltiples distracciones.

A mis sinodales, Dra. Mary Carmen y Dra. Eliana por sus contribuciones y recomendaciones, así como por sus consejos de apoyo para mi crecimiento personal-académico.

A mis sinodales, Dra. Sorayda y M.C Jorge por su disposición a ser parte de este proyecto, por sus valiosas sugerencias, recomendaciones y el tiempo invertido.

Al Dr. Helmut Maske, al Dr. Ramon Cajal por sus valiosas observaciones y enseñanzas.

Al Dr. Rubén Lara responsable del subproyecto “Cruceros oceanográficos de Malla Fina: Investigaciones de los procesos ecológicos y ciclos biogeoquímicos en las regiones de Perdido y la Cuenca de Coatzacoalcos”.

A la Dra. Lorena Linacre investigadora asociada de CIGoM como jefa de campaña durante los cruceros oceanográficos Malla Fina.

A mis profesores y personal administrativo de la FCM que formaron parte importante en esta etapa académica: Zavala, Karina, Alicia, Ana María, Rafael Walls, Beatriz, Paty, Rihna, Conchita, Wagner, Manzo, Ana Laura, Rubén, Reginaldo, Toño, Ayon, Lorena, Magaly y Evelia

A las Champs ñeñes Citlalli, Isabela, Selene, Mariana, Frida, Isabella con quienes tuve el gusto de compartir 4 años de laboratorio, salidas de campo, clases, risas, llantos, momentos de estrés, al “AMIGO” y muchas cosas más. ¡Gracias, las adoro!

A mis amigos, Emiliano, Esperanza, Isaí, Noe por haberme acompañado durante este proceso.

A las Instituciones Involucradas:

- “Esta investigación ha sido financiada por el Fondo Sectorial CONACYT-SENER-Hidrocarburos, proyecto 201441. Esta es una contribución del Consorcio de Investigación del Golfo de México (CIGoM). Reconocemos a PEMEX por promover ante el Fondo la demanda específica sobre los derrames de hidrocarburos y el medio ambiente”.
- Universidad Autónoma de Baja California (UABC), Facultad de Ciencias Marinas (FCM).
- Centro de Investigaciones Científicas y Educación Superior de Ensenada (CISESE), Laboratorio de “Microbios Marinos” y al laboratorio de “Microscopía y citometría”.
- Al proyecto PRODEP, Nuevo PTC-10165 por el apoyo económico que recibí como concepto de beca para tesis de nivel licenciatura.

Índice de figuras	7
Índice de ecuaciones.....	8
Índice de tablas.....	9
1. RESUMEN	2
Abstract.....	3
2. INTRODUCCIÓN	1
Diversidad metabólica de las células procariotas y eucariotas	2
Respiración aeróbica y Fotosíntesis.....	4
El papel de los procariotas heterótrofos en el ambiente marino y el ciclo del carbono.	6
Métodos y estrategias para estudiar las comunidades microbianas marinas.....	9
3. ÁREA DE ESTUDIO.....	12
3.1 El Golfo de México	12
3.2 Variabilidad atmosférica y oceánica en el Golfo de México	13
3.3 El ecosistema microbiano del Golfo de México	15
4. JUSTIFICACIÓN.....	16
5. HIPÓTESIS.....	17
6. OBJETIVO GENERAL	17
6.1 Objetivos específicos.....	17
7. METODOLOGÍA.....	18
7.1 Abundancia bacteriana.....	20
7.2 Determinación de la respiración mediante el consumo de oxígeno	21

7.3 Actividad respiratoria por célula.....	22
7.4 Eficiencia de crecimiento bacteriano (BGE).....	22
7.5 Producción Bacteriana.....	23
7.6 Datos de Sensores Remotos	24
7.7 Análisis de variables obtenidas por medio de CTD	24
7.8 Análisis Estadístico.....	25
8. RESULTADOS	26
8.1 Remolinos de mesoescala y la producción primaria en el GM en el mes de marzo y septiembre 2016.....	26
8.2 Cuenca de Perdido (Zona Norte).....	28
8.2.1 REMOLINOS DE MESOESCALA EN LA CUENCA DE PERDIDO EN MARZO Y SEPTIEMBRE DE 2016	28
8.2.2 TEMPERATURA, ANOMALÍA DE LA DENSIDAD, SALINIDAD Y OXÍGENO DISUELTO EN LA CUENCA DE PERDIDO EN MARZO Y SEPTIEMBRE DE 2016	30
8.2.3 Variables microbianas en la cuenca de Perdido durante el mes de marzo y septiembre de 2016.....	33
8.3 Cuenca Coatzacoalcos (Zona Sur).....	41
8.3.1 Presencia de remolinos de mesoescala en la cuenca de Coatzacoalcos en marzo y septiembre de 2016.....	41
8.3.2 Temperatura, salinidad y oxígeno disuelto en la cuenca de Coatzacoalcos en marzo y septiembre de 2016	43
8.3.3 Perfiles de las variables microbianas en la cuenca de Coatzacoalcos en marzo y septiembre de 2016.....	47
9. DISCUSIÓN	56
10. CONCLUSIÓN GENERAL.....	68
11. ANEXOS	69
12. BIBLIOGRAFÍA.....	78

Índice de figuras

Figura 1. Proceso de la respiración aeróbica.....	5
Figura 2. Red trófica microbiana (Maske 2004).	7
Figura 3. Proporción de las bases de datos sobre la respiración de la comunidad, bacteriana y la producción primaria (Dolan 2018, Robinson 2019).....	9
Figura 4. Climatología mensual (1996-2006) en el GM (Zavala-Hidalgo et al. 2014).	13
Figura 5. Área de estudio en el GM, donde B5, A1, B9 C14, D17 y C10 estaciones para MMF-01. En la barra de colores se presentan las profundidades en la zona de estudio	18
Figura 6. Área de estudio en el GM, donde B5, A1, B9 C14, C12 y D16 estaciones para MMF-02. En la barra de colores se presentan las profundidades en la zona de estudio.	19
Figura 7. Presencia de remolinos de mesoescala en las zonas de estudio del GM determinados a partir del ADT promedio para A) marzo y B) septiembre 2016.	26
Figura 8. Producción primaria en el GM en el panel A) MMF-01-marzo y B) MMF-02-septiembre obtenida con el modelo VPGM de la Universidad de Oregón.....	27
Figura 9. Estructuras de mesoescala presentes en las estaciones de la Cuenca de Perdido. A) MMF-01-marzo y B) MMF-02-septiembre 2016.	29
Figura 10. Secciones de temperatura conservativa (A, marzo y B, septiembre), sigma 0 (C, marzo y D, septiembre), salinidad absoluta (E, marzo y F, septiembre) y oxígeno disuelto (G, marzo y H, septiembre) en la cuenca de Perdido en el 2016 en el GM.	31
Figura 11. Perfil de oxígeno disuelto: en la Cuenca de perdido la estación B5 es la más cercana a la costa y B9 es la estación más oceánica.	32
Figura 12. Perfil de R_{com} : en la Cuenca de perdido donde B5 es la estación más cercana a la costa, A1 intermedia y B9 la más alejada de la costa.....	34
Figura 13. Perfil de R_{pro} : en la Cuenca de perdido donde B5 es la estación más cercana a la costa, A1 intermedia y B9 la más alejada de la costa.	35
Figura 14. Perfil del porcentaje de R_{pro} : en la Cuenca de perdido donde B5 es la estación más cercana a la costa, A1 intermedia y B9 la más alejada de la costa.	36
Figura 15. Relación entre las tasas de R_{pro} y R_{com} en la cuenca de Perdido MMF-01, marzo (gris, $p<0.05$, $n=15$) y MMF-02, septiembre (azul, $p<0.05$, $n=8$.) en 2016.....	37
Figura 16. Perfil de AB: en la Cuenca de perdido donde B5 es la estación más cercana a la costa, A1 intermedia y B9 la más alejada de la costa. Máximo profundo de AB (flechas continuas MMF-02 y flechas discontinuas MMF-01).....	38
Figura 17. Perfil de la actividad respiratoria por célula: en la Cuenca de perdido donde B5 es la estación más cercana a la costa, A1 intermedia y B9 la más alejada de la costa.	39
Figura 18. Perfil de PB: en la Cuenca de perdido donde B5 es la estación más cercana a la costa, A1 intermedia y B9 la más alejada de la costa.	40
Figura 19. Estructuras de mesoescala presentes en las estaciones de la Cuenca de Coatzacoalcos. A) MMF-01-marzo y B) MMF-02- septiembre de 2016.....	42
Figura 20. Secciones de temperatura conservativa (A, marzo y B, septiembre), sigma 0 (C, marzo y D, septiembre), salinidad absoluta (E, marzo y F, septiembre) y oxígeno disuelto (G, marzo y H, septiembre) en la cuenca de Coatzacoalcos en el 2016 en el GM.	45

Figura 21. Perfil de oxígeno disuelto: en la Cuenca de Coatzacoalcos donde C14 es la estación más alejada a la costa, D17 intermedia y C10 la más cercana de la costa en MMF-01. En MMF-02 D16 es la más cercana a la costa y C12 la estación intermedia.....	46
Figura 22. Perfil de R_{com} : en la Cuenca de Coatzacoalcos donde C14 es la estación más alejada a la costa, D17 intermedia y C10 la más cercana de la costa en MMF-01. En MMF-02 D16 es la más cercana a la costa y C12 la estación intermedia.....	48
Figura 23. Perfil de R_{pro} : en la Cuenca de Coatzacoalcos donde C14 es la estación más alejada a la costa, D17 intermedia y C10 la más cercana en MMF-01. En MMF-02 D16 es la más cercana a la costa y C12 la estación intermedia.....	49
Figura 24. Perfil del porcentaje de R_{pro} : en la Cuenca de Coatzacoalcos donde C14 es la estación más alejada a la costa, D17 intermedia y C10 la más cercana de la costa en MMF-01. En MMF-02 D16 es la más cercana a la costa y C12 la estación intermedia.....	50
Figura 25. R_{pro} y R_{com} en Coatzacoalcos MMF-01, marzo (gris, $p<0.05$, $n=13$) y MMF-02, septiembre (azul, $p<0.05$, $n=8$) en 2016.	51
Figura 26. Perfil de AB: en la Cuenca de Coatzacoalcos donde C14 es la estación más alejada a la costa, D17 intermedia y C10 la más cercana de la costa en MMF-01. En MMF-02 D16 es la más cercana a la costa y C12 la estación intermedia.....	53
Figura 27. Perfil de la actividad respiratoria por célula: en la Cuenca de Coatzacoalcos donde C14 es la estación más alejada a la costa, D17 intermedia y C10 la más cercana de la costa en MMF-01. En MMF-02 D16 es la más cercana a la costa y C12 la estación intermedia.	53
Figura 28. Perfil de la PB: en la Cuenca de Coatzacoalcos donde C14 es la estación más alejada a la costa, D16 intermedia y C10 la más cercana de la costa en MMF-01. En MMF-02 D16 es la más cercana a la costa y C12 la estación intermedia. Máximo profundo de PB (flechas negras).....	55
Figura 29. Producción Primaria (PP) en $gCm^{-2} d^{-1}$ en las cuencas de Perdido y Coatzacoalcos en el GM en el mes de marzo y septiembre de 2016.....	58
Figura 30. Procesamiento del carbono microbiano bajo ambientes con diferentes condiciones (Jiao et al. 2011).....	63
Figura 31. Oxígeno disuelto medido con PreSens vs CTD: $mL L^{-1}$ durante MMF-01 en las cuencas de Perdido y Coatzacoalcos; $y = 1.0823x + 0.33$, $R^2 = 0.8535$, $p<0.05$	73
Figura 32. Oxígeno disuelto medido con PreSens vs CTD: $ml l^{-1}$ durante MMF-02 en las cuencas de Perdido y Coatzacoalcos; $y = 0.9183x + 0.7996$, $R^2 = 0.7717$, $p<0.05$	73
Figura 33. R_{pro} medida vs R_{pro} estimada: $\mu mol O_2 l^{-1} d^{-1}$ durante MMF-01 en las cuencas de Perdido y Coatzacoalcos; $y = 0.3327x + 0.6523$, $R^2 = 0.5665$, $p<0.05$	76
Figura 34. R_{pro} medida vs R_{pro} estimada: $\mu mol O_2 l^{-1} d^{-1}$ durante MMF-02 en las cuencas de Perdido y Coatzacoalcos; $y = 0.3062x + 0.2407$, $R^2 = 0.9165$, $p<0.05$	76

Índice de ecuaciones

Ec. 1. Respiración	4
Ec. 2. Fotosíntesis	5
Ec. 3. Abundancia bacteriana	20
Ec. 4. Actividad respiratoria por célula	22

Ec. 5. Eficiencia de Crecimiento	22
Ec. 6. Producción bacteriana	23
Ec. 7. Coeficiente de Pearson	25
Ec. 8. Desviación estándar para la variable x (IDEM para z).....	25
Ec. 9. R_{pro} estimada.....	74

Índice de tablas

Tabla 1. Principales tipos de metabolismo de células procariotas y eucariotas.	3
Tabla 2. Principales masas de agua presentes en el GM. Límites en EOS-80 y en TEOS-10 (Portela et al. 2018).....	14
Tabla 3. Comparación entre las diferentes metodologías para medir oxígeno (Warkentin et al. 2007, Tiano et al. 2014, Bondyale-Juez et al. 2017b, Villegas-Mendoza et al. 2019b). .	61
Tabla 4. Cambios entre las pendientes de R _{com} y R _{pro} en las cuencas de Perdido y Coatzacoalcos en los meses de marzo y septiembre.	67
Tabla 5. Es una recopilación de las variables metabólicas analizadas en marzo (MMF-01) y septiembre (MMF-02) Se presenta la profundidad y el valor.	69
Tabla 6: Es una recopilación de las variables metabólicas analizadas en marzo (MMF-01) y septiembre (MMF-02) en las cuales se incluyen los valores mínimos, máximos, promedio y desviación estándar.	71
Tabla 7. R _{pro} estimada vs R _{pro} medida en marzo (MMF-01) y septiembre (MMF-02) en las Cuencas de Perdido y Coatzacoalcos.....	74
Tabla 8. PP en marzo (MMF-01) y septiembre (MMF-02) en las Cuencas de Perdido y Coatzacoalcos, promedio por región y desviación estándar.....	77

1. Resumen

Las tasas de respiración del bacterioplancton representan la cantidad de materia orgánica transferida a la biosfera. En este trabajo se cuantificaron las tasas respiratorias de la comunidad planctónica (R_{com}) y procariota (R_{pro}), así como la producción bacteriana, la abundancia bacteriana y la actividad respiratoria por célula en las regiones Perdido y Cuenca de Coatzacoalcos del Golfo de México (GM) durante marzo y septiembre de 2016. La respiración se midió a través de cambios en la concentración de oxígeno mediante optodos (SP-PSt3-NAU-YOP). La abundancia bacteriana se determinó mediante microscopía de epifluorescencia y la producción bacteriana mediante la incorporación de 3H -leucina. Además, se analizaron datos obtenidos de sensores remotos (altimetría, temperatura superficial del mar y productividad primaria) y de CTD (temperatura, salinidad y oxígeno disuelto).

Los resultados principales mostraron que la R_{pro} en promedio representa el 75% de la R_{com} y se observaron diferencias entre regiones. La cuenca de Coatzacoalcos presentó una mayor actividad respiratoria respecto a la cuenca de Perdido. En Coatzacoalcos, R_{pro} durante septiembre ($24.09 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ d}^{-1}$) fue tres veces mayor que en marzo ($7.21 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ d}^{-1}$). En la Cuenca de Perdido la actividad respiratoria se incrementó hacia las zonas costeras, mientras que para la Cuenca de Coatzacoalcos fue máxima en zonas pelágicas. La producción bacteriana se incrementó en zonas con altas tasa de respiración, lo que sugiere que en ambas cuencas R_{com} y R_{pro} , se encuentran asociadas a la actividad de los procariotas heterótrofos. En general, no se encontró una relación estadísticamente significativa entre R_{com} y R_{pro} con la producción primaria modelada con el modelo VGPM. La información generada en este estudio contribuye en la estimación del balance global del presupuesto del carbono con una mayor exactitud y permitirá evaluar con mayor acierto las consecuencias e impactos de posibles derrames de hidrocarburos.

Palabras clave: *Respiración, producción bacteriana, Golfo de México.*

Abstract

Bacterioplankton respiration rates represent the amount of organic matter transferred to the biosphere. The respiration rates of the planktonic (R_{com}) and prokaryotic (R_{pro}) community were quantified by the oxygen consumption rate using Planar Oxygen-Sensitive Spots (SP-PSt3-NAU-YOP), as well as bacterial production, bacterial abundance and respiratory activity per cell in Perdido and Coatzacoalcos Basin regions of the Gulf of Mexico during March and September 2016. Bacterial abundance was determined by epifluorescence microscopy and bacterial production with ^3H -leucine incorporation. Also, remote sensor data (altimetry, sea surface temperature and primary productivity) and CTD (temperature, salinity and dissolved oxygen) were analyzed.

R_{pro} on average represent 75% of the R_{com} . The Coatzacoalcos basin showed greater respiratory activity than Perdido basin. In Coatzacoalcos, R_{pro} during September ($24.09 \mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ day}^{-1}$) was three times higher than in March ($7.21 \mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ day}^{-1}$). In Perdido the respiratory activity increased towards the coastal areas, while for the Coatzacoalcos Basin it was maximum in the pelagic areas. We observed that the bacterial production increased in areas with high respiration rates. That is associated with the activity of heterotrophic prokaryotes. In general, there is no statistically significant relationship between R_{com} and R_{pro} with the primary production modeled with the VGPM model. The information generated in this study contributes to the modification of the global balance of the carbon budget with greater precision and evaluates with better precision and consequences of possible oil spills in the Gulf of Mexico.

Key words: *Respiration, bacterial production, Gulf of Mexico.*

2. Introducción

El 20 de abril de 2010 ocurrió una de las explosiones más grandes de la historia en una plataforma petrolera de la compañía Deepwater Horizon, liberando cerca de 5 millones de crudo al GM. Los impactos al ecosistema hasta el día de hoy son desconocidos debido a que al momento del derrame no se tenía conocimiento del estado ecológico del GM, por ello, a partir del año 2015 se han realizado esfuerzos en investigación para conocer el estado actual del ecosistema del GM desde distintas áreas del conocimiento, con la finalidad de obtener referentes que en lo futuro permitan evaluar cambios tanto naturales como antropogénicos en el golfo ante accidentes como el ocurrido en 2010. A través del CIGoM (Consortio de Investigación del Golfo de México) financiado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y la Secretaria de Energía (SENER) se ha trabajado en el proyecto “Implementación de redes de observación oceanográficas (físicas, geoquímicas, ecológicas)“, mismo que cuenta con una conjunto de subproyectos en cinco líneas de investigación, a decir: (1) Plataformas de observación oceanográfica, (2) línea base y monitoreo ambiental, (3) modelos de circulación y biogeoquímica, (4) degradación natural de hidrocarburos y (5) escenario de derrames, con la finalidad de obtener una línea base completa para el año 2020, con capacidad de generar escenarios ante posibles contingencias relacionadas a la exploración y producción de hidrocarburos en el Golfo de México (Consortio de Investigación del Golfo de México).

Estudiar el papel de las comunidades microbianas en el ecosistema marino es fundamental para la cuantificación del flujo de energía a través de los diferentes niveles de la red trófica y para comprender el funcionamiento de los ciclos biogeoquímicos marinos, por ejemplo; el ciclo del carbono, el del nitrógeno y el del azufre (Smith 1992). Sin embargo, estudios sobre la actividad metabólica, específicamente sobre las tasas respiratorias de las comunidades microbianas marinas son escasos (Robinson 2019). Además, cuantificar el papel de las comunidades microbianas presenta dificultades debido a la baja sensibilidad de los métodos presentando un sesgo espacial y temporal en la cuantificación de variables propias del metabolismo microbiano como, respiración, producción y abundancia bacteriana (Aristegui 2002). La falta de información sobre la actividad metabólica de las comunidades microbianas

genera incertidumbre en la cuantificación del flujo de carbono y energía en la red trófica marina, conocer esta información ayudaría a evaluar las consecuencias y posibles impactos de derrames de hidrocarburos en el Golfo de México. La finalidad de este trabajo es presentar por primera vez, información sobre la actividad bacteriana y de la comunidad recabada a partir de la cuantificación de variables propias del metabolismo microbiano en las campañas oceanográficas MMF-01(marzo, 2016) y MMF-02 (septiembre, 2016).

Diversidad metabólica de las células procariotas y eucariotas

Existe una gran diversidad metabólica en las células que nos permite clasificar a los organismos. Los organismos que utilizan la luz como fuente de energía son conocidos como fotótrofos y aquellos que utilizan los compuestos químicos como fuente de energía son denominados quimiótrofos. Además, quienes utilizan el carbono inorgánico (CO_2) como base de carbono se les conoce como autótrofos y heterótrofos a todos aquellos que utilizan carbono orgánico (Baxter et al. 2008).

En el ambiente marino habitan microorganismos que cuentan con capacidades metabólicas muy distintas entre sí (tabla 1). Por ejemplo; los productores primarios son fotoautótrofos que utilizan el agua como fuente de electrones y gracias a la energía de la luz son capaces de fijar CO_2 en el ciclo de Calvin-Benson (Slonczewski & Foster 2009).

Algunos procariotas diazótrofos poseen enzimas que les confieren la capacidad de fijar nitrógeno, algunos otros tienen la facultad de oxidar el sulfuro de hidrógeno que se libera de las chimeneas hidrotermales en el fondo marino o bien participar en la síntesis del metano o el ácido sulfúrico como es el caso de *Thiobacillus beggiatoa* (Becker et al. 2007).

En este trabajo nos enfocamos en estudiar a los procariotas quimio-heterótrofos, los cuales obtienen energía a través de la respiración aeróbica (proceso biológico en el cual se consume carbono orgánico y oxígeno) (Bondyale-Juez et al. 2017b). La actividad respiratoria del microplancton es un componente importante en el ciclo del carbono porque es una medida de la tasa de la remineralización de la materia orgánica (Arístegui et al. 2005) y un indicador del carbono biometabolizable por parte de las comunidades de picoheterótrofos (Ducklow & Doney 2013).

Tabla 1. Principales tipos de metabolismo de células procariotas y eucariotas.

Metabolismo		Fuentes de energía	Fuentes de carbono	Electrones	Organismos representativos
Fotoautótrofos		Luz	CO ₂	H ₂ O	Plantas, algas, cianobacterias.
				H ₂ S, S ⁰ , Fe ²⁺	Bacterias de azufre púrpura y verde, (<i>Chromatium</i> , <i>Chlorobium</i>), cianobacterias
Fotoheterótrofos			C orgánico± CO ₂		Bacterias sin azufre púrpura y verde, (<i>Rhodospirillum</i> , <i>Chloroflexus</i>)
Quimiolitotróficas	Quimioutotróficas	Oxidación de componentes inorgánicos	CO ₂	H ₂ S, S ⁰ , S ₂ O ₃ ²⁻ , FeS ₂ NH ₄ ⁺ , NO ₂ ⁻ H ₂ Fe ²⁺ , Mn ²⁺	Aeróbicas. Bacterias incoloras de azufre (<i>Thiobacillus</i> , <i>Beggiatoa</i>) Bacterias nitrificantes (<i>Thiobacillus</i> , <i>Nitrobacter</i>) Bacterias de hidrógeno (<i>Hydrogenomonas</i>) Bacterias de hierro (<i>Ferrobacillus</i> , <i>Shewanella</i>)
				H ₂ +SO ₄ ²⁻ H ₂ S/S ⁰ /S ₂ O ₃ ²⁻ +NO ₃ ⁻ H ₂ +CO ₂ →CH ₄ H ₂ +CO ₂ →Acetato	Anaeróbicos. Bacterias reductoras de sulfato (<i>Desulfovibrio spp.</i>) Desnitrificantes de azufre (<i>Thiobac. denitrificans</i>) Bacterias nitrificantes reductoras de azufre (<i>Thiomargarita</i>) Arqueas metagenómicas Bacterias acetogénicas
	Mixotróficas		CO ₂ o C orgánico	H ₂ S, S ⁰ , S ₂ O ₃ ²⁻	Bacterias incoloras de azufre (<i>Thiobacillus</i>)
	Quimioheterotróficas		C orgánico	H ₂ S, S ⁰ , S ₂ O ₃ ²⁻ , H ₂	Bacterias incoloras de azufre (<i>Thiobacillus</i> , <i>Beggiatoa</i>) Algunas bacterias reductoras del azufre
Heterotrofia (Quimioorganotrofo)		Oxidación de componentes orgánicos	C orgánico (máx. 30% CO ₂)	C orgánico	Aeróbicas. Animales, hongos y muchas bacterias Anaerobias. Bacterias desnitrificantes Bacterias reductoras de Fe o Mn Bacterias reductoras de sulfatos Bacterias
			C orgánico (30-90% CO ₂)	CH ₄ +O ₂ CH ₄ +SO ₄ ²⁻	Bacterias que oxidan metano Arqueas que oxidan metano

Con base en: (Blackburn et al. 1998, Slonczewski & Foster 2009, Dolan 2018)

Respiración aeróbica y Fotosíntesis

El estado trófico de un ecosistema, en términos de carbono, se establece por la producción primaria (fijación de carbono) y por la respiración (producción de CO₂) (Arístegui & Harrison 2002) por lo que es necesario definir ambos procesos metabólicos ya que la fotosíntesis produce oxígeno mientras que la respiración lo consume (Murray et al. 2013).

La respiración celular es el proceso catabólico en el cual se obtiene energía a través de una serie de reacciones de óxido reducción. En este proceso, la materia orgánica es oxidada y termina con la reducción del oxígeno como último aceptor de electrones (respiración aeróbica) o alguna sustancia inorgánica (respiración anaeróbica). En los organismos eucariotas ocurre en la mitocondria y en la superficie de la membrana celular para los procariotas (Alexander et al. 1992a). La respiración aeróbica ver fig. 1 de la glucosa es una reacción espontánea $\Delta G < 0$ (ec. 1).



Ec. 1. Respiración

Glucosa + oxígeno → dióxido de carbono + agua + energía

El primer paso en el proceso de respiración es la oxidación de la materia orgánica. Por ejemplo, la glucosa es transformada a piruvato a través del proceso de glucólisis que se lleva a cabo en el citosol y se producen 2 moléculas de ácido pirúvico y 2 molécula de ATP (Alexander et al. 1992a). Posteriormente, las moléculas de ácido pirúvico entran del citoplasma a la matriz mitocondrial en donde ocurre una descarboxilación liberando dióxido de carbono y 2 átomos de hidrógeno produciendo acetil-CoA.

El acetil - CoA entra al ciclo del ácido cítrico donde es oxidado en la matriz mitocondrial y produce dióxido de carbono y se reducen las coenzimas nicotinamida-adenina dinucleótido (NAD⁺) y flavina- adenina- dinucleótido (FAD⁺) (Baynes & Domiczak 2013). La energía obtenida de la reducción de estos nucleótidos será la impulsora en la cadena de transferencia de electrones. La fosforilación oxidativa que ocurre en la matriz mitocondrial de los eucariotas o en la superficie de la membrana celular de los procariotas ocurre en cinco

complejos multiprotéicos: en los complejos I y II se reciben los electrones de la oxidación de nicotinamida adenina dinucleótido (NADH), en el complejo III se oxida la coenzima Q y continúa la oxidación del citocromo c. En el complejo IV se lleva a cabo la reducción de oxígeno formando agua y generando un gradiente de protones en la membrana utilizados en el complejo V para impulsar la síntesis de ATP a partir del ADP y fosfato inorgánico de tal forma que 1 mol de NADH produce 3 moles de ATP (Alexander et al. 1992a, Baynes & Domiczak 2013).

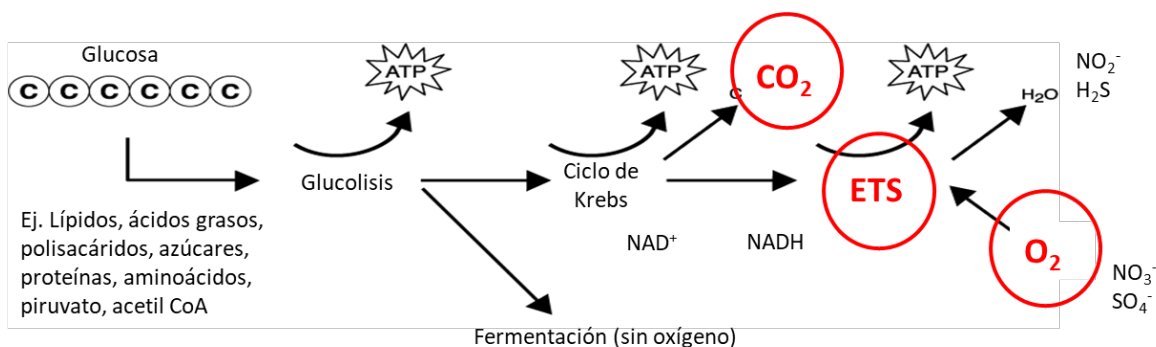
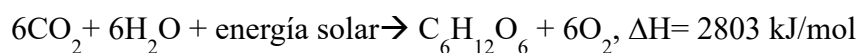
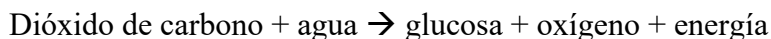


Figura 1. Proceso de la respiración aeróbica (R. Cajal-Medrano).

En la respiración se consume oxígeno y se produce dióxido de carbono, mientras que en la fotosíntesis se produce oxígeno y se consume CO₂. La fotosíntesis es el principal medio de fijación de carbono en el ecosistema y es realizada por organismos fotótrofos. En la fotosíntesis (ec. 2) se utiliza la energía de la luz solar para la síntesis de ATP (Alexander et al. 1992b).



