



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

ANÁLISIS DE LA COMPOSICIÓN Y DENSIDAD DE BACTERIAS
EN SEDIMENTOS DE MANGLAR, PASTO MARINO,
MACROALGA Y SIN VEGETACIÓN ACUÁTICA SUMERGIDA EN
UNA LAGUNA COSTERA SEMIÁRIDA SUBTROPICAL.

T E S I S

Que para obtener el grado de

Doctor en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales
(Orientación en Biología Marina)

P r e s e n t a

Christian Anibal Silva Ontiveros

La Paz, Baja California Sur, junio de 2024.

ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 12:00 horas del día 31 del Mes de mayo del 2024, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

"Análisis de la composición y densidad de bacterias en sedimentos de manglar, pasto marino, macroalga y sin vegetación acuática sumergida en una laguna costera semiárida subtropical"

Presentada por el alumno:

Crhistian Anibal Silva Ontiveros

Aspirante al Grado de DOCTOR EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN Biología marina

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron su **APROBACIÓN DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISIÓN REVISORA



Dr. José Alfredo Arreola Lizárraga
Director de Tesis



Dra. Alejandra Piñón Gimete
Co-Tutor de Tesis



Dr. Marcel Martínez Porchas
Co-Tutor de Tesis



Dr. Sergio De Los Santos Villalobos
Co-Tutor de Tesis



Dr. Jony Ramiro Torres Velázquez
Co-Tutor de Tesis

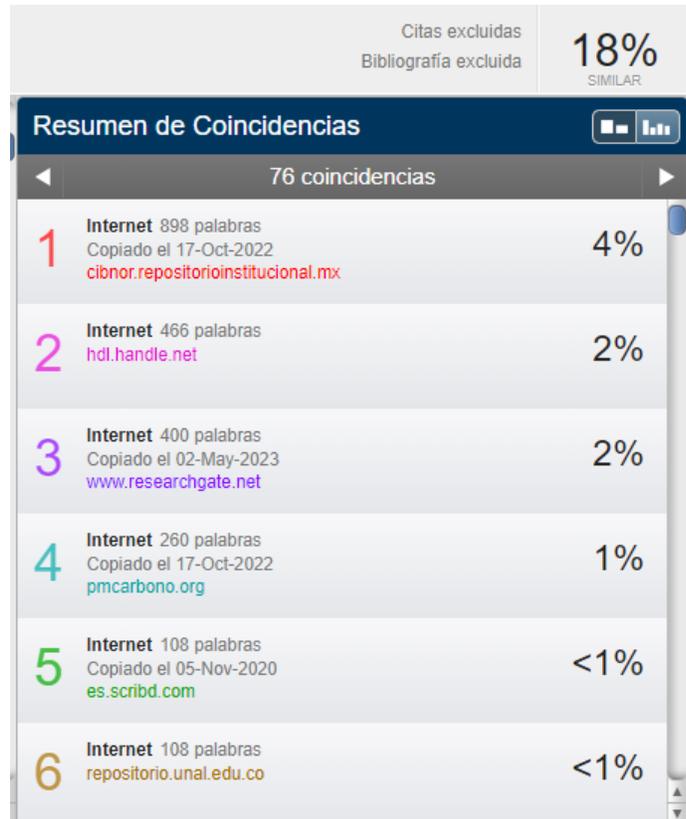


Dra. Alejandra Nieto Garibay,
Directora de Estudios de Posgrado y
Formación de Recursos Humanos

La Paz, Baja California Sur, a 03 de junio de 2024.

Los miembros del comité de tesis del estudiante -Christian Anibal Silva Ontiveros- del Programa de Doctorado en el uso, manejo y preservación de los recursos naturales, revisamos el contenido de la tesis y otorgamos el Vo.Bo. dado que la tesis no representa un plagio de otro documento como lo muestra el reporte de similitud realizado:

- Herramienta antiplagio:
iThenticate
- Filtros utilizados:
Excluir citas
Excluir bibliografías
- Porcentajes de similitud:
Máximo 20% para tesis Posgrado
Se muestra captura de pantalla



Citas excluidas
Bibliografía excluida
18%
SIMILAR

Resumen de Coincidencias

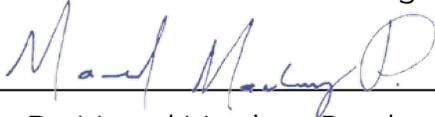
76 coincidencias

1	Internet 898 palabras Copiado el 17-Oct-2022 cibnor.repositorioinstitucional.mx	4%
2	Internet 466 palabras hdl.handle.net	2%
3	Internet 400 palabras Copiado el 02-May-2023 www.researchgate.net	2%
4	Internet 260 palabras Copiado el 17-Oct-2022 pmcarbono.org	1%
5	Internet 108 palabras Copiado el 05-Nov-2020 es.scribd.com	<1%
6	Internet 108 palabras repositorio.unal.edu.co	<1%

Firmas del Comité



Dr. José Alfredo Arreola Lizárraga



Dr. Marcel Martínez Porchas



Dra. Alejandra Piñón Gimete



Dr. Sergio De Los Santos Villalobos



Dr. Jony Ramiro Torres Velázquez

Conformación de Comités

Comité Tutorial

Dr. José Alfredo Arreola Lizárraga
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.
Director de Tesis

Dra. Alejandra Piñón Gimete
Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-Instituto Politécnico Nacional
Co-Tutora de Tesis

Dr. Marcel Martínez Porchas
Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, A.C.
Co-Tutor de Tesis

Dr. Sergio de los Santos Villalobos
Instituto Tecnológico de Sonora.
Co-Tutor de Tesis

Dr. Jony Ramiro Torres Velázquez
Instituto Tecnológico del Valle del Yaqui
Co-Tutor de Tesis

Comité Revisor de Tesis

Dr. José Alfredo Arreola Lizárraga
Dra. Alejandra Piñón Gimete
Dr. Marcel Martínez Porchas
Dr. Sergio de los Santos Villalobos
Dr. Jony Ramiro Torres Velázquez

Jurado de Examen

Dr. José Alfredo Arreola Lizárraga
Dra. Alejandra Piñón Gimete
Dr. Marcel Martínez Porchas
Dr. Sergio de los Santos Villalobos
Dr. Jony Ramiro Torres Velázquez

Suplentes

Dra. Elisa Serviere Zaragoza
Dr. Macario Bacilio Jiménez

Resumen

Las lagunas costeras son ecosistemas altamente productivos debido a la contribución de varias poblaciones autótrofas que varían en su dominancia y desarrollo a lo largo del año y las bacterias son esenciales para el funcionamiento de procesos ecológicos. El objetivo de este estudio fue conocer el cambio estacional de la composición y densidad bacteriana en sedimentos de manglar, pastos marinos, macroalgas y zona sin vegetación acuática sumergida, en una laguna costera semi-árida subtropical del Golfo de California. El estudio se realizó en la laguna costera El Soldado, ubicada en la región central de la costa este del Golfo de California. Se determinaron los cambios estacionales y aportaciones de biomásas de las poblaciones de autótrofos; a través del ciclo anual, se registraron temperatura del aire, irradianza y precipitación; en el agua se registraron la temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, pH y turbidez, y se tomaron muestras de agua para determinar nutrientes inorgánicos disueltos; se colectaron sedimentos para determinar textura, materia orgánica, nutrientes inorgánicos disueltos, así como composición, densidades y actividad celulolítica de bacterias heterótrofas. Los resultados mostraron que la biomasa y aportación de Carbono de las poblaciones autótrofas al ecosistema fueron: manglares ($58.01 \text{ Mg C año}^{-1}$), macroalgas ($7.13 \text{ Mg C año}^{-1}$), *Zostera marina* ($2.18 \text{ Mg C año}^{-1}$) y fitoplancton ($1.49 \text{ Mg C año}^{-1}$). Por otra parte, en primavera y verano, se observaron valores más altos de densidades ($9.7 \times 10^4 \text{ UFC g}^{-1}$) y actividad celulolítica ($94 \pm 0.5 \%$) de bacterias heterótrofas en sedimentos de macrófitas y de zona sin vegetación acuática sumergida, y valores más bajos en otoño e invierno. En primavera y verano se registraron los valores más altos de temperatura del agua ($30.7 \pm 0.9 \text{ }^\circ\text{C}$) y densidad bacteriana, contenido de materia orgánica en sedimentos ($1.23 - 4.9 \%$) y mayor aportación de materia orgánica por productores primarios. La diversidad de bacterias estuvo compuesta por 29 especies. En particular, en los sedimentos de las macroalgas se observó una riqueza de 25 especies, en pasto marino 24 especies, en mangle rojo 23 especies, en mangle negro 20 especies, y la zona sin vegetación acuática 16 especies. Se concluye que en esta laguna semi-árida subtropical ocurre un proceso acoplado entre la fenología de macrófitas, la densidad y dinámica de las bacterias en sedimentos con cambios estacionales regidos principalmente por la temperatura del agua.

Palabras clave: comunidades bacterianas, actividad celulolítica, procesos biogeoquímicos, ecosistemas costeros, producción primaria, Golfo de California.

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6583-7635>

Vo.Bo. Director de Tesis



Dr. José Alfredo Arreola Lizárraga

Summary

Coastal lagoons are highly productive ecosystems due to the contribution of various autotrophic populations that vary in their dominance and development throughout the year, and bacteria are essential for the functioning of ecological processes. This study aimed to understand the seasonal changes in bacterial composition and density in sediments of mangroves, seagrasses, macroalgae, and areas without submerged aquatic vegetation in a subtropical semi-arid coastal lagoon in the Gulf of California. The study was conducted in the El Soldado coastal lagoon, located in the central region of the eastern coast of the Gulf of California. Seasonal changes and biomass contributions of autotrophic populations were determined; throughout the annual cycle, air temperature, irradiance, and precipitation were recorded; in the water, temperature, salinity, dissolved oxygen, pH, and turbidity were recorded, and water samples were taken to determine inorganic dissolved nutrients; sediments were collected to determine texture, organic matter, inorganic dissolved nutrients, as well as composition, densities, and cellulolytic activity of heterotrophic bacteria. The results showed that the biomass and Carbon contribution of autotrophic populations to the ecosystem were: mangroves ($58.01 \text{ Mg C year}^{-1}$), macroalgae ($7.13 \text{ Mg C year}^{-1}$), *Zostera marina* ($2.18 \text{ Mg C year}^{-1}$), and phytoplankton ($1.49 \text{ Mg C year}^{-1}$). On the other hand, higher densities ($9.7 \times 10^4 \text{ CFU g}^{-1}$) and cellulolytic activity ($94 \pm 0.5\%$) of heterotrophic bacteria in sediments of macrophytes and areas without submerged aquatic vegetation were observed in spring and summer, with lower values in autumn and winter. In spring and summer, with higher bacterial density, the highest water temperature values (30.7 ± 0.9), sediment organic matter content ($1.23 - 4.9\%$), and greater contribution of organic matter by primary producers were observed. The bacterial community consisted of 29 species. Particularly, in macroalgae sediments, a richness of 25 species was observed; in seagrass, 24 species; in red mangrove, 23 species; in black mangrove, 20 species; and in areas without submerged aquatic vegetation, 16 species. It is concluded that in this subtropical semi-arid lagoon, a coupled process occurs between the phenology of macrophytes and the density and dynamics of bacteria in sediments with seasonal changes mainly governed by water temperature.

Keywords: bacterial communities, cellulolytic activity, biogeochemical processes, coastal ecosystems, primary production, Gulf of California.

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6583-7635>

Vo.Bo. Director de Tesis



Dr. José Alfredo Arreola Lizárraga

Dedicatoria

A la memoria de:

Mi tío Oscar Núñez Valencia

Mi abuela María Candelaria Ontiveros

Mi abuelo Rubén Velarde Frasquillo

Recordándolos siempre

“No se muere quien se va solo se muere quien se olvida”

Canserbero.

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT) por el apoyo económico otorgado a través de la beca número 319146 de Doctorado.

Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. (CIBNOR), a la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos por darme la oportunidad de crecer profesionalmente y apoyarme en el desarrollo de mi tesis.

Al LBRM-ITSON por el apoyo económico y las facilidades de infraestructura brindadas, sin las cuales no se hubiera podido realizar este proyecto.

Al Laboratorio de Eco Meteorología ITSON, por el apoyo económico y de infraestructura para la realización de este proyecto.

A mi Director de tesis Dr. Arreola por haber aceptado la propuesta de este proyecto y por entrarle a un tema que era nuevo para él y aun así creer en el proyecto.

A mi Comité Tutorial por los consejos y mejoras dadas al proyecto durante todo el doctorado. Porque a pesar de haber tenido una interacción virtual, siempre estuvieron al pendiente y nutrieron con su conocimiento y experiencia a este trabajo y a mi formación académica. A la Dra. Alejandra Piñón por sus aportes en el conocimiento de algas y ecología, al Dr. Jony Torres por sus aportes en el conocimiento de ecología y de manglar, al Dr. Marcel Martínez por sus aportes en fundamentos microbiológicos y hacer las preguntas necesarias para mejorar el proyecto, al Dr. Sergio de Los Santos por sus aportes en el conocimiento de microbiología y ayudar a responder esas preguntas generadas en los seminarios y así fortalecer el trabajo (aunque esto generara trabajo extra).

Al M. en C. Edgar Alcántara por siempre estar al pie del cañón en los asuntos académicos del posgrado.

Al M. en C. Manuel Salvador Trasviña Castro y a la IBQ. Myriam Lizzeth Hernández de Haro por el análisis de las muestras de sedimentos en el Laboratorio de Edafología del CIBNOR, S.C.

A la M.C. María Sara Burrola Sánchez por el diseño gráfico del modelo conceptual de poblaciones de autótrofos en el estero El Soldado.

A la M.C. María del Refugio López Tapia por el análisis de las muestras de agua en el Laboratorio de Calidad de Agua de la Unidad Guaymas del CIBNOR, S.C.

Al Geól. Gustavo Padilla Arredondo por el apoyo en los análisis estadísticos con el paquete CANOCO.

Al Ing. Xicotécatl Galicia García, por las facilidades de apoyo otorgadas en biblioteca y centro de informática de la Unidad Guaymas del CIBNOR, S.C.

Al personal directivo y operativo del Área Natural Protegida Estero El Soldado por todas las facilidades otorgadas para realizar el estudio.

A la Ing. Heria Luque Apodaca por su ayuda en campo con la toma de muestras, marcar puntos con el GPS, ayudar a encontrar los puntos y el uso de multiparamétrico.

A los amigos de generación del Doctorado, aunque con la pandemia convivimos poco, pero de calidad.

A los amigos del LBRM, por su ayuda en el trabajo de laboratorio y aclararme dudas cada que surgían, sobre todo a la Dra. Cristina que fue a la que más lata le daba jeje, a todos por sus aportes en los seminarios, por las charlas a la hora del café y en actividades sociales jeje.

A los amigos del Laboratorio de Eco Meteorología por estar ahí para amenizar los momentos, por las pláticas a la hora del café, y la plática a la hora de la comida, y la plática a la hora de salir a campo, y la plática cuando deberíamos estar trabajando, por la convivencia y hacer de este proceso una etapa divertida.

A los amigos, que nunca falte la carnita asada, ni las bebidas refrescantes pa' l calor.

A mis amigos de BJJ porque en un mal día nada como unas roladas para aclarar la mente y seguir con la chamba.

A mi familia por estar siempre conmigo en todos los momentos, a mis primos porque cada que nos vemos es una fiesta y alegría, a mis sobrinos que son unos torbellinos, pero los amo, a mi tía Tere por sus platicas tan amenas cada que nos vemos. A mi hermana Arlene por ser un gran apoyo toda la vida, te quiero mucho. A mi madre por darme todo lo que he necesitado y más, por su gran apoyo en todo momento, sus consejos de vida te quiero mucho. A los que se me adelantaron sé que estarían orgullosos en estos momentos, y crean que siempre son recordados en los mejores momentos.

A mi esposa Zulia, por estar ahí siempre, ayudarme a levantarme cada que caigo y estar ahí para darme ánimos y aguantar mis buenísimos chistes, estoy feliz de poder convivir contigo toda la vida ojalá pasara lenta.

Y en palabras de Snoop Dogg:

“And Last but not least, I wanna thank me, I wanna thank me for believing in me, I wanna thank me for doing all this hard work, I wanna thank me for having no days off, I wanna thank me for, for never quitting” porque este no fue un trabajo de 4 años si no de toda la vida.