Ec. 2. Fotosíntesis



La fotosíntesis se realiza en 2 etapas: La primera etapa es dependiente de la luz y se lleva a cabo en el cloroplasto. En el fotosistema II se reciben los fotones y se excitan los electrones de la clorofila (P680), además ocurre la fotólisis del agua produciendo 2 protones, 2 electrones y O₂. Posteriormente, la cadena transportadora de electrones conduce la energía al fotosistema I (Slonczewski & Foster 2009). En el fotosistema I también es absorbida la

energía lumínica y cede electrones a la clorofila (P700) que se encuentra en el centro de la reacción. Los electrones que se almacenaron en el aceptor primario (clorofila P700) son transferidos por una cadena de transferencia de electrones a la molécula NADP^+ en donde ocurre una reducción por acción de la enzima ferredoxina reductasa y se forma el NADPH (Alexander et al. 1992a). Toda la energía transferida impulsa la reacción de la fotofosforilación del ADP para producir ATP. La etapa dos de la fotosíntesis se lleva a cabo en el estroma del cloroplasto y se realiza el ciclo de Calvin-Benson en el cual ocurre la fijación del carbono (Murray et al. 2013). El dióxido de carbono atmosférico se une a la ribulosa difosfato (RuDP), formando un compuesto inestable de seis carbonos que luego se rompe en dos moléculas de fosfoglicerato. El fosfoglicerato es reducido a gliceraldehído fosfato (G3P), es decir, recibe los electrones del NADPH producido en la fase dependiente de luz. Finalmente se utilizan cinco de las seis moléculas de gliceraldehído fosfato producidos en la fase anterior para la regeneración de la ribulosa difosfato (Slonczewski & Foster 2009).

El papel de los procariotas heterótrofos en el ambiente marino y el ciclo del carbono

La comunidad microbiana del picoplancton oceánico se constituye por organismos entre 0.2 y 2 μm (principalmente bacterias, arqueas y algunos eucariotas pequeños) distribuidos en toda la columna de agua y el bentos (Slonczewski & Foster 2009).

Durante algún tiempo se consideró que la red trófica marina se componía principalmente por los productores primarios, posteriormente los herbívoros consumían a los productores primarios y finalmente participaban los consumidores secundarios con un control ecológico tipo *top down* subestimando el metabolismo microbiano e ignorando el rol de las bacterias, virus y protozoarios (Azam 1998).

En la actualidad, se estima que el >50% del carbono orgánico sintetizado por los productores primarios es transferido a la red trófica por el bacterioplancton a través del *Microbial Loop* (Del Giorgio & Williams 2007, Meyer 2010). El Microbial Loop es el enlace que transfiere DOC (carbono orgánico disuelto) a altos niveles de la cadena trófica a través de la recuperación bacteriana e indica la recuperación del DOC perdido por la excreción,

exudación y difusión del DOC fijado por organismos del fitoplancton a través de la asimilación bacteriana (fig.2) (Azam 1998, Baxter et al. 2008).

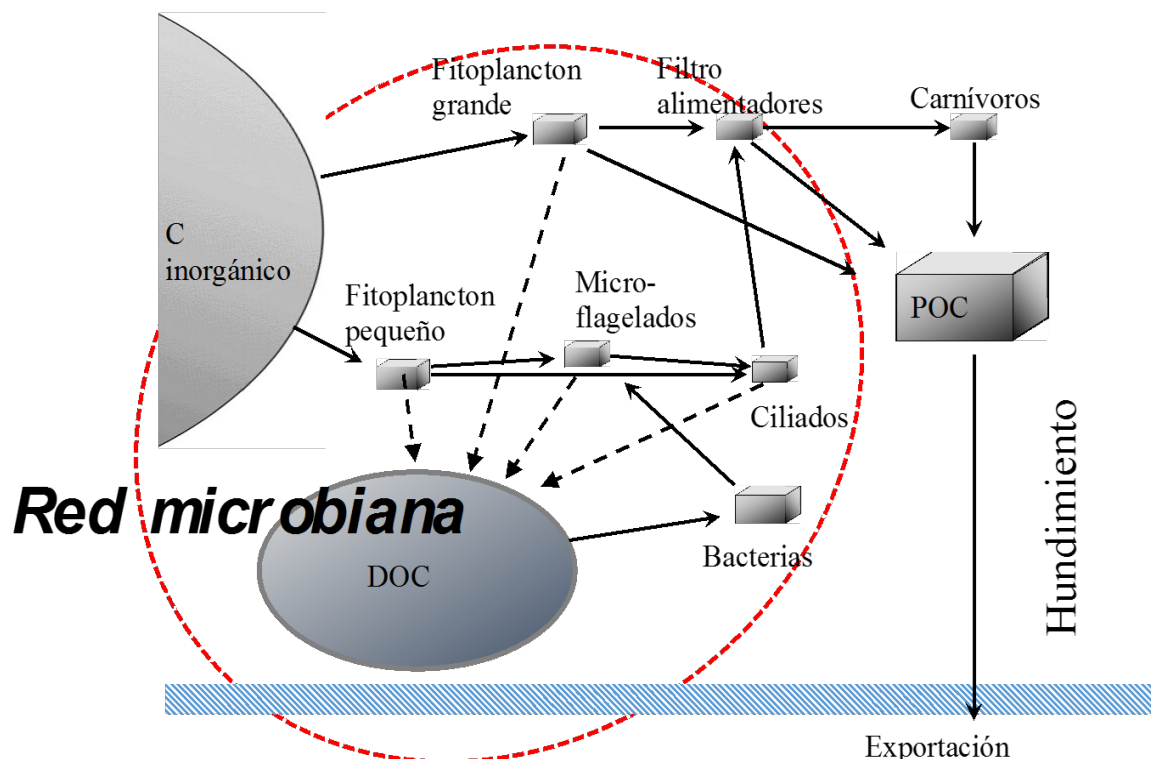


Figura 2. Red trófica microbiana (Maske 2004).

El rol en el ecosistema de las comunidades microbianas es fundamental para la comprensión de los flujos de los ciclos biogeoquímicos del carbono marino, nitrógeno, fósforo, azufre y la transferencia de biomasa en la red trófica (Aristegui & Harrison 2002). Las tasas de respiración del bacterioplancton representan la cantidad de materia orgánica transferida a la biosfera (Aranguren-gassis et al. 2012). Se estima que la respiración total promedio es de 66 Gt C año⁻¹ en el océano abierto, mientras que la producción primaria equivale a 68.7 Gt C año⁻¹ (Del Giorgio & Duarte 2002, López-Urrutia et al. 2006, Del Giorgio & Williams 2007). Se han considerado distintos factores como la temperatura, sustrato, nutrientes inorgánicos (como el nitrógeno) y la estructura de la comunidad como los procesos que modulan la respiración (Robinson 2019); sin embargo, todavía no está claro. Por ejemplo, el bacterioplancton se asocia con condiciones de alta presión, baja temperatura y bajo sustrato pero se ha observado que las tasas de degradación de la materia orgánica disminuyen al incrementar la temperatura (Robinson 2019). Además, se ha mostrado una relación

significativa entre el aumento en nutrientes como DOC y el incremento en las tasas de respiración (Robinson 2019), pero no se ha observado una relación significativa entre la temperatura y las tasas de respiración cuando se presenta una limitación por sustrato (Maske et al. 2017, Robinson 2019).

Existe un sesgo espacio- temporal en las mediciones de respiración ya que las bases de datos son extremadamente pobres en comparación con los datos de producción primaria, y a su vez, las tasas de respiración son más escasas cuando se habla de comunidades procariotas (fig. 3) (Dolan 2018, Robinson 2019). Además, el 81% de los datos colectados sobre la respiración se concentran en los primeros 19 metros, el 87% fueron obtenidos en latitudes de los 30 a 60 °N y el 80 % han sido colectados entre abril y octubre. Esta distribución porcentual en la recolección de la información genera incertidumbre en el conocimiento de la variabilidad espacio-temporal y en la magnitud de las tasas de respiración lo que provoca subestimaciones en el balance global del flujo de carbono (Aristegui et al. 2005, Robinson 2019).

Las mediciones de la respiración se basan en la estimación de procesos celulares como el consumo de oxígeno, la producción de dióxido de carbono y la evaluación *in vitro* de la actividad del sistema de transporte de electrones (ETS) con adición de aceptores de electrones artificiales como las sales de tetrazolio (Robinson 2019). La deficiencia en las bases de datos se debe a dificultades técnicas en la medición, por ejemplo, efecto botella, filtración pre-incubación, así como largos periodos de incubación que inducen a cambios en las comunidades microbianas (Dolan 2018). Sin embargo, se ha observado que periodos cortos de incubación, acompañados de una pre-filtración minimizan los cambios en la fisiología y la taxonomía de las comunidades microbianas mejorando la estimación de las tasas de respiración (Martínez-García et al. 2013, Maske et al. 2017).

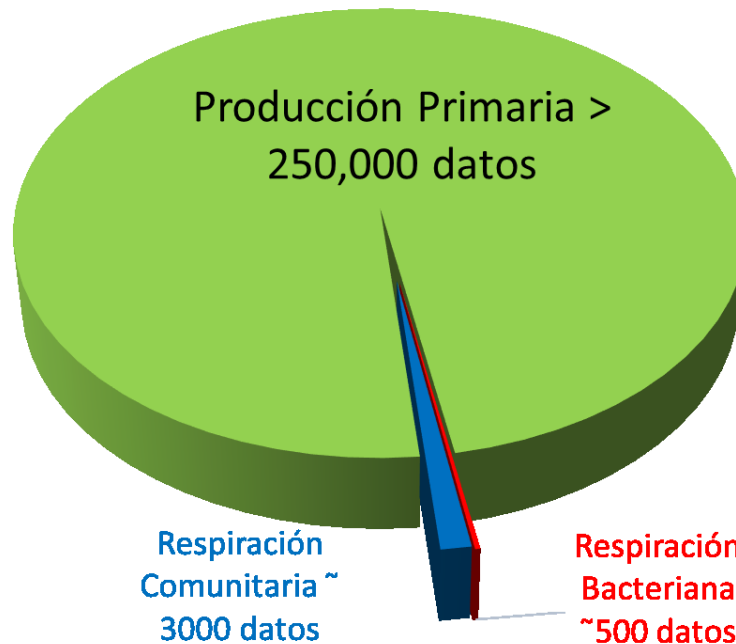


Figura 3. Proporción de las bases de datos sobre la respiración de la comunidad, bacteriana y la producción primaria (Dolan 2018, Robinson 2019).

Métodos y estrategias para estudiar las comunidades microbianas marinas

La técnica Winkler (1888) fue la primera aplicada al estudio de respiración. Con ella se mide el oxígeno disuelto en el agua mediante un análisis químico volumétrico utilizando un agente titulante, donde el volumen desplazado determina la concentración de oxígeno disuelto en la muestra (Montgomery et al. 2007). En 1892 Natterer utilizó la técnica Winkler aplicada a agua de mar y 30 años después lo hicieron Gaarder y Gran; sin embargo, el enfoque de estos estudios estaba dirigido a la comprensión de la fotosíntesis y la botella oscura (a partir de la botella oscura se deriva la medición de la respiración, pero ellos la utilizaban únicamente como control negativo) (Del Giorgio & Williams 2007).

Hasta la última parte de la década de 1960 comenzaron los estudios específicos del consumo respiratorio de oxígeno por Pomeroy y Johannes (1966 y 1968), ya que la fotosíntesis recibía un enfoque exclusivo. En esta época los microbios marinos no se consideraban cuantitativamente importantes en los ecosistemas, por lo que la respiración no se consideró importante en la primera mitad del siglo XX generando una subestimación y poca

significancia biogeoquímica a la respiración de los heterótrofos acuáticos (Del Giorgio & Williams 2007). Fue hasta 1964 que el ruso Romenenko planteó la hipótesis de que las bacterias desempeñaban un papel importante en el ciclo del carbono. En 1966 Pomeroy y Johannes introdujeron el uso de electrodos de oxígeno utilizando muestras concentradas para evitar largos periodos de incubación (Del Giorgio & Williams 2007).

Fue en 1971 cuando T. Packard desarrolló un procedimiento para estimar la respiración basado en el sistema de transporte de electrones bajo la saturación de un sustrato enzimático, lo cual representa las tasas de respiración potencial y que para convertirlas en tasas de consumo reales debe utilizarse la constante de conversión de 0.086 obtenida mediante determinaciones *in vitro*, pero tienen un error de $\pm 30\%$ (Packard et al. 1996).

En la actualidad existen instrumentos como los optodos, que son sensores ópticos que permiten medir diferentes variables como el oxígeno. Como ejemplo se tiene el Fibox 4 de 1 canal de Presens con sensores tipo PSt3 con un límite de detección de aproximadamente 0.47 μM (Bedoya Gutiérrez 2002).

Se ha propuesto un método espectrofotométrico que permite cuantificar las tasas de respiración *in-vitro* mediante una determinación de cinética enzimática (Bondyale-Juez et al. 2017a), en este método se debe adicionar sustrato, enzimas e INT (una sal de tetrazolio), el INT sustituye al O_2 como aceptor de electrones. Otra técnica espectrofotométrica pero utilizando incubaciones *in-vivo* confiere la ventaja de evitar largos tiempos de incubación previniendo cambios en la fisiología (Martínez-García et al. 2013, García-Martín et al. 2019). Sin embargo, se ha observado que el INT es tóxico para las células, invalidando la reducción del INT *in-vivo* (Villegas-Mendoza et al. 2015, 2019a, García-Martín et al. 2019).

Mediante la producción bacteriana (PB) se recupera el DOC lábil generado por la excreción, exudación y difusión de materia orgánica desde los productores primarios, la PB es un indicador de la cantidad de carbono que se integra como célula por unidad de tiempo (Del Giorgio & Duarte 2002). Actualmente, se utilizan métodos de incorporación de isótopos como ^3H timidina y ^3H -leucina para medir la producción bacteriana. El isótopo más utilizado

es ^3H -leucina debido a que, para realizar la estimación en términos de carbono, utiliza un solo factor de conversión lo que le confiere menor incertidumbre que el método de timidina (Smith 1992).

Además, es importante estimar la biomasa bacteriana para determinar el flujo de carbono, ya que provee una estimación de la energía almacenada en esta fracción de la comunidad biológica (Dolan 2018). No obstante, la determinación de la biomasa está sujeta a errores debido a la interferencia de detritos y otros organismos. Para estimar la biomasa bacteriana se requiere hacer conteo de células y además ajustarlo a factores de conversión. Un ejemplo utilizado para el conteo celular es la microscopía de fluorescencia que está basada en la excitación de marcadores fluorescentes que a cierta longitud de onda emiten luz. Esta técnica depende, en gran medida, de la sensibilidad de los marcadores y es usada en la microbiología marina para la cuantificación de la abundancia bacteriana (Rodríguez Martínez & Suescún Otero 2013).

3. Área de estudio

3.1 El Golfo de México

El Golfo de México (GM) es un mar semicerrado, con una profundidad promedio de ~4000 m en su región central (Martínez-López & Pares-Sierra 1998, Botello et al. 2005). Tiene dos aberturas, el estrecho de Florida que permiten la comunicación con el Océano Atlántico por y el Canal de Yucatán que lo conecta al Mar Caribe (Hofmann & Worley 1986, Martínez-López & Pares-Sierra 1998, Oey et al. 2005). El GM concentra una alta diversidad tanto de flora como fauna. Se estima que existen 144 especies de aves, 318 de peces, una gran variedad de poliquetos y crustáceos, además posee ecosistemas templados y subtropicales que incluyen arrecifes coralinos (Caso & Pisanty 2004).

El GM representa un 40% de la producción pesquera nacional de camarón y langosta y un 3% de la producción de ostión. De acuerdo con SAGARPA, se tiene una producción total de ostión de 7% en cultivo, además es una zona que permite el desove para los peces atún aleta azul, aleta amarilla y el atún rojo del Atlántico, especies de alto valor comercial (Hernández et al. 2018).

Además, el GM es una zona rica en petróleo (Botello, A.V.; Rendón von Osten, J.; Gold-Bouchot, G.; Agraz-Hernández 2005) cuya explotación en las costas mexicanas se ha incrementado desde los años 50's. De acuerdo con el comunicado 082 del paquete económico de México para el 2020, se propone crear una plataforma de producción de 1,915 miles de barriles de petróleo diarios, información que se encuentra especificada en el plan de negocios de Petróleos Mexicanos (PEMEX) 2019-2023 y estimaciones de la Secretaria de Energía. Debido a esto, la contaminación de los derivados de hidrocarburos podría ser uno de los problemas de mayor importancia ecológica en la actualidad (dada la explotación en las costas estadounidenses y considerando la advección al GM, componente importante de la dinámica en la dicha región) y a futuro (Botello, A.V.; Rendón von Osten, J.; Gold-Bouchot, G.; Agraz-Hernández 2005). Las repercusiones biológicas ante eventuales derrames petroleros afectan tanto a los niveles superiores de la cadena trófica como inferiores, por lo que caracterizar el

estado trófico de la región es de suma importancia para evaluar los posibles daños y cambios en las comunidades presentes.

3.2 Variabilidad atmosférica y oceánica en el Golfo de México

En el GM los vientos varían considerablemente de acuerdo con las diferentes escalas temporales y espaciales (fig. 4). En verano se presentan tormentas tropicales, un 60% de estas alcanzan intensidades de huracán (Caso & Pisanty 2004). Entre los meses de octubre a abril se intensifica la formación de Frentes o “Nortes” por el intercambio entre las masas de aire frías y secas provenientes del continente y las masas de aire tropicales que se encuentran en el golfo (Monreal y Salas 1997). Durante el último mes de primavera y el último de verano se presentan vientos relacionados a ciclones tropicales que soplan a través de todo el GM (Zavala-Hidalgo et al. 2014).

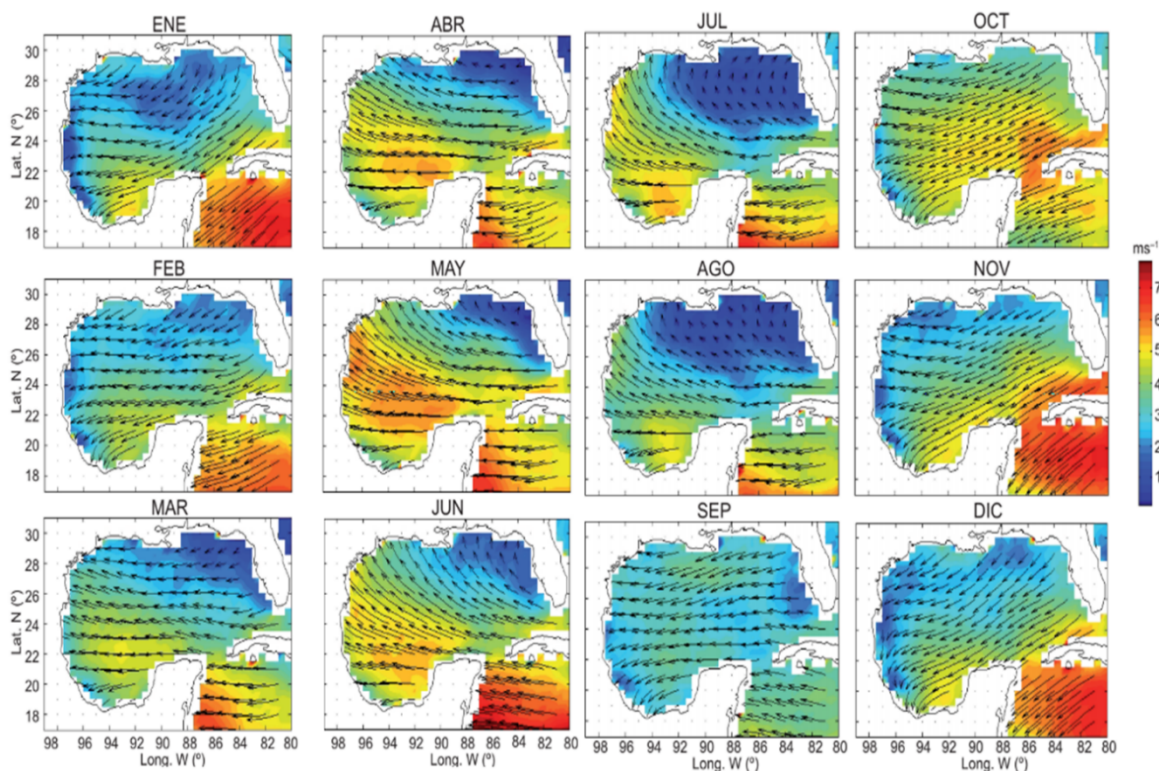


Figura 4. Climatología mensual (1996-2006) en el GM (Zavala-Hidalgo et al. 2014).

A partir de la base de datos QuikSCAT/Sea Winds para los años 1996-2006 (Zavala-Hidalgo et al. 2014). Encontraron que en verano los vientos provienen en una dirección noroeste

debido a la influencia del sistema de alta presión semipermanente del Noratlántico. Entre mayo y agosto los vientos son más intensos en el oeste y menos intensos en el noreste. En septiembre el patrón de los vientos cambia debido al desplazamiento del sistema de alta presión semipermanente del Noratlántico hacia el noroeste, favoreciendo la presencia de los vientos alisios en el sur del GM (Zavala-Hidalgo et al. 2014).

En términos hidrográficos, en el GM pueden encontrarse alrededor de siete masas de agua de acuerdo con la clasificación suministrada por Portela y colaboradores (2018) (tabla 2). La masa de agua que se encuentra en la capa superficial del GM es la remanente del Caribe (CSWr). Al entrar al GM, esta masa de agua puede transformarse en el agua común del Golfo (GCW) debido a la mezcla por convección (Botello et al. 2005, Portela et al. 2018). Además, está el agua subtropical subsuperficial del Atlántico Norte (NASUW) y agua tropical del Atlántico central (TACWn). Por debajo de la capa superficial se encuentra el agua intermedia del Antártico (AAIW) que se caracteriza por ser la menos salina con valores entre 34.86-34.89 g Kg⁻¹ y temperaturas entre 6.1-6.3° C (Monreal-Gómez et al. 2004). Por debajo de los 2000 m se encuentra el Agua Profunda del Atlántico Norte (NADW) con temperaturas de entre 4-5° C y salinidad de ~35.15 g Kg⁻¹ (Portela et al. 2018). La temperatura en el GM suele ser cálida por lo que se alberga una gran variedad de ecosistemas y especies, sin embargo, pasando los 2000 metros de profundidad, la temperatura disminuye a una media hasta alcanzar 4°C (Caso & Pisanty 2004).

Tabla 2. Principales masas de agua presentes en el GM. Límites en EOS-80 y en TEOS-10 (Portela et al. 2018).

Masas de agua en el GM Θ-SA. Límites en EOS-80 y la nueva definición en TEOS-10						
Masa de agua	Temperatura [°C]		Salinidad [ups/g Kg⁻¹]		Oxígeno disuelto	Intervalo de profundidad
	EOS-80	TEOS-10	EOS-80	TEOS-10	[mL L ⁻¹]	[M]
GCW	~22.5	20 a 22.5	<36.6	>36.8	2.5-4.2	50-150
AAIW	6-6.5	5.5 a 6.5	34.89-34.94	35.05-35.11	3-3.5	740-900
NADW	-	4 a 4.5	~35	~35.15	>4.5	>1200
CSWr	-	22 a 28	<36.5	<36.7	>4	50-150
NASUW	20-25	20 a 25	>36.6	>36.8	2.5-3.8	150-230
TACWn	~10.1	9 a 13	~35.35	35.25-35.9	2.1-2.2	400-600
TACW	-	8 a 20	-	35.1-36.6	<3	300-700

La distribución de las masas de agua en el GM están asociadas con la Corriente de Lazo de la cual se desprenden remolinos anticiclónicos (LCE) luego de su intrusión en el GM y con la formación de remolinos ciclónicos al interior del mismo (Guerrero-Hernández 2014), estos procesos de mesoescala son los componentes principales de la dinámica del GM (Oey et al. 2005, Counillon & Bertino 2009).

La Corriente de Yucatán fluye hacia el norte incursionando al interior del GM (Hofmann & Worley 1986, Counillon & Bertino 2009), forma la Corriente de Lazo y sale a través del Estrecho de Florida, convirtiéndose en la Corriente del Golfo (Counillon & Bertino 2009). Cuando la Corriente de Lazo penetra la región oriental del golfo, a la altura de los 27° N, su retroflexión genera remolinos anticiclónicos que se desprenden (en un intervalo de 3 a 17 meses, principalmente en el verano) (Oey et al. 2005) de la corriente. La traslación de estos remolinos anticiclónicos es de ~6 km por día y su tiempo de residencia de 9 a 12 meses (Vidal Lorandi & Vidal Lorandi 1997).

Las concentraciones de oxígeno disuelto en el GM se ven influenciadas por los remolinos anticiclónicos (que hunden) y los ciclónicos (elevan) la oxiclina (capa superficial de alto oxígeno por debajo de la cual aparece una capa de discontinuidad) (Biggs & Müller-Karger 1994). Por lo tanto, la profundidad y valor mismo del mínimo de oxígeno varía de acuerdo con cada región: en la zona noroccidental las concentraciones son de 2 mL L⁻¹ entre los 200 y 600 m de profundidad, mientras que en la zona sur el mínimo es de 2.4 mL L⁻¹ a los 200 m (Botello et al. 2005).

3.3 El ecosistema microbiano del Golfo de México

Para las cuencas de Perdido y Coatzacoalcos no se tienen completamente determinadas la magnitud ni la variabilidad de las tasas respiratorias. Aristegui y colaboradores (2005) reportan tasas de respiración (medidas mediante el consumo de oxígeno) para aguas intermedias del GM de 1 a 2 $\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$ arriba de los 500 m. Recientemente se han medido tasas de respiración mediante el consumo de oxígeno hasta los 1000 m con un valor de 0.2 a 0.3 $\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1} \text{ d}^{-1}$ (Robinson 2019). En el GM una región predominantemente oligotrófica la respiración pudiera exceder a la producción primaria donde la

remineralización de la materia orgánica y productividad estarían dominadas por comunidades microbianas principalmente heterótrofas (Del Giorgio & Duarte 2002).

Durante las campañas oceanográficas de marzo (Malla Fina 1, MMF-01) y septiembre (Malla Fina 2, MMF-02) de 2016 se cuantificaron distintas variables del metabolismo celular de procariotas y eucariotas marinos en muestras planctónicas con la finalidad de profundizar en el entendimiento del flujo de carbono de las regiones de Perdido y la Cuenca de Coatzacoalcos del Golfo de México.

4. Justificación

Estudiar el papel de las comunidades microbianas en el ecosistema marino es fundamental para la cuantificación del flujo de energía a través de los diferentes niveles de la red trófica y para comprender el funcionamiento de los ciclos biogeoquímicos marinos; por ejemplo, el ciclo del carbono, el del nitrógeno y el del azufre (Smith 1992). Sin embargo, estudios sobre la actividad metabólica, específicamente sobre las tasas respiratorias de las comunidades microbianas marinas son escasos (Robinson 2019).

Además, cuantificar comunidades microbianas presenta dificultades debido a la baja sensibilidad de los métodos presentando un sesgo espacial y temporal en la cuantificación de variables propias del metabolismo microbiano como respiración, producción y abundancia bacteriana (Aristegui 2002). La carencia de información sobre el estado fisiológico de las comunidades microbianas ocasiona incertidumbre en los balances del carbono total que se emplea para evaluar las consecuencias e impactos de posibles derrames de hidrocarburos en el océano como los ocurridos en el GM.

Por lo cual, el objetivo de este trabajo es presentar la información recabada a partir de la cuantificación de variables propias del metabolismo microbiano procedente de las campañas oceanográficas MMF-01 y MMF-02 sustentadas por el subproyecto 4 “Investigaciones de los procesos ecológico y ciclos biogeoquímicos en las regiones de Perdido y la Cuenca de Coatzacoalcos, perteneciente a la línea de investigación 2.

5. Hipótesis

En el GM, un ambiente predominantemente oligotrófico, se espera que la remineralización de la materia orgánica se encuentre dominada por la actividad de la comunidad procariota (organismos con un tamaño entre 0.2 a 2 μm). Estructuras de mesoescala y la mezcla vertical ponen a disposición de los productores primarios nutrientes que estimulan su actividad y biomasa lo que produce sustrato y promueve la actividad respiratoria de las comunidades de procariotas heterotróficos.

6. Objetivo general

Estimar variables metabólicas (producción y respiración) de las comunidades microbianas marinas en las regiones de Perdido y la Cuenca de Coatzacoalcos en el Golfo de México durante las campañas oceanográficas MMF-01 (marzo) Y MMF-02 (septiembre).

6.1 Objetivos específicos

- 1) Estimar la respiración, producción y abundancia bacteriana en el Golfo de México durante marzo (MMF-01) y septiembre (MMF-02).
- 2) Ampliar las bases de datos acerca de las tasas de producción, respiración de procariotas y eucariotas marinos para ampliar la base de datos global durante las campañas oceanográficas MMF-01 y MMF-02.
- 3) Comparar variables propias del metabolismo microbiano con variables obtenidas de CTD (Oxígeno disuelto, salinidad y temperatura).
- 4) Comparar las tasas de respiración, producción y abundancia bacteriana con información satelital (Producción primaria y ADT) del Golfo de México durante marzo (MMF-01) y septiembre (MMF-02).
- 5) Realizar el análisis estadístico univariado y multivariado.

7. Metodología

En los cruceros MMF-01 (marzo de 2016, fig. 5) y MMF-02 (septiembre de 2016, fig. 6) se estimaron variables del metabolismo microbiano como: abundancia bacteriana, producción bacteriana y actividad respiratoria de la comunidad total microbiana y de los procariotas en la Cuenca de Perdido y en la Cuenca Coatzacoalcos.