Contenido

Resumen	i
Summary	ii
Dedicatoria	iii
Agradecimientos	iv
Contenido	vi
Lista de figuras	viii
Lista de tablas	xi
Abreviaturas	xii
Glosario	xiii
1.INTRODUCCIÓN	1
2.ANTECEDENTES	4
2.1 Lagunas costeras	4
2.2 Macrófitas como hábitats	5
2.3 Bacterias.....	6
2.3.1 Bacterias en lagunas costeras	6
2.3.2 Bacterias-pasto marino	7
2.3.3 Bacterias en sedimento.....	8
2.3.4 Bacterias y Carbono en el sedimento	10
3.JUSTIFICACIÓN	12
4.HIPOTESIS	13
5.OBJETIVOS	14
5.1 Objetivo general.....	14
5.2 Objetivos particulares	14
6.MATERIAL Y MÉTODOS	15
6.1 Área de estudio	15
6.2 Generación del modelo conceptual	17
6.2.1 Origen de los datos	18
6.2.2 Variables meteorológicas.....	18
6.2.3 Variables hidroclimáticas	18
6.2.4 Estimación de coberturas.....	18
6.2.5 Estimación de biomاسas.....	19
6.2.6 Estimación de aporte de Carbono.....	20
6.3 Estimaciones de densidad y determinación de composición bacteriana	21
6.3.1 Colecta de muestras.....	21
6.3.2 Variables hidrobiológicas	22
6.3.3 Nutrientes y textura del sedimento	23
6.3.4 Estimación de densidad de bacterias heterótrofas	24
6.4 Estimación de densidad bacteriana en mangle negro	26
6.5 Identificación molecular de bacterias en los cinco hábitats	27
6.6 Análisis estadísticos.....	28
6.6.1 Análisis aplicados en el modelo conceptual	28
6.6.2 Análisis de varianza	28
6.6.3 Análisis multivariados entre variables de manglar y hojarasca.....	29

6.6.4 Análisis multivariados de datos ambientales y biológicos asociados a los hábitats de la laguna costera.....	29
7.RESULTADOS	31
7.1 Modelo conceptual del comportamiento estacional de poblaciones autótrofas	31
7.1.1 Variables meteorológicas.....	31
7.1.2 Variables hidroclimáticas para el modelo conceptual	32
7.1.3 Cobertura de productores primarios	33
7.1.4 Biomasa de productores primarios.....	34
7.1.5 Aportes de Carbono	36
7.1.6 Análisis de redundancia	36
7.1.7 Modelo conceptual	37
7.2 Variables fisicoquímicas del agua en la laguna El Soldado	39
7.3 Variables en sedimentos de los diferentes hábitats	41
7.3.1 Nutrientes y materia orgánica	41
7.3.2 Textura y granulometría de sedimentos.....	42
7.4 Dinámica bacterias asociadas a mangle negro (<i>Avicennia germinans</i>)	44
7.4.1 Producción de hojarasca	44
7.4.2 Variación estacional de la densidad de bacterias.....	45
7.5 Dinámica bacteriana en sedimentos de la laguna costera	47
7.5.1 crecimiento bacteriano	47
7.5.2 Actividad celulolítica	48
7.5.3 Comunidades bacterianas.....	49
7.5.4 Análisis multivariado	53
8.DISCUSIÓN	55
8.1 Modelo conceptual	55
8.2 Densidad bacteriana en mangle negro (<i>Avicennia germinans</i>)	64
8.3 Dinámica bacteriana en la laguna El Soldado	68
8.3.1 Densidad bacteriana y actividad celulolítica.....	68
8.3.2 Diversidad bacteriana	71
8.3.3 Variaciones de parámetros abióticos.....	73
9.CONCLUSIONES	76
10.LITERATURA CITADA	77
11.ANEXOS	96
Anexo A.-Artículo aceptado-Comportamiento estacional de bacterias en sedimentos de mangle negro <i>Avicennia germinans</i>	96
Anexo B.- Artículo sometido-Seasonal Dynamics of Autotrophic Populations in a Subtropical Arid Coastal Lagoon: a conceptual model.....	131

Lista de figuras

- Figura 1.** Ruta de producción de Humus y acumulación de materia orgánica en sedimentos. Modificado de (Schlesinger, 1977; Varadachari y Ghosh, 1984; Zinke et al., 2019)..... 11
- Figura 2.** Localización de la laguna costera El Soldado, mostrando los hábitats de estudio. Tipo de coordenadas: grados decimales, Datum: WGS84, Proyección: cilíndrica, Fuente: elaboración propia 16
- Figura 3.** Mapa de colecta de datos para elaborar el modelo conceptual de poblaciones autótrofas. Se indica la ubicación de la estación meteorológica, así como los sitios de colecta de hojarasca de manglar, biomasa de pasto marino, biomasa de macroalga, muestreo de fitoplancton y variables hidrobiológicas. Tipo de coordenadas: grados decimales, Datum: WGS84, Proyección: cilíndrica, Fuente: elaboración propia. 17
- Figura 4.** Mapa mostrando los sitios de muestreo de agua y sedimento para análisis bacteriano. Cada sitio de sedimento (triángulo blanco) representa 3 puntos de muestreo equidistantes ~ 20 m. Cada sitio de muestreo de variables hidrobiológicas (círculo gris) representa 3 puntos de colecta de agua para determinación de nutrientes y registro de variables fisicoquímicas. Tipo de coordenadas: grados decimales, Datum: WGS84, Proyección: cilíndrica, Fuente: elaboración propia. 22
- Figura 5.** Diagrama conceptual de las diferentes colectas de muestras. 1) representación de sonda multiparamétrica YSI para registro de variables fisicoquímicas; 2) colecta de agua para determinar nutrientes a 10 cm por encima del fondo; 3) tubo de polipropileno utilizado como colector de muestra para mediciones microbiológica; 4) colector de sedimento para análisis de nutrientes y textura 23
- Figura 6.** Representación del halo de degradación. a) cajas petri con tinte rojo Congo antes de ser lavadas con solución de NaCl; b) halo de degradación revelado por una coloración amarilla 26
- Figura 7.** Variables climáticas atmosféricas durante enero-diciembre 2017 en la laguna El Soldado. a) precipitación; b) temperatura atmosférica; c) radiación. En 7b y 7c se muestran la media con un rombo, la mediana con una línea, los cuartiles y los rangos de los datos para cada estación del año. Las letras representan diferencias estadísticas prueba de Tukey ($p < 0.05$) 31
- Figura 8.** Variables del agua durante enero-diciembre 2017 en la laguna El Soldado. a) temperatura, b) salinidad c) oxígeno disuelto y d) turbidez. Se muestran la media (rombo negro), la mediana (línea negra), los cuartiles y los rangos de los datos para cada estación del año. Las letras representan diferencias estadísticas prueba de Tukey ($p < 0.05$) 32
- Figura 9.** Concentraciones de nutrientes en la columna de agua. a) nitrógeno inorgánico disuelto (NID), b) fosforo inorgánico disuelto (FID) y c) razón N:P (Nitrógeno:Fósforo) en la laguna El Soldado. Se muestran la media (rombo negro), la mediana (línea negra), los cuartiles y los rangos de los datos para cada estación del año. Las letras representan diferencias estadísticas prueba de Tukey ($p < 0.05$)..... 33
- Figura 10.** Cobertura de productores primarios presentes en la laguna costera El Soldado. Tipo de coordenadas: grados decimales, Datum: WGS84, Proyección: cilíndrica, Fuente: elaboración propia. 34
- Figura 11.** Variación estacional de biomasa de las poblaciones autótrofas en la laguna El Soldado. a) clorofila-a (Cl-a), b) macroalgas (MA), c) pasto marino (PM) y d) hojarasca de manglar (HJ). Se muestran la media (rombo negro), la mediana (línea negra), los cuartiles y los rangos de los datos

para cada estación del año. Las letras representan diferencias estadísticas prueba de Tukey (P<0.05).	35
Figura 12. Análisis de la influencia estacional de variables ambientales sobre los productores primarios, mediante un análisis de redundancia canónica. DIN: Nitrógeno Inorgánico disuelto, DIP: Fosforo inorgánico disuelto, PPT: Precipitación, OD: Oxígeno disuelto, PastMar n: Pasto marino, Cla: Clorofila-a, Prim=Primavera.....	37
Figura 13. Modelo conceptual del comportamiento estacional de las poblaciones autótrofas en la laguna El Soldado. Se muestran las poblaciones autótrofas, sus biomásas y sus aportes de carbono, así como los factores ambientales claves que controlan sus cambios estacionales. Nmm: Nivel Medio del Mar; Números fuera de paréntesis: biomásas de productores, unidades fitoplancton (FP): mg m ⁻³ ; macroalgas (MA), <i>Z. marina</i> (Zm) y hojarasca del manglar (HM): g ps m ⁻² . Números entre paréntesis: Estimaciones de carbono en función de biomasa y cobertura en el ecosistema de cada tipo de autótrofo, unidades Mg C.....	39
Figura 14. Producción de hojarasca y materia orgánica en sedimentos de mangle negro <i>Avicennia germinans</i> en la laguna El Soldado. a) comportamiento estacional del contenido de materia orgánica en sedimentos, b) producción estacional de hojarasca de mangle negro. En 14b se muestran la mediana, los cuartiles y los rangos de los datos para cada estación del año. Las letras representan diferencias estadísticas prueba de Tukey (p<0.05).....	44
Figura 15. Densidad y actividad celulolítica de bacterias en sedimentos de mangle negro <i>Avicennia germinans</i> . a) comportamiento estacional de la densidad de bacterias heterótrofas, b) comportamiento estacional de la actividad celulolítica en sedimentos. En 15a se muestran la mediana, los cuartiles y los rangos de los datos para cada estación del año; n= 9 réplicas en cada estación. Las letras representan diferencias significativas prueba de tukey (p<0.05)	45
Figura 16. Caracterización estacional de variables de sedimentos, variables de agua, producción de hojarasca y densidad de bacterias heterótrofas en mangle negro <i>Avicennia germinans</i> , mediante un análisis de escalamiento multidimensional no métrico. sedimentos (ortofosfato, amonio, materia orgánica), agua (nitrito, nitrato, amonio, ortofosfato, temperatura, salinidad, oxígeno disuelto)	46
Figura 17. Comportamiento estacional de variables de sedimentos (ortofosfato, amonio, materia orgánica), agua (nitrito, nitrato, amonio, nitrógeno inorgánico disuelto, ortofosfato, temperatura, salinidad, oxígeno disuelto) y producción de hojarasca durante un ciclo anual en un ecosistema de mangle negro <i>Avicennia germinans</i> , mediante análisis de componentes principales	47
Figura 18. Variación estacional de la densidad bacteriana en sedimentos de distintos hábitats en la laguna costera El Soldado. a) pasto marino, b) mangle rojo, c) mangle negro, d) macroalga, e) sin vegetación acuática sumergida. Se muestran la mediana, los cuartiles y los rangos de los datos para cada estación del año, n= 9 réplicas en cada estación; ns= no hay diferencias significativas; los asteriscos representan diferencias estadísticas de prueba Wilcoxon p < 0.05	48
Figura 19. Variación estacional de la actividad celulolítica en sedimentos de distintos hábitats en la laguna costera El Soldado. a) pasto marino, b) mangle rojo, c) mangle negro, d) macroalga, e) sin vegetación acuática sumergida. Se muestran la mediana, los cuartiles y los rangos de los datos para cada estación del año; n= 9 réplicas en cada estación. Las letras representan diferencias significativas prueba de tukey (p<0.05)	49
Figura 20. Frecuencia de ocurrencia estacional de las especies de bacterias en la laguna El Soldado.	51

Figura 21. Frecuencia de ocurrencia estacional de las especies de bacterias en cada hábitat en la laguna El Soldado. H: prueba de Shannon, R: riqueza de especies, D: Dominancia de especie	52
Figura 22. Análisis filogenético de bacterias de la laguna El Soldado. El árbol filogenético fue construido utilizando el método de unión de vecinos	52
Figura 23. Análisis comparativo de los hábitats en función de las características de los sedimentos en la laguna El Soldado, mediante un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS). Datos normalizados por valor máximo y mínimo	53
Figura 24. Análisis de la diversidad, dominancia, densidad y actividad celulolítica de bacterias en los distintos hábitats durante un ciclo anual, mediante un análisis de redundancia canónica. PM: Pasto Marino, MN: Mangle negro, MR: Mangle Rojo, MA: Macroalga, SV: Sin vegetación, INV: Invierno, PRI: Primavera, VER: Verano, OTO: Otoño, Sal: salinidad, temp: Temperatura, Mz: Promedio grafico del tamaño de partícula	54

Lista de tablas

Tabla 1. Pruebas de normalidad y homocedasticidad.....	29
Tabla 2. Aportaciones estimadas de Carbono por las poblaciones autótrofas en la laguna costera El Soldado (Unidades en Mg C).....	36
Tabla 3. Comportamiento estacional de variables fisicoquímicas del agua durante un ciclo anual en la laguna costera El Soldado	40
Tabla 4. Caracterización de los sedimentos en los distintos hábitats de la laguna El Soldado	42
Tabla 5. Características macroscópicas de las cepas aisladas.....	50
Tabla 6. Valores promedio de concentración de clorofila “a” como indicador de biomasa de fitoplancton en las estaciones del año en diversos sitios del Golfo de California	57
Tabla 7. Biomasa de macroalgas en diversos sitios del Golfo de California	60
Tabla 8. Biomasa de <i>Zostera marina</i> en diversos sitios del Golfo de California	61
Tabla 9. Producción de hojarasca de manglar en lagunas costeras de región árida del Golfo de California.....	63
Tabla 10. Bacterias identificadas en este estudio, indicando sus reportes en otros ambientes	72

Abreviaturas

ACP: Análisis de componentes principales

ADN: Ácido desoxirribonucleico

CMC: Carboximetilcelulosa

g ps m-2: gramos de peso seco por metro cuadrado

INV: Invierno

MA: Macroalgas

MN: Mangle negro

MR: Mangle rojo

NCBI: National Center for Biotechnology Information

NID: Nitrógeno inorgánico disuelto

nMDS: Análisis de escalamiento multidimensional no paramétrico

NTU: Unidad Nefelométrica de Turbidez

OTO: Otoño

PBS: Búfer fosfato salino

PID: Fosforo inorgánico disuelto

PM: Pasto marino

PRI: Primavera

RDA: Análisis de redundancia

UFC: Unidades formadoras de colonias

UPS: Unidades prácticas de salinidad

VER: Verano

Glosario

16s RNA: Molécula de ARN ribosómico presente en las células de los organismos utilizada para identificar y clasificar bacterias y otros microorganismos.

Bootstraps: En el contexto de la construcción de árboles filogenéticos, los bootstraps son valores numéricos que indican la confiabilidad de las agrupaciones en el árbol. Se calculan mediante técnicas de remuestreo y representan la frecuencia con la que ciertas agrupaciones aparecen en múltiples análisis.

Caja Petri: Contenedor de vidrio o plástico con forma de disco poco profundo y una tapa que se utiliza en microbiología para el cultivo de microorganismos en agar.

Estría por agotamiento: Técnica utilizada en microbiología para obtener una colonia bacteriana pura. Se realiza al transferir una pequeña cantidad de una colonia bacteriana a un nuevo medio de cultivo, extendiéndola en la superficie del medio en forma de estría con un asa bacteriológica.

Forward: En biología molecular, "forward" se refiere a la cadena original de una secuencia de ADN o ARN. En la transcripción inversa (RT), es la dirección de transcripción del ARN a ADN complementario (ADNc).

Hidrobiológico: Organismo mediante el cual (presencia o ausencia) se infiere la calidad del medio acuático en el cual se desarrolla su ciclo biológico.

Hidroclimática: La interacción entre el clima y el agua, incluyendo los procesos atmosféricos y oceánicos que afectan el ciclo hidrológico y la distribución del agua en la Tierra.

Metadatos: Información que caracteriza datos, describen el contenido, calidad, condiciones, historia, disponibilidad y otras características de los datos.

Método de unión de vecinos (Neighbor joining tree): Es un método utilizado en bioinformática para construir árboles filogenéticos a partir de datos moleculares. Se basa en la estimación de las distancias genéticas entre secuencias y la agrupación de las secuencias más similares entre sí.

Nucleador: Herramienta utilizada para tomar muestras de suelo, consiste en un cilindro abierto por ambos lados, durante la colecta de muestra la tapa superior se cierra y la inferior se mantiene abierta para poder mantener la muestra dentro.

Primers: Pequeñas secuencias de ADN sintetizadas de manera artificial que se utilizan para iniciar la amplificación por reacción en cadena de la polimerasa (PCR, por sus siglas en inglés). Se unen a secuencias específicas de ADN complementario en el proceso de amplificación.

Reverse: En biología molecular, "reverse" se refiere a la cadena complementaria de una secuencia de ADN o ARN. En la transcripción inversa (RT), es el proceso de transcribir una cadena de ARN en una cadena de ADN complementaria (ADNc).

Shapefile: Formato de archivo informáticos sencillo y no topológico que se utiliza para almacenar la ubicación geométrica y la información de atributos de las entidades geográficas.

Técnica de dispersión en placa: Es un método utilizado en microbiología para diluir una muestra microbiana y luego sembrarla en placas de agar para separar y contar las colonias bacterianas individuales.

Técnica de Sanger: También conocida como secuenciación de terminación de cadena, es un método de secuenciación de ADN desarrollado por Frederick Sanger. Se basa en la síntesis de cadenas de ADN complementarias utilizando desoxinucleótidos marcados con fluorescencia y terminadores de cadena.

1. INTRODUCCIÓN

En las lagunas costeras proliferan todo tipo de poblaciones autótrofas y, según su predominio, existe un espectro donde se distinguen tres tipos: 1) sistemas basados en fitoplancton con alguna contribución estacional de micro y macro fitobentos, 2) sistemas basados en macroalgas y macrófitas, y 3) sistemas basados en esteras de algas correspondientes a lagunas hipersalinas y lagunas con zonas intermareales sujetas a exposición prolongada durante las estaciones secas (Knoppers, 1994; Basset *et al.*, 2013).

La influencia climática (Phleger, 1981), el origen geológico (Lankford, 1977), los aspectos geomorfológicos e hidrológicos (Kjerfve, 1994), la circulación de las mareas, la abundancia de nutrientes y la preservación, retención y eficiencia del reciclaje de nutrientes entre los hábitats bentónicos y pelágicos (McLusky y Elliot, 2004), así como las fuentes y magnitud de los nutrientes (Howarth, 1988) de las lagunas costeras, son relevantes para entender el desarrollo de las poblaciones autotróficas. La clasificación de las lagunas costeras tiene una gran relevancia con la magnitud del intercambio de agua con el mar adyacente, con implicaciones en la dominancia de poblaciones autótrofas (Kjerfve y Magill, 1989; Kjerfve, 1994). Un modelo conceptual propuesto por McGlathery *et al.* (2007) sugiere que, dependiendo de la tasa de renovación del agua y la magnitud del aporte de nutrientes, pueden manifestarse cambios en la biomasa de macroalgas o fitoplancton; por ejemplo: una tasa alta de recambio de agua y un aporte de nutrientes bajo, limita la biomasa de fitoplancton, favoreciendo el aumento de biomasa de macroalgas y viceversa.

Las comunidades de bacterias en sedimentos de lagunas costeras juegan un papel ecológico importante en procesos biogeoquímicos (Polymenakou *et al.*, 2005). Su estructura y dinámica poblacional están asociadas con la variabilidad de los factores bióticos (v.gr., fenología de vegetación) y abióticos (v.gr., variables físico-químicas de agua y sedimento); esto se refleja en similitudes y diferencias tanto a nivel taxonómico como funcional (Rigonato *et al.*, 2018) que resultan de interés para entender procesos ecológicos.

La densidad de bacterias en sedimentos de sistemas costeros ha sido de interés científico (Zhang *et al.*, 2014), principalmente las bacterias que intervienen en los ciclos biogeoquímicos (Heijs y Van Gernerden, 2000; Chen *et al.*, 2016). Por ejemplo, Ettinger *et al.* (2017), evidenciaron como

la presencia de pastos marinos influyó en la dinámica microbiana, provocando una mayor diversidad fuera del parche de pasto marino que dentro del mismo, debido a la relación C:N del sedimento. Asimismo, Holguin *et al.* (2001) presentaron un modelo conceptual donde se refleja la importancia de las bacterias en el ciclo del nitrógeno en sedimentos de manglar, así como la solubilización del fósforo y sulfato-reducción, entre otros ciclos, que favorecen el desarrollo del manglar.

En lagunas costeras semi-áridas de la costa este del Golfo de California la producción de hojarasca de manglar es mayor en verano (Arreola-Lizárraga *et al.*, 2004), mientras que el pasto *Zostera marina* se desarrolla en invierno y primavera (Meling-López y Ibarra-Obando, 1999); es decir, son sistemas con una fenología distinta. Las macroalgas también representan un productor primario importante de las lagunas costeras, su presencia y su biomasa está relacionada con los cambios en la temperatura y las concentraciones de nutrientes (Piñón-Gimate *et al.*, 2008); así como con cambios en la intensidad de la luz (Schoschina *et al.*, 1996). De tal forma que la densidad bacteriana de sedimentos en lagunas costeras puede variar a través de las estaciones del año, asociado tanto a los cambios ambientales, como a la fenología de las macrófitas.

Se ha reconocido que los ecosistemas costeros están dominados por macrófitas como manglares, pastos marinos y macroalgas (Duarte *et al.*, 2005); por lo tanto el sedimento de estos sistemas es un gran reservorio de materia orgánica, la cual es degradada y acumulada por diversas rutas en las que intervienen los microorganismos, principalmente las bacterias (Zinke *et al.*, 2019). De tal forma que las bacterias desempeñan un papel ecológico importante en los procesos biogeoquímicos, como la degradación de compuestos orgánicos recalcitrantes, la fijación y transformación de nutrientes (carbono, nitrógeno, azufre, fósforo, etc.) (Vázquez *et al.*, 2000; Ugarelli *et al.*, 2017), además de que su dinámica se ve influenciada por las distintas condiciones físicas y químicas de las lagunas costeras (González-Acosta *et al.*, 2006).

En México, los estuarios y lagunas costeras representan una parte importante e integral de la zona costera, y exhiben una diversidad explicada por la influencia de diferentes regiones climáticas, orígenes geológicos, tipos de mareas, tasas de precipitación, tasas de evaporación, patrones de vientos y masas de agua costeras (Arreola-Lizárraga *et al.*, 2018).

Este estudio se realizó en una laguna costera semi-árida subtropical de la costa este del Golfo de California con el propósito de contribuir al conocimiento de las densidades y cambios estacionales de bacterias asociadas a los sedimentos donde se desarrollan pastos marinos, macroalgas y manglares.

2. ANTECEDENTES

2.1 Lagunas costeras

Las lagunas costeras forman parte de una transición entre tierra y mar, regularmente caracterizada por gradientes y variabilidad de factores abióticos como salinidad, temperatura y oxígeno disuelto en el agua; también, las características hidrodinámicas, regímenes de marea, factores climáticos como lluvia y vientos, así como la geomorfología, orientación de la laguna y la conexión del sistema con el océano afectan las variaciones, que en conjunto, determinan las condiciones para la organización de la biodiversidad (Basset *et al.*, 2013; Reizopoulou *et al.*, 2014; Weaver *et al.*, 2016).

Los ingresos de agua dulce modifican la distribución espacial del tamaño de partícula del sedimento (Figueiredo da Silva *et al.*, 2009). Se sabe que el tamaño de partícula del sedimento ayuda a estratificar la vegetación acuática sumergida (VAS) (Figueiredo da Silva *et al.*, 2009) y los cambios estacionales al inducir la dinámica de la salinidad; también, influyen en la variación de la VAS; por ejemplo, las macroalgas dominan durante la época de lluvias y el pasto marino domina en la época seca en sistemas tropicales (Lirman *et al.*, 2008). La variación en riqueza y biomasa de la VAS disminuye con el incremento de la salinidad, con biomásas de 140 g a 5 ups y hasta 30 g a 30 ups, macroalgas no carofitas y el pasto marino *Ruppia maritima* logran desarrollarse en condiciones mesohalinas (Rodríguez-Gallego *et al.*, 2014). Además de la salinidad, la disponibilidad de luz y flujos de nutrientes son otro de los principales responsables en la dinámica de las macrófitas en estos ecosistemas (Duarte, 1995).

La VAS presente en las lagunas costeras es la responsable de hasta el 40% de la producción primaria (Duarte, 1995). Además, se ha visto que la concentración de nutrientes en sedimentos de lagunas costeras se ve afectada por la presencia de la VAS, llegando a acumularse entre 12 y 43 veces más nitrógeno en sedimento sin VAS en comparación con sedimento en presencia de algas y pasto marino (respectivamente) (Figueiredo da Silva *et al.*, 2009). Obrador, Pretus y Menéndez (2007) reportaron que la dinámica de nutrientes está relacionada con el incremento de salinidad, debido a que el ciclo de vida de *Ruppia maritima* depende de la dinámica de salinidad y, al momento de desprender su biomasa, se tiene una fuerte entrada de nutrientes al sistema.

Las microalgas y fitoplancton compiten por la luz, predominando como productores primarios en estos ecosistemas (Duarte, 1995). La contribución de microalgas y fitoplancton en las lagunas costeras resulta de gran importancia, ya que pueden tener una cobertura hasta 10 veces mayor que los pastos marinos y ser responsables de la mayor parte de la producción neta (Santos *et al.*, 2004). El dominio en la sucesión de productores primarios es influenciado por parámetros fisicoquímicos y su interacción, incluyendo disponibilidad de luz, tiempo de residencia del agua, enriquecimiento de nutrientes, tipo de sedimento y los procesos biogeoquímicos que suceden (Kennish y Paerl, 2010). Por otro lado, Sánchez-Carrillo *et al.* (2009) encontraron que la retención de carbono en el sedimento de manglar se ve favorecida en verano, esto relacionado con las tasas de producción de hojarasca, las cuales están influenciadas por la temporada de lluvias.

El conocimiento del dominio de poblaciones autótrofas en lagunas costeras es relevante debido a su asociación a la producción primaria, potencial de reciclaje y acumulación de materia orgánica, lo que en conjunto incide en la función de las lagunas costeras como filtros y modificadores eficientes en la transferencia de materia y energía entre la tierra y el mar, y particularmente dentro del vínculo terrestre-marino del ciclo global del Carbono (Knoppers, 1994; Swaney *et al.*, 2011; Fennel *et al.*, 2019). Adicionalmente, los manglares, pastos marinos, pastizales de marismas y macroalgas secuestran gases de efecto invernadero y almacenan más carbono orgánico a largo plazo por unidad de área que los bosques terrestres; actualmente son reconocidos por su papel en la mitigación del cambio climático (Pendleton *et al.*, 2012; Duarte *et al.*, 2013; Krause-Jensen *et al.*, 2018; Raven, 2018). Esto es significativo debido al papel que desempeñan las lagunas costeras en la cobertura de sus sistemas de carbono azul, lo que da pauta para incrementar los esfuerzos para su conservación y manejo (Herrera-Silveira *et al.*, 2020).

2.2 Macrófitas como hábitats

La delimitación del hábitat es uno de los conceptos más complejos, ya que se consideran varios componentes como la escala espacial, tamaño, densidad y arreglos estructurales (Kovalenko *et al.*, 2012). Además, la conectividad entre ellos podría dificultar su delimitación (Gillanders *et al.*, 2003). El hábitat produce una variación en la estructura de las comunidades (Hajisamae y Yeesin, 2014; Liao *et al.*, 2016).

Los hábitats de manglar, pastos marinos y macroalgas, comparten ambientes similares en sedimentos sumergidos en agua salina, anóxicos y ricos en materia orgánica; sin embargo, al momento de comparar perfiles funcionales de las comunidades microbianas se superponen algunas funciones metabólicas (Fraser *et al.*, 2018).

Debido a esta complejidad, delimitar el hábitat a nivel microbiano en un sistema lagunar se ha considerado adecuado dividir los hábitats tomando en cuenta a las macrófitas: vegetación acuática sumergida que puede estar compuesta por pasto marino y macroalgas; sedimento sin vegetación acuática sumergida (SVAS) y sistema de manglar (SM) (Madigan *et al.*, 2015; Pérez-Ruzafa *et al.*, 2019).

2.3 Bacterias

2.3.1 Bacterias en lagunas costeras

Los factores abióticos mencionados anteriormente, también influyen en las comunidades bacterianas. El efecto que produce el cambio de estacionalidad controlado por los cambios de temperatura, afecta las densidades y no tanto estructuras a nivel taxonómico de bacterias asociadas al sedimento (Zhang *et al.*, 2017). La salinidad tiene una influencia tanto en la densidad como en la composición a nivel taxonómico (Behera *et al.*, 2017), pudiendo favorecer grupos completamente diferentes en los extremos de un gradiente de salinidad. También, la estructura de la comunidad bacteriana depende en gran medida del tipo de hábitat (Santoyo *et al.*, 2017).

Las dinámicas en las comunidades bacterianas son importantes, ya que bacterias de un filo en específico pueden intervenir en diversos ciclos biogeoquímicos. En particular, se ha observado que las comunidades del filo Protobacteria son cruciales en los ciclos globales del Carbono, Nitrógeno y Azufre en sedimentos de cuerpos con agua salobre; además, en altas concentraciones de salinidad y baja eutrofización, se afecta la concentración cuantitativa de *Mycobacterium spp.*, una especie degradadora de materia orgánica (Behera *et al.*, 2017).

Las comunidades bacterianas de las lagunas costeras varían taxonómicamente entre sedimento y columna de agua (Zhang *et al.*, 2017), además sitios con mayor densidad no implica mayor diversidad, como lo reportan Behera *et al.*, 2017 quienes encontraron mayor densidad de células

en sedimentos asociados a la rizosfera de pasto ($7.52 \pm 9.42 \times 10^8$ células g^{-1}) en comparación con sedimentos sin vegetación ($3.67 \pm 4.68 \times 10^8$ células g^{-1}) y adicionalmente reportaron una variación significativa de las comunidades entre estos sitios ($p < 0.001$) con respecto al promedio de riqueza de las Unidades Taxonómicas Operativas (OTU) con 789 ± 115 (OTU) en sedimento sin vegetación contra 699 ± 237 (OTU) en rizosfera.

Tarquino *et al.* (2018), describieron que las bacterias que se encuentran adheridas en la superficie de las hojas de pasto marino intervienen en la asimilación de Nitrógeno orgánico (aminoácidos), transformándolos en Nitrógeno Inorgánico Disuelto (NH_4^+), aumentando la acumulación de nitrógeno en el tejido hasta 4.5 veces más que los pastos sin estas comunidades bacterianas. Fraser *et al.* (2018) observaron cambios taxonómicos y funcionales en la estructura microbiana asociadas a pasto marino, a través de un gradiente salino (39 hasta 53 ups) donde el filo proteobacteria fue el más dominante.

2.3.2 Bacterias-pasto marino

La estructura de las comunidades bacterianas asociadas al pasto marino depende de varios factores. Las bacterias no son específicas para una especie de pasto marino en particular, la colonización de las bacterias en las hojas de pasto marino depende principalmente de las bacterias presentes en la columna de agua. Se ha reportado que la estructura de las comunidades bacterianas asociadas a las hojas de pasto marino es significativamente similar a un nivel taxonómico de clases (Crump *et al.*, 2018; Cúcio *et al.*, 2018). Por el contrario, las bacterias asociadas a la raíz de los pastos difieren significativamente con las presentes en el sedimento adyacente (Fahimipour *et al.*, 2017).

Las diferentes estructuras de la planta confieren diversos nichos y esto genera una diversidad en las comunidades bacterianas (Cúcio *et al.*, 2016). Esta variabilidad de nichos impulsa el mutualismo que se da entre las bacterias y el pasto, ya que estas últimas ayudan al pasto colonizar sitios oligotróficos; tal es el caso de *Posidonia oceanica*, donde las bacterias diazotróficas contribuyen a la fijación de nitrógeno dentro de la raíz (Garcias-Bonet *et al.*, 2016).

Las raíces del pasto liberan pequeñas cantidades de oxígeno en el sedimento, esta interacción que se da entre bacterias y raíz, se realiza mediante el aerénquima; así, el pasto envía oxígeno

hacia sus raíces y este se libera para poder ser utilizado por las bacterias y poder realizar la sulfato reducción, proceso por el cual se oxida el sulfuro, el cual puede ser tóxico para el pasto marino; esta actividad la realizan especies de los géneros *Sedimenticola*, *Aerobacter*, *Thiomicrospira* y *Sulforomonas* (Crump *et al.*, 2018; Seymour *et al.*, 2018).

2.3.3 Bacterias en sedimento

Los sedimentos tienen una mayor diversidad bacteriana que otros ambientes acuáticos a escala global, llegando a presentar hasta el doble de las que se encuentran en la columna de agua (Lozupone y Knight, 2007).

Garcias-Bonet *et al.* (2018) encontraron que la tasa de desnitrificación por gramo de sedimento es mayor en sedimentos de vegetación acuática sumergida (VAS) comparada con sedimentos adyacentes, aunque en ambos sitios durante verano ocurrió mayor desnitrificación, efecto causado por el incremento de temperatura del agua desde 22 hasta 34 °C, en los primeros 5 cm de sedimento.

La cantidad de materia orgánica en sedimento asociado al pasto marino es alta, comparada con sedimento adyacente sin vegetación acuática sumergida (SVAS), y se ha aportado evidencia de que los pastos marinos acumulan y almacenan grandes cantidades de carbón orgánico en sus sedimentos (Garcias-Bonet *et al.*, 2018). La degradación de las hojas de pasto marino ocurre en condiciones óxicas (50 μM de O_2), las bacterias presentes durante el proceso de degradación cambian significativamente a lo largo del tiempo que dura este proceso, iniciando con gama-Protobacterias, las cuales son reemplazadas por alfa-Protobacterias, durante este proceso se lixivian compuestos de carbono lábil y posteriormente compuestos más recalcitrantes (Trevathan-Tackett *et al.*, 2017).

Los sedimentos asociados a las macrófitas tienen una gran influencia en las dinámicas bacterianas porque proveen diversos mecanismos para atraer a las bacterias, como exudar ácidos orgánicos, azúcares, vitaminas o aminoácidos (Turner *et al.*, 2013). Se ha observado que los pastos marinos suelen modificar los sedimentos a su beneficio (Ettinger *et al.*, 2017). Una medición de concentración de oxígeno en el sedimento donde se encontraba un conjunto de raíces, indicó

concentraciones de 0 hasta 80 % de oxígeno disuelto (Jensen *et al.*, 2007), lo cual favorece a la proliferación de bacterias facultativas (Parkes y Taylor, 1983).

Se ha observado que la presencia de pasto marino, así como su densidad, influyen en la diversidad de bacterias presentes en el sedimento (Ettinger *et al.*, 2017); además, la presencia de las raíces y su densidad es el principal factor que favorece la proliferación de las comunidades bacterianas (Jensen *et al.*, 2007). También, hay evidencia de que las comunidades de bacterias presentes en los sedimentos de la raíz de pasto marino son menos heterogéneas y muy distintas a las de los sedimentos adyacentes de sedimentos sin vegetación (Fahimipour *et al.*, 2017).

En sistemas de manglar se han realizado diversos estudios sobre los microorganismos presentes, describiendo funciones ecológicas y de reciclaje de nutrientes (Holguin *et al.*, 2001; Andreote *et al.*, 2012). Al igual que en el pasto marino, se ha reportado cómo la estructura vegetal afecta la sucesión ecológica de las comunidades microbianas (Chen *et al.*, 2016). La comparación de los índices de diversidad en un gradiente suelo desnudo-suelo con vegetación en un sistema de manglar, se observó un incremento en términos de homogeneidad, riqueza y diversidad bacteriana desde suelo desnudo hasta suelo con vegetación (Rocha *et al.*, 2016). Específicamente la raíz del manglar tiene la función de crear condiciones que favorecen el desarrollo de bacterias de acuerdo con la función que realizan, creando un beneficio mutuo (Alzubaidy *et al.*, 2016).

Factores fisicoquímicos y climáticos también tienen una alta influencia en las comunidades bacterianas; Mendes y Tsai (2014) encontraron diferencias importantes en la comunidad bacteriana, tanto en la profundidad del sedimento como en la distribución de nutrientes, relacionándolo principalmente con las diferentes propiedades fisicoquímicas del sedimento. El pH y la cantidad de materia orgánica en sedimentos puede tener una gran influencia en las dinámicas poblacionales de bacterias (Mishra *et al.*, 2012). Chen *et al.* (2016), también encontraron como la composición nutrimental del sedimento en combinación con factores ambientales afectaba el crecimiento de ciertas poblaciones de bacterias.

Se ha demostrado que los cambios estacionales afectan el crecimiento microbiano en sistemas de manglar (Dias *et al.*, 2009). En un sistema de manglar semi-árido cuando la temperatura ambiental se incrementa, la abundancia de bacterias heterótrofas en el sedimento disminuye,

debido a que al aumentar la temperatura del agua, la concentración del oxígeno disuelto disminuye (González-Acosta *et al.*, 2006). Por otro lado, Mishra *et al.* (2012) al realizar un seguimiento de microorganismos con diversas funciones ecológicas, encontraron que no todos siguen el mismo ritmo de crecimiento, ni responden igual a los cambios estacionales; destacan que mientras las bacterias heterótrofas aumentan su densidad en temporadas de lluvia, las bacterias con actividad degradadora de celulosa tienen su mayor densidad en invierno.

2.3.4 Bacterias y Carbono en el sedimento

Más del 50 % del Carbono capturado por fotosíntesis en el planeta, es asimilado en el océano (Nellemann *et al.*, 2010) y de este Carbono fijado en el océano, más de la mitad es acumulado en sistemas costeros de poca profundidad, los cuales representan únicamente el 0.05 % o menos del área total de cobertura de los océanos (Hori *et al.*, 2019).

La mineralización de Carbono en el suelo se da mediante la descomposición de tejidos vegetales, estos se acumulan como humus, turba y principalmente como materia orgánica en proceso de descomposición, conocida como detritos (Schlesinger, 1977). La descomposición de materia orgánica es afectada por la temperatura, humedad y biomasa microbiana.

La formación de materia orgánica en el sedimento ocurre de la siguiente manera: las plantas sueltan su materia vegetal (1), este material vegetal se acumula en el suelo (2), y dado que los principales componentes de los tejidos vegetales son lignina y celulosa estos compuestos se degradan por bacterias (3) que producen sustancias extracelulares degradadoras como celulasa (4), estas enzimas comienzan a romper la molécula en monómeros (5), una porción de estos azúcares no son utilizados y quedan presentes en el sedimento (7), la mayor fracción es utilizada por las bacterias (6); aquí convierten estas azúcares en productos de respiración o fermentación (8), o en otras sustancias metabólicas como compuestos fenólicos (9), estos compuestos fenólicos en combinación con la fracción de azúcares sin utilizar y con enzimas específicas, producen la formación de diversos compuestos húmicos y estos se pueden quedar inmóviles por miles de años (10) (Figura 1) (Schlesinger, 1977; Varadachari y Ghosh, 1984; Zinke *et al.*, 2019).