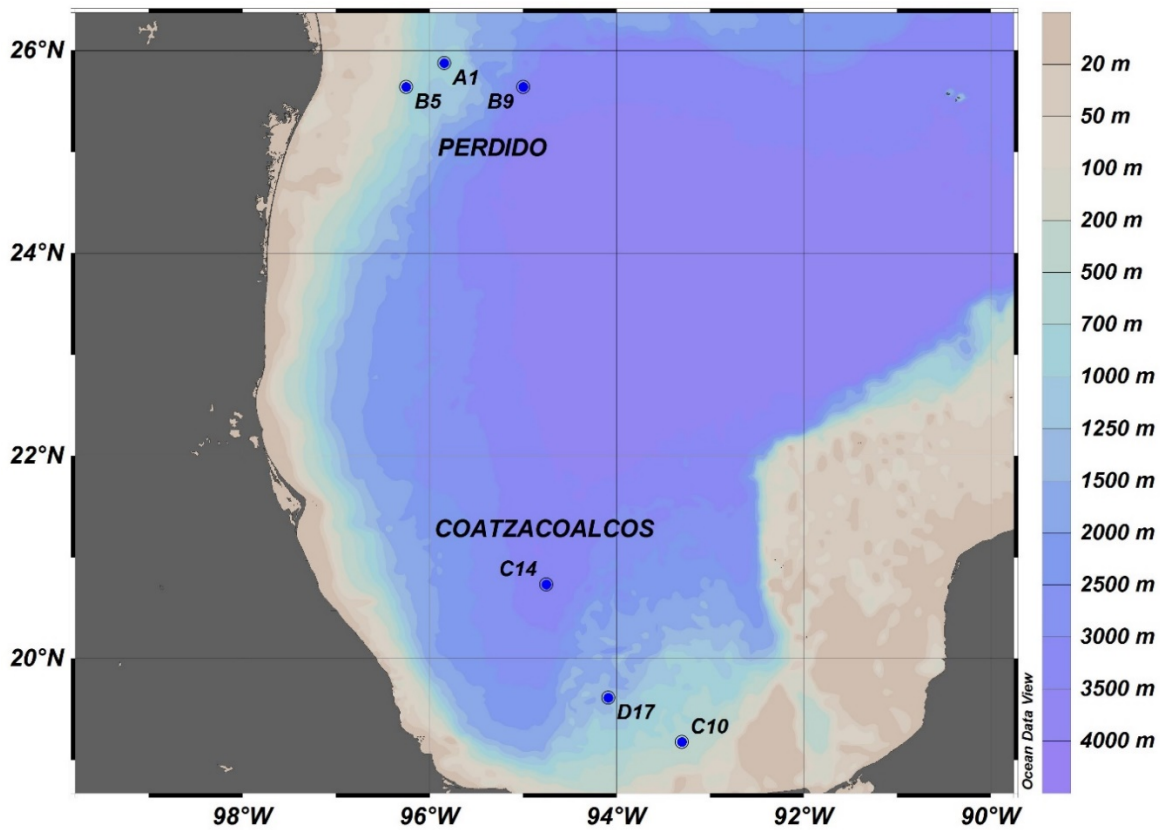


Figura 5. Área de estudio en el GM, donde B5, A1, B9 C14, D17 y C10 estaciones para MMF-01. En la barra de colores se presentan las profundidades en la zona de estudio

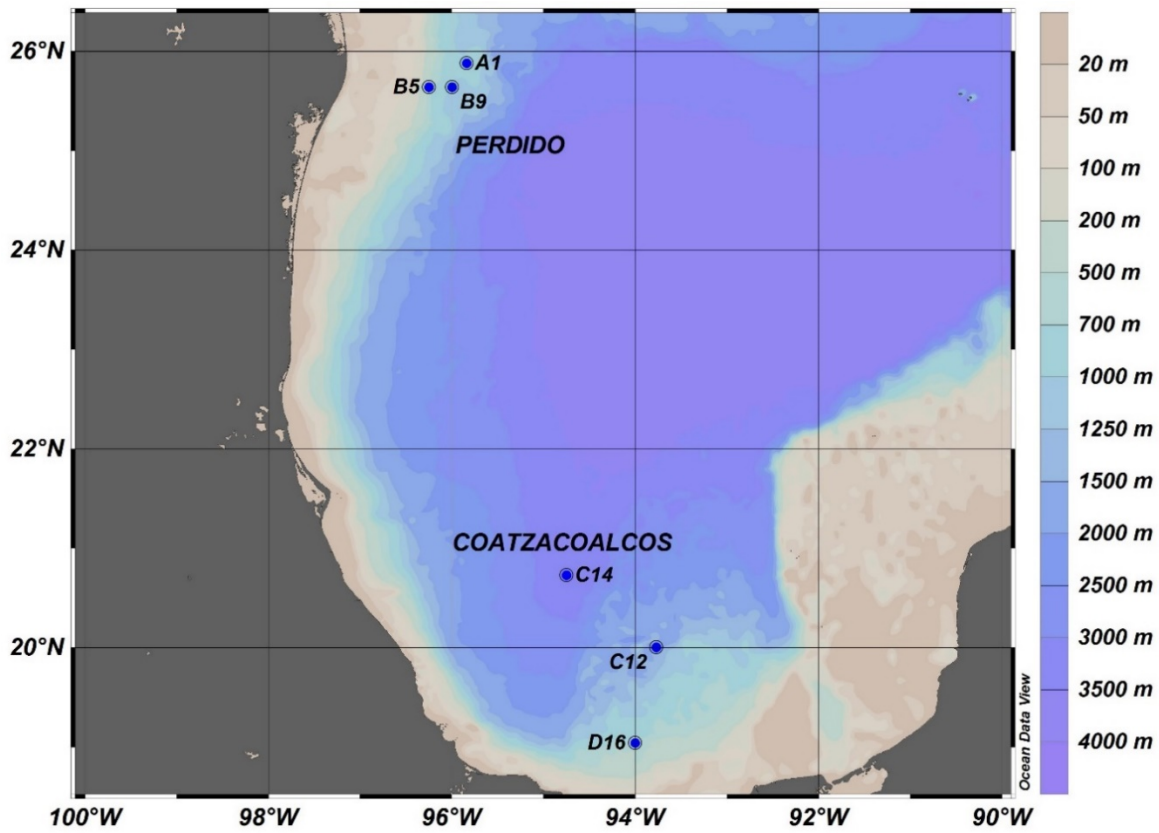


Figura 6. Área de estudio en el GM, donde B5, A1, B9 C14, C12 y D16 estaciones para MMF-02.
En la barra de colores se presentan las profundidades en la zona de estudio.

7.1 Abundancia bacteriana

Se colectaron muestras naturales *in situ* de 20 ml colocadas en viales de centelleo en cada una de las estaciones en cinco profundidades nominales (mínimo de oxígeno, 500 metros, máximo de fluorescencia, 30% de luz y 0.1% de luz). Las muestras fueron fijadas con formaldehído (2% solución final) para preservarlas. Posteriormente en laboratorio se utilizó un filtro GF/F como soporte de los filtros negros de policarbonato de 0.2 µm de 25 mm de diámetro (Poretics) y se filtró un volumen de muestra de 0.5 a 1 ml (para obtener un volumen de 20 a 40 células por campo), se añadió el colorante DAPI (4'6 -diamino-2 fenilindol; Molecular Probes, Oregón, USA) a una concentración de 10 µg mL⁻¹ y se incubó por 10 minutos. Se realizó el montaje en portaobjetos, se colocó un cubreobjetos por cada montaje y se añadió aceite de inmersión de baja fluorescencia. Para los conteos se utilizó un microscopio invertido Eclipse Ti-E (Nikon Instruments Inc.) con el paquete informático de análisis de imágenes NIS-Elements de Nikon. También se utilizó un microscopio de epifluorescencia (Carl Zeiss, Jena, Germany) con una lámpara de 175W de xenón (Lambda LS, Sutter).

El cálculo de la abundancia celular se realizó (ec. 3) considerando un conteo superior a 300 células (Kirchman et al. 1993)

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

Ec. 3. Abundancia bacteriana

Dónde:

PCM = el promedio de células por campo en la muestra.

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

V = volumen de muestra filtrado.

7.2 Determinación de la respiración mediante el consumo de oxígeno

De acuerdo con la metodología Del Giorgio (2012), se recolectaron muestras de agua mediante botellas oceanográficas Niskin en cinco profundidades nominales (mínimo de oxígeno, 500 metros, máximo de fluorescencia, 30% de luz y 0.1% de luz) para cada una de las estaciones de MMF-01 y MMF-02. Se estimaron tasas de respiración de la comunidad (Compuesta por organismos heterótrofos cuyo tamaño es mayor a 2 μm , por ejemplo: larvas de peces, zooplankton entre otros) y respiración procariota (heterótrofos con un tamaño entre 0.2 y 2 μm)(Aristegui et al. 2005). Para estimar la respiración de la comunidad (R_{com}), se dispusieron (por triplicado) 100 ml de muestra directamente en las botellas BOD previamente lavadas con peróxido de hidrógeno (H_2O_2 al 3%) en las cuales se instalaron parches sensibles al oxígeno (SP-PSt3-NAU-YOP) (PreSens, Regensburg, Germany). Mientras que las muestras para la respiración bacteriana (R_{pro}) se filtraron por vacío con un filtro de policarbonato de 1 μm para separar a la comunidad del picoplancton en la muestra de agua. Una vez realizada la filtración, 100 ml fueron puestos en botellas BOD (por triplicado), previamente lavadas con peróxido de hidrógeno (H_2O_2 al 3%) con parches sensibles al oxígeno (SP-PSt3-NAU-YOP) (PreSens, Regensburg, Germany). Estos parches tienen un diámetro de 0.5 cm y consisten en una lámina permeable al oxígeno cubierta por un aislante óptico que evita la interferencia de cualquier luz ambiental, el oxígeno molecular apaga la luminiscencia del complejo de metal porfirina generando una capa de oxígeno inmóvil que garantiza una alta resolución temporal y una medición sin intercambio de gases entre la cámara de incubación y el entorno (Warkentin et al. 2007).

Para evitar cambios en la saturación de los gases fue necesario controlar la temperatura. Por lo cual, las botellas de R_{com} y R_{pro} fueron incubadas a 18°C y en oscuridad para evitar la producción de oxígeno y durante un periodo de tiempo de 24 horas (para evitar cambios en las comunidades microbianas (Aranguren-Gassis et al. 2012)). Durante este intervalo de tiempo se monitoreó la concentración de oxígeno cada dos horas utilizando sensores tipo optodo usando una sonda de inmersión (DP-PSt3-YOP) con el sistema Fibox 4 (PreSens, Regensburg, Germany).

Precisión: $\pm 0.14 \mu\text{mol}$ a $2.83 \mu\text{mol}$, y $\pm 1.4 \mu\text{mol}$ a $283.1 \mu\text{mol}$.

Límite de detección: 15 ppb

Una de las ventajas de utilizar este sistema de medición es que se pueden obtener mediciones de oxígeno y temperatura continuas donde el tiempo, material y reactivos no son limitantes como en otras técnicas, como la Winkler que requiere periodos de espera para realizar la medición y únicamente se obtiene un valor final (Bondyale-Juez et al. 2017b).

7.3 Actividad respiratoria por célula

Es la razón entre la tasa de respiración procariota (R_{pro}) dividida entre la abundancia celular por litro (AB) (ec. 4).

$$ARC \left(\frac{\mu\text{mol O}_2}{\text{cél día}} \right) = \frac{R_{pro} \left(\frac{\mu\text{mol O}_2}{\text{L Día}} \right)}{AB \left(\frac{\text{cél}}{\text{L}} \right)}$$

Ec. 4. Actividad respiratoria por célula

7.4 Eficiencia de crecimiento bacteriano (BGE)

Es la proporción de la demanda de carbono para la producción bacteriana (Dolan 2018) (ec. 5) .

$$BGE = \frac{PB \left(\frac{\mu\text{M C}}{d} \right)}{PB \left(\frac{\mu\text{M C}}{d} \right) + R_{pro} \left(\frac{\mu\text{M}}{d} \right)}$$

Ec. 5. Eficiencia de Crecimiento

7.5 Producción Bacteriana

La producción bacteriana (PB) se estimó mediante la incorporación de ^3H -leucina por triplicado en cinco profundidades nominales (mínimo de oxígeno, 500 metros, máximo de fluorescencia, 30% de luz y 0.1% de luz). A 2 ml de muestra se les añadieron 5.1 μl de ^3H -leucina, posteriormente fueron centrifugados a 16 000x g durante 10 minutos según la técnica de Smith y Azam (Smith 1992) utilizando como blanco el ácido tricloroacético al 5 %. La producción de carbono fue determinada por la estimación de síntesis proteica. La información obtenida a partir de la técnica de ^3H -leucina está basada en factores de conversión empíricos que convierten el contenido de proteína celular a contenido de carbono (ec. 6)

$$\text{Producción} = \text{Leu} * 131.2 * (\% \text{Leu})^{-1} * \frac{(C)}{\text{proteína}} * ID$$

Ec. 6. Producción bacteriana

Dónde:

131.2 g mol^{-1} = masa molecular de leucina.

Leu = tasa de incorporación de la leucina ($\text{mol L}^{-1} \text{ h}^{-1}$).

$\% \text{Leu}$ = fracción de la leucina en la proteína 0.073.

$C/\text{proteína}$ = razón celular 0.86.

ID = dilución isotópica 2.

Precisión: Coeficiente de variación 2-7%.

7.6 Datos de Sensores Remotos

La topografía dinámica absoluta (ADT, cm) diaria y las velocidades geostróficas asociadas (cm s^{-1}) fueron obtenidas de la base de datos (AVISO, <http://www.aviso.oceanobs.com>) con una resolución de $\sim 33 \times 33$ km (Gómez-Ocampo et al. 2017). Para el análisis de la producción primaria se utilizó el modelo VGPM (*Vertical Generalized Production Model*) propuesto por Behrenfeld y Falkowski (1997a-1997b) obtenido de la página web de la Universidad del Estado de Oregon con una resolución de 19×19 km

<http://www.science.oregonstate.edu/ocean.productivity/> . Los datos fueron obtenidos de MODIS-Aqua 2016.

Como cortesía del M. Sc. Jorge Velásquez se presentan figuras de la Topografía dinámica absoluta no estérica (ADTNE) generadas a partir de la base de datos COPENICUS (<http://marine.copernicus.eu/services-portfolio/access-to-products/>

SEALEVEL_GLO_PHY_L4_REP_OBSERVATIONS_008_047). Con una resolución espacial de 0.25° (~ 25 km) Cada imagen corresponde al promedio, por cada coordenada, de 10 días antes y después. En el cálculo se despreciaron valores de batimetría más someros que 200 metros.

7.7 Análisis de variables obtenidas por medio de CTD

Las variables de oxígeno disuelto, salinidad y temperatura fueron previamente analizadas en Matlab versión 8.3.0 donde se corrigió de salinidad práctica a salinidad absoluta y de temperatura *in situ* a temperatura conservativa con la ecuación termodinámica de estado Teos-10 (Gibbs Seawater (GSW) Oceanographic Toolbox Getting started with TEOS-10 and the 2011). Posteriormente fueron procesados mediante el uso del software ODV (Ocean Data View) versión 4.0, se realizaron interpolaciones de secciones de las variables contra la profundidad con una escala de 90×100 por milla con el interpolador DIVA.

7.8 Análisis Estadístico

Las variables fueron analizadas con 95% de confianza y 5% de error para determinar la distribución normal de cada dato. El grado de asociación lineal de dos variables se determinó con el coeficiente de correlación de Pearson, para ello se obtuvo el r crítico a través de tablas estadísticas. Además, se calculó la desviación estándar en las variables propias del metabolismo microbiano. Los cálculos fueron realizados de forma manual y en Microsoft Excel 2016 MSO.

$$Pearson = \frac{COV(xz)}{S_x S_z}$$

Ec. 7. Coeficiente de Pearson

$$S_x = \sqrt{\frac{\sum (x_i - \bar{x})^2}{n-1}}$$

Ec. 8. Desviación estándar para la variable x (IDEM para z)

Dónde:

COV= Covarianza.

DS= Desviación estándar

n = total de datos

$\bar{x}$: promedio aritmético del total de datos de la variable x.

8. Resultados

8.1 Remolinos de mesoescala y la producción primaria en el GM en el mes de marzo y septiembre 2016

En la figura 7 se muestra la topografía dinámica absoluta del mar en el Golfo de México para los meses de marzo y septiembre de 2016. En marzo la circulación fue predominantemente ciclónica en las cuencas de Perdido y Coatzacoalcos. Para septiembre, el remolino anticiclónico Poseidón desprendido de la Corriente del Lazo en abril de 2016 y la mezcla de remolinos anticiclónicos en etapa de decadencia que se desprendieron de la corriente del Lazo en el 2015 (Nautilus 1 y 2 y Olympus) están presentes o cercanos a la Cuenca de Perdido mientras que en la Cuenca de Coatzacoalcos se observa la circulación ciclónica semipermanente típica de la región de Campeche (Salas-de-León et al. 2004, Portela et al. 2018).

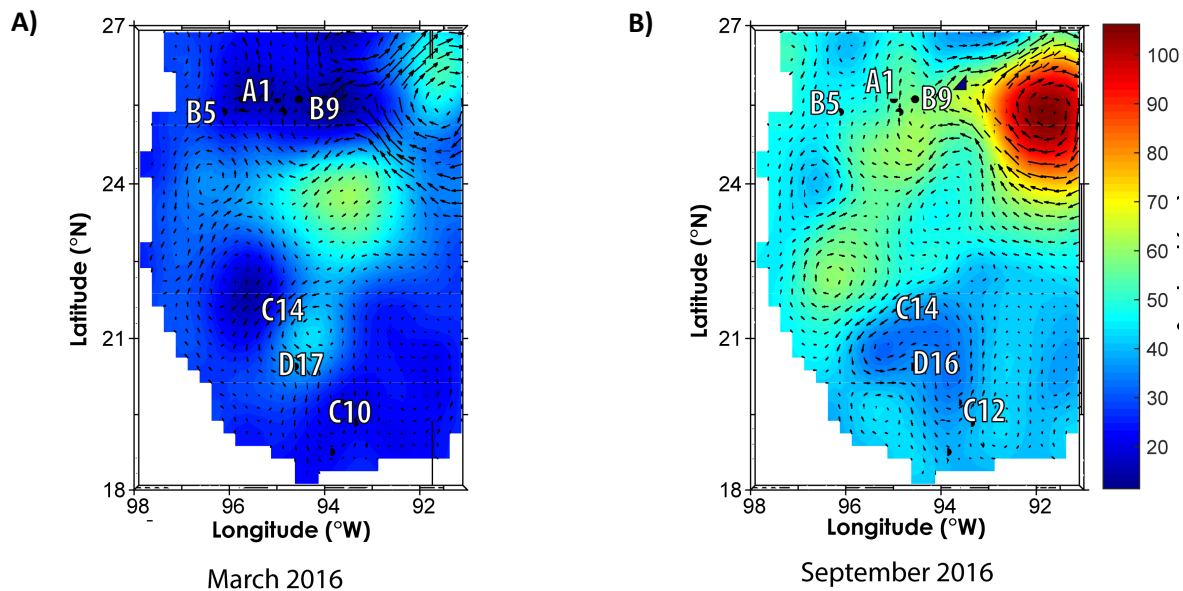


Figura 7. Presencia de remolinos de mesoescala en las zonas de estudio del GM determinados a partir del ADT promedio para A) marzo y B) septiembre 2016.

De acuerdo con el modelo VGPM, la producción primaria fue mayor en marzo que septiembre (0.5 a $1.5 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ y de 0.2 a $1 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, respectivamente) (fig.18). Además, se observa que las estaciones con mayor cercanía a la costa tanto en Perdido como en Coatzacoalcos son las que presentan mayor producción primaria $\sim 0.5 \text{ C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$.

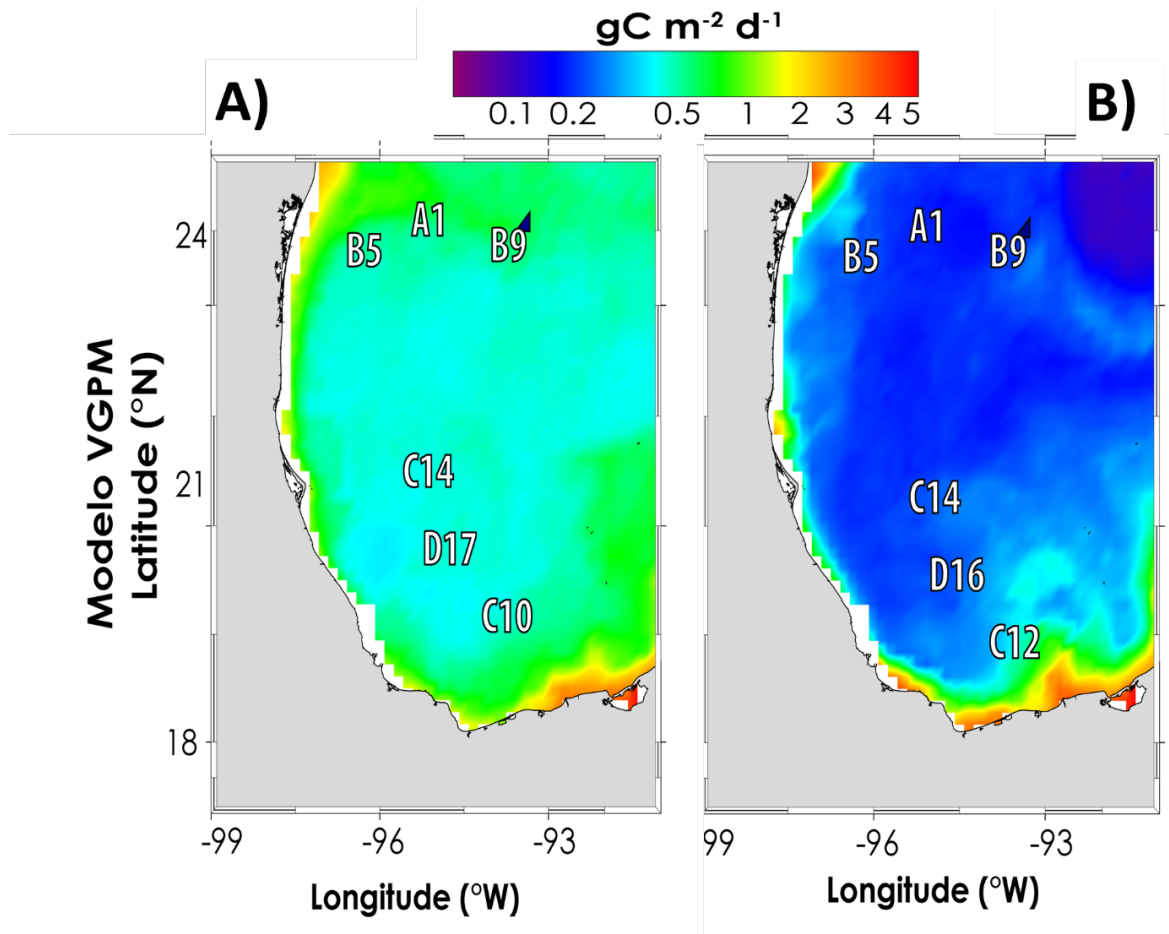


Figura 8. Producción primaria en el GM en el panel A) MMF-01-marzo y B) MMF-02-septiembre obtenida con el modelo VPGM de la Universidad de Oregon.

8.2 Cuenca de Perdido (Zona Norte)

8.2.1 Remolinos de mesoescala en la cuenca de Perdido en marzo y septiembre de 2016

En la figura 9 se presenta la topografía dinámica absoluta no estérica (eliminando el efecto de expansión/compresión de la superficie del mar que es producido por calentamiento/enfriamiento debido al intercambio de energía en forma de calor con la atmósfera) para las campañas oceanográficas MMF1 y MMF2 de la Cuenca de Perdido. El ADTNE permite observar las estructuras de mesoescala ciclónicas y anticiclónicas. En marzo, las estaciones de la región norte del GM estaban bajo influencia de remolinos ciclónicos (fig. 9.A) mientras que en septiembre, las estaciones norte estaban bajo la influencia de remolinos anticiclónicos en etapa de decadencia desprendidos de la Corriente del Lazo (Nautilus 1 y 2 desprendidos en mayo de 2015 y Olympus desprendido en octubre de 2015) y además, comenzando a mezclarse con el remolino anticiclónico Poseidón desprendido en abril de 2016 de la corriente del Lazo (fig. 9.B). En septiembre, las estaciones B5 y A1 presentan circulación ciclónica mientras que la estación B9 se ve influenciada por Poseidón y la mezcla de los remolinos anticiclónicos en decadencia Olympus y Nautilus 1 y 2 (fig. 9.B)

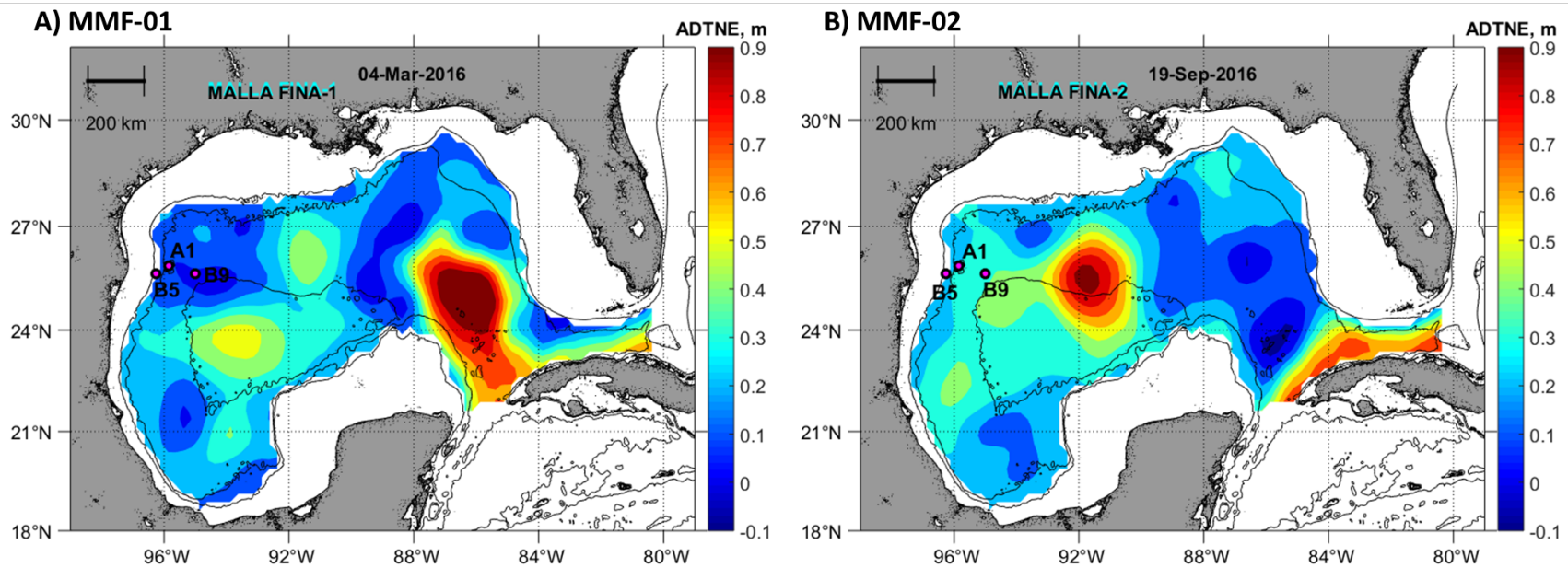


Figura 9. Estructuras de mesoescala presentes en las estaciones de la Cuenca de Perdido. A) MMF-01-marzo y B) MMF-02-septiembre 2016.

8.2.2 Temperatura, anomalía de la densidad, salinidad y oxígeno disuelto en la cuenca de Perdido en marzo y septiembre de 2016

En marzo y como efecto remanente de la profundización de la capa de mezcla (MLD) por la convección invernal de los meses previos al muestreo, la temperatura de la columna de agua fue relativamente homogénea hasta los 150 m de profundidad (temperaturas entre 15° y 20° C (fig.10.A)). En el mismo mes, la anomalía de densidad potencial (σ_0) reflejó un levantamiento de la isopícnica (fig. 10.C) de 25 Kg m⁻³ en la estación A1 como consecuencia de la presencia de estructuras de mesoescala ciclónicas (fig. 9.A). Respecto a la salinidad, en marzo se observó un intervalo de 35.25 g Kg⁻¹ a 36.5 g Kg⁻¹ desde superficie hasta 500 m con la presencia de una pluma de agua más dulce posiblemente atribuida a descargas de ríos en la estación B5 (mayor cercanía a la costa) (fig.10.E). Finalmente se observa mayor concentración de oxígeno disuelto (5 y 4.5 ml l⁻¹ hasta los 80 metros en la estación A1 se observa mayor oxígeno disuelto en los primeros 100 metros) (fig.10.G).

En septiembre se observó mayor estratificación con temperaturas de 20°C a 30°C en los primeros 150 metros de profundidad (fig.10.B). Se observó mayor salinidad (36.5 g Kg⁻¹) hasta los 180 metros (fig.10.F). Para el oxígeno disuelto el valor máximo se encontró en un intervalo de profundidad de los 50 a 100 metros y fue de 4.5 ml l⁻¹ (fig.10.H).