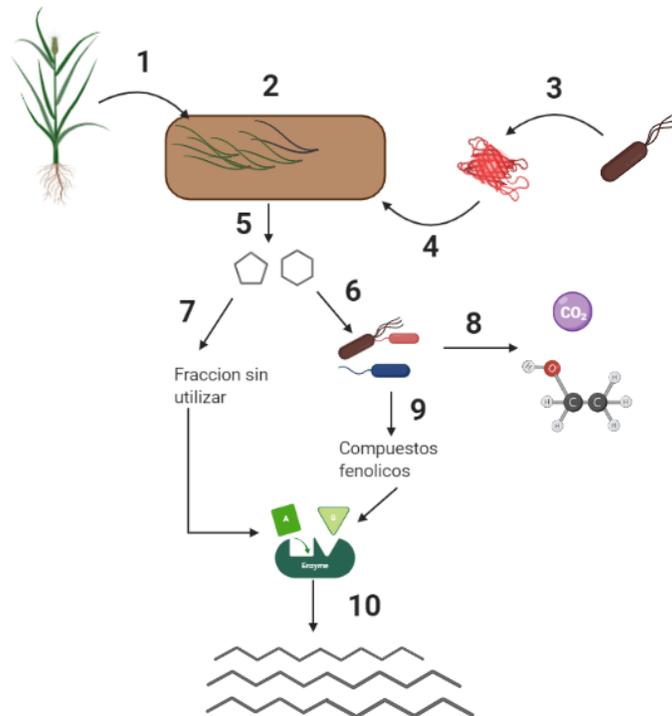


Figura 1. Ruta de producción de Humus y acumulación de materia orgánica en sedimentos. Modificado de (Schlesinger, 1977; Varadachari y Ghosh, 1984; Zinke *et al.*, 2019)

Para que la asimilación del Carbono en sistemas costeros se acumule en el sedimento, es necesario que ocurra la degradación de los compuestos vegetales como la celulosa; por esta razón, es importante monitorear la dinámica de las bacterias con actividad celulítica, así como la influencia de las variables ambientales que influyen en su crecimiento (Thresher *et al.*, 1992; Danovaro, 1996; McKnight y Aiken, 1998; Sadchikov y Ostroumov, 2017; Braeckman *et al.*, 2019).

En sistemas costeros como en el manglar, se ha encontrado que al menos el 25 % de bacterias cultivables tienen capacidad de degradar celulosa (Thompson *et al.*, 2013). Los microorganismos celulíticos son encontrados en una gran variedad de taxa, comúnmente se encuentran en poblaciones mixtas de especies con y sin capacidad celulolítica; esta interacción ayuda a una completa degradación desde celulosa hasta CO₂ y otros derivados de la fermentación (Béguin y Aubert, 1994).

3. JUSTIFICACIÓN

Las lagunas costeras son altamente productivas y presentan una alta variabilidad ambiental. Pueden tener presencia de pastos marinos, manglares y macroalgas, y los sedimentos asociados a estas macrófitas albergan bacterias; además, las variables ambientales inciden en el desarrollo de estas macrófitas. Sin embargo, se desconoce si las macrófitas asociadas a lagunas costeras, mantienen semejanzas o diferencias en la dinámica bacteriana en los sedimentos, así como de los factores ambientales que controlan su composición y su densidad.

Es importante generar conocimiento sobre la variación estacional de las macrófitas presentes en la laguna El Soldado, debido a que son responsables de la acumulación de materia orgánica en el sedimento, y aunado a la variación de factores ambientales, influye en la dinámica bacteriana asociada a los sedimentos.

La laguna costera El Soldado, es representativa de un conjunto de lagunas costeras semi-áridas subtropicales de la costa este del Golfo de California y se caracteriza por tener manglar, pastos marinos y macroalgas por lo que este estudio contribuirá al conocimiento de la comunidad bacteriana asociada al sedimento donde se desarrollan estas macrófitas, aportando información al conocimiento de la ecología microbiana en lagunas costeras semi-áridas subtropicales.

El conocimiento de la dinámica bacteriana en sedimentos de esta laguna costera subtropical será útil para apoyar la toma de decisiones en manejo ambiental.

4. HIPOTESIS

La composición bacteriana (diversidad) será diferente en los sedimentos de manglar, pastos marinos, macroalgas y zona sin vegetación acuática sumergida; estas diferencias estarán asociadas a las características de nutrientes, textura y materia orgánica de los sedimentos de los distintos ambientes.

Las densidades bacterianas exhibirán cambios estacionales asociados principalmente a los cambios en la temperatura del agua y las mayores densidades se observarán durante el verano.

5. OBJETIVOS

5.1 Objetivo general

Conocer el cambio estacional de la composición y densidad bacteriana en sedimentos de manglar, pastos marinos, macroalgas y zona sin vegetación acuática sumergida, en una laguna costera semi-árida subtropical del Golfo de California.

5.2 Objetivos particulares

1. Evaluar la cobertura, biomasa y aporte de carbono de fitoplancton, macroalga, pasto marino y manglar, así como su relación con variables meteorológicas e hidrobiológicas a través del ciclo anual.
2. Determinar la densidad bacteriana heterótrofa con y sin actividad celulítica, mediante técnicas cultivables, en sedimentos de mangle negro *Avicennia germinans* y su relación con la producción de hojarasca.
3. Evaluar la densidad y composición de las comunidades de bacterias en sedimentos de los distintos hábitats de la laguna, así como la influencia de variables ambientales.

6. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1 Área de estudio

El estero El Soldado se localiza en la costa este del Golfo de California, es un Área Natural Protegida con la categoría de Zona Sujeta a Conservación Ecológica (BOGES, 2006). Tiene una superficie de 1.85 km², profundidad promedio de 0.60 m y se comunica con el Golfo de California por medio de una boca de ≈ 50 m de ancho y ≈ 2 m de profundidad (Fig. 2). Por su origen geológico está clasificada como tipo IE (erosión diferencial cañón rocoso inundado) (Lankford, 1977). Está ubicada en una costa con marea mixta-semidiurna (Valle-Levinson *et al.*, 2001) y amplitud de marea de 1 m (Filloux, 1973). En el agua han sido registrados promedios anuales de oxígeno disuelto de 6.7 mg L⁻¹, temperatura de 26.8 °C y de salinidad 36.2 ups (Mata-Ángeles *et al.*, 2019). En la región el clima es del tipo BW (h'): muy seco, muy cálido y cálido (García, 2004), donde la tasa de evaporación (2700 mm año⁻¹) excede la tasa de precipitación (230 mm año⁻¹). Los aportes de agua dulce que recibe la laguna provienen exclusivamente de las escorrentías de lluvias, las cuales ocurren principalmente de julio a octubre, el mes más lluvioso es agosto y el más seco es mayo, las lluvias más importantes están asociadas al "monzón mexicano" que tiene influencia sobre el noroeste de México y Suroeste de Estados Unidos (Douglas *et al.*, 1993).

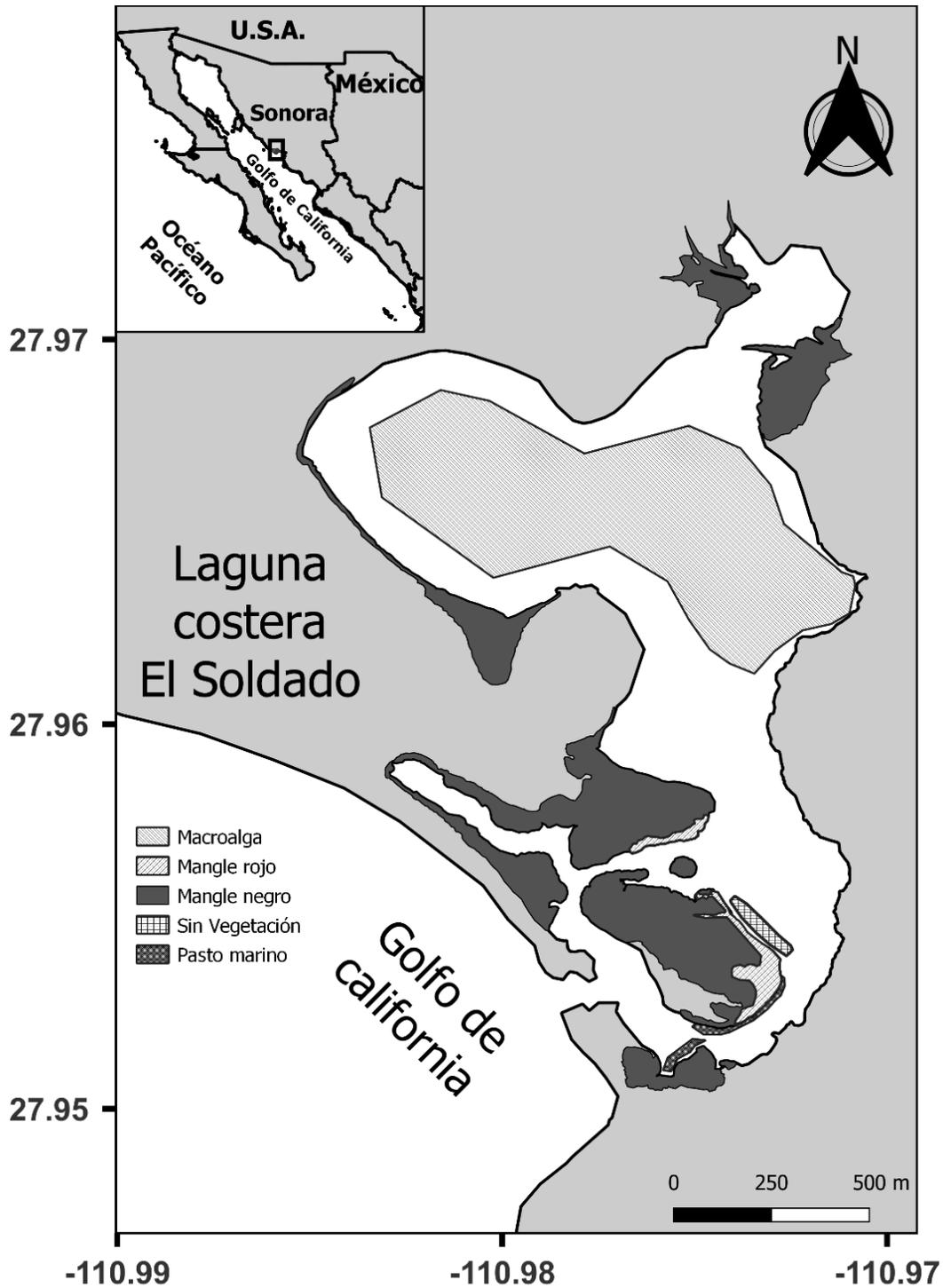


Figura 2. Localización de la laguna costera El Soldado, mostrando los hábitats de estudio. Tipo de coordenadas: grados decimales, Datum: WGS84, Proyección: cilíndrica, Fuente: elaboración propia.

6.2 Generación del modelo conceptual

Se integró información generada en el sistema lagunar, se obtuvieron datos climáticos, físico-químicos y nutrientes de columna de agua, así como la dinámica de las comunidades productoras del sistema, siguiendo los criterios de Yáñez-Arancibia *et al.* (2014). Con base en esta información se elaboró un modelo conceptual para representar el cambio estacional de biomasa y aportes de Carbono de fitoplancton, macroalgas, manglares y *Zostera marina*, así como de los factores abióticos (Fig. 3).

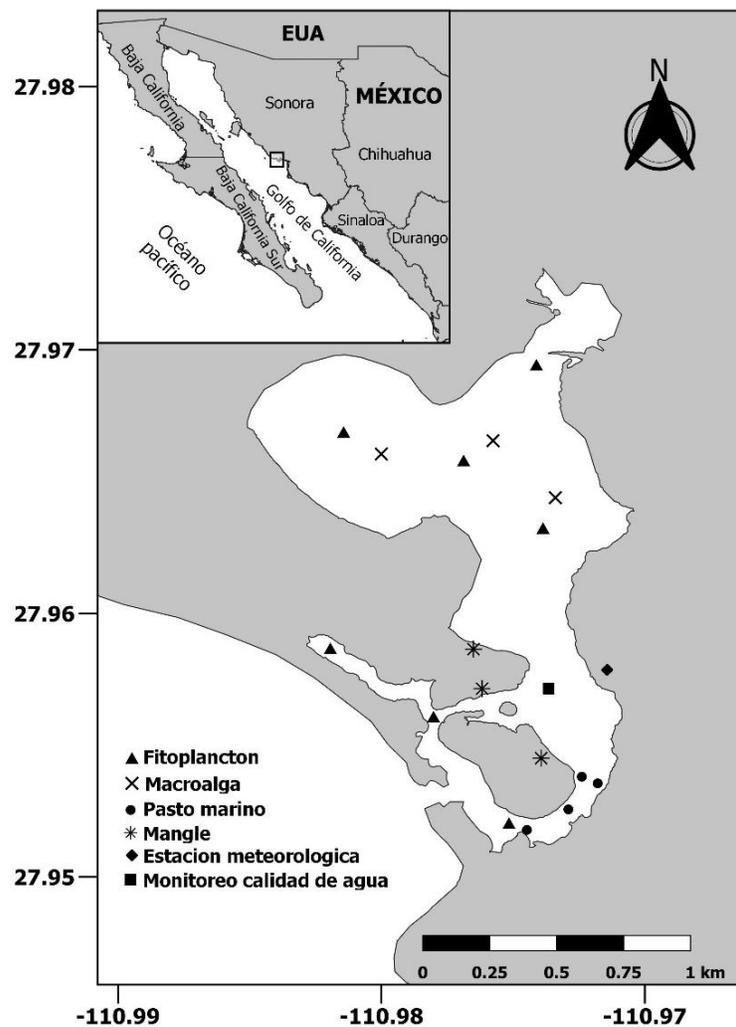


Figura 3. Mapa de colecta de datos para elaborar el modelo conceptual de poblaciones autótrofas. Se indica la ubicación de la estación meteorológica, así como los sitios de colecta de hojarasca de manglar, biomasa de pasto marino, biomasa de macroalga, muestreo de fitoplancton y variables hidrobiológicas. Tipo de coordenadas: grados decimales, Datum: WGS84, Proyección: cilíndrica, Fuente: elaboración propia.

6.2.1 Origen de los datos

Se utilizaron datos generados en la laguna El Soldado entre 2017 y 2021. Los datos que se obtuvieron fueron: variables meteorológicas, calidad de agua, concentración de clorofila “a” (2017), biomasa de macroalga (2018-2020), biomasa de pasto marino (2021) y producción de hojarasca de manglar (2018-2019).

6.2.2 Variables meteorológicas

La precipitación y temperatura del aire fueron registradas utilizando una estación meteorológica marca Davis (modelo Vantage Vue 62050M, serie: G120731DO29) ubicada adyacente a la laguna (Fig. 3), los datos se registraron con una frecuencia de 10 minutos en el periodo enero-diciembre 2017. La radiación se registró utilizando un radiómetro de radiación neta (SN-500, Apogee Instruments Inc., USA) con una frecuencia de 30 minutos en el periodo enero-diciembre 2017.

6.2.3 Variables hidroclimáticas

Las variables de la columna de agua: temperatura, salinidad y oxígeno disuelto, se registraron mediante una sonda multiparamétrica autónoma marca Hydrolab modelo Data Sonde 3, instalada en el canal principal de la laguna costera. Los datos se registraron a una frecuencia de 30 minutos durante el periodo de enero-diciembre 2018. En el sitio de instalación de la sonda multiparamétrica, se colectaron muestras de agua para determinar concentraciones de nitritos, nitratos, amonio y ortofosfatos. Se colectaron dos muestras de agua por semana (mañana y tarde) durante el periodo enero-diciembre del 2018. Las muestras de agua se colectaron con una botella de plástico con tapa de cierre hermético de 1 L de capacidad. En el laboratorio las muestras de agua se filtraron a través de un filtro Gelman tipo A/E de 1 μm y se procesaron para determinar las concentraciones de nutrientes siguiendo la metodología descrita en Strickland y Parson (1972).

6.2.4 Estimación de coberturas

Las coberturas de pastos marinos, macroalgas y cuerpo de agua, se estimaron durante campañas de medición con un equipo de posicionamiento geográfico GPS marca Garmin, se crearon los polígonos y archivos digitales en formato “Shapefile” (.shp) con el software Qgis 2.18.28. La

cobertura de manglar se obtuvo del Portal de Geoinformación 2021 del Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad (SNIB) de la Comisión Nacional de la Biodiversidad (CONABIO, 2021). Se descargó el METADATO “Distribución de los manglares en México en 2020” y se obtuvo el archivo digital en formato “shapefile” (.shp) de manglar de la laguna costera “El Soldado, en este archivo se realizaron ajustes a los polígonos del área con el software Qgis 2.18.28.

6.2.5 Estimación de biomásas

La concentración de clorofila “a” en el agua fue utilizada como indicador de la biomasa de fitoplancton (Boyer *et al.*, 2009). Se colectaron muestras de agua en ocho sitios de muestreo en el cuerpo de agua (Fig. 1), en dos campañas realizadas en un mes representativo de cada estación del año. En cada sitio se recolectó una muestra de agua sub-superficial (~30 cm de profundidad), con un recipiente de plástico con cierre hermético (1 L). Las muestras de agua fueron filtradas utilizando una bomba de vacío equipada con sistema de filtración. Se utilizaron filtros de fibra de vidrio Whatman GF/C de 47 mm de diámetro y 1.4 μ de abertura de poro. Los análisis para la determinación de clorofila “a” se realizaron empleando acetona al 90% para la extracción de los pigmentos (Parsons *et al.*, 1984).

Las macroalgas fueron recolectadas en tres sitios de la laguna (Fig. 3). Las muestras se recolectaron mensualmente durante el periodo abril 2018 - febrero 2020 con una red de arrastre de 6 m de largo, 3 m de abertura y 2.5 cm de luz de malla, en una embarcación con motor fuera de borda de 60 Hp, de acuerdo con Johnson y Newman (2011). En cada sitio, se hicieron lances de cinco minutos, las macroalgas recolectadas por la red fueron pesadas y su biomasa se registró en peso húmedo *in situ*. Toda la comunidad de macroalgas se consideró como una sola y se pesaron en su conjunto con el fin de obtener la biomasa aportada. Las muestras se colocaron en bolsas de plástico con etiquetas indicando el sitio y fecha de muestreo y se colocaron en hielera manteniendo la cadena de frío durante su traslado al laboratorio, donde se lavaron con agua corriente para eliminar arena y organismos adheridos, posteriormente se secaron en un horno a una temperatura constante de 60°C durante 24 horas. Una vez secas las muestras se pesaron para estimar la biomasa total por lance, la cual se expresó en g m⁻² de peso seco (g ps m⁻²) (Westlake, 1974).

La especie de pasto marino en la laguna El Soldado es *Zostera marina* y presenta crecimiento de hojas desde diciembre hasta mayo, el resto del año permanecen únicamente sus rizomas. Los muestreos para estimar su biomasa se realizaron en febrero y abril de 2021. En cada muestreo se utilizaron cuadrantes de 0.25 m² que se ubicaron en forma aleatoria en cada parche encontrado. Se recolectó toda la biomasa presente dentro de cada cuadrante, el corte del pasto se realizó con ayuda de una oz, de acuerdo con lo propuesto por Meling-lópez e Ibarra-Obando (1999). Las muestras de pasto marino se enjuagaron en el sitio, se colocaron en bolsas de plástico, se etiquetaron indicando el sitio y fecha de muestreo, y se pusieron en hielera con hielo para su traslado. En el laboratorio las muestras se lavaron con agua corriente, se eliminó el exceso de humedad con papel secante y se pusieron en un horno a 60°C por 72 horas. Posteriormente, las muestras se pesaron para obtener la biomasa que se expresó en g ps m⁻² (Meling-lópez e Ibarra-Obando, 1999).

La producción de hojarasca de manglar fue obtenida cada mes durante un ciclo anual en tres sitios con dos unidades de monitoreo (20 x 20 m) cada uno, de acuerdo con lo propuesto por Rodríguez-Zúñiga *et al.* (2018) (Fig. 3). La hojarasca se recolectó con trampas circulares con diámetro de 52 cm colocadas debajo del dosel, en cada unidad de monitoreo se colocaron tres trampas (18 trampas en total), siguiendo lo propuesto por Moreno-Casasola y Warner (2009). Las hojas, flores, propágulos, estípulas y ramas se secaron y se pesaron en una balanza de precisión (precisión ± 0.001 g). La producción de hojarasca se presenta en unidades de g ps m⁻².

6.2.6 Estimación de aporte de Carbono

La aportación de Carbono de los productores primarios fue estimada mediante ecuaciones con factores de conversión específicos.

Para el fitoplancton se utilizó la ecuación propuesta por Endo y Otani (2019):

$$C_f = \frac{C_{cla} * V * r}{A} \quad (1)$$

Dónde:

Cf: Carbono en fitoplancton

Ccla: Concentración de Clorofila-a (mg m^{-3})

V: Volumen de agua de la laguna (m^3) (Obtenido de Medina-Galván *et al.*, 2021).

r: Factor de conversión de fitoplancton (0.56) (Lü *et al.*, 2009)

A: Área del espejo de agua de la laguna

Para *Zostera marina* y macroalgas se utilizó la ecuación propuesta por Fourqurean *et al.* (2014)

$$C_b = B_m * F_c \quad (2)$$

Dónde:

C_b = Carbono en biomasa (g C m^{-2})

B_m = Biomasa macrófitas (g PS m^{-2})

F_c = Factor de conversión (0.35) Yoshida *et al.* (2019)

Y para el manglar se utilizó la ecuación propuesta por Fourqurean *et al.* (2014):

$$C_h = B_h * F_c \quad (3)$$

Dónde:

C_h = Carbón en hojarasca (g C m^{-2})

B_h = Biomasa de hojarasca (g PS m^{-2})

F_c = Factor de conversión (0.48) (Sánchez-Carrillo *et al.*, 2009)

6.3 Estimaciones de densidad y determinación de composición bacteriana

6.3.1 Colecta de muestras

Los muestreos de bacterias, sedimentos y agua se realizaron en un mes representativo de cada estación del año febrero (invierno), mayo (primavera), agosto (verano) y noviembre (otoño), en un solo día, entre las 9:00 y las 12:00 horas. Se seleccionaron los cinco hábitats de interés en la laguna costera: macroalgas, mangle negro, mangle rojo, sin vegetación acuática sumergida y pasto marino; en cada hábitat se seleccionaron tres puntos equidistantes ≈ 20 m, donde se recolectaron muestras de sedimentos para determinar la textura, concentración de nutrientes, contenido de materia orgánica y densidad de bacterias. El muestreo de las variables

hidrobiológicas se realizó en tres sitios ubicados a lo largo del canal principal, para asegurar que se mantuviera la columna de agua, aún en los periodos de bajamar en mareas vivas (Fig. 4).

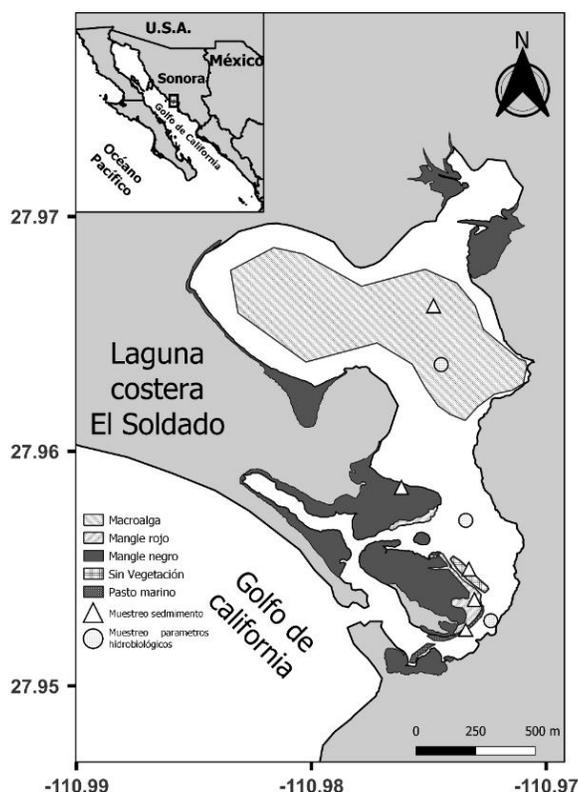


Figura 4. Mapa mostrando los sitios de muestreo de agua y sedimento para análisis bacteriano. Cada sitio de sedimento (triángulo blanco) representa 3 puntos de muestreo equidistantes ~ 20 m. Cada sitio de muestreo de variables hidrobiológicas (círculo gris) representa 3 puntos de colecta de agua para determinación de nutrientes y registro de variables fisicoquímicas. Tipo de coordenadas: grados decimales, Datum: WGS84, Proyección: cilíndrica, Fuente: elaboración propia.

6.3.2 Variables hidrobiológicas

Se registraron temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y pH *in situ* en la columna de agua en tres sitios de muestreo (Fig. 4) con un sensor multiparamétrico YSI modelo 5502. Se recolectaron tres muestras de la columna de agua de 500 ml a una profundidad de 10 cm por encima del sedimento (Fig. 5), se determinaron las concentraciones de nitrito (NO_2^-), nitrato (NO_3^-), amonio (NH_4^+), y ortofosfato (PO_4^{3-}) mediante la técnica de microplaca (Strickland y Parson, 1972; Chambers *et al.*, 2018; Ali, 2021).

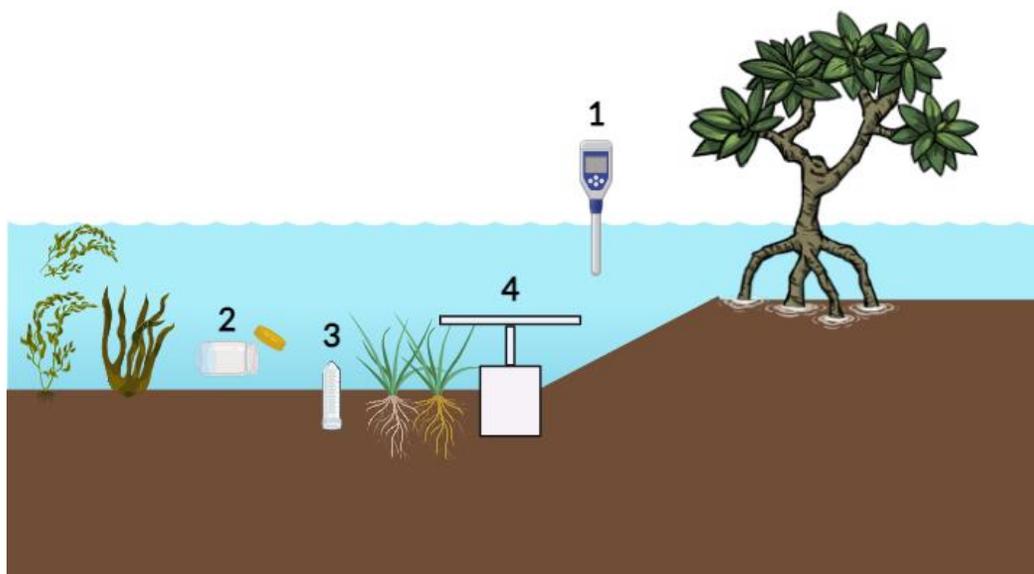


Figura 5. Diagrama conceptual de las diferentes colectas de muestras. 1) representación de sonda multiparamétrica YSI para registro de variables fisicoquímicas; 2) colecta de agua para determinar nutrientes a 10 cm por encima del fondo; 3) tubo de polipropileno utilizado como colector de muestra para mediciones microbiológica; 4) colector de sedimento para análisis de nutrientes y textura.

6.3.3 Nutrientes y textura del sedimento

En cada sitio de muestreo (Fig 4.) se colectaron dos muestras de sedimento con un nucleador de 20 cm de alto y 10 cm de ancho. Las muestras se guardaron en bolsas de plástico, se etiquetaron indicando fecha y sitio de muestreo, y se mantuvieron en hielo para su transporte al laboratorio, donde se congelaron a $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ hasta su análisis (Howard *et al.*, 2014).

Las muestras de sedimentos se analizaron para determinar: concentración de materia orgánica (Walkley y Black, 1934), nitrógeno N-NO_2^- , N-NO_3^- (Strickland y Parson, 1972), nitrógeno N-NH_4^+ (Soloranzo, 1969) y ortofosfato P-PO_4^{3-} siguiendo el método de Jackson (1976), textura de sedimento Bouyoucos (Saravanakumar *et al.*, 2016) y la granulometría de fracciones finas y gruesas por refracción de laser (Lewis y McConchie, 1984). El análisis con tecnología láser proporcionó los porcentajes de cada intervalo de tamaño de partículas en relación al peso total de la muestra analizada. Con estos valores se generó una gráfica de barras con la distribución de tamaños y también un gráfico de los porcentajes acumulativos. Este último gráfico permite obtener por interpolación el tamaño de partículas menores al 5%, posteriormente el tamaño de partículas menor a 16 % y así sucesivamente hasta completar los percentiles 25%, 50%, 75% 84%

y 95%. Cada percentil es denominado como $\emptyset 5$; $\emptyset 16$, $\emptyset 25$, $\emptyset 50$, $\emptyset 75$, $\emptyset 84$ y $\emptyset 95$, respectivamente.

Una vez obtenidos los percentiles, el promedio gráfico (Mz) se calculó con la ecuación:

$$MZ = \frac{\emptyset 16 + \emptyset 50 + \emptyset 84}{3} \quad (4)$$

La desviación estándar (Ds) se calculó con la ecuación:

$$Ds = \frac{\emptyset 84 - \emptyset 16}{3} + \frac{\emptyset 95 - \emptyset 5}{6.6} \quad (5)$$

6.3.4 Estimación de densidad de bacterias heterótrofas

En cada hábitat se colectó sedimento (Fig. 4), se seleccionaron tres sitios y en cada uno se realizó una muestra compuestas (Moriarty y Pollard, 1982); en cada sitio se utilizó un cuadrante de 50x50 cm para coleccionar sedimentos mediante núcleos construidos con tubos de polipropileno 2.5 cm de diámetro y 10 cm de largo. Posterior a la colecta se colocaron los núcleos de cada sitio en un frasco de vidrio previamente esterilizado y se mantuvieron en una hielera para ser transportados al laboratorio a una temperatura de $\sim 4^{\circ}\text{C}$, donde se procesaron en un tiempo menor a 24 horas (Gonzalez-Acosta et al., 2006). En laboratorio y en condiciones axénicas, las tres muestras de cada sitio se mezclaron en frascos de vidrio previamente esterilizados para obtener la muestra compuesta, de esta se tomaron 10 g de sedimento los cuales se diluyeron en 90 ml de solución salina búfer de fosfato (PBS por sus siglas en inglés) estéril [10 mM $\text{K}_2\text{PO}_4\text{-KH}_2\text{PO}_4$, 0.14 M NaCl, pH 7.2] (Bashan et al., 1993), y se mantuvo en agitación a 180 rpm durante 2 horas para asegurar una buena mezcla.

Conteo en placa: a partir de la suspensión realizada se hicieron una serie de diluciones 1:10, hasta llegar a 1:10000, de las cuales se sembraron mediante la técnica de dispersión en placa en medio de cultivo suplementado con carboximetilcelulosa (CMC) como fuente de carbono, el medio de cultivo utilizado no se suplementó con agua de mar como proponen Shieh y Simidu (1986) debido a que puede contener trazas de celulosa y por lo tanto podría interferir con la actividad que se

mide en este estudio. En cambio, se suplementó con solución PBS [NaCl 8.06 g; KCl 0.22 g; Na₂HPO₄ 1.15 g; KH₂PO₄ 0.20 g; 1 L agua destilada] y aunque ésta podría afectar en la velocidad de crecimiento (Holm y Sherman, 1921; Sherman et al., 1922; Sherman y Holm, 1922), su efecto se manifestaría uniformemente en los resultados, por lo tanto por cada litro de PBS se agregaron 1.0 g de polipeptona, 0.5g de Soytone (Bacto[®]), 0.5 g Proteosa peptona No. 3 (Difco), 0.5 g de extracto de levadura, 0.05 de citrato férrico, 15 g de agar y 5 g de CMC, pH a 7.6, se esterilizó en autoclave a 121°C por 15 min (Shieh y Simidu, 1986), se incubaron a 28 ± 2 °C por 7 días; una vez transcurrido el tiempo se realizó el conteo de colonias, y de ahí cada día hasta completar 15 días de incubación, se tomaron en cuenta las placas que se encontraban entre 50-500 colonias y reportando el crecimiento en UFC/g de suelo húmedo (Pepper *et al.*, 2015). También se estimó la humedad de cada muestra, para ello se tomó 1 g de sedimento y se secó durante 24 horas a 60°C. La humedad se consideró en los cálculos de UFC/g de sedimento seco, siguiendo la ecuación de Pepper et al. (2015):

$$\frac{\text{UFC}}{\text{g.s.s.}} = \frac{\text{NC} * \frac{1}{\text{FD}} * \frac{1}{\text{V}}}{\text{P} * \text{FH}} \quad (6)$$

$$\text{FH} = 1 - \frac{\% \text{ Humedad}}{100} \quad (7)$$

Dónde:

UFC/ g.s.s. = Unidades formadoras de colonias / g de suelo seco

NC = Número de colonias

FD = Factor de dilución

V = Volumen inoculado en la caja

P = Peso de la muestra húmeda

FH = Factor de corrección de humedad

Aislamiento de bacterias: posterior al conteo, cada colonia de bacterias con características morfológicas diferente detectada fue aislada en medio de cultivo nutritivo [por cada litro de solución salina PBS: 1.0 g de polipeptona, 0.5g de Soytone (Bacto[®]), 0.5 g Proteosa peptona No. 3 (Difco), 0.5 g de extracto de levadura, 0.05 de citrato férrico, 15 g de agar y 5 g de glucosa como

fuente de carbono, pH a 7.6, se esterilizó en autoclave a 121°C por 15 min (Shieh y Simidu, 1986)], utilizando la técnica de estría por agotamiento, se puso en incubación a 28 ± 2 °C por 7 días y se realizó la caracterización morfológica (Bailón *et al.*, 2003).

Actividad celulolítica: una vez aisladas las colonias de interés, los cultivos se inundaron con una solución de Rojo Congo (1 g L^{-1}) por 15 minutos, posteriormente se retiró el colorante y se inundó con una solución de NaCl (1 mol L^{-1}) por 15 minutos. A continuación, se retiró la solución, y las zonas donde se degradó la CMC se reveló con una coloración amarilla en el cultivo (Fig.6) (Suyama *et al.*, 1993). El porcentaje de actividad se estimó tomando en cuenta el tamaño de la placa y el área de actividad revelada dentro de la caja de Petri, considerando el área de la caja como 100 % mediante la siguiente ecuación (Paillié, 2012).

$$\% \text{ actividad} = \frac{\text{área de actividad}}{\text{área de caja petri}} * 100 \quad (8)$$

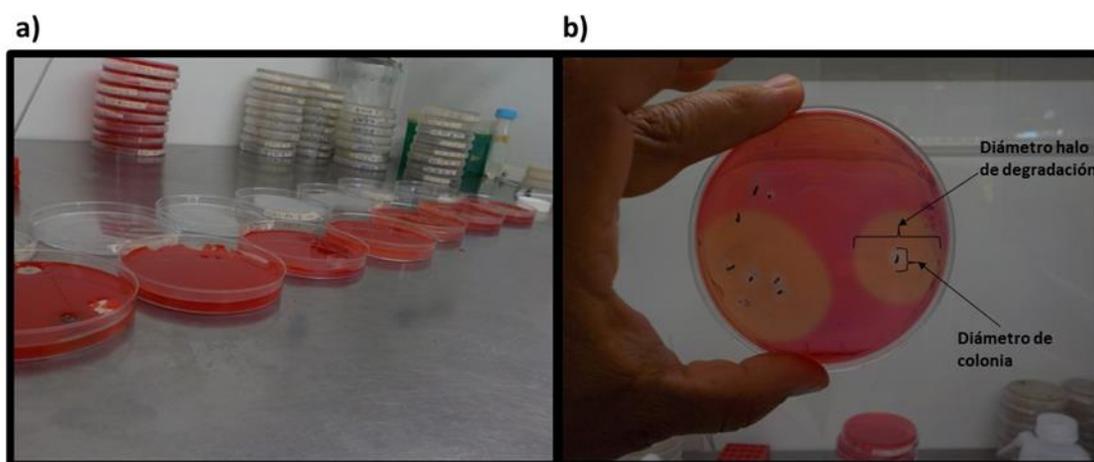


Figura 6. Representación del halo de degradación. a) cajas petri con tinte rojo Congo antes de ser lavadas con solución de NaCl; b) halo de degradación revelado por una coloración amarilla.

6.4 Estimación de densidad bacteriana en mangle negro

En la laguna El Soldado el manglar tiene una superficie de 32.7 Ha y de esta cobertura, el mangle negro *Avicennia germinans* cubre el 66 %, el mangle rojo *Rhizophora mangle mangle* 30 % y el mangle blanco *Laguncularia racemosa* 4 %. Por esta razón, un objetivo del estudio fue dirigido a examinar las densidades bacterianas en sedimentos de *A. germinans*, para ello se estimaron la densidad de bacterias en sedimentos, la producción de hojarasca y se determinaron los factores

ambientales en agua y sedimento que explican los cambios estacionales en las densidades bacterianas. Los procedimientos metodológicos han sido descritos anteriormente.

6.5 Identificación molecular de bacterias en los cinco hábitats

Al total de aislados obtenidos se les aplicaron diferentes criterios descriptivos macro y microscópicos, se realizó un agrupamiento jerárquico con distanciamiento de gower utilizando el método de Ward (Akay y Yüksel, 2018), con esta información se agruparon los aislados en 29 cepas las cuales se describen en la Tabla 5.