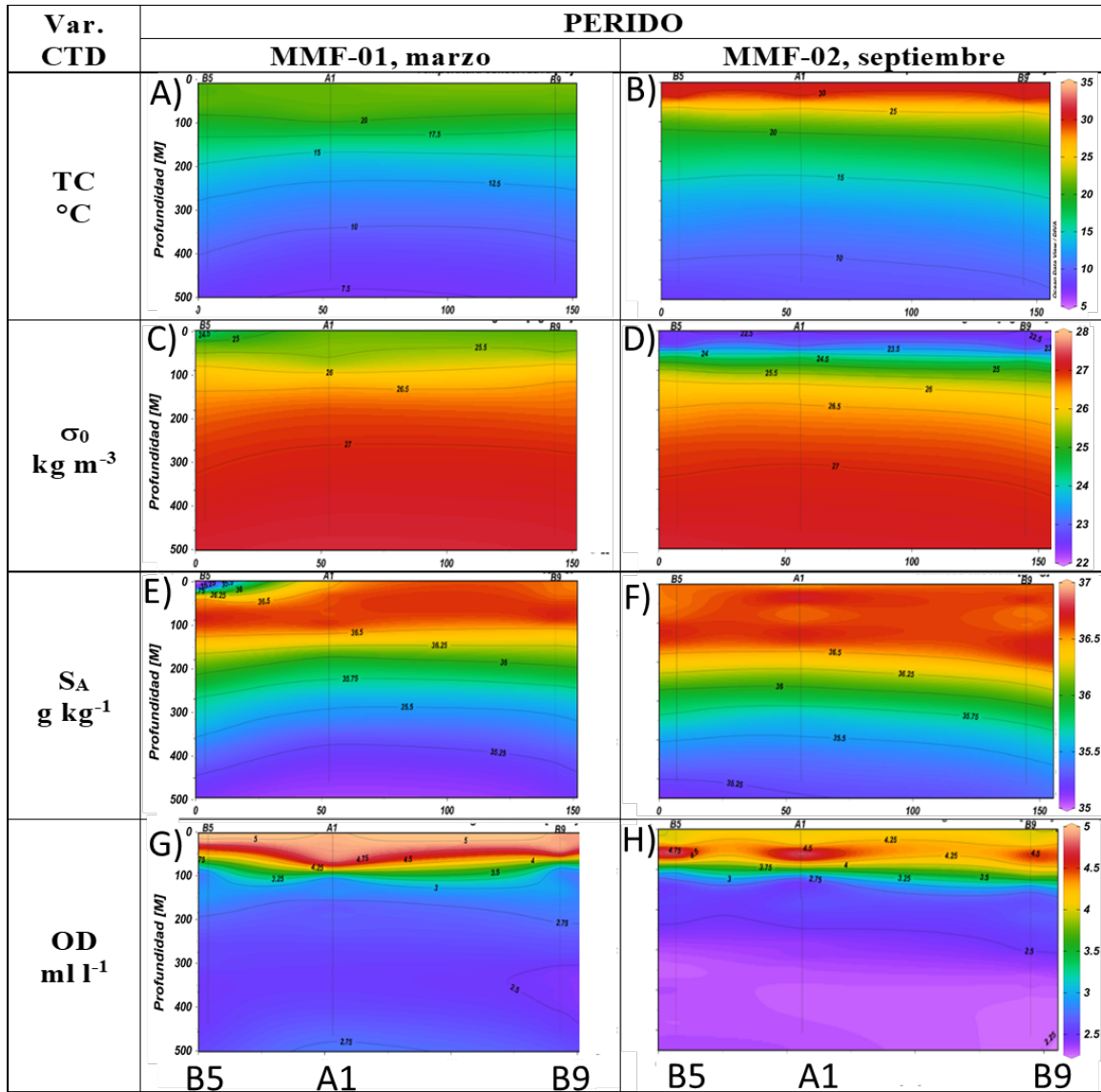


Figura 10. Secciones de temperatura conservativa (A, marzo y B, septiembre), sigma 0 (C, marzo y D, septiembre), salinidad absoluta (E, marzo y F, septiembre) y oxígeno disuelto (G, marzo y H, septiembre) en la cuenca de Perdido en el 2016 en el GM.

Para marzo la concentración de oxígeno disuelto fue mayor que en septiembre siendo la estación A1 donde se observó el valor más alto en superficie 218 $\mu\text{mol O}_2 \text{ L}^{-1}$ (fig. 11). Para ambas campañas oceanográficas la concentración de oxígeno muestra un decremento hacia

las profundidades con un mínimo en los 400 metros que corresponde a la presencia de la TACW (Tropical Atlantic Central Water). Durante el mes de marzo se observó una oxícula más somera (70 m) que en septiembre (100 m) una diferencia posiblemente producida por la circulación predominantemente ciclónica en marzo (eleva la oxícula) y predominantemente anticiclónica en septiembre (se profundiza la oxícula por la presencia de los anticiclones en decadencia: Nautilus 1 y 2 y Olympus) (fig. 11 y fig. 9).

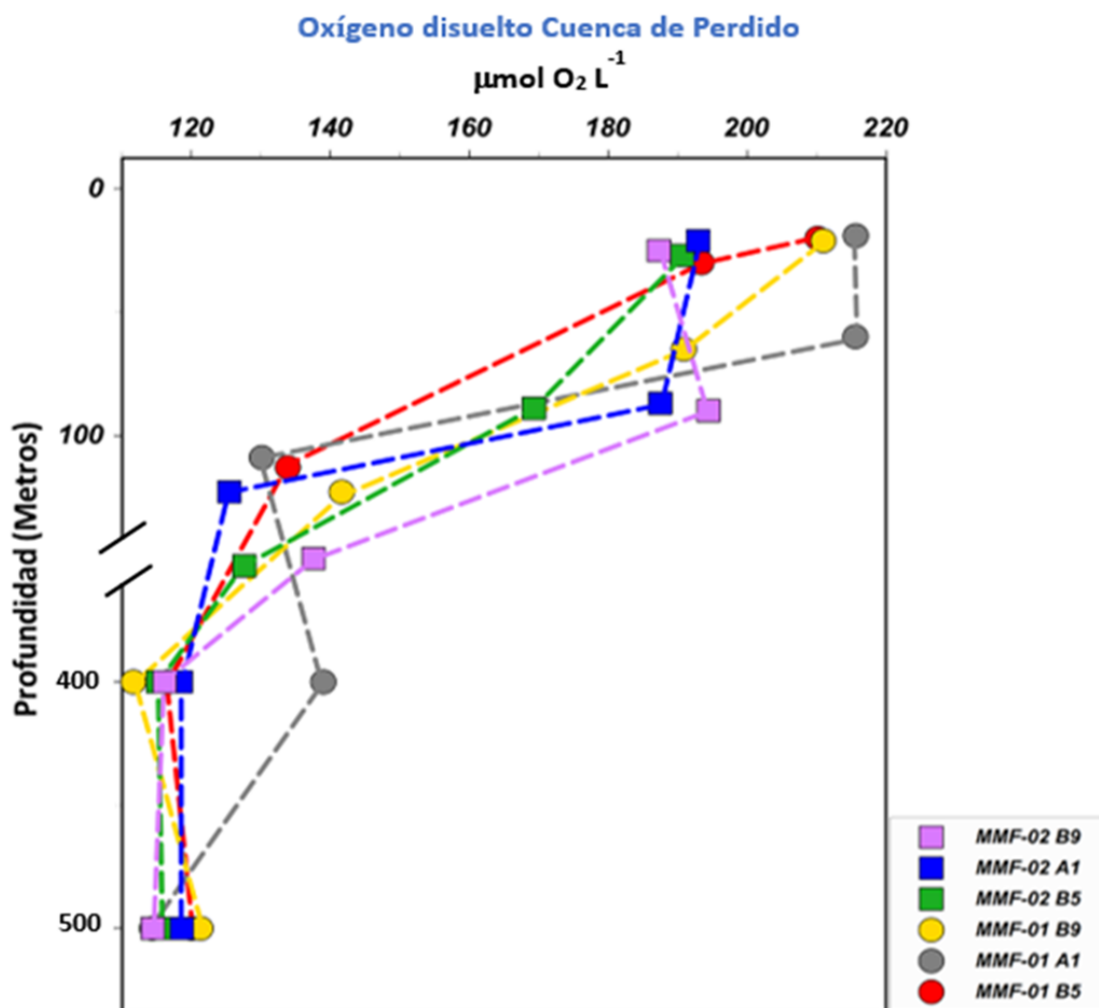


Figura 11. Perfil de oxígeno disuelto: en la Cuenca de perdido la estación B5 es la más cercana a la costa y B9 es la estación más oceánica.

8.2.3 Variables microbianas en la cuenca de Perdido durante el mes de marzo y septiembre de 2016

Respiración

En promedio, R_{com} en la Cuenca de Perdido fue mayor en la estación más cercana a la costa y disminuyó hacia la zona oceánica en ambos cruceros. En marzo se observa una R_{com} favorecida por una circulación ciclónica con valores promedio de 4.71, 2.94 y 1.33 $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ d}^{-1}$, en la estación B5 A1 y B9 respectivamente (fig.12). Para R_{pro} los valores promedio fueron 3.77, 5.29 y 0.89 $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ d}^{-1}$ (fig.13). En septiembre no se observan resultados de respiración en la estación B5 debido a problemas con la incubación. Los valores promedio de R_{pro} fueron 5.1 y 0.9 $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ d}^{-1}$ y de R_{com} de 4.2 y 0.9 $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ d}^{-1}$ para las estaciones A1 y B9 (fig.12 y 13).

Además, se observó que el porcentaje de la respiración bacteriana con respecto a la respiración de la comunidad significó del 25 al 100% del total de la respiración. En profundidades por debajo de los 400m la R_{pro} representa del 50 al 100% de R_{com} en las tres estaciones (fig.14) La correlación lineal de Pearson entre R_{pro} con R_{com} fue de 0.631 para marzo y 0.76 para septiembre con una probabilidad de $p < 0.05$ (fig.15). Además, el consumo de oxígeno por procariotas representa del 3 al 3.3% del oxígeno disuelto en la cuenca de Perdido.

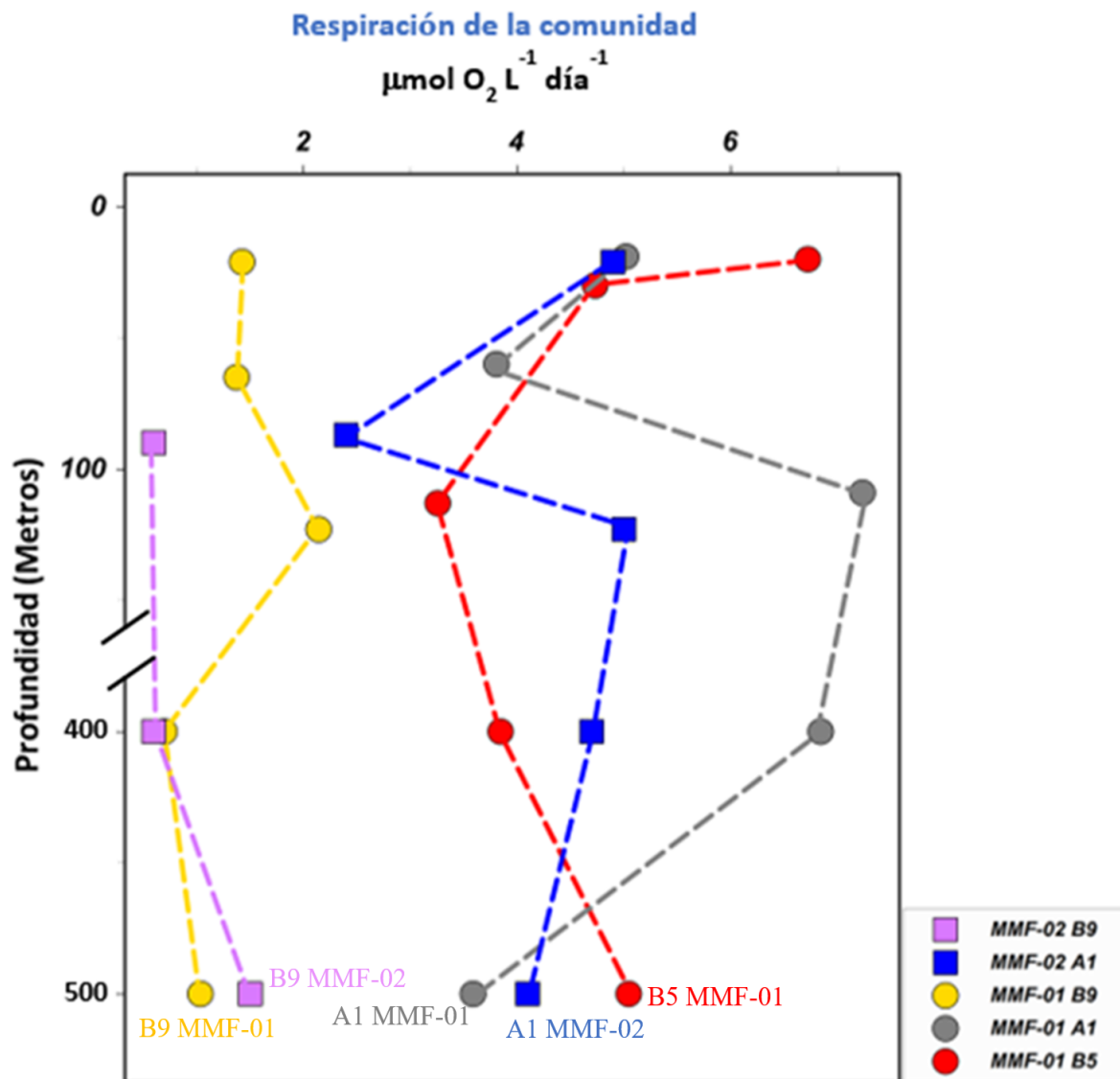


Figura 12. Perfil de R_{com} en la Cuenca de perdido donde B5 es la estación más cercana a la costa, A1 intermedia y B9 la más alejada de la costa.

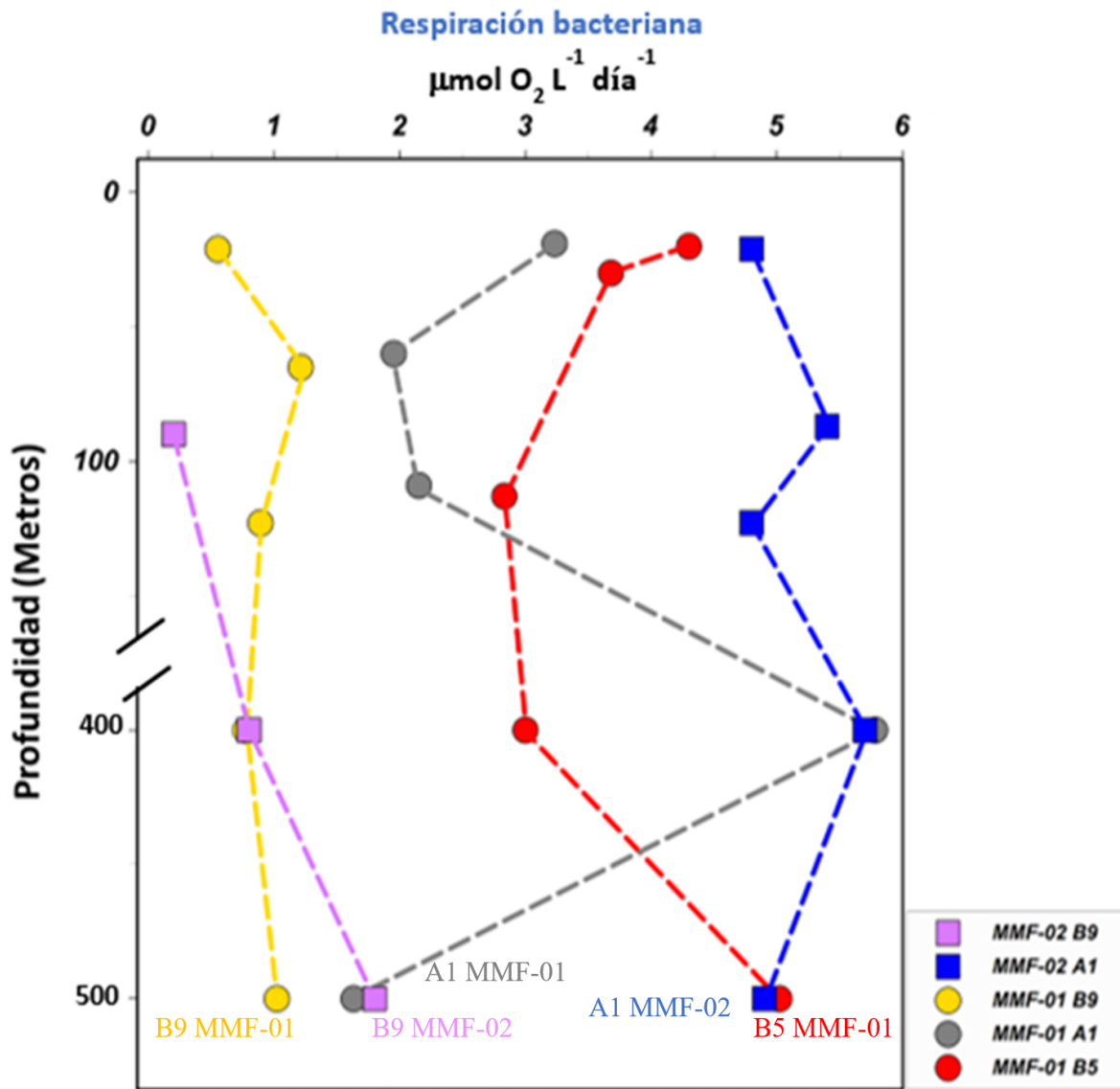


Figura 13. Perfil de R_{pro} : en la Cuenca de perdido donde B5 es la estación más cercana a la costa, A1 intermedia y B9 la más alejada de la costa.

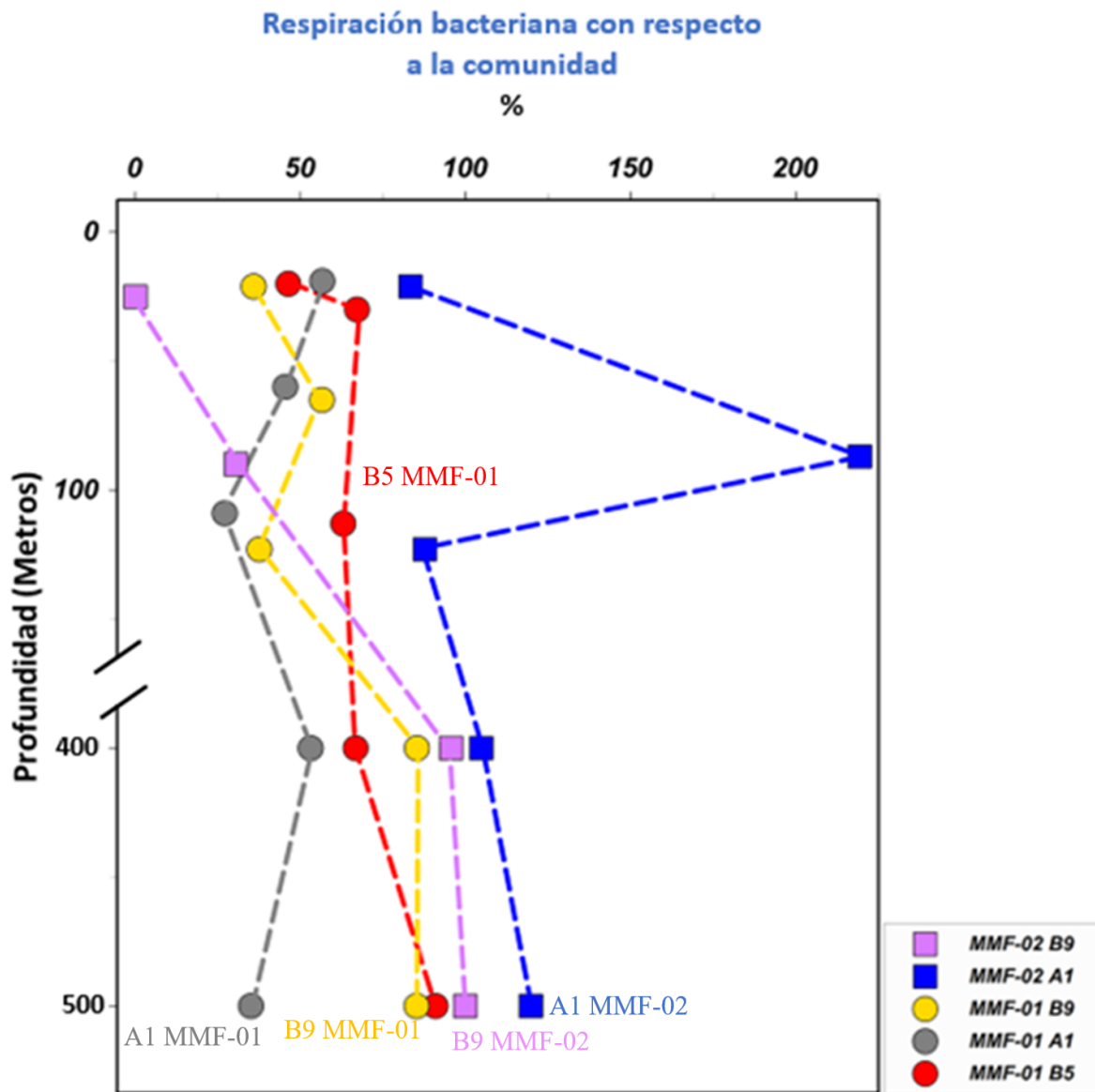


Figura 14. Perfil del porcentaje de R_{pro} : en la Cuenca de perdido donde B5 es la estación más cercana a la costa, A1 intermedia y B9 la más alejada de la costa.

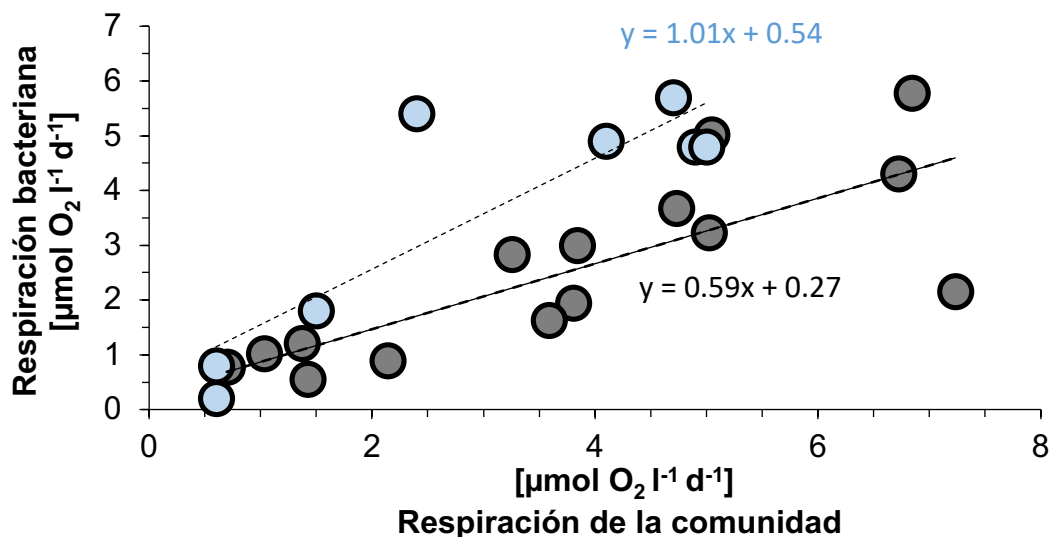


Figura 15. Relación entre las tasas de R_{pro} vs R_{com} en la cuenca de Perdido MMF-01, marzo (círculos grises, línea sólida, $R^2 = 0.63$, $p < 0.05$, $n = 15$) y MMF-02, septiembre (círculos azules, línea punteada, $R^2 = 0.76$ $p < 0.05$, $n = 8$.) en 2016.

Abundancia bacteriana y actividad respiratoria por célula

En marzo la abundancia bacteriana en la Cuenca de Perdido tuvo valores promedio de 1.03 , 1.62 , y 1.64×10^5 cel ml^{-1} en la estación B5, A1 y B9, respectivamente (fig. 16). La actividad respiratoria por célula en la región de perdido durante marzo se incrementó con la profundidad (fig. 17) excepto en la estación A1 donde se observó mayor actividad respiratoria por célula a los 400 metros de profundidad. En septiembre la AB tuvo valores promedio de 1.49×10^5 , 1.26×10^5 y 1.58×10^5 cel ml^{-1} para las estaciones B5, A1 y B9 respectivamente (fig. 16), entre los 100 y 150 metros se presentó el máximo valor para las estaciones A1 y B9. Además, se encontró una actividad respiratoria bacteriana incrementando con la profundidad, donde la estación A1 presentó mayor actividad que la estación B9 (fig. 17). Se observó, para ambas temporadas, un máximo profundo de AB que se profundiza a medida que las estaciones se desplazan hacia el interior del GM, es decir, dicho máximo es más superficial para B5 y más profundo para B9 (flechas negras continuas para MMF-02, septiembre y discontinuas para MMF-01, marzo; fig. 16). Además, estos máximos son más someros en el mes de marzo dominado por actividad ciclónica comparado con septiembre dominado por actividad anticiclónica. Es decir, que el

desplazamiento de este máximo de AB puede no sólo deberse al cambio estacional sino a la presencia de estructuras de mesoescala.

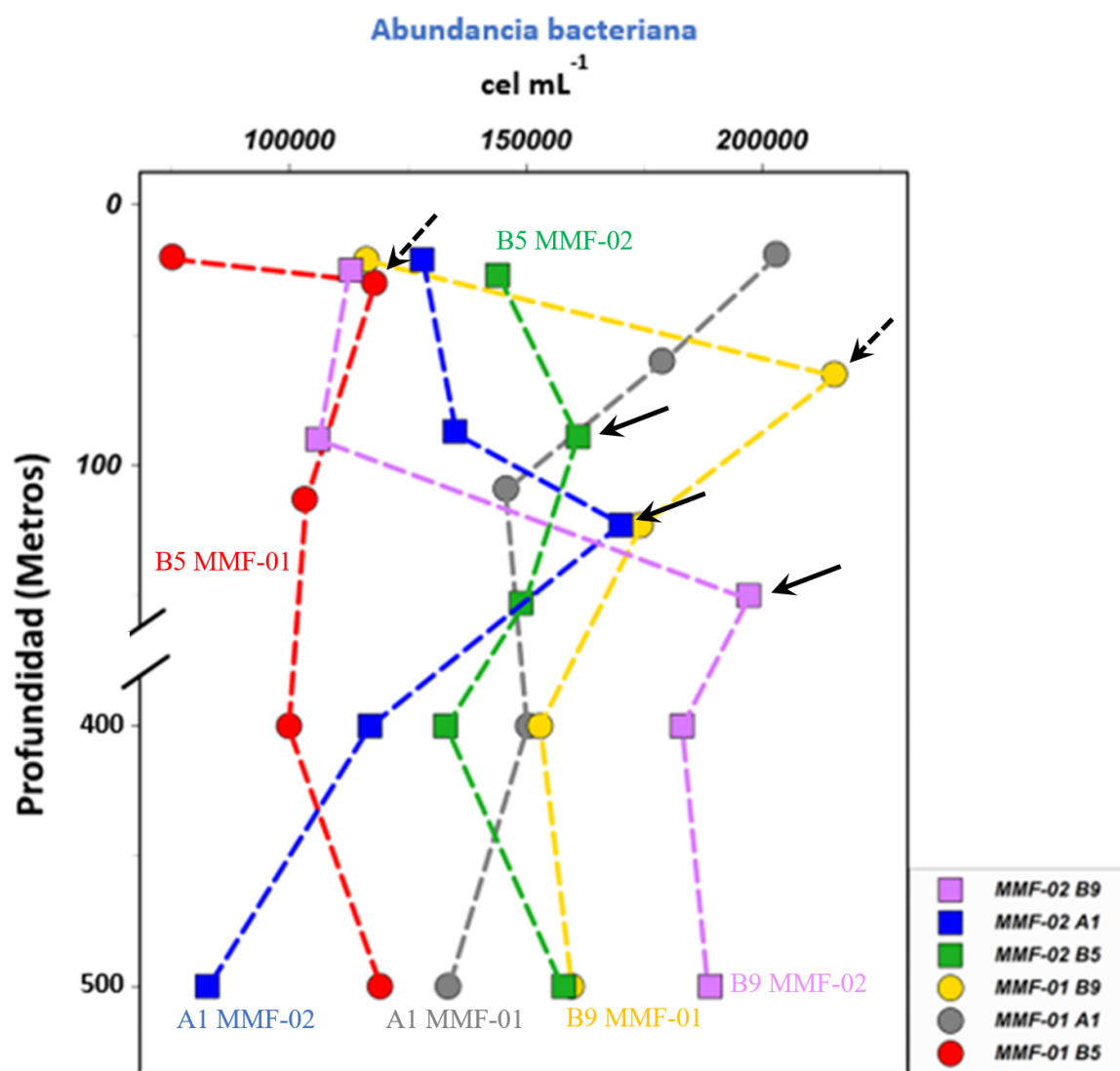


Figura 16. Perfil de AB: en la Cuenca de perdido donde B5 es la estación más cercana a la costa, A1 intermedia y B9 la más alejada de la costa. Máximo profundo de AB (flechas continuas MMF-02 y flechas discontinuas MMF-01).

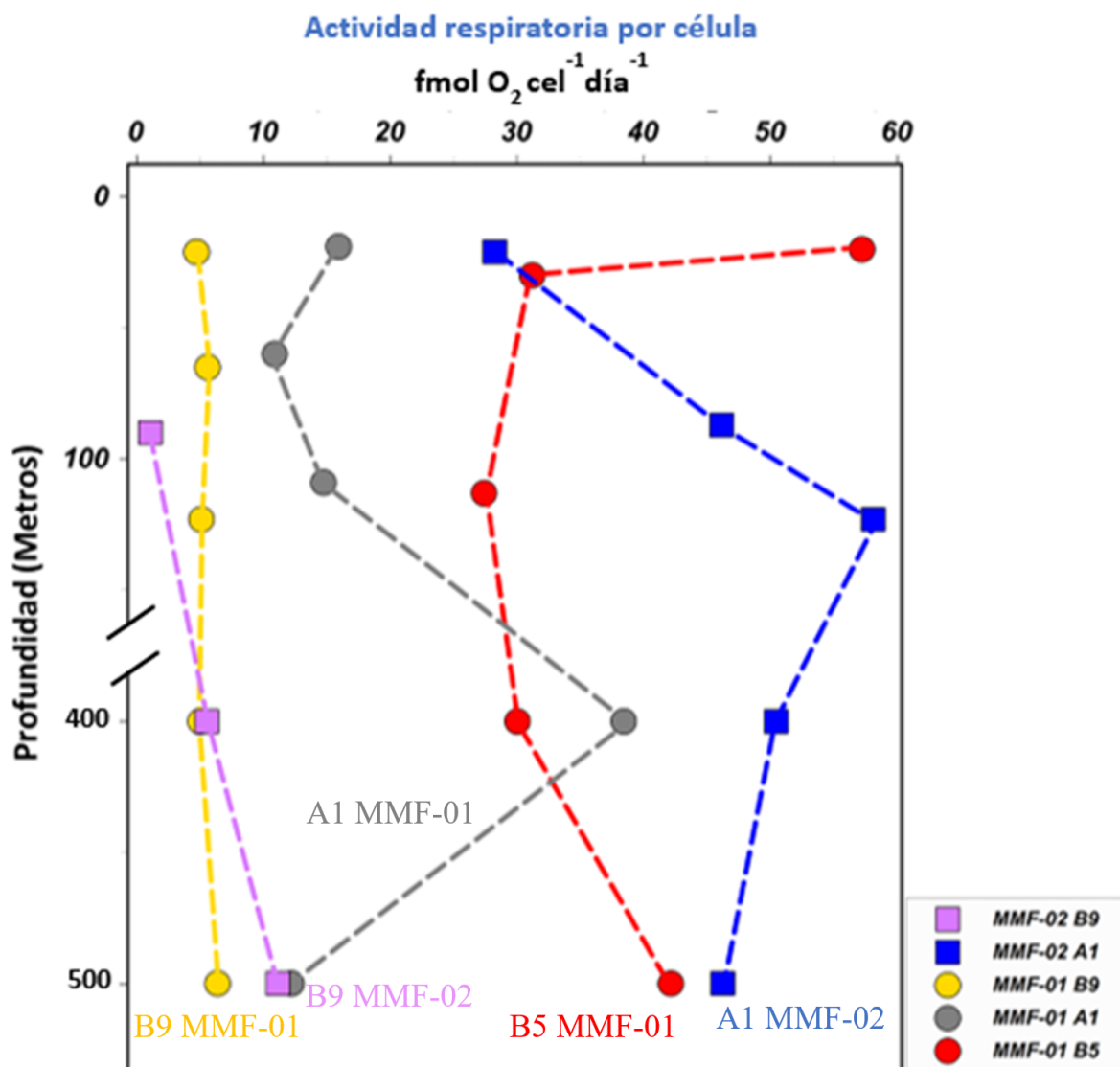


Figura 17. Perfil de la actividad respiratoria por célula: en la Cuenca de perdido donde B5 es la estación más cercana a la costa, A1 intermedia y B9 la más alejada de la costa.

Producción bacteriana

Se observó una mayor producción bacteriana en las estaciones cuya actividad respiratoria fue mayor; por ejemplo, durante el muestreo de marzo en la estación B5 el promedio de PB fue de $10.36 \mu\text{M C d}^{-1}$, $5.1 \mu\text{M C d}^{-1}$ en la estación A1 y $5.1 \mu\text{M C d}^{-1}$ en la estación B9. En septiembre los promedios fueron de 1.51, 0.36, $0.25 \mu\text{M C d}^{-1}$ respectivamente donde la estación B5 con mayor cercanía a la costa fue la que presentó mayor PB (fig. 18).

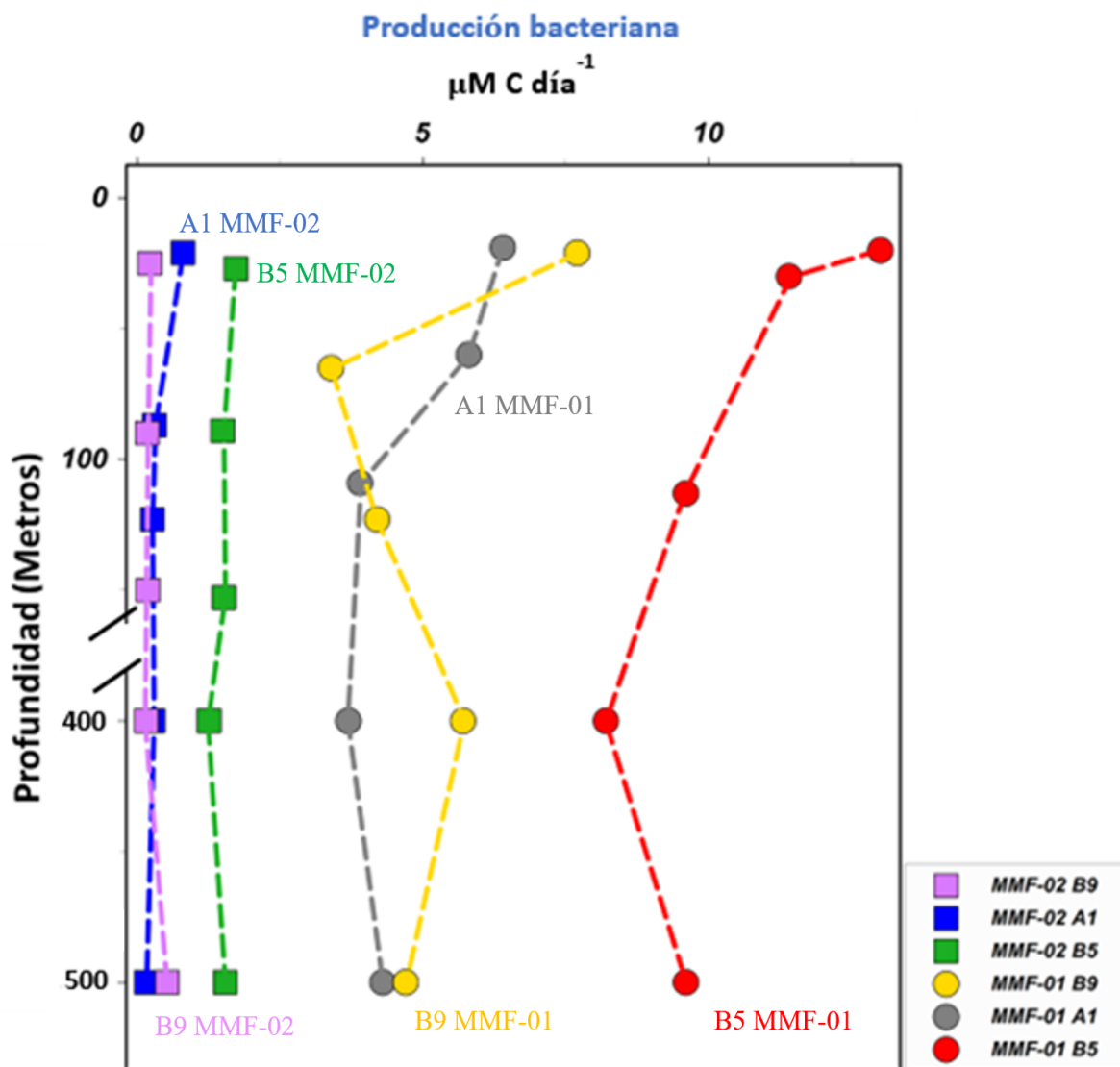


Figura 18. Perfil de PB: en la Cuenca de perdido donde B5 es la estación más cercana a la costa, A1 intermedia y B9 la más alejada de la costa.

8.3 Cuenca Coatzacoalcos (Zona Sur)

8.3.1 Presencia de remolinos de mesoescala en la cuenca de Coatzacoalcos en marzo y septiembre de 2016.

En marzo en las estaciones de la cuenca de Coatzacoalcos del GM, se observó la presencia de remolinos (anticiclónicos y ciclónicos) durante los días de muestreo. La topografía dinámica absoluta no estérica (ADTNE), muestra la estación C14 bajo influencia de circulación anticiclónica en contraste con la estación C10 que se encuentra bajo circulación ciclónica (fig. 19.A). Para septiembre las estaciones C14, D16 y C12 se ven influenciadas por la circulación ciclónica semipermanente de Campeche (fig. 19.B).

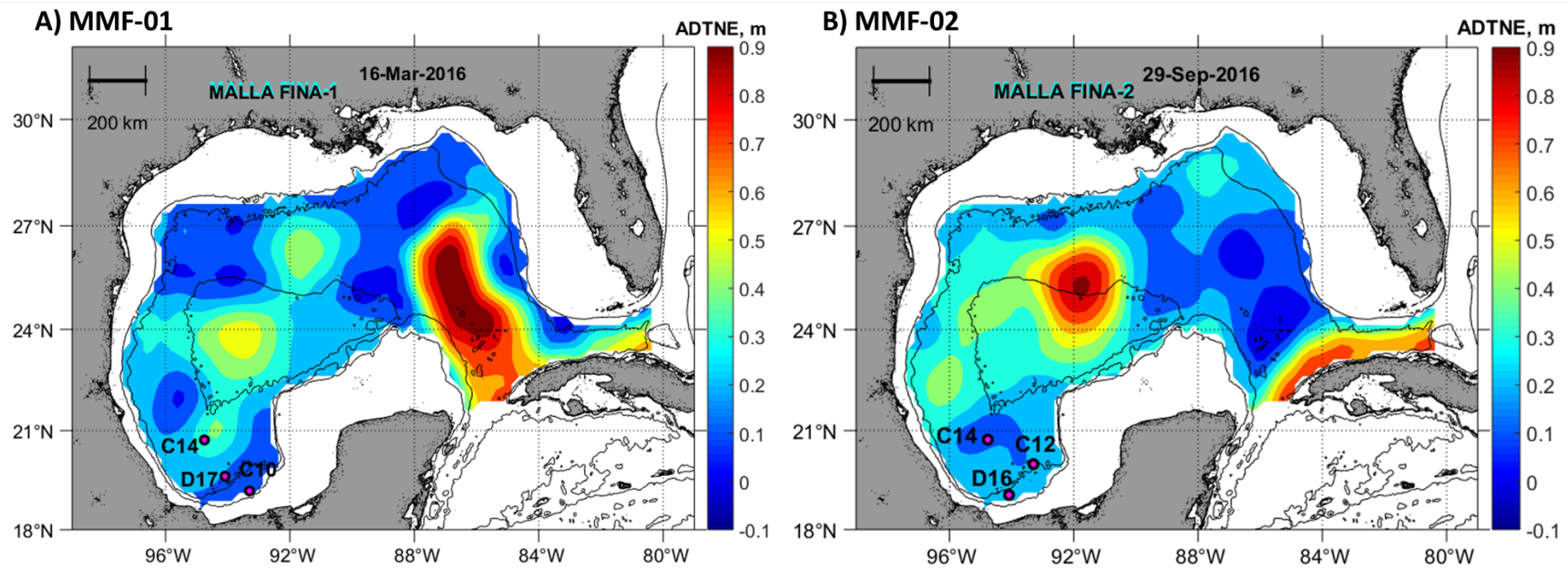


Figura 19. Estructuras de mesoescala presentes en las estaciones de la Cuenca de Coatzacoalcos. A) MMF-01-marzo y B) MMF-02- septiembre de 2016.

8.3.2 Temperatura, salinidad y oxígeno disuelto en la cuenca de Coatzacoalcos en marzo y septiembre de 2016

En marzo la temperatura conservativa (TC) de la columna de agua hasta los 200 m fluctuó entre 15 °C y 23 °C como consecuencia de una menor estratificación por la mezcla invernal en los meses previos al muestreo. En septiembre se observó mayor estratificación con temperaturas de 15 °C a 30 °C en los primeros 200 metros de profundidad (fig. 20.A y B).

Se observa un hundimiento (~110 m) de la anomalía de densidad potencial (σ_0) de 25 Kg m^{-3} en marzo principalmente en la estación C14 debido a la presencia de un remolino anticiclónico (fig. 20.C). Para septiembre, esta misma isopícnica está levemente más hundida (~80 m) para la estación D16 (más costera y sureña) que presenta menor influencia ciclónica que las estaciones C14 y C12 (fig. 20.D). El máximo de salinidad absoluta de 36.5 g Kg^{-1} , para ambas campañas entre los 50 a 150 m de profundidad refleja la presencia de la masa de agua remanente del Caribe (Caribbean Surface Water remnant, CSWr). También se observa la masa de agua tropical del Atlántico Central (Tropical Atlantic Central Water, TACW) con un núcleo de salinidad alrededor de los 36 g kg^{-1} en un intervalo de profundidad entre los 200 y 300 m (fig. 20.E y F), más somero que lo reportado por Portela y colaboradores (2018) quienes indican que se encuentra entre los 300-700m de profundidad. Estas masas de agua se somerizan en la Bahía de Campeche debido quizás al efecto combinado de la batimetría y la circulación ciclónica semipermanente de dicha región. Esta variable conservativa también refleja la presencia de la circulación anticiclónica en la estación C14 con un evidente hundimiento de las isohalinas respecto a las demás estaciones muestreadas.

Finalmente se tuvo mayor concentración de oxígeno disuelto en marzo 4.75 ml l^{-1} hasta los 80 m con una concentración de 2.5 ml l^{-1} de los 300 a los 500 m de profundidad. En

septiembre el valor máximo de oxígeno disuelto se encontró en un intervalo de profundidad de los 50 a 100 metros y fue de 4.25 ml l⁻¹ de los 200 a los 500 metros de profundidad la concentración de oxígeno disuelto fue de 2.25 ml l⁻¹ (fig. 20.G y H). Estacionalmente, se observa una mayor saturación de OD en superficie durante marzo debido a más bajas temperaturas superficiales y que oxigenan casi hasta los 100m de profundidad especialmente en C14 por el efecto de la circulación anticiclónica. Este máximo se erosiona en septiembre y quedan pequeños remanentes subsuperficiales alrededor de los 50 m de profundidad. En septiembre, estos menores valores superficiales menores de OD se deben al incremento de la temperatura superficial que disminuye la solubilidad del O₂.

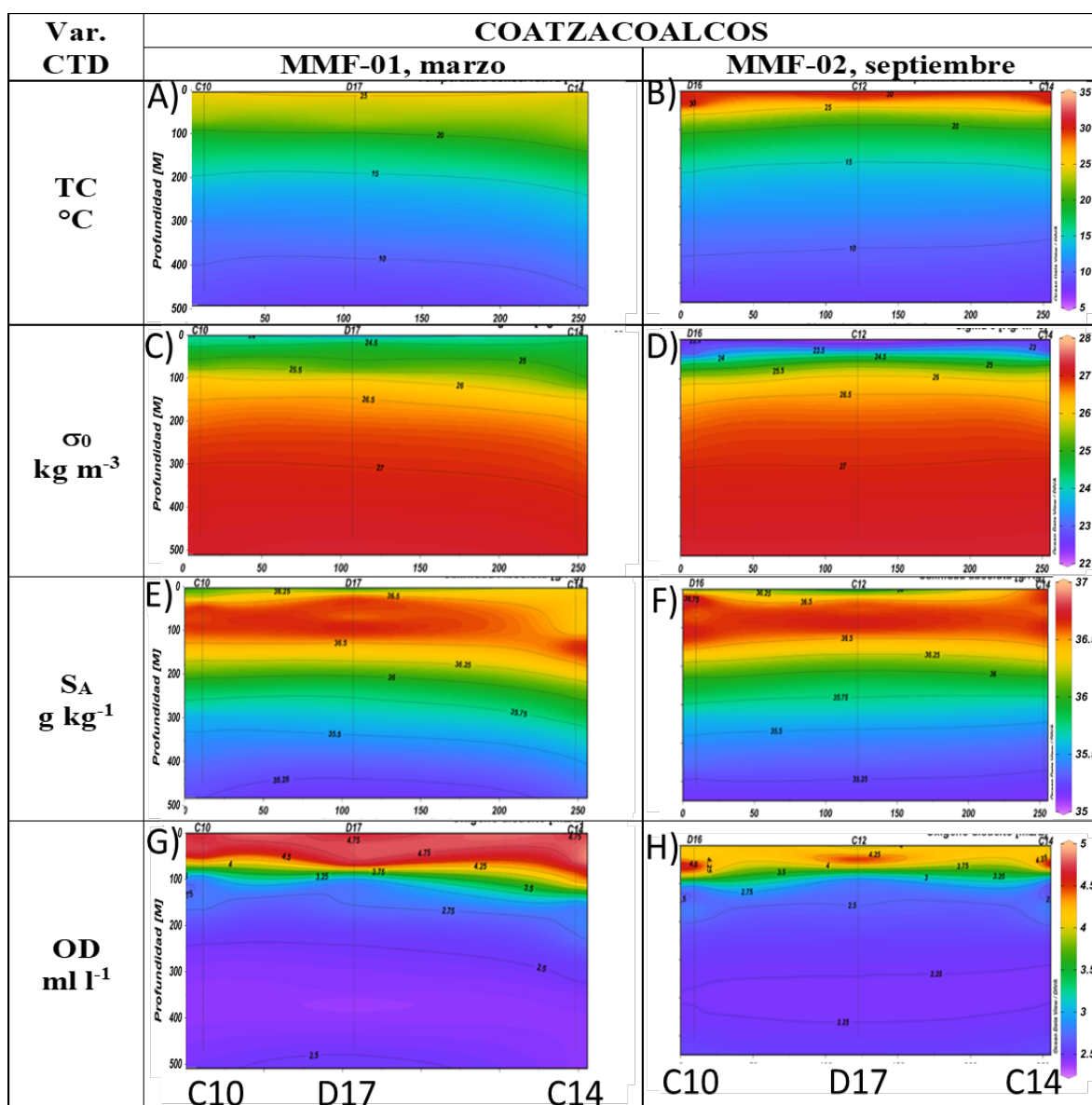


Figura 20. Secciones de temperatura conservativa (A, marzo y B, septiembre), sigma 0 (C, marzo y D, septiembre), salinidad absoluta (E, marzo y F, septiembre) y oxígeno disuelto (G, marzo y H, septiembre) en la cuenca de Coatzacoalcos en el 2016 en el GM.

Se encontró mayor concentración de oxígeno disuelto en superficie para septiembre (260 $\mu\text{mol O}_2 \text{l}^{-1}$) comparado con marzo (200 $\mu\text{mol O}_2 \text{l}^{-1}$). Para ambas campañas oceanográficas el perfil de oxígeno muestra un decremento hacia las profundidades con un mínimo entre los

400 y 500 m característico del núcleo de la TACW ($\sim 112 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1}$, Portela et al. (2018)). Además, el perfil de la estación C10 en marzo presentó las menores concentraciones de oxígeno disuelto en la columna de agua, mientras que, la estación D16, en septiembre, presentó mayor concentración de oxígeno disuelto en toda la columna de agua (superficie a 500 m, fig. 21).

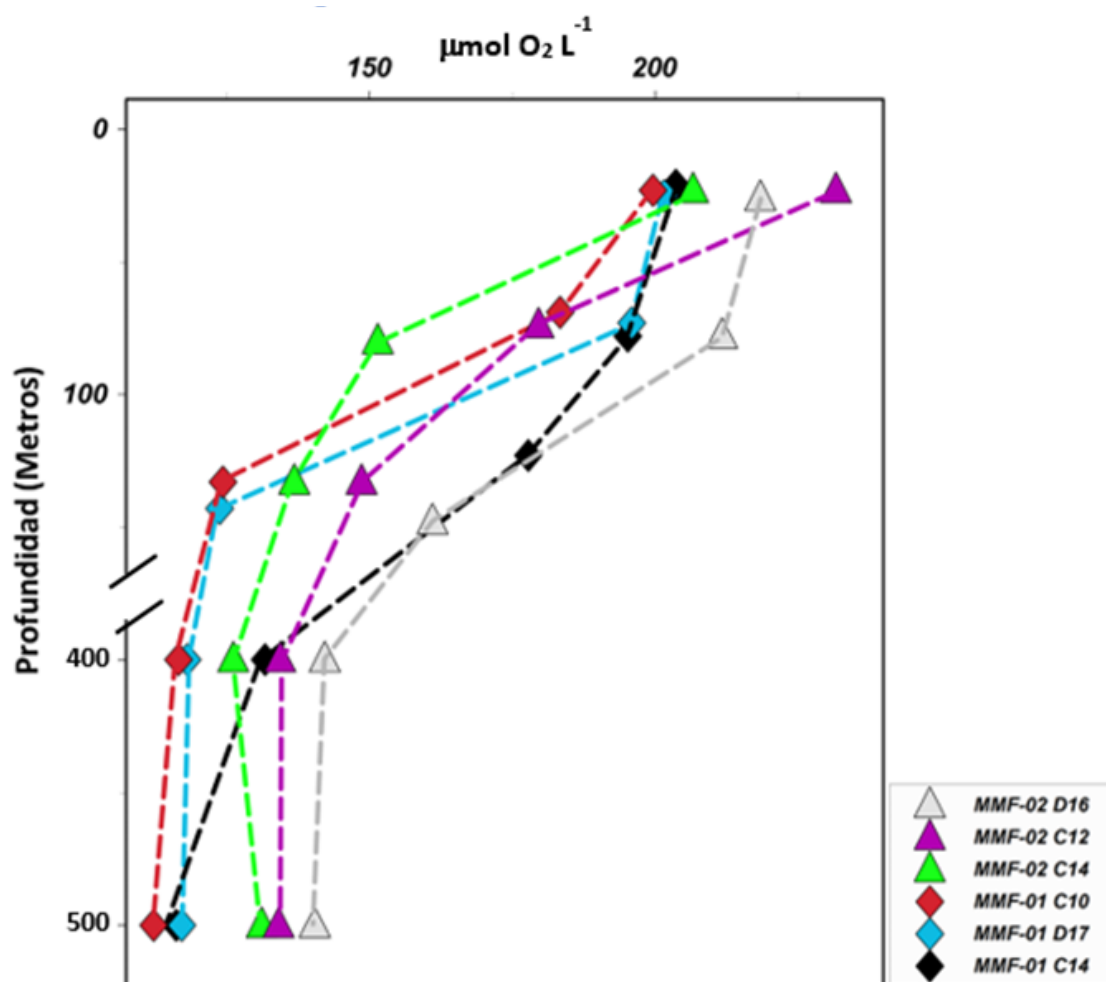


Figura 21. Perfil de oxígeno disuelto: en la Cuenca de Coatzacoalcos donde C14 es la estación más alejada a la costa, D17 intermedia y C10 la más cercana de la costa en MMF-01. En MMF-02 D16 es la más cercana a la costa y C12 la estación intermedia.

8.3.3 Perfiles de las variables microbianas en la cuenca de Coatzacoalcos en marzo y septiembre de 2016

Respiración

La respiración en la cuenca de Coatzacoalcos fue mayor en la estación oceánica y disminuyó hacia la costa en ambos cruceros. En marzo los valores promedios de R_{com} fueron: 6.67, 4.26 y 2.54 $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ d}^{-1}$ para las estaciones C14, D17 y C10 respectivamente (fig. 22).

En septiembre (fig. 19) la circulación ciclónica en la estación C14 favoreció la actividad respiratoria incrementando por lo menos tres veces las tasas respiratorias encontradas en Perdido y en Coatzacoalcos durante marzo. Los valores promedios obtenidos para R_{com} fueron 18.14, 4.27 y 1.5 $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ d}^{-1}$ en las estaciones C14, C12 y D16 respectivamente donde se observa una R_{com} favorecida por la mesoescala (fig. 22).

Respecto a la R_{pro} en marzo se observaron valores promedios de 4.53, 4.59 y 1.64 $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ d}^{-1}$ en las estaciones C14, D17 y C10 (fig. 23). Al igual que R_{com} en septiembre la estación C14 presentó un valor promedio de 21.76 $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ d}^{-1}$ favorecido por las estructuras de mesoescala, mientras que las estaciones C12 y D16 presentaron un promedio de 4.79 y 2.31 $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ d}^{-1}$. En ambas campañas la R_{pro} más alta se presentó en la estación C14 (fig. 23). Además, se observó que durante ambos cruceros el porcentaje de la respiración bacteriana con respecto a la respiración de la comunidad significó del 25 al 100% del total de la respiración, en profundidades por debajo de los 400 m. La R_{pro} representa del 50 al 100% de R_{com} en las tres estaciones (fig. 24). La correlación lineal de Pearson realizada entre R_{pro} con R_{com} fue de 0.509 para marzo y 0.905 para septiembre con una probabilidad de $p < 0.05$ (fig. 25). Además, el consumo de oxígeno por procariotas representa del 2 al 5% del oxígeno disuelto en la cuenca de Coatzacoalcos.

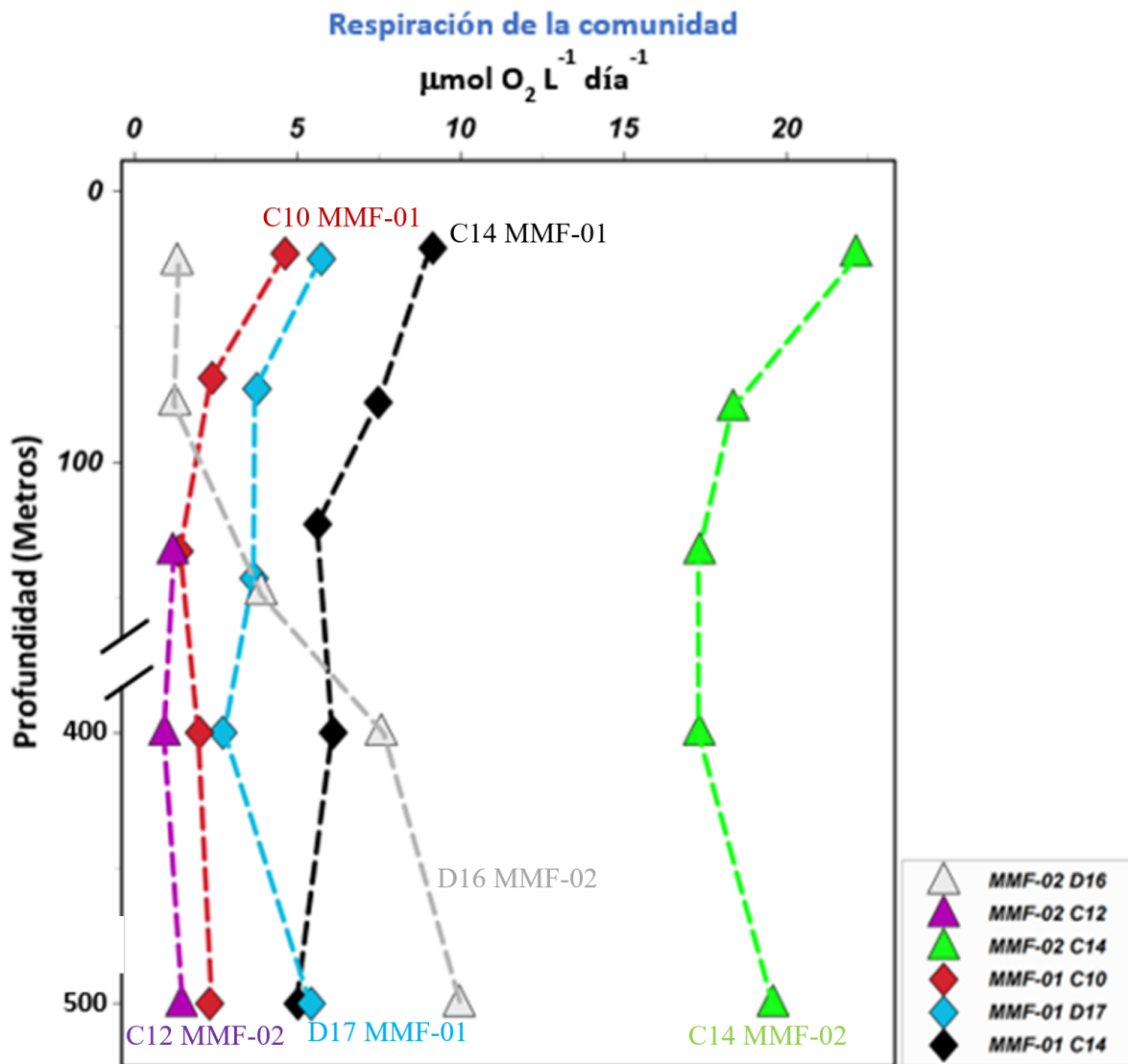


Figura 22. Perfil de R_{com} en la Cuenca de Coatzacoalcos donde C14 es la estación más alejada a la costa, D17 intermedia y C10 la más cercana de la costa en MMF-01. En MMF-02 D16 es la más cercana a la costa y C12 la estación intermedia.