De cada cepa se realizó un cultivo en 35 ml de caldo de cultivo [por cada litro de PBS: 1.0 g de polipeptona, 0.5g de Soytone (Bacto[®]), 0.5 g Proteosa peptona No. 3 (Difco[®]), 0.5 g de extracto de levadura, 0.05 de citrato férrico y 5 g de glucosa. Se ajusta el pH a 7.6, se esterilizó en autoclave a 121°C por 15 min (Shieh y Simidu, 1986)] esto se realizó por triplicado para cada muestra tomada y se incubó a 28 ± 2 °C de 3 a 5 días.

Una vez pasado los días de incubación, se centrifugaron a 8000 rpm por 10 minutos, se decantó el sobrenadante, se re-suspendieron las células con 500 µl de agua destilada y se colocaron en un micro tubo de 1.5 ml, posteriormente se siguió el protocolo de extracción de ADN propuesto por Raeder y Broda (1985) y Mehnaz *et al.* (2001).

El material genético obtenido se amplificó el gen 16S rRNA de las regiones V4-V5 utilizando el set de primer universal fd1 (5'-CCGAATTCGTCGACAACAGAGTTTGATCCTGGCTCAG-3') y Rd1 (5'-CCCGGATCCAAGCTTAAGGAGGTGATCCAGCC-3') (Villa-Rodríguez *et al.*, 2019). Las reacciones de PCR se realizaron en mezclas de 50 µl con los siguientes componentes: 4 µl de desoxinucleosidos trifosfato, 1 µl de primers "forward" y "reverse", 0.4 µl (2 U) de Taq DNA polimerasa y 1 µl de templado con 50ng del total DNA genómico. El proceso inició con una desnaturalización de 95°C por 5 minutos, seguido de 35 ciclos de amplificación (95°C por 45s, 56°C por 45 s, y 72°C por 60 s) y finalizara con una elongación de 7 minutos a 72°C (Zhang *et al.*, 2017). Los productos de PCR amplificados fueron analizados en geles de agarosa al 1%, teñidos con una solución de GelRed, posteriormente fueron recortados del gel de agarosa y fueron purificados utilizando un kit comercial (EZ-10 spin column PCR products purification kit BS354, Bio basic Inc. [®]) siguiendo el protocolo propuesto por el comerciante para gel de agarosa (Velarde Félix *et al.*, 2015), la

secuencia se realizó siguiendo el método de Sanger (Valderrama-Martín *et al.*, 2020). Las secuencias de ADN obtenidas se editaron utilizando FinchTV 1.4.0 (Sala-Sánchez y Valadez-Moctezuma, 2014). La asignación taxonómica se realizó utilizando herramientas de identificación de EzBioCloud y la base de datos de NCBI. Se utilizó un límite > 98% de similitud para asignar la identificación a nivel especie de las bacterias. Se construyó el árbol con los taxones utilizando el método “Neighbor-joining tree” empleando el software CLC sequence viewer 8.0, la estabilidad de los clados se evaluó con una replicación de 1000 bootstraps (Villa-Rodríguez *et al.*, 2019). De las 16 especies identificadas se nombraron a los grupos de acuerdo a las reasignaciones de géneros propuestas por (Gupta *et al.*, 2020).

6.6 Análisis estadísticos

6.6.1 Análisis aplicados en el modelo conceptual

Para observar los cambios estacionales en la laguna El Soldado, los datos se agruparon considerando: primavera de abril a junio, verano de julio a septiembre, otoño de octubre a diciembre e invierno de enero a marzo. Para determinar las diferencias entre estaciones, se realizaron análisis de varianza no paramétricos (Kruskal-Wallis) con una significancia $p < 0.05$, después de que no se cumplieron los supuestos de homogeneidad de varianza y homocedasticidad (McKight y Najab, 2010). Los análisis se realizaron utilizando el paquete estadístico STATGRAPHICS plus 4.1.

6.6.2 Análisis de varianza

Los valores de densidades de bacterias expresados en UFC por g de suelo seco (UFC g.s.s.^{-1}) se normalizaron logarítmicamente previo a los análisis estadísticos (González-Acosta *et al.*, 2006). Se realizaron pruebas de Shapiro-wilk para los supuestos de homogeneidad de varianza y prueba de Barlett para homocedasticidad previo al análisis de varianza, con $p < 0.05$ se rechaza su homogeneidad u homocedasticidad como se observa en la tabla 1 (Arsham y Lovric, 2011; Hanusz *et al.*, 2016). Se aplicaron análisis de varianza no paramétrica Kruskal Wallis para detectar diferencias entre los datos y la prueba de Wilcoxon para detectar el nivel de significancia de estas diferencias (McKight y Najab, 2010), para las variables ambientales se realizaron análisis de ANOVA y prueba de Tukey.

Tabla 1. Pruebas de normalidad y homocedasticidad.

Hábitat	Prueba	
	Shapiro	Bartlett
Pasto marino	0.37	0.01
Mangle Rojo	0.16	0.21
Mangle Negro	0.00	0.02
macroalga	0.07	0.00
Sin Vegetación	0.00	0.01

6.6.3 Análisis multivariados entre variables de manglar y hojarasca

Se utilizó un análisis multivariado de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) sobre datos transformados ($\log x + 1$) y estandarizados para determinar si las variables en sedimentos (ortofosfato, amonio, materia orgánica), en agua (nitrito, nitrato, amonio, ortofosfato, temperatura, salinidad, oxígeno disuelto), producción de hojarasca y las densidades bacterianas en manglar mostraban similitud durante las cuatro estaciones del año. Los análisis se realizaron con el software estadístico PRIMER 6 (Primer-E, Ivybridge, UK). Se realizó un análisis de componentes principales (ACP) sobre bases de datos de las variables de sedimentos (ortofosfato, amonio, materia orgánica), agua (nitrito, nitrato, amonio, ortofosfato, temperatura, salinidad, oxígeno disuelto), y producción de hojarasca para determinar las variables con mayor influencia en el comportamiento estacional. Los análisis de componentes principales se realizaron con el software R Studio.

6.6.4 Análisis multivariados de datos ambientales y biológicos asociados a los hábitats de la laguna costera

Para la realización de los análisis multivariados se normalizaron los datos mediante el valor máximo y mínimo (Gil González *et al.*, 2014). Las variables de sedimento se utilizaron para realizar un escalamiento no métrico multidimensional (Chen *et al.*, 2016; Ettinger *et al.*, 2017). Un análisis de regresión y redundancia canónica se aplicó para investigar la relación entre factores ambientales y parámetros biológicos (Densidad, diversidad y actividad celulolítica) para correlacionar su influencia. Para el tratamiento de los datos en los análisis multivariados se

codificaron los hábitats como: PM (pasto marino), MA (macroalga), MN (mangle negro), MR (mangle rojo) y SV (sin vegetación acuática sumergida); y las estaciones como: INV (invierno), PRI (primavera), VER (verano), OTO (otoño).

Las diferencias de la diversidad bacteriana en sedimento de los diferentes ambientes se determinaron mediante el índice de Shannon (H), la ocurrencia de la especie se consideró como la presencia de la cepa en el hábitat, y frecuencia de ocurrencia de la especie se consideró como las veces que se presentó dividida entre las cuatro estaciones (Ibarra *et al.*, 2013). Siendo así que la máxima ocurrencia de especies por hábitat es de cuatro (1 en cada estación del año), y se consideraron como especies frecuentes aquellas con un valor igual o mayor a tres.

7. RESULTADOS

7.1 Modelo conceptual del comportamiento estacional de poblaciones autótrofas

7.1.1 Variables meteorológicas

La temperatura del aire tuvo un intervalo anual de 14-33 °C y un promedio de 24.5 °C. El valor promedio estacional más alto se observó en verano 29.9 °C y el más bajo en invierno 18.5 °C ($p < 0.05$) (Fig. 7b). La precipitación anual fue de 274 mm. Las lluvias ocurrieron principalmente en verano (175 mm) y en otoño (63 mm). Primavera fue la estación más seca < 2 mm (Fig. 7a). La radiación tuvo intervalo anual de 30 - 835 $W m^{-2}$, los valores promedio más bajos se registraron en otoño (336 $W m^{-2}$), e invierno (342 $W m^{-2}$), y el más alto en primavera (578 $W m^{-2}$) (Fig. 7c).

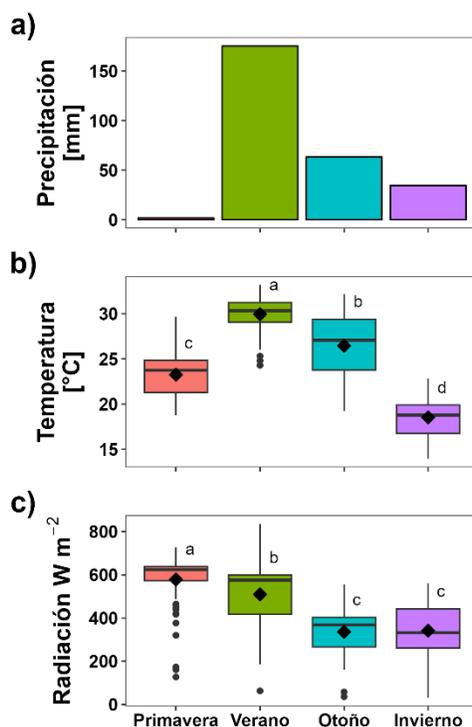


Figura 7. Variables climáticas atmosféricas durante enero-diciembre 2017 en la laguna El Soldado. a) precipitación; b) temperatura atmosférica; c) radiación. En 7b y 7c se muestran la media con un rombo, la mediana con una línea, los cuartiles y los rangos de los datos para cada estación del año. Las letras representan diferencias estadísticas prueba de Tukey ($p < 0.05$).

7.1.2 Variables hidroclimáticas para el modelo conceptual

La temperatura del agua tuvo un intervalo anual de 14-33 °C y un promedio de 25 °C. El valor promedio más alto se observó en verano 31 °C y el más bajo en invierno 19 °C (Fig. 8a). La salinidad del agua tuvo un intervalo anual de 35-38 ups y un promedio de 36.8 ups. El valor promedio más alto se observó en primavera 37.7 ups y el más bajo en verano 36.4 ups (Fig. 8b). El oxígeno disuelto tuvo un intervalo anual de 3.6 -8.3 mg L⁻¹ y un promedio de 5.9 mg L⁻¹. Los valores promedio más altos se observaron en primavera (6.9 mg L⁻¹) e invierno (6.8 mg L⁻¹) y el más bajo en verano (5 mg L⁻¹) con diferencias estadísticamente significativas (Fig. 8c). La turbidez mostró un promedio anual de 5.3 NTU, el promedio más alto fue observado en primavera (6.9 NTU) y el más bajo en verano (3.8 NTU) (Fig. 8d).

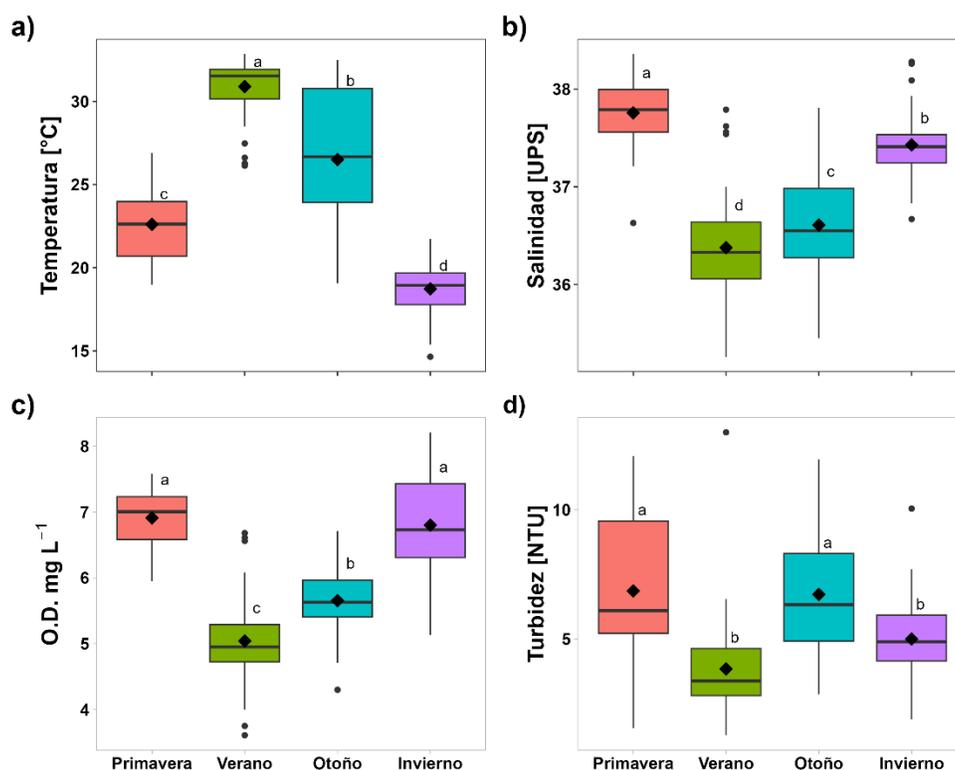


Figura 8. Variables del agua durante enero-diciembre 2017 en la laguna El Soldado. a) temperatura, b) salinidad c) oxígeno disuelto y d) turbidez. Se muestran la media (rombo negro), la mediana (línea negra), los cuartiles y los rangos de los datos para cada estación del año. Las letras representan diferencias estadísticas prueba de Tukey ($p < 0.05$).

La concentración de nitrógeno inorgánico disuelto fue mayor en invierno con valor promedio de 3.03 μM y fue más baja en otoño con valor promedio de 1.41 μM (Fig. 9a). La concentración de fósforo inorgánico disuelto fue mayor en invierno con valor promedio de 1.49 μM y más baja en otoño con valor promedio de 0.62 μM (fig. 9b). La razón N:P promedio anual fue de 2.7, el valor más alto se observó en invierno (2.8) y el más bajo en primavera (2.6) (Fig. 9c).

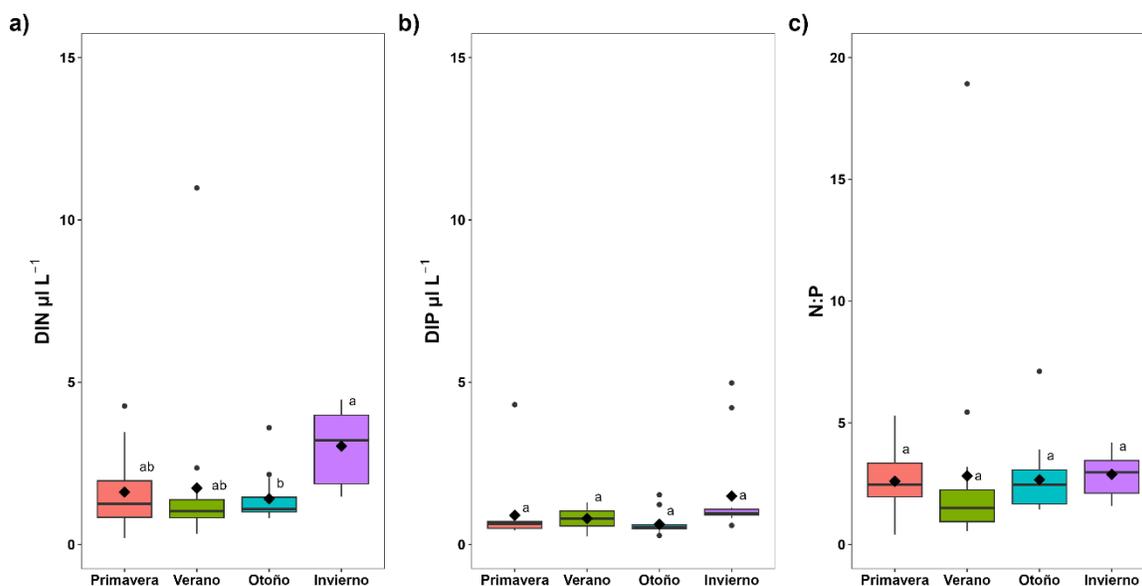


Figura 9. Concentraciones de nutrientes en la columna de agua. a) nitrógeno inorgánico disuelto (NID), b) fósforo inorgánico disuelto (FID) y c) razón N:P (Nitrógeno:Fósforo) en la laguna El Soldado. Se muestran la media (rombo negro), la mediana (línea negra), los cuartiles y los rangos de los datos para cada estación del año. Las letras representan diferencias estadísticas prueba de Tukey ($P < 0.05$).

7.1.3 Cobertura de productores primarios

Las macroalgas se distribuyeron principalmente en la porción más interna de la laguna con una cobertura de 40.8 ha. El manglar tiene una cobertura de 37.6 ha. El pasto marino se distribuyó en las inmediaciones de la boca y entrada de la laguna con una cobertura de 1.3 ha. El espejo de agua de la laguna asociado a la ocurrencia de fitoplancton tuvo una cobertura de 137.4 ha (Fig. 10).

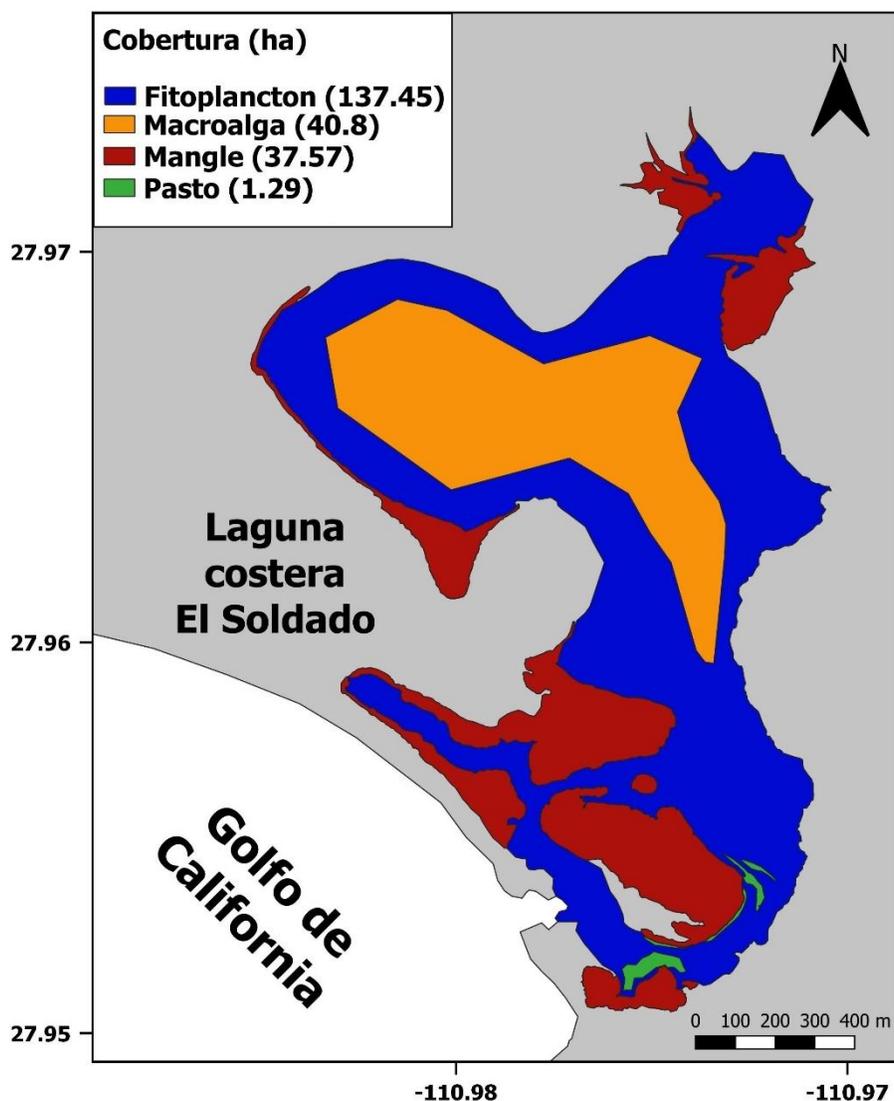


Figura 10. Cobertura de productores primarios presentes en la laguna costera El Soldado. Tipo de coordenadas: grados decimales, Datum: WGS84, Proyección: cilíndrica, Fuente: elaboración propia.

7.1.4 Biomasa de productores primarios

La biomasa de fitoplancton, indicada por la concentración de clorofila “a” tuvo un valor promedio anual de $1.98 \pm 1 \text{ mg m}^{-3}$ con los valores promedio más altos en primavera y otoño y más bajos en verano (Fig. 11a). La biomasa de macroalgas tuvo un valor promedio anual de $4.55 \pm 3.12 \text{ g ps m}^{-2}$, mayor biomasa se observó durante verano y otoño (Fig. 11b).

La biomasa superficial del pasto marino *Zostera marina* se observó durante invierno y primavera, debido a que en verano y otoño permanecieron únicamente los rizomas. En primavera se estimó

una biomasa de 326 ± 128 g ps m^{-2} y en invierno de 158 ± 84 g ps m^{-2} (Fig. 11c). La producción de hojarasca de manglar ocurre a través del año. La mayor aportación de hojarasca ocurrió en verano con un promedio de 45 ± 21 g ps m^{-2} y la menor en invierno con promedio de 6 ± 2 g ps m^{-2} (Fig. 11d).

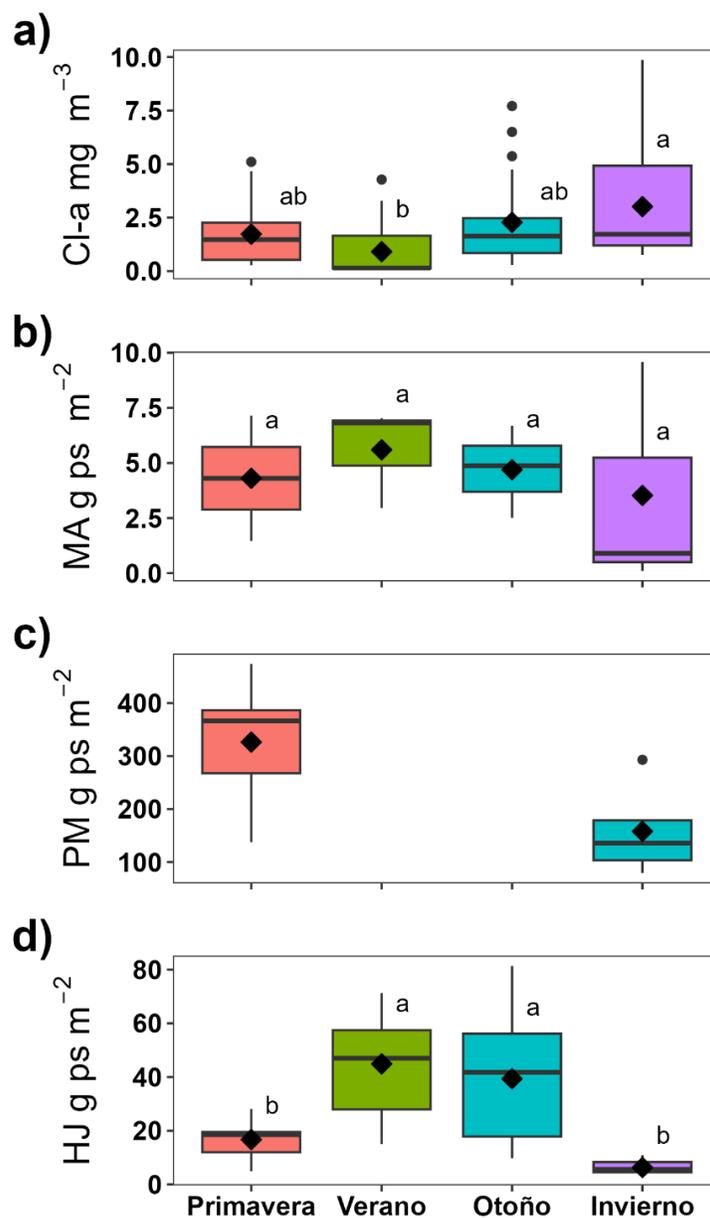


Figura 11. Variación estacional de biomasa de las poblaciones autótrofas en la laguna El Soldado. a) clorofila-a (Cl-a), b) macroalgas (MA), c) pasto marino (PM) y d) hojarasca de manglar (HJ). Se muestran la media (rombo negro), la mediana (línea negra), los cuartiles y los rangos de los datos para cada estación del año. Las letras representan diferencias estadísticas prueba de Tukey ($p < 0.05$).

7.1.5 Aportes de Carbono

El aporte de carbono por los productores primarios a la laguna fue de 69 Mg C año⁻¹. El fitoplancton aportó 1.5 Mg C año⁻¹, las macroalgas 7.1 Mg C año⁻¹, *Zostera marina* 2.2 Mg C año⁻¹, hojarasca de manglar 58 Mg C año⁻¹, con cambios estacionales en su magnitud (Tabla 2). Con base en estos resultados la laguna El Soldado es un sistema dominado por los aportes de materia orgánica de macrófitas y macroalgas.

Tabla 2. Aportaciones estimadas de Carbono por las poblaciones autótrofas en la laguna costera El Soldado (Unidades en Mg C).

Autótrofo	Primavera	Verano	Otoño	Invierno	Anual
Fitoplancton	0.33	0.18	0.43	0.55	1.49
Macroalga	1.23	2.40	2.01	1.50	7.13
Pasto Marino	1.47	0	0	0.71	2.18
Manglar (hojarasca)	9.03	29.29	21.29	3.41	58.01
Total	12.06	26.86	23.73	6.17	68.83

7.1.6 Análisis de redundancia

En el gráfico del análisis de redundancia los vectores de las variables ambientales apuntan en la dirección del incremento más pronunciado de los valores y el ángulo entre los vectores indican la correlación; los vectores de las variables respuesta (productores primarios) indican la cantidad de contribución en la varianza total, es decir no reflejan su valor como contribuidores a la biomasa total. De tal forma que, los resultados mostraron que el nitrógeno y fósforo inorgánicos disueltos y el oxígeno disuelto presentaron mayor correlación, otra correlación se observó entre precipitación y temperatura del agua, así como también entre salinidad y turbidez. También, se observó que la hojarasca del manglar se correlacionó al verano y otoño, cuando ocurrieron incrementos de temperatura del agua, precipitación y radiación, indicando que estas variables

son importantes en los meses más cálidos del año. El pasto marino se correlacionó a la primavera con mayor salinidad. Las macroalgas se correlacionaron con primavera y verano con mayor radiación, turbidez y temperatura del agua. El fitoplancton, indicado por la clorofila "a", se correlacionó con primavera con mayor asociación a salinidad y turbidez (Fig. 12).

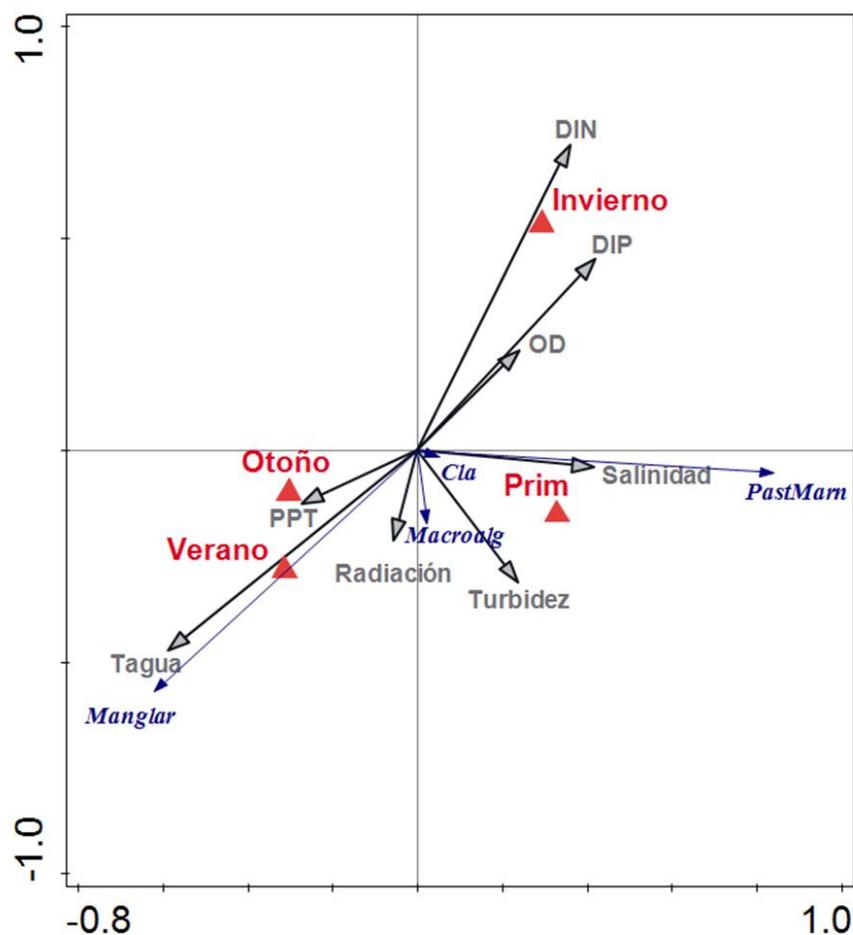


Figura 12. Análisis de la influencia estacional de variables ambientales sobre los productores primarios, mediante un análisis de redundancia canónica. DIN= Nitrógeno Inorgánico disuelto, DIP=Fósforo inorgánico disuelto, PPT= Precipitación, OD=Oxígeno disuelto, PastMarn= Pasto marino, Cla=Clorofila-a, Prim=Primavera.

7.1.7 Modelo conceptual

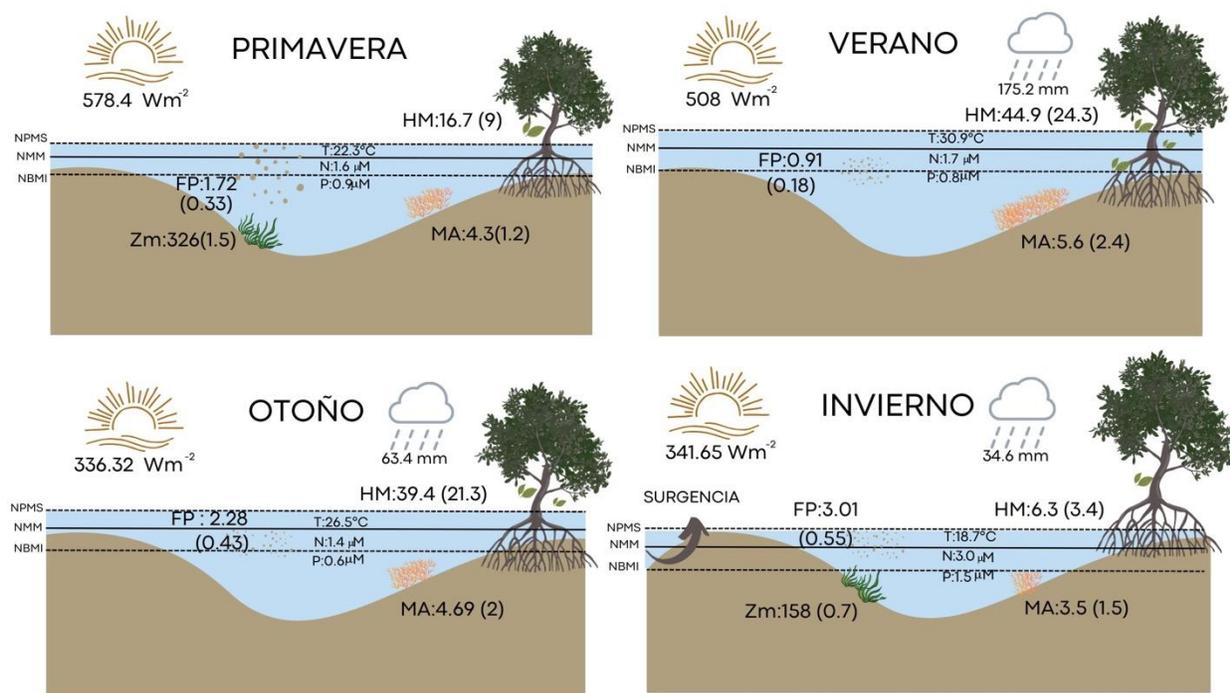
Con base en la evidencia aportada acerca de las poblaciones autótrofas, sus biomásas y sus aportes estimados de carbono, así como los factores ambientales claves que controlan su desarrollo, se integró un modelo conceptual que describe su comportamiento estacional (Fig 13).

Primavera: co-ocurrieron todos los autótrofos con biomasa de fitoplancton 1.7 mg m^{-3} , macroalgas 34.3 g ps m^{-2} , *Zostera marina* $326.3 \text{ g ps m}^{-2}$ y producción de hojarasca del manglar de 16.7 g ps m^{-2} , la temperatura del agua es de $22.6 \text{ }^{\circ}\text{C}$ y es un periodo con la menor precipitación en el año.

Verano: se caracterizó por valores bajos de biomasa de fitoplancton $< 1 \text{ mg m}^{-3}$, pero con algunos valores anómalos $> 4 \text{ mg m}^{-3}$, mayor cantidad de biomasa de macroalgas 5.6 g ps m^{-2} , no hay praderas de *Z. marina* (únicamente permanecen sus rizomas), y ocurrió la mayor caída de hojarasca del manglar 44.9 g ps m^{-2} , la temperatura del agua $\sim 31 \text{ }^{\circ}\text{C}$ limita el desarrollo foliar de *Z. marina*, ocurre la mayor cantidad de lluvias y el nivel medio del mar es el más alto del año que inunda el bosque de manglar, condiciones asociadas a la mayor aportación de hojarasca del manglar, además las escorrentías de lluvias incorporan nutrientes adicionales.

Otoño: se caracterizó por valores altos de biomasa de fitoplancton 2.3 mg m^{-3} , la biomasa de macroalgas es alta 4.7 g ps m^{-2} , *Z. marina* permanece sin desarrollo foliar y disminuyó la producción de hojarasca del manglar a 39 g ps m^{-2} .

Invierno: se caracteriza por un aumento de fitoplancton $\sim 3 \text{ mg m}^{-3}$, disminución de biomasa de las macroalgas $\sim 3.5 \text{ g ps m}^{-2}$, inicia el desarrollo foliar de *Z. marina* $\sim 158 \text{ g ps m}^{-2}$ y ocurre la menor producción de hojarasca del manglar 6.3 g ps m^{-2} , la temperatura del agua es de $18.7 \text{ }^{\circ}\text{C}$, ocurren eventos de surgencias costeras que aportan las mayores concentraciones de nitrógeno y fósforo inorgánico disuelto a la laguna y este enriquecimiento de nutrientes sugiere ser utilizado principalmente por el fitoplancton y *Z. marina* (Fig 13).

**Nomenclatura:**

NMM=Nivel Medio del Mar

NPMS=Nivel de Pleamar Media Superior

NBMI=Nivel de Bajamar Media Inferior

Figura 13. Modelo conceptual del comportamiento estacional de las poblaciones autótrofas en la laguna El Soldado. Se muestran las poblaciones autótrofas, sus biomásas y sus aportes de carbono, así como los factores ambientales claves que controlan sus cambios estacionales. Nmm: Nivel Medio del Mar; Números fuera de paréntesis: biomásas de productores, unidades fitoplancton (FP): mg m⁻³; macroalgas (MA), *Z. marina* (Zm) y hojarasca del manglar (HM): g ps m⁻². Números entre paréntesis: Estimaciones de carbono en función de biomasa y cobertura en el ecosistema de cada tipo de autótrofo, unidades Mg C.

7.2 Variables fisicoquímicas del agua en la laguna El Soldado

La temperatura del agua tuvo valores más altos en verano (30.7 ± 0.9 °C) y más bajos en invierno y otoño (18.2 ± 1.5 y 17.6 ± 1 °C). Las estaciones de primavera y verano tuvieron diferencias significativas con otoño e invierno ($p < 0.05$). La salinidad fue significativamente más alta ($p < 0.05$) en primavera (37.6 ± 0.14 UPS) y más baja en verano (35.4 ± 0.31 UPS). El oxígeno disuelto fue significativamente más alto ($p < 0.05$) en otoño con 8.4 ± 0.61 mg L⁻¹ que el resto de las estaciones

del año, cuyos valores tuvieron variación de 5.33 – 6.98 mg L⁻¹. El pH del agua tuvo valores significativamente ($p < 0.05$) más altos en invierno (8.3) y más bajos en verano (7.8) (Tabla 2).

Las concentraciones promedio de nitritos y nitratos no presentaron variaciones significativas en las estaciones de invierno, primavera y verano, los valores de N-NO₂⁻ oscilaron entre 0.04 -0.14 μM) y los de N-NO₃⁻ entre 0.25 -0.50 μM. Ambas especies presentaron un incremento significativo en otoño 0.25 ± 0.03 μM N-NO₂⁻ y 4.34 ± 1.92 μM N-NO₃⁻. Las concentraciones de amonio fueron más altas en verano (2.63 ± 1.04 μM N-NH₄⁺) en comparación con las concentraciones observadas en invierno (0.08 ± 0.09 μM N-NH₄⁺) y otoño (0.86 ± 0.17 μM N-NH₄⁺). El fósforo soluble tuvo concentraciones más altas en otoño (1.45 ± 0.18 μM) y más bajas en invierno (0.34 ± 0.42 μM) (Tabla 3).