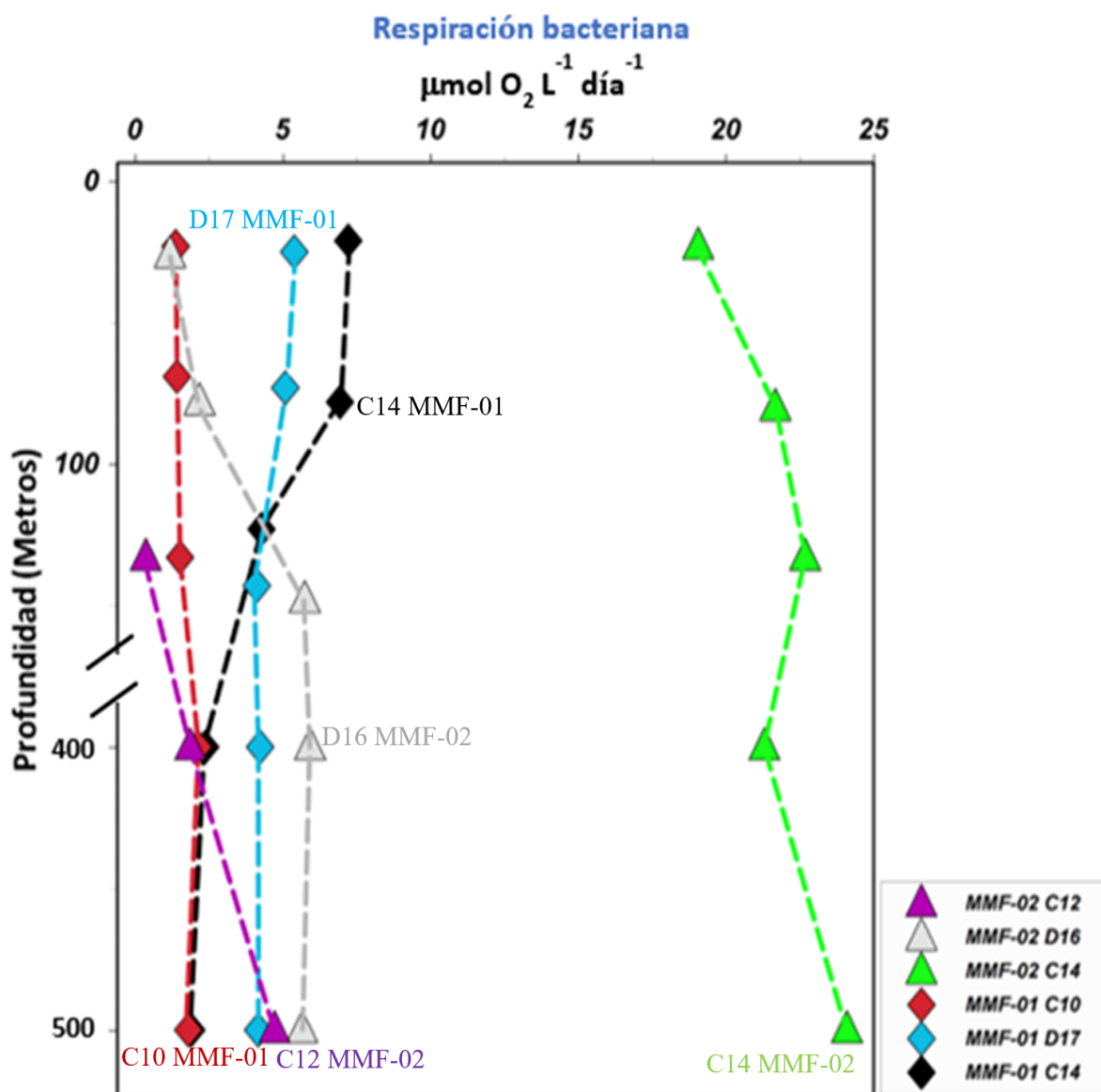


Figura 23. Perfil de R_{pro} en la Cuenca de Coatzacoalcos donde C14 es la estación más alejada a la costa, D17 intermedia y C10 la más cercana en MMF-01. En MMF-02 D16 es la más cercana a la costa y C12 la estación intermedia.

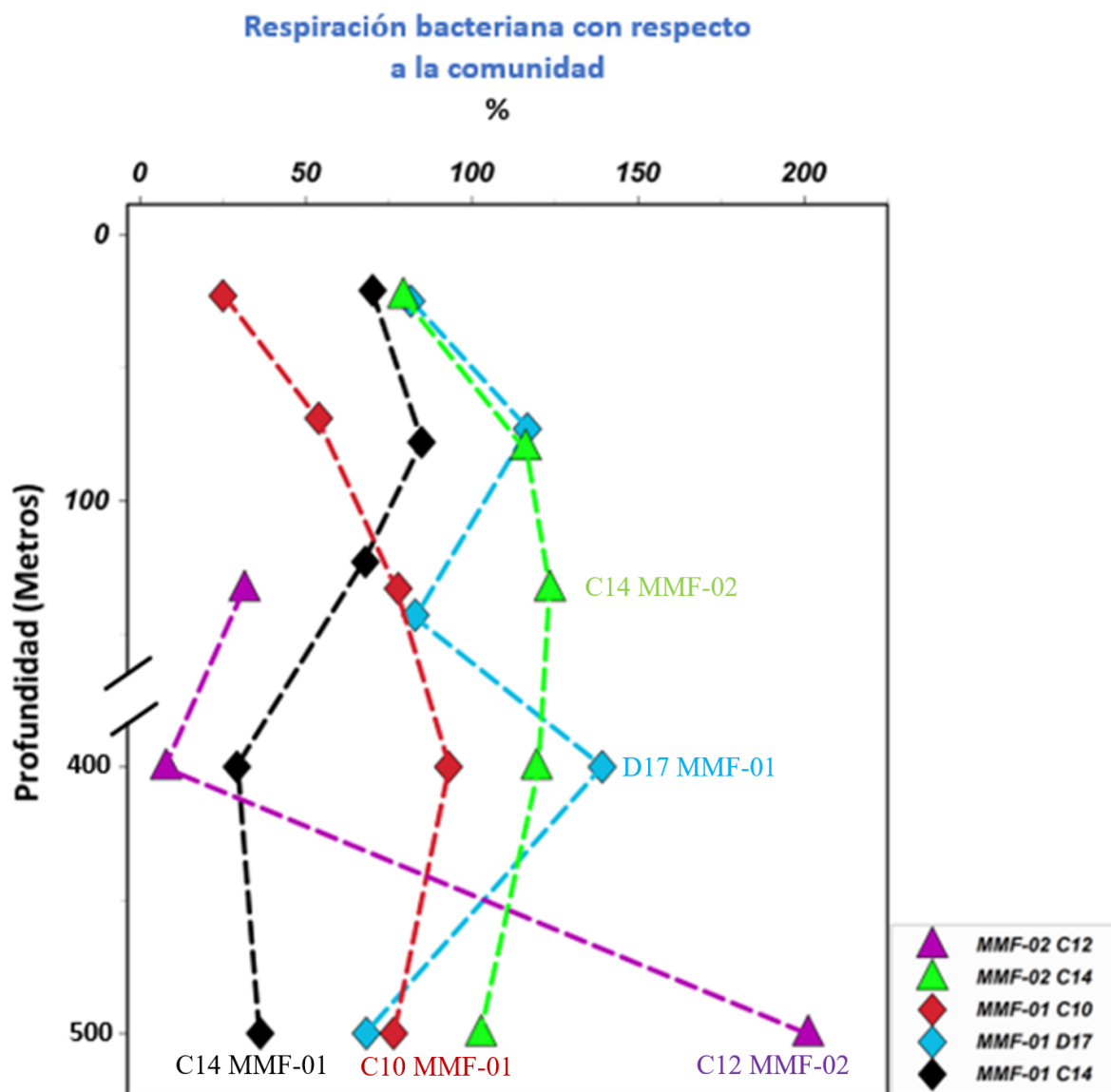


Figura 24. Perfil del porcentaje de R_{pro} : en la Cuenca de Coatzacoalcos donde C14 es la estación más alejada a la costa, D17 intermedia y C10 la más cercana de la costa en MMF-01. En MMF-02 D16 es la más cercana a la costa y C12 la estación intermedia.

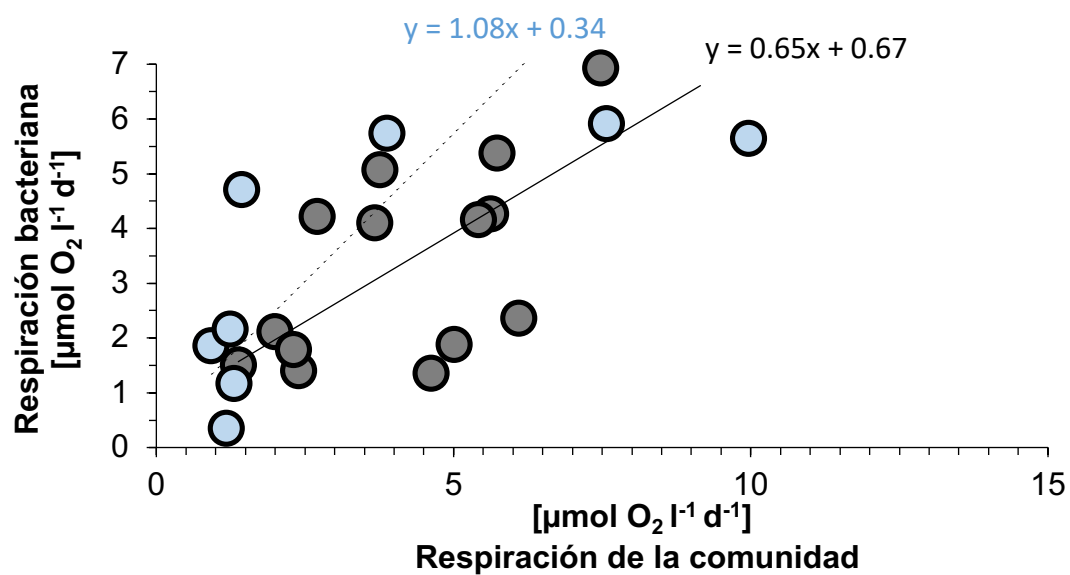


Figura 25. R_{pro} vs R_{com} en Coatzacoalcos MMF-01, marzo (círculos grises, línea sólida, $R^2 = 0.51$, $p < 0.05$, $n = 13$) y MMF-02, septiembre (círculos azules, línea punteada, $R^2 = 0.90$, $p < 0.05$, $n = 8$) en 2016.

Abundancia bacteriana y actividad respiratoria por célula

En marzo la abundancia bacteriana en la Cuenca de Coatzacoalcos tuvo valores promedios de 1.61×10^5 , 8.20×10^4 y 7.7×10^4 cel mL^{-1} en las estaciones C14, D17 y C10 respectivamente (fig. 26). La estación C14 presentó el valor más alto de actividad respiratoria por célula en septiembre de $200 \text{ fmol O}_2 \text{ cel}^{-1} \text{d}^{-1}$ (fig. 27). En septiembre la AB tuvo valores promedios de 1.45×10^5 , 1.70×10^5 y 1.66×10^5 cel mL^{-1} para las estaciones C14, C12 y D16 respectivamente (fig. 26).

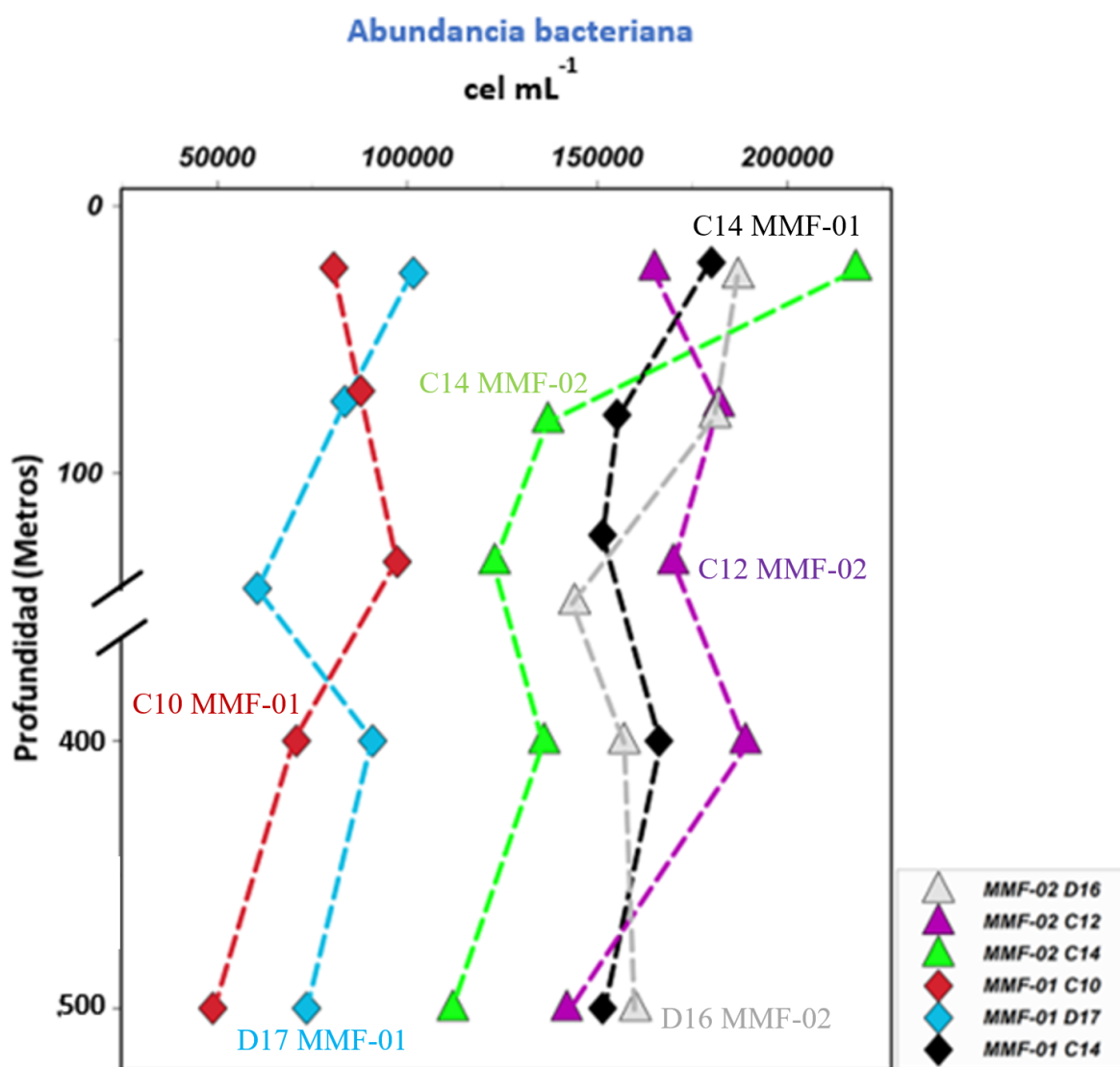


Figura 26. Perfil de AB: en la Cuenca de Coatzacoalcos donde C14 es la estación más alejada a la costa, D17 intermedia y C10 la más cercana de la costa en MMF-01. En MMF-02 D16 es la más cercana a la costa y C12 la estación intermedia.

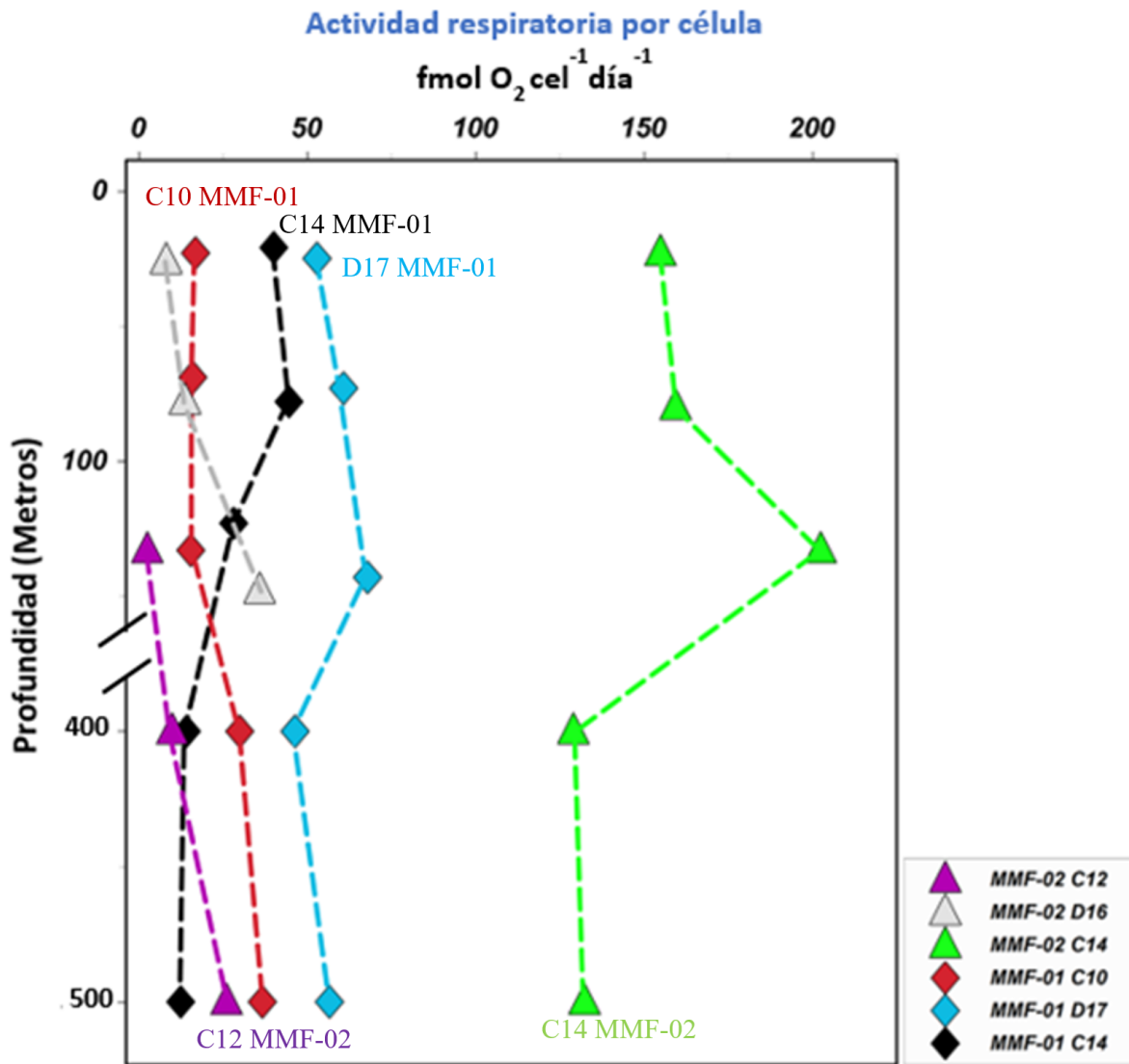


Figura 27. Perfil de la actividad respiratoria por célula: en la Cuenca de Coatzacoalcos donde C14 es la estación más alejada a la costa, D17 intermedia y C10 la más cercana de la costa en MMF-01. En MMF-02 D16 es la más cercana a la costa y C12 la estación intermedia.

Producción bacteriana

La PB fue mayor en marzo con promedios de 9.7, 8.85, y 6.3 $\mu\text{M C d}^{-1}$ en las estaciones C14, D17 y C10 respectivamente. Esta última es la que presentó mayor producción bacteriana (fig. 28). En septiembre la PB fue alta en las estaciones cuyas tasas de respiración fueron mayores, los promedios fueron de 1.36, 0.74, 0.73 $\mu\text{M C d}^{-1}$ para las estaciones C14, C12 y D16 respectivamente donde la estación C14 fue la que presentó mayor PB (fig. 28).

Se observa un evidente cambio estacional en la PB para la región de Coatzacoalcos donde, en promedio, para septiembre se encuentran valores entre 0.52 y 1.86 $\mu\text{M C d}^{-1}$ contrastados con valores entre 5.2 y 11.4 $\mu\text{M C d}^{-1}$ para marzo. Está marcada diferencia presumiblemente, es inducida por cambios estacionales más que por estructuras de mesoescala dado que, salvo en marzo donde sólo la estación C14 está bajo influencia de circulación anticiclónica, las demás estaciones, en las dos temporadas, están dominadas por circulación ciclónica. Esto indica que, durante la primavera y/o como resultado acumulado de los meses más fríos previos al muestreo (inercia de las condiciones de invierno) se favorecen los mecanismos de PB; es decir, quizás es el resultado de la profundización de la capa de mezcla por efectos de la mezcla invernal que rompe la estratificación superficial y permite un mayor ingreso de nutrientes a la zona eufótica (Zeu). Proceso que no solo favorece la productividad primaria, sino que dinamiza la respiración en la Zeu. En marzo, la figura 28 también refleja una diferencia respecto al cambio de la profundidad del máximo profundo de PB con respecto a la separación de la costa, similar a lo encontrado en la cuenta de Perdido (flechas continuas negras). En este caso, solo la estación D17 muestra un comportamiento anómalo, quizás por la cizalla producida entre las dos estructuras de circulación ciclónica y anticiclónica (en este caso, las figuras 20.A, 20.C, 20.E y 20.G parecen indicar la presencia de un remolino modo agua) que pudo generar un mayor hundimiento del máximo de PB respecto a las demás estaciones.

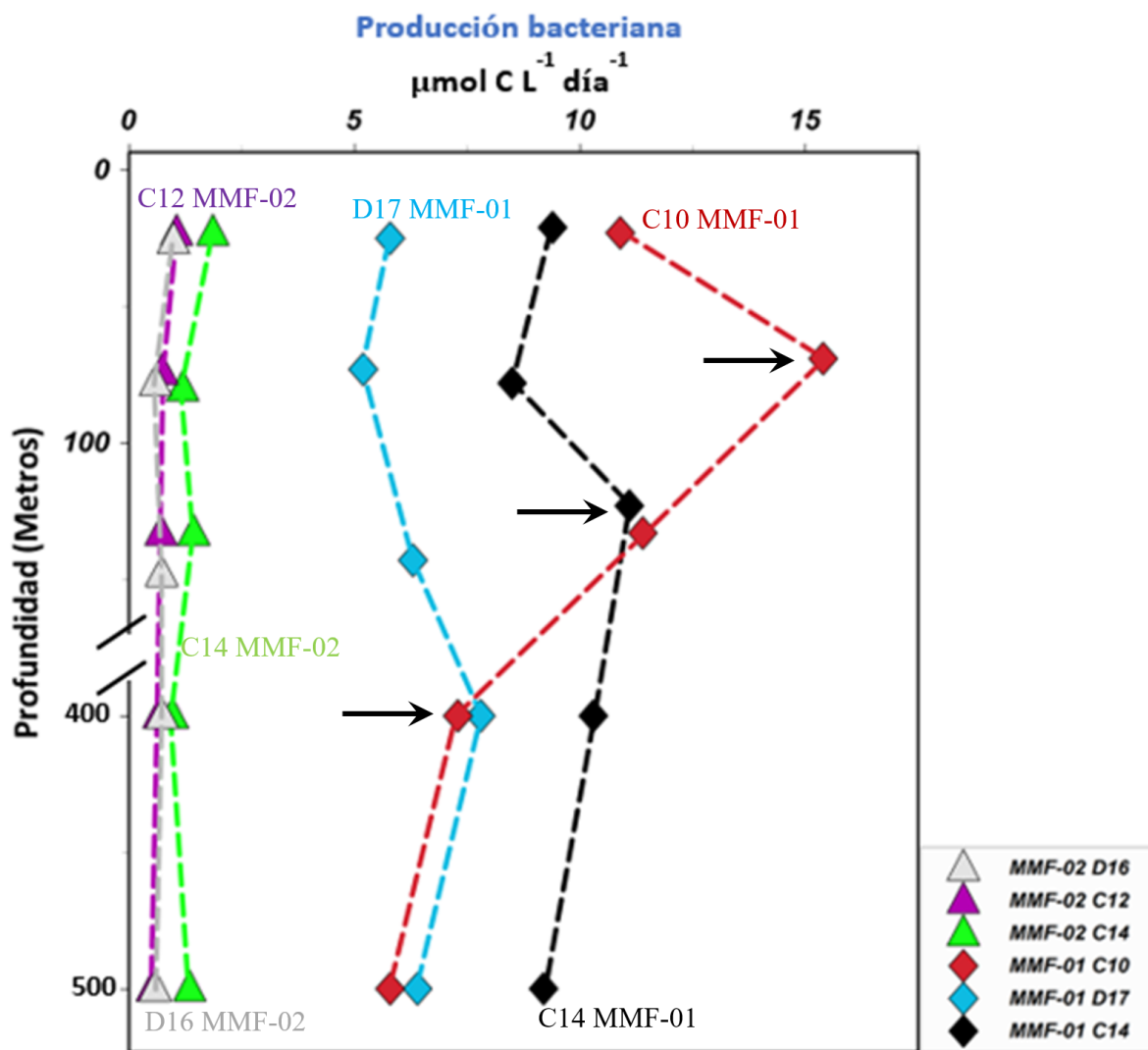


Figura 28. Perfil de la PB: en la Cuenca de Coatzacoalcos donde C14 es la estación más alejada a la costa, D16 intermedia y C10 la más cercana de la costa en MMF-01. En MMF-02 D16 es la más cercana a la costa y C12 la estación intermedia. Máximo profundo de PB (flechas negras).

9. Discusión

Cuando la Corriente de Lazo (CL) ingresa al GM desprende remolinos anticiclónicos con diámetros de hasta 300 km los cuales promueven una mezcla vertical y horizontal en los primeros 800- 1000 m de profundidad (Vidal Lorandi & Vidal Lorandi 1997). Además, la transferencia de energía de los remolinos anticiclónicos desprendidos de la CL genera circulación ciclónica (Portela et al. 2018) en las aguas que van quedando atrás de su desplazamiento. Nuestros resultados generados a partir de datos de altimetría satelital para el ADT no estérico (fig. 9 y fig. 19) sugieren la presencia de este tipo de estructuras ciclónicas en las estaciones de muestreo durante las campañas oceanográficas en marzo y septiembre (MMF-01 y MMF-02). Esta circulación ciclónica pudo ser el resultado del desprendimiento de remolinos anticiclónicos de la CL como Nautilus 1 y 2, Olympus y Poseidón (mayo de 2015, junio de 2015 y abril de 2016, respectivamente) (Portela et al. 2018).

La producción primaria (PP) que se obtuvo mediante el modelo VGPM en la Cuenca de Perdido fue mayor en el mes de marzo con un valor de $\sim 0.6 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ respecto a septiembre $\sim 0.2 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en el año 2016. En la Cuenca de Coatzacoalcos no se presentó una variación temporal de la PP ya que se obtuvo un valor promedio de PP $\sim 0.5 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ para marzo y septiembre (Ver fig. 8). Nuestros resultados sugieren que el incremento en la PP puede estar asociado con la mezcla vertical inducida por el viento y procesos disipativos debido a la interacción de las estructuras de mesoescala con el talud, lo que pone a disposición nutrientes que aprovecha el fitoplancton y que son advectados de manera horizontal y vertical por las estructuras de (Botello, A.V.; Rendón von Osten, J.; Gold-Bouchot, G.; Agraz-Hernández 2005, Cianca et al. 2007).

Estudios de cuantificación de nitratos en el GM señalan concentraciones menores a $0.25 \text{ NO}_3 \mu\text{M}$, sin embargo, en presencia de circulación ciclónica se han registrado concentraciones de hasta $34.9 \mu\text{M NO}_3$ en superficie lo cual puede influir positivamente a la producción primaria (Vidal Lorandi & Vidal Lorandi 1997).

Nuestros resultados de PP (fig. 29) concuerdan con una serie de tiempo analizada por Mirabal y colaboradores (2017) en un periodo de 10 años (2006 al 2016). Estos autores encontraron una relación entre la productividad y la estacionalidad en la región de Perdido, la PP promedio fue de $\sim 0.58 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en los meses de febrero a mayo, mientras que en los meses de julio a septiembre se encontraron valores menores $0.24 \text{ gCm}^{-2}\text{d}^{-1}$ (Mirabal-Gómez et al. 2017). Al igual que en nuestros resultados (fig. 8) para la región de Coatzacoalcos no se observó ninguna relación entre la estacionalidad y la productividad primaria, en donde los valores reportados se encontraron entre un intervalo de 0.21 a $0.93 \text{ gCm}^{-2}\text{d}^{-1}$. Coatzacoalcos es una región más productiva que Perdido con valores promedio de PP entre 0.63 y $0.41 \text{ gCm}^{-2}\text{d}^{-1}$ respectivamente (Mirabal-Gómez et al. 2017).

En la Cuenca de Perdido y Coatzacoalcos la productividad primaria que se encontró es característica de regiones oligotróficas (PP menor a $0.4 \text{ g m}^{-2}\text{d}^{-1}$) (Longhurst et al. 1995). Diversos autores asocian la baja productividad con la dinámica de la Corriente de Lazo, particularmente por la formación de remolinos anticiclónicos durante el verano y la intrusión de agua del Caribe baja en nutrientes (Biggs & Müller-Karger 1994, Signoret et al. 2006, Antonio Delgado et al. 2019).

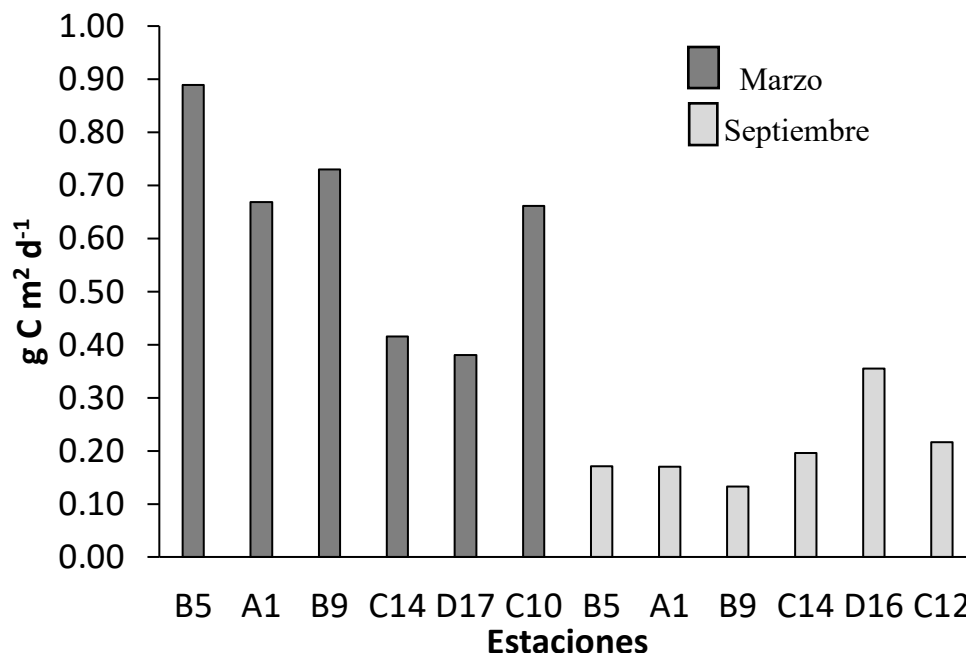


Figura 29. Producción Primaria (PP) en $\text{gC m}^{-2} \text{d}^{-1}$ en las cuencas de Perdido y Coatzacoalcos en el GM en el mes de marzo y septiembre de 2016.

Las tasas de respiración R_{pro} y R_{com} representan el sumidero de materia orgánica más grande en la biósfera. En el Golfo de México, la mayor actividad respiratoria se encontró en la Cuenca de Coatzacoalcos (fig. 13 y fig. 23). Asimismo, en la Cuenca de Coatzacoalcos durante el mes de septiembre encontramos la mayor tasa de respiración en este estudio ($R_{\text{pro}} = 24.09 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ d}^{-1}$, tres veces mayor que en marzo) (fig. 23). Las mayores tasas de respiración en la estación C14 son consecuencia de la presencia de un remolino ciclónico (ver fig. 19 y 23), estructura que pudo haber puesto a disposición nutrientes que favorecieron la producción de sustrato orgánico para el pico y nano plancton heterotrófico, lo que indujo al incremento de estas tasas respiratorias. Un reporte similar fue documentado en el sur de Louisiana donde estructuras de mesoescala indujeron cambios en variables metabólicas de las comunidades microbianas heterotróficas (Williams et al. 2015).

En la Región de Perdido nuestros resultados mostraron (fig. 13) una R_{pro} mayor en marzo respecto a septiembre (0.55 vs $0.2 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ d}^{-1}$ respectivamente), la estación más costera presentó una mayor actividad respiratoria. En esta región, este comportamiento se encontró asociado con el incremento en la producción primaria (fig. 8) que pudo agregar carbono orgánico al sistema, lo cual favoreció de manera positiva la respiración de las distintas comunidades microbianas heterotróficas (Maske et al. 2017). El incremento en la producción primaria pudo haberse relacionado con la propia variación estacional de la PP encontrada en Perdido, misma que se ha documentado por otros autores (Mirabal-Gómez et al. 2017).

Previo a este trabajo en la región de Perdido no se habían cuantificado las tasas de respiración del picoplancton heterotrófico. Sin embargo, para una región cercana a la desembocadura del río Misisipi (EUA) se ha documentado una R_{pro} promedio de $33.6 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ d}^{-1}$ por Pomeroy y colaboradores (1995) y en el Norte del Atlántico se reportó una R_{pro} entre 0.06 y $0.3 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ d}^{-1}$ por Arístegui y colaboradores (2005 y 2006). En el caso de la cuenca de Coatzacoalcos, tampoco se encontraron antecedentes donde se reporten valores de R_{pro} y R_{com} , por lo que comparamos nuestros resultados de esta región (fig. 22 y 23) con datos reportados para la región central del Golfo de México por Pomeroy y Sheldon (1995) y Stanley y colaboradores (2012) para el océano Atlántico (< 0.72 y $< 0.05 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ d}^{-1}$, respectivamente) los resultados de este trabajo muestran valores al menos 20 veces mayores a los reportados, posiblemente atribuidos a la productividad propia del GM comparada con los otros sitios de muestreo.

Además de las diferencias en las tasas de respiración por la productividad de cada sitio, la diferencia entre las tasas de respiración cuantificadas en este trabajo puede estar asociada con

las limitaciones metodológicas entre los distintos trabajos (ver Tabla 3). Dentro de las limitaciones para medir la respiración se encuentran: **1)** La baja sensibilidad, lo que implica realizar largos periodos de incubación, **2)** se requiere un alto número de repeticiones, **3)** en algunas metodologías se asume un consumo lineal de oxígeno a través del tiempo (Williams, B; Del Giorgio 2005), **4)** filtración por tamaño lo que genera cambios en la concentración de nutrientes orgánicos (Bondyale-Juez et al. 2017b). Además, en poblaciones controladas por bacteriófagos separar a los predadores puede incrementar la eficiencia de crecimiento y sobreestimar las tasas de respiración (Dolan 2018) y **5)** el efecto botella, refiere al agotamiento de los nutrientes a través del tiempo por el simple hecho de estar confinados en el recipiente de medición (Pomeroy et al. 1994).

La ventaja de utilizar optodos de oxígeno es que se pueden obtener mediciones continuas (intervalos de segundos a minutos) además, no se generan cambios en la concentración de oxígeno por el ingreso de aire a la muestra a través de la manipulación, otra ventaja es la precisión de la metodología (Precisión: $\pm 0.14 \mu\text{mol}$ a $2.83 \mu\text{mol}$, y $\pm 1.4 \mu\text{mol}$ a $283.1 \mu\text{mol}$. Límite de detección: 15 ppb) que permite detectar concentraciones de oxígeno de hasta $0.47 \mu\text{M}$ sin embargo requiere largos periodos de incubaciones para poder observar un decremento de O_2 *in vitro* cuando la actividad respiratoria es baja (Warkentin et al. 2007, Bondyale-Juez et al. 2017a).

Tabla 3. Comparación entre las diferentes metodologías para medir oxígeno (Warkentin et al. 2007, Tiano et al. 2014, Bondyale-Juez et al. 2017b, Villegas-Mendoza et al. 2019b).

Método	Funciona	Ventaja	Desventaja
Winkler	Consumo O ₂ en oscuridad, a través de una reacción yodométrica		Solo se obtiene una medida de inicio y final de la incubación. Asume un consumo lineal de oxígeno. Requiere incubaciones largas para observar decremento en O ₂ <i>In vitro.</i>
O₂ electrodos	Consumo O ₂ en oscuridad por medio de una reacción electroquímica. En presencia de O ₂ el flujo de electrones va del ánodo de plata al cátodo de Platino	Medición continua de oxígeno. Los electrodos mas comunes son de Clark Type hecho con Plata -AgCl	Se requiere calibrar constantemente. Requiere incubaciones largas para observar decremento en O ₂ <i>In vitro</i>
O₂ optodos	Consumo O ₂ en oscuridad a través del “Fluorescence quenching “ en donde el oxígeno inhabilita la fluorescencia de los fluoróforos y la señal es conducida por una fibra óptica	Medición continua de oxígeno. No existe perdida de oxígeno por manipulación. Limite de detección desde 15ppb 0.47uM	Puede requerir incubaciones largas para observar decremento en O ₂ <i>In vitro</i>
ETS	Determinación enzimática que ocurre en la mitocondria. Es un análisis espectrofotométrico donde el INT reemplaza O ₂ como agente oxidante y ocurre la formación de una sal.	Elimina cambios en la fisiología por periodos de incubación. Permite transportar en temperaturas menores a -80 la muestra.	Espectrofotométrica Beer Lambert por coloración Azul. No se puede calcular una tasa por la toxicidad del INT a las células
STOX	Sensor de oxígeno de alta precisión, basado en la reducción artificial de O ₂	Método altamente sensible con un limite de detención de hasta 2 nmol L ⁻¹ Hra ⁻¹ Dsiminuye el tiempo requerido para incubaciones (14 horas) Permite obtener mediciones continuas	Asume que las tasas de oxígeno altas y bajas son comparables Requiere baja concentración e oxígeno para obtener la máxima sensibilidad de la técnica

La producción bacteriana (PB) se refiere a la cantidad de carbono orgánico que se integra como célula por unidad de tiempo (Del Giorgio & Williams 2007), representa el flujo de carbono orgánico introducido desde las bacterias hasta niveles tróficos superiores (Azam 1998). En la Cuenca de Perdido durante ambas campañas oceanográficas (marzo y septiembre) se encontró una relación lineal positiva entre PB y R_{pro} (r²= 0.94, p≤0.05 y r²= 0.93, p≤0.05 respectivamente) (fig. 18). La relación entre la PB y R_{pro} en este trabajo se

asocia con la producción primaria, es decir, con la fijación de carbono realizada principalmente, por la proclorofita del género *Prochlorococcus* (Linacre et al. 2019) el aumento en la fijación de CO₂ puede aumentar la relación entre C:N y C:P, lo que podría favorecer el incremento de la producción bacteriana (Engel et al. 2004). Por ejemplo, la estación C12 en el mes de septiembre presentó un incremento en la PP, esta estación de la región de Coatzacoalcos es la única que presentó una relación entre R_{pro} y PB ($r^2=-0.940$, $p \leq 0.05$). Posiblemente asociada con el incremento en la fijación de CO₂ a través de los productores primarios (ver fig. 8). Sin embargo, el procesamiento del carbono microbiano estaría influenciado por los nutrientes ingresados de la costa al océano, ver fig. 30, en donde, el escenario A) corresponde a condiciones con alta concentración de nutrientes los cuales reducirán la relación C: N y C:P movilizando el DOC, e incrementando la respiración microbiana. Para el escenario B) existe una entrada baja de nutrientes que incrementan la relación C:N y C:P, favoreciendo la inmovilización de DOC y el decremento en la respiración bacteriana (Jiao et al. 2011). Nuestros resultados concuerdan con el escenario A, debido a las condiciones oligotróficas del GM. Por ejemplo, en las costas estadounidenses del GM se han reportado relaciones de 106:16:1:138 para Carbono orgánico: nitrógeno: fósforo: oxígeno, similares a Redfield. Sin embargo, de manera individual C: N y C:P fueron ligeramente menores siendo el carbono orgánico la principal fuente de producción de carbono inorgánico disuelto en aguas profundas (Xue et al. 2015). La disminución de la relación entre C: N y C:P pudo movilizar el DOC en nuestras estaciones incrementando la respiración microbiana.

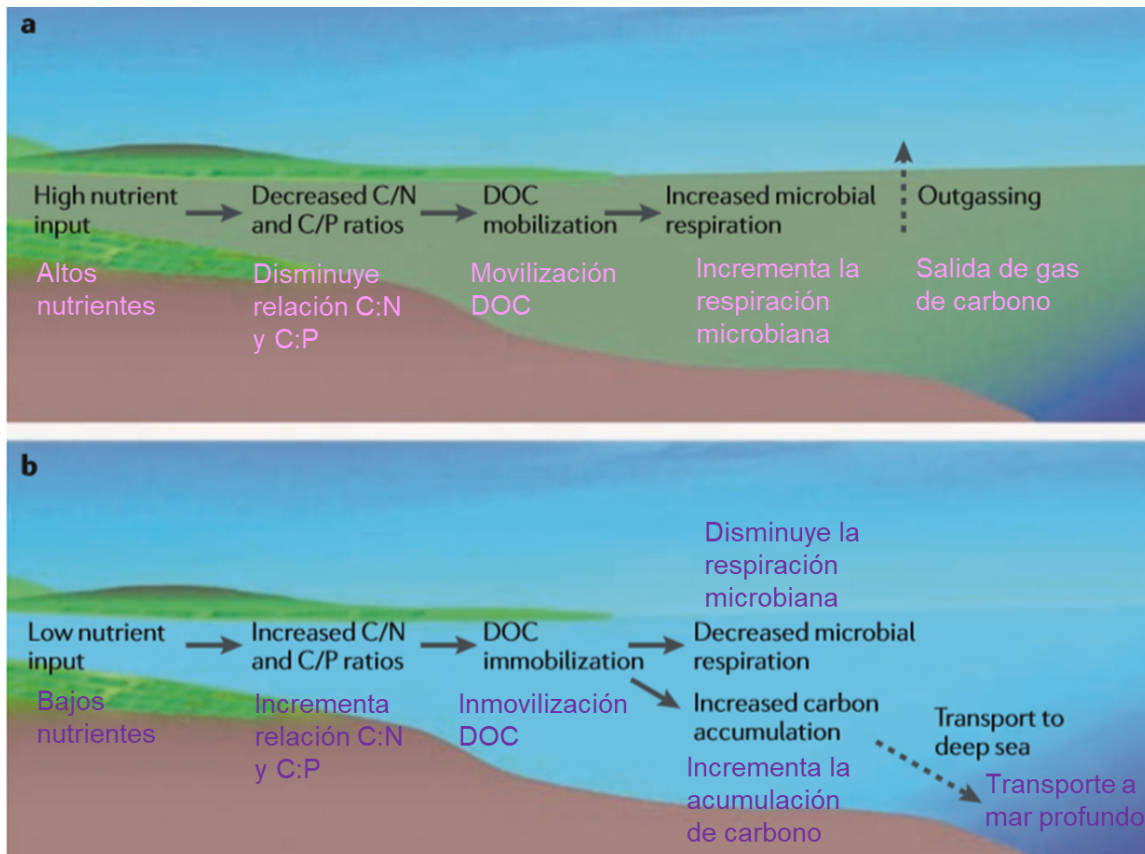


Figura 30. Procesamiento del carbono microbiano bajo ambientes con diferentes condiciones (Jiao et al. 2011).

La eficiencia de crecimiento (BGE) es de gran importancia para estimar el flujo de carbono en la red trófica, permite evaluar el aprovechamiento en la producción de biomasa nueva a partir de la materia orgánica disuelta (Silva et al. 2019), (Dolan 2018). En 1991 Kirchman reportó una BGE para el Atlántico Norte de 0.005 mientras que Hansell en 1995 señaló en el Atlántico sur un BGE de 0.7 (Del Giorgio & Williams 2007). Por su parte (Martínez-García et al. 2013) encontró una mayor eficiencia de crecimiento en el Atlántico (0.35) que en el Pacífico (0.11). En este trabajo se encontró mayor BGE en marzo que en septiembre (Ver anexo 1) tanto en la región de Perdido como en Coatzacoalcos. Por ejemplo, el promedio de BGE en Perdido para marzo fue de 0.74 y de 0.59 para septiembre 2016. En la región de

Coatzacoalcos en marzo el BGE fue de 0.71 y de 0.35 en septiembre. En general la eficiencia de crecimiento en este estudio fue mayor a la que se ha reportado, lo que significa menor requerimiento de carbono para producir células nuevas. Nuestros resultados pudieron ser relacionados con la temperatura, se ha observado que bajas temperaturas mejoran la utilización de DOC lábil utilizado en la producción bacteriana (Silva et al. 2019). En las fig. 9 y 10 (A y B) se observa una menor estratificación en la columna de agua, así como temperaturas más frías, estas condiciones pudieron favorecer el incremento de la BGE. La diferencia entre nuestras eficiencias de crecimiento y las reportadas puede deberse, a cambios inducidos en el metabolismo microbiano por factores como: la temperatura, la composición de la comunidad, la calidad y la disponibilidad de materia orgánica disuelta (DOM) (Maske et al. 2017), la concentración de nutrientes inorgánicos (Lemée et al. 2002) y la incidencia de la luz ultra violeta (UV), que pueden regular las eficiencias de crecimiento (Silva et al. 2019). La abundancia bacteriana (AB) expresa la cantidad de células por unidad de volumen (Slonczewski & Foster 2009). En las Cuencas de Perdido y Coatzacoalcos la AB no mostró diferencia significativa entre ambas regiones durante marzo y septiembre. En la cuenca de Perdido durante el muestreo de marzo el valor promedio fue de 1.6×10^5 cel ml⁻¹ y en septiembre de 1.5×10^5 cel ml⁻¹ (fig. 16). Valores con un orden de magnitud menor a los reportados para las costas de Louisiana (1.2 a 1.5×10^6 cel ml⁻¹) (Jochem et al. 2004), donde se encuentra la zona más grande de hipoxia en el mundo, producto de la descarga de nutrientes antropogénicos (principalmente fósforo y nitrógeno) que inducen a la eutrofización de las costas en el norte del GM (Murrell & Lehrter 2011). En la Cuenca de Coatzacoalcos se encontraron valores de AB en intervalo de 5×10^4 cel ml⁻¹ a 2×10^5 cel ml⁻¹ (fig. 26) valores similares a los reportados en la región central típica de aguas oligotróficas

del GM ($2 \text{ a } 4 \times 10^5 \text{ cel ml}^{-1}$) (Gasol and Duarte 2000). La baja variabilidad encontrada en nuestros datos (fig. 16 y fig. 26) puede estar asociada con el control ecológico por los fagos y la depredación (tasas de pastoreo reportadas en el GM de 0.45 por día) que estarían regulando la biomasa del GM (Jochem et al. 2004).

La conformación taxonómica de la comunidad procariota puede ser un indicador de la actividad metabólica esperada. En el GM se ha observado una dominancia del picoplancton heterotrófico el cual representa el 52% de la comunidad (Linacre et al. 2019). Por ejemplo, en este trabajo se obtuvo una relación significativa entre la AB y R_{pro} en marzo para la Cuenca de Perdido ($r^2=0.931$, $p \leq 0.05$) y en septiembre ($r^2=-0.928$, $p \leq 0.05$) aun cuando la AB no presentó variabilidad significativa. Sin embargo, el incremento en la AB (predominantemente heterotrófica) pudo incrementar la actividad respiratoria en la Cuenca de Perdido.

Se encontró que, en las cuencas de Perdido y Coatzacoalcos durante ambos periodos de muestreo, del 70 al 90% de la R_{com} corresponde a R_{pro} (fig. 14 y fig. 24). En marzo la relación entre R_{com} y R_{pro} fue de $r^2=0.879$, $p \leq 0.05$, mientras que para el mes de septiembre de $r^2=0.928$, $p \leq 0.05$. Estos resultados pueden explicarse como producto de la modulación por la conformación de la comunidad, ya que se ha reportado que al menos un 52% de la biomasa está conformado por bacterias heterótrofas (Linacre et al. 2019). También, en aguas oligotróficas como es el caso del GM (Manzano-Sarabia & Salinas-Zavala 2008) la actividad respiratoria podría estar dominada por los procariotas heterótrofos regiones en los que la respiración microbiana supera de 2 a 10 veces la respiración del zooplancton (Steinberg et al 2008).

En las fig. 7 y fig. 19 generadas a partir de ADT no estérico, se observa que durante los periodos de muestreo de ambas campañas oceanográficas en las Cuencas de Perdido y Coatzacoalcos la circulación fue predominantemente ciclónica. Algunos autores han encontrado que en algunas áreas oceánicas la concentración de clorofila, abundancia bacteriana (Linacre et al. 2019), así como, la actividad bacteriana han sido mayores asociado a la presencia de remolinos de mesoescala (Hung et al. 2003, Aldeco et al. 2009).

En la estación C12 en la Cuenca de Coatzacoalcos para el mes de septiembre además de las estructuras de mesoescala (fig. 9), la presencia de vientos alisios en el Sur del GM durante el mes de septiembre (Zavala-Hidalgo et al. 2014) promovieron la mezcla en la columna de agua favoreciendo a la PP por la disponibilidad de los nutrientes (Vidal Lorandi & Vidal Lorandi 1997). Sin embargo, en nuestros resultados se observó el incremento en la PP para la estación C12, pero no se presentó un aumento en la R_{pro} (fig. 8 y fig. 23). Este desacoplamiento entre la PP y la respiración presente en nuestro trabajo coincidió con reportes del desacoplamiento entre el incremento de la PP y tasas de respiración bajas en escalas de días a semanas (Arístegui & Harrison 2002). Vinculado a la necesidad de establecer tasas metabólicas para ambas variables ya que esto pudo tener fuertes implicaciones en el control de un sistema heterotrófico a un sistema autótrofo (Arístegui & Harrison 2002).

De acuerdo a los datos de temperatura (fig. 10 (A y B) y 20 (A y B)), se observó mayor estratificación en el mes de septiembre. Se ha observado que la estratificación favorece el porcentaje de biomasa de las comunidades heterótrofas, como producto de la actividad de mesoescala (Linacre et al. 2019), las estructuras de mesoescala modulan las condiciones nutricionales de la zona eufótica (Biggs & Müller-Karger 1994, Vidal Lorandi & Vidal Lorandi 1997, Linacre et al. 2019). Algunos autores han asociado el bacterioplancton en

condiciones de altas presiones, alto sustrato y bajas temperaturas (Robinson 2019, Silva et al. 2019). En este trabajo se observó un incremento en R_{pro} cuando la estratificación por temperatura fue mayor (fig. 20. A y B) y se tuvo presencia de una estructura ciclónica (fig. 29) caracterizada por ser fría (Biggs & Müller-Karger 1994). Sin embargo, la actividad respiratoria por célula no se relacionó con la temperatura (fig. 17 y 27) pudiendo existir un desacoplamiento entre la abundancia celular y la actividad celular (fig. 16, 17, 26 y 27). Este desacoplamiento ha sido presentado por del Giorgio y Gasol (2008). Además, en este trabajo se encontró una variación estacional en la dominancia de la respiración procariota (tabla. 4) en ambas regiones para el mes de marzo cerca del 60% de la R_{com} corresponde a la R_{pro} y en septiembre la R_{com} es igual a la R_{pro} con pendientes de 1 en ambas regiones durante este mes, esto indica una dominancia total en la respiración realizada por los procariotas en condiciones de alta estratificación, mientras que la mezcla de la columna de agua ocurrida en marzo favoreció la respiración de otros heterótrofos.

Tabla 4. Cambios entre las pendientes de R_{com} y R_{pro} en las cuencas de Perdido y Coatzacoalcos en los meses de marzo y septiembre.

Mes	Pendiente ($\Delta R_{pro}/ \Delta R_{com}$)	
	Perdido	Coatzacoalcos
Marzo	0.59	0.65
Septiembre	1.01	1.08

La distribución de las masas de agua también pudo ser modulada por las estructuras de mesoescala (fig. 9). Indicando que nuestras muestras pudieron corresponder a diferentes masas de agua. Por ejemplo, el Agua Común del Golfo (ACG) se encuentra de los 50 a los 150 metros de profundidad con temperaturas de 20 a 25°C salinidad <36.8 y concentración de oxígeno disuelto de 2.5 a 4.2 ml l⁻¹ así como el Agua Subtropical Profunda Noratlántica

presente de los 150 a 230 metros de profundidad con salinidad > 36.8 y de 2.5 a 3.8 ml l⁻¹ de oxígeno disuelto (Portela et al. 2018). En septiembre (fig. 11 y fig. 21) la formación del ACG está presente en las cuencas de Perdido y Coatzacoalcos por lo que la disponibilidad de oxígeno en los primeros 200 metros de la columna de agua se asoció a la distribución de esta masa de agua.

10. Conclusión general

En ambas regiones del GM la mayor parte de la actividad respiratoria de los organismos planctónicos se encuentra asociada a la productividad y abundancia de los procariotas heterótrofos. Nuestros resultados sugieren que la presencia de circulación ciclónica favorece la actividad respiratoria de los procariotas heterótrofos, donde el incremento en la concentración del sustrato estaría influenciando positivamente la producción y la respiración de las distintas comunidades microbianas.

11. Anexos

Anexo 1: Resultados de las Cuencas de Perdido y Coatzacoalcos en ambas campañas oceanográficas

Tabla 5. Es una recopilación de las variables metabólicas analizadas en marzo (MMF-01) y septiembre (MMF-02) Se presenta la profundidad y el valor.

AB; cel ml⁻¹

PB; μM C d⁻¹

R_{com} y R_{pro}; μmol O₂ l⁻¹ d⁻¹

ARC; fmol O₂ cel⁻¹d⁻¹

BGE; Adimensional

Crucero	Estación	Profundidad	Rcom	Rpro	AB	PB	ARC	BGE
MMF-01	A1	19	5.02	3.23	2.03E+05	6.4	15.92	0.67
MMF-01	A1	60	3.81	1.95	1.79E+05	5.8	10.91	0.75
MMF-01	A1	109	7.23	2.15	1.46E+05	3.9	14.75	0.64
MMF-01	A1	120	6.84	5.78	1.50E+05	3.7	38.42	0.39
MMF-01	A1	350	3.59	1.63	1.33E+05	4.3	12.21	0.72
MMF-01	B9	21	1.42	0.55	1.16E+05	7.7	4.73	0.93
MMF-01	B9	65	1.37	1.21	2.15E+05	3.4	5.62	0.74
MMF-01	B9	123	2.14	0.89	1.74E+05	4.2	5.11	0.83
MMF-01	B9	360	0.70	0.77	1.53E+05	5.7	5.03	0.88
MMF-01	B9	500	1.03	1.02	1.60E+05	4.7	6.39	0.82
MMF-01	B5	20	6.72	4.3	7.52E+04	13	57.20	0.75
MMF-01	B5	30	4.73	3.68	1.18E+05	11.4	31.21	0.76
MMF-01	B5	113	3.26	2.83	1.03E+05	9.6	27.41	0.77
MMF-01	B5	383	3.84	3	9.99E+04	8.2	30.03	0.73
MMF-01	B5	470	5.05	5.02	1.19E+05	9.6	42.13	0.66
MMF-01	C14	21	9.15	7.21	1.80E+05	9.4	40.06	0.57
MMF-01	C14	78	7.48	6.93	1.55E+05	8.5	44.66	0.55
MMF-01	C14	123	5.62	4.27	1.51E+05	11.1	28.20	0.72
MMF-01	C14	430	6.09	2.36	1.66E+05	10.3	14.20	0.81
MMF-01	C14	500	5.02	1.89	1.51E+05	9.2	12.48	0.83
MMF-01	D17	25	5.74	5.38	1.02E+05	5.8	52.97	0.52
MMF-01	D17	73	3.76	5.08	8.36E+04	5.2	60.80	0.50
MMF-01	D17	143	3.67	4.11	6.05E+04	6.3	67.93	0.60
MMF-01	D17	380	2.71	4.22	9.09E+04	7.8	46.43	0.65
MMF-01	D17	500	5.42	4.16	7.35E+04	6.4	56.60	0.61
MMF-01	C10	23	4.62	1.36	8.06E+04	10.9	16.87	0.89
MMF-01	C10	69	2.40	1.41	8.77E+04	15.4	16.07	0.92
MMF-01	C10	133	1.38	1.51	9.74E+04	11.4	15.51	0.88
MMF-01	C10	450	2.00	2.12	7.08E+04	7.3	29.95	0.78
MMF-01	C10	501	2.31	1.79	4.88E+04	5.8	36.69	0.76
MMF-02	A1	21	4.90	4.80	1.28E+05	0.81	28.24	0.68
MMF-02	A1	87	2.40	5.40	1.35E+05	0.31	46.15	0.41
MMF-02	A1	123	5.00	4.80	1.70E+05	0.27	58.11	0.40
MMF-02	A1	440	4.70	5.70	1.17E+05	0.29	50.44	0.38
MMF-02	A1	500	4.10	4.90	8.26E+04	0.16	46.23	0.28
MMF-02	B9	25	NaN	NaN	1.13E+05	0.23	NaN	NaN
MMF-02	B9	90	0.60	0.20	1.06E+05	0.18	1.09	0.92
MMF-02	B9	150	NaN	NaN	1.97E+05	0.19	NaN	0.79
MMF-02	B9	462	0.60	0.80	1.83E+05	0.17	5.56	0.71
MMF-02	B9	500	1.50	1.80	1.89E+05	0.53	11.18	0.78
MMF-02	B5	27	NaN	NaN	1.44E+05	1.74	NaN	NaN
MMF-02	B5	89	NaN	NaN	1.61E+05	1.50	NaN	NaN
MMF-02	B5	153	NaN	NaN	1.49E+05	1.52	NaN	NaN
MMF-02	B5	403	NaN	NaN	1.33E+05	1.26	NaN	NaN
MMF-02	B5	500	NaN	NaN	1.58E+05	1.55	NaN	NaN
MMF-02	C14	23	22.12	19.06	2.18E+05	1.86	154.94	0.07
MMF-02	C14	80	18.35	21.68	1.37E+05	1.20	159.39	0.06
MMF-02	C14	133	17.32	22.68	1.23E+05	1.45	202.53	0.65
MMF-02	C14	357	17.32	21.30	1.36E+05	0.97	129.12	0.14
MMF-02	C14	500	19.58	24.09	1.12E+05	1.35	132.39	0.02
MMF-02	C12	23	NaN	NaN	1.65E+05	1.06	NaN	0.32
MMF-02	C12	74	NaN	NaN	1.82E+05	0.74	NaN	0.58
MMF-02	C12	133	1.18	0.36	1.70E+05	0.71	2.51	0.36
MMF-02	C12	420	0.92	1.86	1.89E+05	0.67	9.94	0.12
MMF-02	C12	500	1.44	4.72	1.42E+05	0.53	26.07	0.55
MMF-02	D16	26	1.31	1.18	1.87E+05	0.99	8.18	NaN
MMF-02	D16	78	1.24	2.17	1.81E+05	0.59	13.80	NaN
MMF-02	D16	148	3.89	5.74	1.44E+05	0.73	35.90	0.99
MMF-02	D16	325	7.57	5.92	1.57E+05	0.74	NaN	0.62
MMF-02	D16	500	9.96	5.65	1.60E+05	0.59	NaN	0.02

Tabla 6: Es una recopilación de las variables metabólicas analizadas en marzo (MMF-01) y septiembre (MMF-02) en las cuales se incluyen los valores mínimos, máximos, promedio y desviación estándar.

AB; cel ml⁻¹

PB; μM C d⁻¹

R_{com} y R_{pro}; μmol O₂ l⁻¹ d⁻¹

Crucero	Estación	Medición	Mínimo	Máximo	Promedio	SD
MMF-01	A1	Rcom	3.58	7.23	2.94	1.68
MMF-01	B9	Rcom	0.69	2.14	1.33	0.53
MMF-01	B5	Rcom	3.25	8.72	4.71	1.32
MMF-01	C14	Rcom	5.01	9.15	6.67	1.65
MMF-01	D17	Rcom	2.7	5.73	4.26	1.27
MMF-01	C10	Rcom	1.37	4.62	2.54	1.23
MMF-01	A1	Rpro	1.63	5.75	5.29	1.68
MMF-01	B9	Rpro	0.55	1.21	0.89	0.25
MMF-01	B5	Rpro	2.83	5.02	3.77	0.91
MMF-01	C14	Rpro	1.89	7.21	4.53	2.48
MMF-01	D17	Rpro	4.11	5.38	4.59	0.59
MMF-01	C10	Rpro	1.36	2.12	1.64	0.31
MMF-01	A1	PB	3.9	6.4	5.1	1.19
MMF-01	B9	PB	3.4	7.7	5.1	1.65
MMF-01	B5	PB	8.2	13	10.36	1.86
MMF-01	C14	PB	8.5	11.01	9.7	1.01
MMF-01	D17	PB	5.8	11.4	8.9	2.73
MMF-01	C10	PB	5.2	7.8	6.3	0.96
MMF-01	A1	AB	1.35E+05	2.03E+05	1.62E+05	1.86E+04
MMF-01	B9	AB	1.16E+05	2.15E+05	1.64E+05	2.81E+06
MMF-01	B5	AB	7.52E+04	1.19E+05	1.03E+05	3.59E+04
MMF-01	C14	AB	1.51E+05	1.80E+05	1.61E+05	1.78E+04
MMF-01	D17	AB	6.05E+04	1.02E+05	8.20E+04	1.23E+04
MMF-01	C10	AB	4.88E+04	9.47E+04	7.70E+04	1.86E+04
MMF-02	A1	Rcom	2.4	5	4.2	1.1
MMF-02	B9	Rcom	0.6	1.5	0.9	0.41
MMF-02	B5	Rcom	NaN	NaN	NaN	NaN
MMF-02	C14	Rcom	17.31	22.12	18.94	2
MMF-02	C12	Rcom	0.92	1.97	1.5	0.48
MMF-02	D16	Rcom	1.9	5.91	4.27	2.04
MMF-02	A1	Rpro	4.8	5.7	5.11	0.4
MMF-02	B9	Rpro	0.2	1.8	0.9	0.68
MMF-02	B5	Rpro	NaN	NaN	NaN	NaN
MMF-02	C14	Rpro	19.05	24.09	21.76	1.85
MMF-02	C12	Rpro	0.35	4.71	2.31	2.21
MMF-02	D16	Rpro	1.24	9.96	4.79	3.87
MMF-02	A1	PB	0.16	0.8	0.36	0.25
MMF-02	B9	PB	0.16	0.53	0.25	0.15
MMF-02	B5	PB	1.26	1.73	1.51	0.16
MMF-02	C14	PB	0.97	1.86	1.36	0.33
MMF-02	C12	PB	0.52	1.06	0.74	0.19
MMF-02	D16	PB	0.58	0.99	0.73	0.16
MMF-02	A1	AB	8.26E+04	1.70E+05	1.26E+05	3.14E+04
MMF-02	B9	AB	1.06E+05	1.47E+05	1.58E+05	4.40E+04
MMF-02	B5	AB	1.33E+05	1.61E+05	1.49E+05	1.10E+04
MMF-02	C14	AB	1.12E+05	2.18E+05	1.45E+05	4.20E+04
MMF-02	C12	AB	1.42E+05	1.89E+05	1.70E+05	1.80E+04
MMF-02	D16	AB	1.44E+05	1.87E+05	1.66E+05	1.70E+04

Anexo 2: Comparación entre los valores obtenidos de oxígeno disuelto con CTD y los valores obtenidos de oxígeno disuelto con optodos.

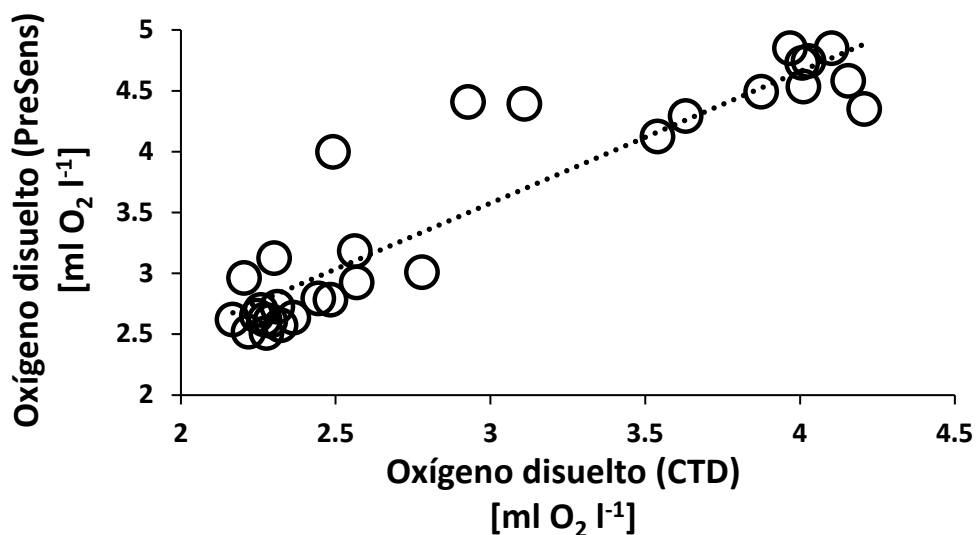


Figura 31. Oxígeno disuelto medido con PreSens vs CTD: mL L⁻¹ durante MMF-01 en las cuencas de Perdido y Coatzacoalcos; $y = 1.0823x + 0.33$, $R^2 = 0.8535$, $p < 0.05$.

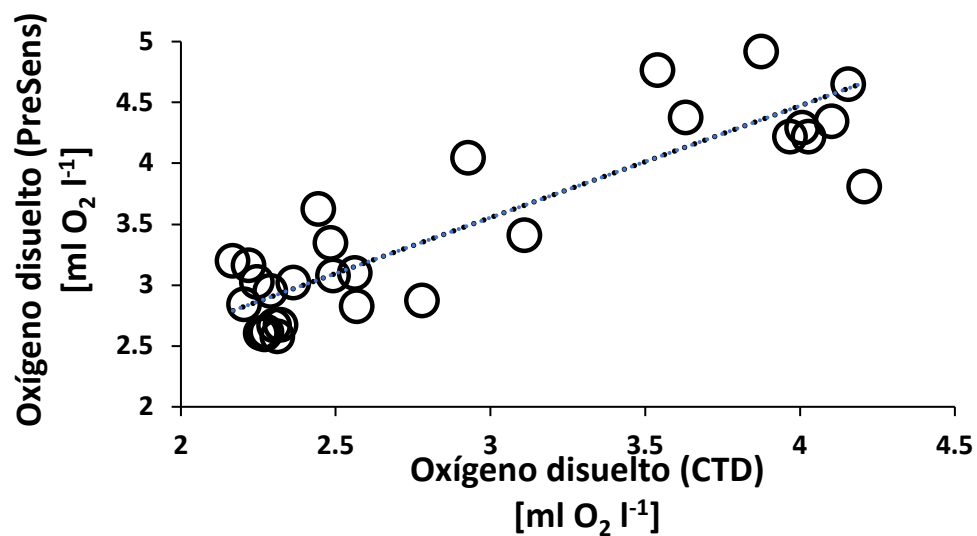


Figura 32. Oxígeno disuelto medido con PreSens vs CTD: ml l⁻¹ durante MMF-02 en las cuencas de Perdido y Coatzacoalcos; $y = 0.9183x + 0.7996$, $R^2 = 0.7717$, $p < 0.05$.

Anexo 3: Comparación entre las tasas de respiración procariota medida vs las tasas de respiración procariotas calculadas de acuerdo a Carol Robinson en 2008

$$R_{pro\ estimado} = 0.45 R_{com}^{0.93}$$

Ec. 9. R_{pro} estimada

Tabla 7. R_{pro} estimada vs R_{pro} medida en marzo (MMF-01) y septiembre (MMF-02) en las Cuencas de Perdido y Coatzacoalcos.

R_{pro}; $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ d}^{-1}$

Crucero	Estación	Profundidad	Rpro Medida	Rpro Estimada
MMF-01	A1	19	3.23	2.02
MMF-01	A1	60	1.95	1.56
MMF-01	A1	109	2.15	2.83
MMF-01	A1	120	5.78	2.69
MMF-01	A1	350	1.63	1.48
MMF-01	B9	21	0.55	0.63
MMF-01	B9	65	1.21	0.60
MMF-01	B9	123	0.89	0.91
MMF-01	B9	360	0.77	0.32
MMF-01	B9	500	1.02	0.46
MMF-01	B5	20	4.30	2.65
MMF-01	B5	30	3.68	1.91
MMF-01	B5	113	2.83	1.35
MMF-01	B5	383	3.00	1.57
MMF-01	B5	470	5.02	2.03
MMF-01	C14	21	7.21	3.53
MMF-01	C14	78	6.93	2.92
MMF-01	C14	123	4.27	2.24
MMF-01	C14	430	2.36	2.42
MMF-01	C14	500	1.89	2.02
MMF-01	D17	25	5.38	2.28
MMF-01	D17	73	5.08	1.54
MMF-01	D17	143	4.11	1.51
MMF-01	D17	380	4.22	1.14
MMF-01	D17	500	4.16	2.17
MMF-01	C10	23	1.36	1.87
MMF-01	C10	69	1.41	1.01
MMF-01	C10	133	1.51	0.61
MMF-01	C10	450	2.12	0.86
MMF-01	C10	501	1.79	0.98
MMF-02	A1	21	4.80	1.97
MMF-02	A1	87	5.40	1.02
MMF-02	A1	123	4.80	2.01
MMF-02	A1	440	5.70	1.90
MMF-02	A1	500	4.90	1.67
MMF-02	B9	25	NaN	NaN
MMF-02	B9	90	0.20	0.28
MMF-02	B9	150	NaN	NaN
MMF-02	B9	462	0.80	0.28
MMF-02	B9	500	1.80	0.66
MMF-02	B5	27	NaN	NaN
MMF-02	B5	89	NaN	NaN
MMF-02	B5	153	NaN	NaN
MMF-02	B5	403	NaN	NaN
MMF-02	B5	500	NaN	NaN
MMF-02	C14	23	19.06	8.02
MMF-02	C14	80	21.68	6.74
MMF-02	C14	133	22.68	6.38
MMF-02	C14	357	21.30	6.38
MMF-02	C14	500	24.09	7.16
MMF-02	C12	23	NaN	NaN
MMF-02	C12	74	NaN	NaN
MMF-02	C12	133	0.36	0.53
MMF-02	C12	420	1.86	0.42
MMF-02	C12	500	4.72	0.63
MMF-02	D16	26	1.18	0.58
MMF-02	D16	78	2.17	0.55
MMF-02	D16	148	5.74	1.59
MMF-02	D16	325	5.92	2.96
MMF-02	D16	500	5.65	3.82

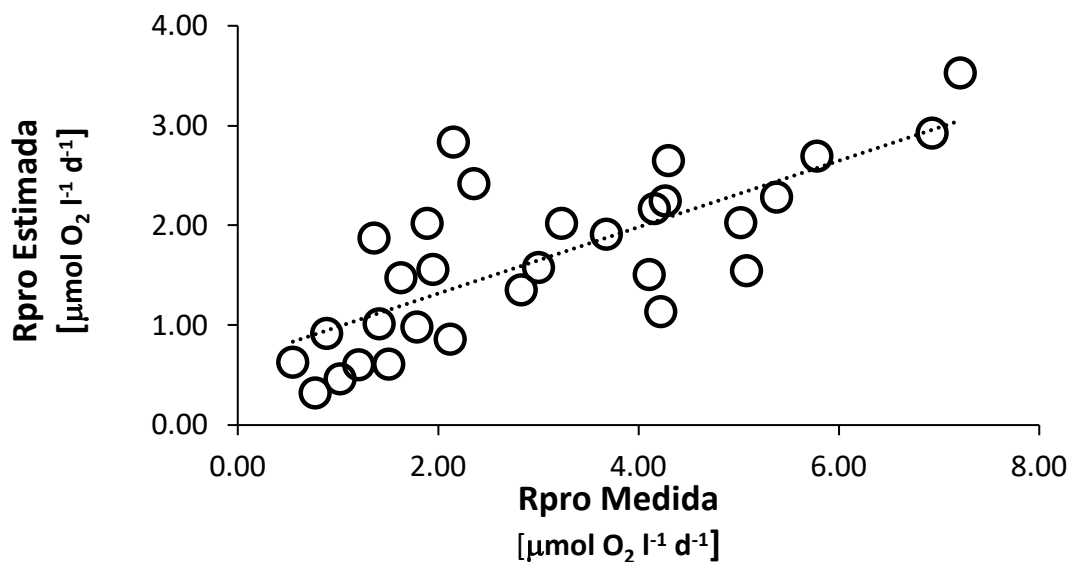


Figura 33. R_{pro} medida vs R_{pro} estimada: $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ d}^{-1}$ durante MMF-01 en las cuencas de Perdido y Coatzacoalcos; $y = 0.3327x + 0.6523$, $R^2 = 0.5665$, $p < 0.05$

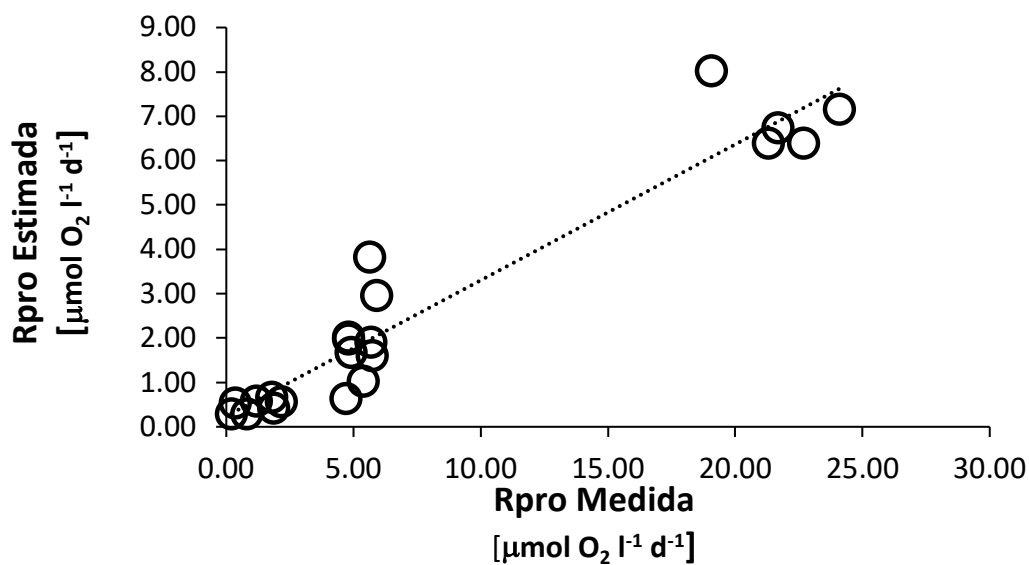


Figura 34. R_{pro} medida vs R_{pro} estimada: $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ d}^{-1}$ durante MMF-02 en las cuencas de Perdido y Coatzacoalcos; $y = 0.3062x + 0.2407$, $R^2 = 0.9165$, $p < 0.05$

Tabla 8. PP en marzo (MMF-01) y septiembre (MMF-02) en las Cuencas de Perdido y Coatzacoalcos, promedio por región y desviación estándar.

Crucero	Estación	PP (g C m ² d ⁻¹)	Promedio por región	Dsv. Std
MMF-01	B5	0.89	0.762	0.110
	A1	0.67		
	B9	0.73		
	C14	0.41	0.485	0.150
	D17	0.38		
	C10	0.66		
MMF-02	B5	0.17	0.158	0.020
	A1	0.17		
	B9	0.13		
	C14	0.20	0.256	0.090
	D16	0.35		
	C12	0.22		

12. Bibliografía

- Aldeco J, Monreal-Gómez M a, Signoret M, León D a S, Hernández-Becerril DU (2009) Occurrence of a subsurface anticyclonic eddy, fronts, and *Trichodesmium* spp. over the Campeche Canyon region , Gulf of Mexico. *Ciencias Mar* 35:333–344.
- Alexander P, Bahret MJ, Chaves J, Courts G, D'Alessio NS (1992a) *Biologia*. Prentice Hall.
- Alexander P, Bahret MJ, Chaves J, Courts G, D'Alessio NS (1992b) *Biologia*. Prentice Hall.
- Antonio Delgado J, Sudre J, Tanahara S, Montes I, Hernandez-Ayon JM, Zirino A (2019) Effect of Caribbean Water incursion into the Gulf of Mexico derived from absolute dynamic topography, satellite data, and remotely sensed chlorophyll *a*. *Ocean Sci* 15:1561–1578.
- Aranguren-gassis M, Teira E, Serret P, Martínez-garcía S (2012) Potential overestimation of bacterial respiration rates in oligotrophic plankton communities. *Mar Ecol Prog Ser* 453:1–10.
- Aranguren-Gassis M, Teira E, Serret P, Martínez-García S, Fernández E (2012) Potential overestimation of bacterial respiration rates in oligotrophic plankton communities. *Mar Ecol Prog Ser* 453:1–10.
- Arístegui J, Agustí S, Middelburg JJ, Duarte CM (2005) Respiration in the mesopelagic and bathypelagic zones of the oceans. *Respir Aquat ...*:181–205.
- Arístegui J, Harrison WG (2002) Decoupling of primary production and community respiration in the ocean: implications for regional carbon studies. *Aquat Microb Ecol* 29:199–209.

- Aristegui JDCM. ASDMÁ-SXA. HDA (2002) Dissolved Organic Carbon Support of Respiration in the Dark Ocean. *Science* (80-) 298:90.
- Azam F (1998) Microbial control of oceanic carbon flux: The plot thickens. *Science* (80-) 280:694–696.
- Baxter R, Hastings N, Law A, Glass EJ. (2008) *Microbial Ecology of the oceans*.
- Baynes JW, Domiczak MH (2013) La rotenona inhibe el complejo I (NADH-Q-reductasa).
- Becker WM, Kleinsmith LJ, Hardin J, Bertoni GP, Azcoitia Elías I, Muñoz Céspedes A (2007) *El mundo de la célula*. Pearson Educacion.
- Bedoya Gutiérrez M (2002) Desarrollo y validación de sensores de fibra óptica para la medida de humedad, oxígeno disuelto y dbp por luminiscencia con detección sensible a la fase. 1.
- Biggs DC, Müller-Karger FE (1994) Ship and satellite observations of chlorophyll stocks in interacting cyclone-anticyclone eddy pairs in the western Gulf of Mexico. *J Geophys Res* 99:7371.
- Blackburn N, Fenchel T, Mitchell J (1998) Microscale Nutrient Patches in Planktonic Habitats Shown by Chemotactic Bacteria. *Science* (80-) 282:2254–2256.
- Bondyale-Juez DR, Packard TT, Viera-Rodríguez MA, Gómez M (2017a) Respiration: comparison of the Winkler technique, O₂ electrodes, O₂ optodes and the respiratory electron transport system assay. *Mar Biol* 164:226.
- Bondyale-Juez DR, Packard TT, Viera-Rodríguez MA, Gómez M (2017b) Respiration: comparison of the Winkler technique, O₂ electrodes, O₂ optodes and the respiratory electron transport system assay. *Mar Biol* 164:1–11.
- Botello, A.V.; Rendón von Osten, J.; Gold-Bouchot, G.; Agraz-Hernández C (2005) Golfo

- de México Contaminación e Impacto Ambiental : Diagnostico y Tendencias, 2da ed. EPOMEX, Universidad Autónoma de Campeche, México.
- Botello AV, Rendón von Osten J, Gold-Bouchot G, Agraz-Hernández C (2005) Golfo de México.
- Caso M, Pisanty I (2004) ENVIRONMENTAL ANALYSIS OF THE GULF OF MEXICO. México.
- Cianca A, Helmke P, Mouriño B, Rueda MJ, Llinás O, Neuer S (2007) Decadal analysis of hydrography and in situ nutrient budgets in the western and eastern North Atlantic subtropical gyre. *J Geophys Res Ocean* 112:C07025.
- Counillon F, Bertino L (2009) High-resolution ensemble forecasting for the Gulf of Mexico eddies and fronts. *Ocean Dyn* 59:83–95.
- Dolan JR (2018) Microbial Ecology of the Oceans. *J Plankton Res* 40:500–502.
- Ducklow HW, Doney SC (2013) What Is the Metabolic State of the Oligotrophic Ocean? A Debate. *Ann Rev Mar Sci* 5:525–533.
- Engel A, Delille B, Jacquet S, Riebesell U, Rochelle-Newall E, Terbrüggen A, Zondervan I (2004) Transparent exopolymer particles and dissolved organic carbon production by *Emiliana huxleyi* exposed to different CO₂ concentrations: a mesocosm experiment. *Aquat Microb Ecol* 34:93–104.
- García-Martín EE, Aranguren-Gassis M, Karl DM, Martínez-García S, Robinson C, Serret P, Teira E (2019) Validation of the in vivo Iodo-Nitro-Tetrazolium (INT) Salt Reduction Method as a Proxy for Plankton Respiration. *Front Mar Sci* 6.
- Gibbs Seawater (GSW) Oceanographic Toolbox Getting started with TEOS-10 and the (2011)

- Del Giorgio P, Williams P (2007) *Respiration in Aquatic Ecosystems*. Oxford University Press, New York.
- Del Giorgio PA, Duarte CM (2002) Respiration in the open ocean. *Nature* 420:379–384.
- Gómez-Ocampo E, Gaxiola-Castro G, Durazo R (2017) Approach for estimating the dynamic physical thresholds of phytoplankton production and biomass in the tropical-subtropical Pacific Ocean. *J Geophys Res Biogeosciences* 122:1385–1403.
- Hernández SEA, Iñiguez IM, Tinoco FPP, Diana L (2018) Aspectos oceanográficos del Golfo de México y su relación con los recursos naturales no renovables.
- Hofmann EE, Worley SJ (1986) An investigation of the circulation of the Gulf of Mexico. *J Geophys Res* 91:14221.
- Hung CC, Guo L, Santschi PH, Alvarado-Quiroz N, Haye JM (2003) Distributions of carbohydrate species in the Gulf of Mexico. *Mar Chem* 81:119–135.
- Jiao N, Tang K, Cai H, Mao Y (2011) Increasing the microbial carbon sink in the sea by reducing chemical fertilization on the land. *Nat Rev Microbiol* 9:75.
- Jochem FJ, Lavrentyev PJ, First MR (2004) Growth and grazing rates of bacteria groups with different apparent DNA content in the Gulf of Mexico. *Mar Biol* 145:1213–1225.
- Kirchman DL, Keel RG, Simon M, Welschmeyer NA (1993) Biomass and production of heterotrophic bacterioplankton in the oceanic subarctic Pacific. *Deep Sea Res Part I Oceanogr Res Pap* 40:967–988.
- Lemée R, Rochelle-Newall E, Van Wambeke F, Pizay M, Rinaldi P, Gattuso J (2002) Seasonal variation of bacterial production, respiration and growth efficiency in the open NW Mediterranean Sea. *Aquat Microb Ecol* 29:227–237.
- Linacre L, Durazo R, Camacho-Ibar VF, Selph KE, Lara-Lara JR, Mirabal-Gómez U,

- Bazán-Guzmán C, Lago-Lestón A, Fernández-Martín EM, Sidón-Ceseña K (2019) Picoplankton Carbon Biomass Assessments and Distribution of *Prochlorococcus* Ecotypes Linked to Loop Current Eddies During Summer in the Southern Gulf of Mexico. *J Geophys Res Ocean* 124:8342–8359.
- Longhurst A, Sathyendranath S, Platt T, Caverhill C (1995) An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. *J Plankton Res* 17:1245–1271.
- López-Urrutia A, San Martín E, Harris RP, Irigoien X (2006) Scaling the metabolic balance of the oceans. *Proc Natl Acad Sci U S A* 103:8739–44.
- Manzano-Sarabia MM, Salinas-Zavala CA (2008) Variabilidad estacional e interanual de la concentraci??n de clorofila a y temperatura superficial del mar en la regi??n occidental del Golfo de M??xico; 1996-2007. *Interciencia* 33:628–634.
- Martínez-García S, Fernández E, Del Valle DA, Karl DM, Teira E (2013) Experimental assessment of marine bacterial respiration. *Aquat Microb Ecol* 70:189–205.
- Martínez-López B, Pares-Sierra A (1998) Circulation in the gulf of mexico induced by tides, wind and the yucatan current. *Ciencias Mar* 24:65–93.
- Maske H, Cajal-Medrano R, Villegas-Mendoza J (2017) Substrate-Limited and -Unlimited Coastal Microbial Communities Show Different Metabolic Responses with Regard to Temperature. *Front Microbiol* 8.
- Meyer JL (2010) Sources of Carbon for the Microbial Loop. *Microb Ecol* 28:195–199.
- Mirabal-Gómez U, Mercado-Santana A, Lara-Lara R, De La Cruz-Orozco M (2017) Variabilidad de la productividad primaria integrada en Perdido.
- Montgomery HAC, Thom NS, Cockburn A (2007) Determination of dissolved oxygen by the winkler method and the solubility of oxygen in pure water and sea water. *J Appl*

Chem 14:280–296.

Murray RK, Kennelly PJ, Bender DA, Rodwell VW, Botham KM, Weil PA (2013)

Bioquímica ilustrada.

Murrell MC, Lehrter JC (2011) Sediment and Lower Water Column Oxygen Consumption in the Seasonally Hypoxic Region of the Louisiana Continental Shelf. *Estuaries and Coasts* 34:912–924.

Oey L-Y, Ezer T, Lee H-C (2005) Loop Current, Rings and Related Circulation in the Gulf of Mexico: A Review of Numerical Models and Future Challenges. *American Geophysical Union*.

Packard TT, Berdalet E, Blasco D, Roy SO, St-Amand L, Lagacé B, Lee K, Gagnó J-P (1996) Oxygen consumption in the marine bacterium *Pseudomonas nautica* predicted from ETS activity and bisubstrate enzyme kinetics. *J Plankton Res* 18:1819–1835.

Pomeroy LR, Sheldon JE, Sheldon WM (1994) Changes in bacterial numbers and leucine assimilation during estimations of microbial respiratory rates in seawater by the precision winkler method. *Appl Environ Microbiol* 60:328–332.

Portela E, Tenreiro M, Pallàs-sanz E, Meunier T (2018) Hydrography of the Central and Western Gulf of Mexico. *Agu100*:5134–5149.

Robinson C (2019) Microbial Respiration , the Engine of Ocean Deoxygenation. *Front Mar Sci* 5:1–13.

Rodríguez Martínez R, Suescún Otero G (2013) Applications and inconvenient of Fluorescence in situ hybridization technique (FISH) in the identification of microorganism. *Rev Salud Uninorte* 29:327–340.

Salas-de-León DA, Monreal-Gómez MA, Signoret M, Aldeco J (2004) Anticyclonic-

cyclonic eddies and their impact on near-surface chlorophyll stocks and oxygen supersaturation over the Campeche Canyon, Gulf of Mexico. *J Geophys Res* 109:C05012.

Signoret M, Aldeco J, Barreiro MT (2006) Variability of chlorophyll a profiles obtained by natural fluorescence in the west and center Gulf of Mexico in June 1999.

Hidrobiológica 16:221–232.

Silva L, Calleja ML, Megan Huete-Stauffer T, Ivetic S, Ansari MI, Viegas M, Morán XAG (2019) Low abundances but high growth rates of coastal heterotrophic bacteria in the red sea. *Front Microbiol* 10:1–15.

Slonczewski J, Foster JW (2009) *Microbiology : an evolving science*. W.W. Norton & Co.

Smith (1992) A simple, economical method for measuring bacterial protein synthesis rates in seawater using ^3H -leucine. *Aquat Microb Ecol* 6.

Tiano L, Garcia-Robledo E, Revsbech NP (2014) A new highly sensitive method to assess respiration rates and kinetics of natural planktonic communities by use of the switchable trace oxygen sensor and reduced oxygen concentrations. *PLoS One* 9.

Vidal Lorandi VM V., Vidal Lorandi F V. (1997) La Importancia de los Estudios Regionales de Circulación Oceánica en el Golfo de México. *Rev la Soc Mexicana Hist* 47:191–200.

Villegas-Mendoza J, Cajal-Medrano R, Maske H (2015) INT (2-(4-Iodophenyl)-3-(4-Nitrophenyl)-5-(Phenyl) Tetrazolium Chloride) Is Toxic to Prokaryote Cells Precluding Its Use with Whole Cells as a Proxy for In Vivo Respiration. *Microb Ecol* 70:1004–1011.

Villegas-Mendoza J, Cajal-Medrano R, Maske H (2019a) 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. *Int J Mol Sci* 20:782.

Villegas-Mendoza J, Cajal-Medrano R, Maske H, Villegas-Mendoza J, Cajal-Medrano R, Maske H (2019b) 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. *Int J Mol Sci* 20:782.

Warkentin M, Freese HM, 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. *Appl Environ Microbiol* 73:6722–6729.

Williams AK, McInnes AS, Rooker JR, Quigg A (2015) Changes in microbial plankton assemblages induced by mesoscale oceanographic features in the Northern Gulf of Mexico. *PLoS One* 10:1–22.

Xue J, Cai WJ, Hu X, Huang WJ, Lohrenz SE, Gundersen K (2015) Temporal variation and stoichiometric ratios of organic matter remineralization in bottom waters of the northern Gulf of Mexico during late spring and summer. *J Geophys Res Ocean* 120:8304–8326.

Zavala-Hidalgo J, Romero-Centeno R, Mateos-Jasso A, Morey SL, Martínez-López B (2014) The response of the Gulf of Mexico to wind and heat flux forcing: What has been learned in recent years? *Atmosfera* 27:317–334.