Tabla 3. Comportamiento estacional de variables físico-químicas del agua durante un ciclo anual en la laguna costera El Soldado.

Parámetro	Invierno	Primavera	Verano	Otoño
Temperatura (°C)	18.23 ± 1.49 ^c	29.28 ± 1.35 ^b	30.68 ± 0.88 ^a	17.59 ± 0.99 ^c
Salinidad (UPS) ¹	37.26 ± 0.12 ^b	37.63 ± 0.14 ^a	35.4 ± 0.31 ^d	35.67 ± 0.11 ^c
Oxígeno Disuelto (mg L ⁻¹)	6.98 ± 0.41 ^b	5.33 ± 0.71 ^d	6.11 ± 0.62 ^c	8.44 ± 0.61 ^a
pH	8.33 ± 0.01 ^a	8.14 ± 0.09 ^b	7.84 ± 0.03 ^d	7.92 ± 0.05 ^c
NO ₂ ⁻ (μmol)	0.04 ± 0.01 ^c	0.08 ± 0.02 ^c	0.14 ± 0.05 ^b	0.25 ± 0.03 ^a
NO ₃ ⁻ (μmol)	0.50 ± 0.26 ^b	0.27 ± 0.51 ^b	0.25 ± 0.2 ^b	4.34 ± 1.92 ^a
NH ₄ ⁺ (μmol)	0.08 ± 0.09 ^b	2.34 ± 1.46 ^a	2.63 ± 1.04 ^a	0.86 ± 0.17 ^b
PO ₄ ³⁻ (μmol)	0.34 ± 0.42 ^b	1.49 ± 0.63 ^a	0.67 ± 0.09 ^b	1.45 ± 0.18 ^a
NID ²	0.62 ± 0.32 ^b	2.66 ± 1.66 ^a	3.05 ± 1.15 ^a	5.45 ± 1.98 ^a

Notas: ¹ UPS: Unidades Practicas de Salinidad; ² NID: Nitrógeno Inorgánico Disuelto; las letras en superíndice representan diferencias estadísticas prueba de Tukey ($p < 0.05$)

7.3 Variables en sedimentos de los diferentes hábitats

7.3.1 Nutrientes y materia orgánica

En sedimentos del pasto marino, las concentraciones de PO_4^{3-} no mostraron diferencias significativas ($p > 0.05$) a través del ciclo anual; las concentraciones de amonio NH_4^+ no tuvieron diferencias significativas entre invierno y verano, pero en otoño se incrementaron las concentraciones ($11.3 \pm 5.3 \text{ g kg}^{-1}$) con diferencias significativas; la concentración de materia orgánica fue mayor en primavera, pero no se observaron diferencias significativas entre las estaciones del año ($p > 0.05$) (Tabla 4).

En el sedimento de macroalgas, las concentraciones de PO_4^{3-} no tuvieron diferencias significativas ($p > 0.05$) a través del ciclo anual; las concentraciones de amonio NH_4^+ fueron más altas en otoño $5.2 \pm 1.13 \text{ g kg}^{-1}$ ($p < 0.05$), el porcentaje de materia orgánica fluctuó entre 0.7 – 1.8 % con valores más altos en primavera, pero sin diferencias significativas entre las estaciones del año ($p > 0.05$) (Tabla 3).

En el sedimento de mangle negro, las concentraciones de PO_4^{3-} fueron más altas en primavera ($1.53 \pm 0.25 \text{ g kg}^{-1}$) y más bajas en invierno ($0.60 \pm 0.17 \text{ g kg}^{-1}$) ($p < 0.05$) (Tabla 3). Las concentraciones de amonio NH_4^+ fueron más bajas en primavera ($1.30 \pm 0.36 \text{ g kg}^{-1}$) y más altas en verano ($9.67 \pm 1.01 \text{ g kg}^{-1}$) (Tabla 3) y la concentración de materia orgánica fue mayor en primavera ($4.9 \pm 1.4 \%$) y más baja en invierno ($1.5 \pm 0.2 \%$) (Fig. 14a).

En el sedimento de mangle rojo la concentración de PO_4^{3-} no mostró diferencias significativas ($p > 0.05$) a través del ciclo anual. La concentración de amonio NH_4^+ fue mayor en otoño $9.5 \pm 1.15 \text{ g kg}^{-1}$ ($p < 0.05$) y el porcentaje de materia orgánica fue mayor en verano, pero no se observaron diferencias significativas entre las estaciones del año (Tabla 3).

En los sedimentos sin vegetación acuática, las concentraciones de ortofosfato (PO_4^{3-}) no mostraron diferencias significativas a través del año ($p > 0.05$), las concentraciones de amonio NH_4^+ fueron más bajas en primavera con $0.83 \pm 0.25 \text{ g kg}^{-1}$ y más altas en otoño con $3.77 \pm 1.1 \text{ g kg}^{-1}$, la materia orgánica fue mayor en primavera, pero sin diferencias significativas con el resto de las estaciones del año.

7.3.2 Textura y granulometría de sedimentos

El sedimento de la laguna se constituye principalmente de arena y limo. El sedimento asociado a pasto marino tiene una textura predominante de arena con valores de 77 al 92 %, caracterizado por arena gruesa (AG) a arena media (AM). Los sedimentos de mangle negro y rojo se caracterizaron principalmente por arenas y limos, predominando arena media (AM), fina (AF) y muy fina (AMF). El sedimento asociado a macroalgas tuvo una textura predominante de arena y limo, dominando arena muy fina (AMF) y fina (AF). Los sedimentos del hábitat sin vegetación acuática sumergida se caracterizaron principalmente por arena gruesa (AG) y media (AM) (Tabla 4).

Tabla 4. Caracterización de los sedimentos en los distintos hábitats de la laguna El Soldado

Hábitat	Variable	Invierno	Primavera	Verano	Otoño
Pasto marino	PO ₄ ³⁻ (ppm ⁵)	0.90 ± 0.62 ^a	0.6 ± 0.61 ^a	0.60 ± 0.0 ^a	1.80 ± 0.35 ^a
	NH ₄ ⁺ (ppm ⁵)	2.13 ± 0.21 ^b	2.63 ± 0.59 ^b	3.13 ± 1.82 ^b	11.33 ± 5.31 ^a
	MO (%)	0.97 ± 0.15 ^a	1.23 ± 0.61 ^a	0.73 ± 0.32 ^a	0.9 ± 0.26 ^a
	Grava (%)	6.85 ± 6.66	15.97 ± 14.47	1.97 ± 2.06	1.97 ± 1.98
	Arena (%)	87.56 ± 5.4	76.74 ± 15.65	92.66 ± 4.35	89.72 ± 3.48
	Limo (%)	5.59 ± 1.98	7.29 ± 1.32	5.37 ± 2.82	8.31 ± 2.2
	Arcilla (%)	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0
	MZ	AG ¹	AM ²	AM ²	AM ²
	DS	1.41	1.48	1.31	1.5
Macroalga	PO ₄ ³⁻ (ppm ⁵)	0.37 ± 0.06 ^a	0.5 ± 0.36 ^a	0.47 ± 0.06 ^a	0.67 ± 0.42 ^a
	NH ₄ ⁺ (ppm ⁵)	2.1 ± 0.1 ^b	1.03 ± 0.06 ^b	2.2 ± 0.52 ^b	5.2 ± 1.13 ^a
	MO (%)	1.3 ± 0.44 ^a	1.77 ± 0.23 ^a	0.77 ± 0.15 ^a	0.7 ± 0.35 ^a
	Grava (%)	0 ± 0	0 ± 0	3.88 ± 6.71	1.21 ± 1.11
	Arena (%)	72.13 ± 13.39	61 ± 10.63	87.04 ± 10.29	85.71 ± 7.6
	Limo (%)	27.87 ± 13.39	39 ± 10.63	9.09 ± 3.59	13.04 ± 8.62
	Arcilla (%)	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0.04 ± 0.07
	MZ	AMF ⁴	AMF ⁴	AF ³	AF ³
	DS	1.53	1.75	1.49	1.48

Mangle negro	PO₄³⁻ (ppm)	0.7 ± 0.46 ^b	1.53 ± 0.25 ^a	1 ± 0.1 ^{ab}	0.6 ± 0.17 ^b
	NH₄⁺ (ppm)	2.2 ± 0.69 ^b	1.3 ± 0.36 ^b	9.67 ± 1.01 ^a	3.87 ± 2.28 ^b
	MO (%)	1.5 ± 0.2 ^b	4.9 ± 1.37 ^a	3.03 ± 0.71 ^{ab}	2.7 ± 0.52 ^b
	Grava (%)	0.12 ± 0.21	0 ± 0	0.18 ± 0.3	0 ± 0
	Arena (%)	81.05 ± 6.59	62.06 ± 5.42	66.49 ± 2.28	69.35 ± 10.14
	Limo (%)	18.84 ± 6.73	37.94 ± 5.42	33.34 ± 2.58	30.59 ± 10.07
	Arcilla (%)	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0.07 ± 0.12
	MZ	AF ³	AMF ⁴	AMF ⁴	AMF ⁴
	DS	1.84	1.92	2.41	2.2
Mangle rojo	PO₄³⁻ (ppm⁵)	0.73 ± 0.21 ^a	0.7 ± 0.46 ^a	1.13 ± 0.4 ^a	1.4 ± 0.69 ^a
	NH₄⁺ (ppm⁵)	1.23 ± 0.31 ^b	0.77 ± 0.35 ^b	0.73 ± 0.92 ^b	9.5 ± 1.15 ^a
	MO (%)	2.1 ± 0.98 ^a	2.47 ± 1.1 ^a	3.4 ± 0.46 ^a	2.87 ± 0.55 ^a
	Grava (%)	0.11 ± 0.19	1.26 ± 1.43	0 ± 0	0.33 ± 0.29
	Arena (%)	88.6 ± 1.85	86.37 ± 0.62	82.86 ± 4.65	87.86 ± 0.87
	Limo (%)	11.29 ± 1.86	12.38 ± 1.95	17.14 ± 4.65	11.81 ± 0.79
	Arcilla (%)	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0
	MZ	AM ²	AM ²	AF ³	AM ²
	DS	1.71	1.71	1.93	1.69
Sin vegetación	PO₄³⁻ (ppm⁵)	0.5 ± 0.52 ^a	0.2 ± 0 ^a	0.53 ± 0.12 ^a	0.77 ± 0.81 ^a
	NH₄⁺ (ppm⁵)	1.67 ± 0.4 ^{bc}	0.83 ± 0.25 ^c	3.27 ± 0.5 ^{ab}	3.77 ± 1.1 ^a
	MO (%)	0.23 ± 0.12 ^a	2.17 ± 3.15 ^a	0.43 ± 0.06 ^a	0.17 ± 0.06 ^a
	Grava (%)	2.88 ± 2.39	5.04 ± 2.72	5.47 ± 4.75	2.89 ± 2.04
	Arena (%)	96.78 ± 2.55	93.88 ± 2.39	89.37 ± 5.84	94.63 ± 2.62
	Limo (%)	0.35 ± 0.51	1.08 ± 0.34	5.17 ± 1.4	2.48 ± 0.87
	Arcilla (%)	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0	0 ± 0
	MZ	AG ¹	AG ¹	AM ²	AM ²
	DS	0.96	1.16	1.49	1.17

Notas: ¹ AG: Arena Gruesa; ² AM: Arena Media; ³ AF: Arena Fina; ⁴ AMF: Arena Muy Fina; ⁵ ppm= g kg⁻¹; fosfatos (PO₄³⁻), amonio (NH₄⁺), materia orgánica (MO); Textura (% grava, % arena, % limo y % arcilla); promedio grafico (MZ) y desviación estándar (DS) de la textura. Las letras en superíndice representan diferencias significativas (P<0.05)

7.4 Dinámica bacterias asociadas a mangle negro (*Avicennia germinans*)

7.4.1 Producción de hojarasca

La hojarasca se presenta como el total de hojas, flores y fruto colectadas y pesadas. La aportación de hojarasca fue significativamente ($p < 0.05$) mayor en verano (8.5 g m^{-2}), y menor en invierno (1.6 g m^{-2}) (Fig. 14b).

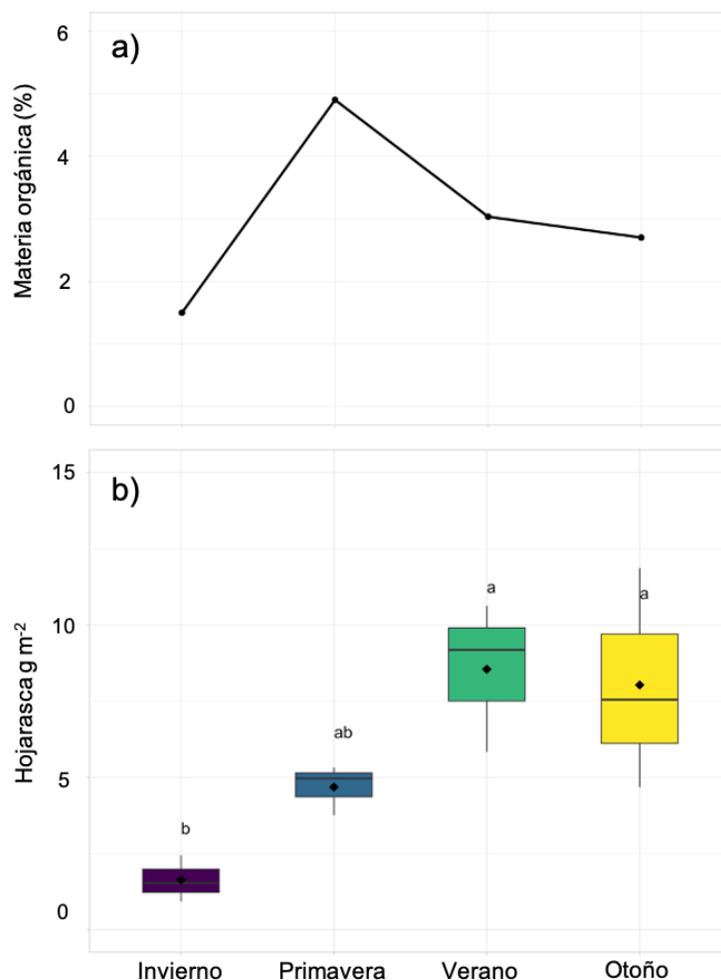


Figura 14. Producción de hojarasca y materia orgánica en sedimentos de mangle negro *Avicennia germinans* en la laguna El Soldado. a) comportamiento estacional del contenido de materia orgánica en sedimentos; b) producción estacional de hojarasca de mangle negro *Avicennia germinans*. En 14b se muestran la mediana, los cuartiles y los rangos de los datos para cada estación del año. Las letras representan diferencias estadísticas prueba de Tukey ($p < 0.05$).

7.4.2 Variación estacional de la densidad de bacterias

Las mayores densidades de bacterias heterótrofas se observaron en primavera 9.7×10^4 UFC g^{-1} (4.99 ± 0.09 log UFC g^{-1}) y verano 9.7×10^4 UFC g^{-1} (4.99 ± 0.09 log UFC g^{-1}), sin diferencias significativas entre ambas estaciones. Las menores densidades se observaron en otoño 9.5×10^3 UFC g^{-1} (3.98 ± 0.13 log UFC) e invierno 1.02×10^4 UFC g^{-1} (4.01 ± 0.27 log UFC g^{-1}) (Fig. 15a). La actividad celulolítica fue mayor en verano (94 ± 0.5 %) y menor en invierno (11 ± 0.1 %) (Fig. 15b).

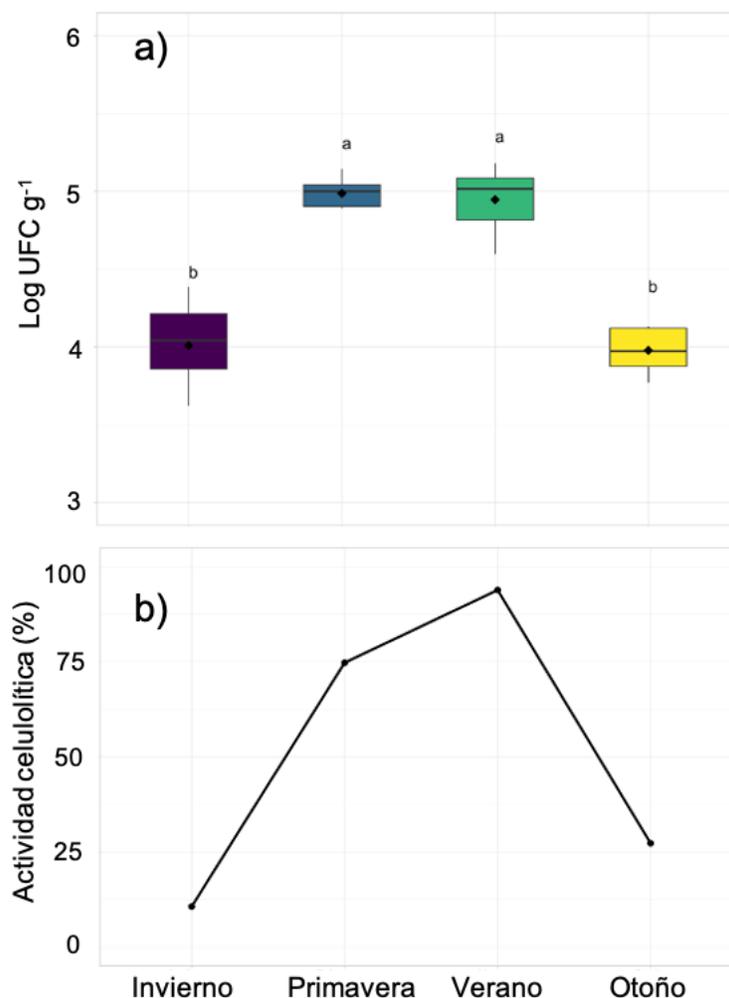


Figura 15. Densidad y actividad celulolítica de bacterias en sedimentos de mangle negro *Avicennia germinans*. a) comportamiento estacional de la densidad de bacterias heterótrofas, b) comportamiento estacional de la actividad celulolítica en sedimentos. En 15a se muestran la mediana, los cuartiles y los rangos de los datos para cada estación del año; n= 9 réplicas en cada estación. Las letras representan diferencias significativas prueba de tukey (P<0.05).

El análisis multivariado nMDS, en el cual se integraron parámetros de agua, sedimento, producción de hojarasca y densidades bacterianas, mostró condiciones que caracterizaron cada estación del año (Fig. 16). El análisis de componentes principales (ACP) mostró que el componente 1 explicó el 46 % y el componente 2 explicó el 26 % de la varianza de los datos. Con la mayor contribución de N-NH_4^+ en agua y sedimento, temperatura del agua, materia orgánica en sedimentos y producción de hojarasca (Fig. 17).

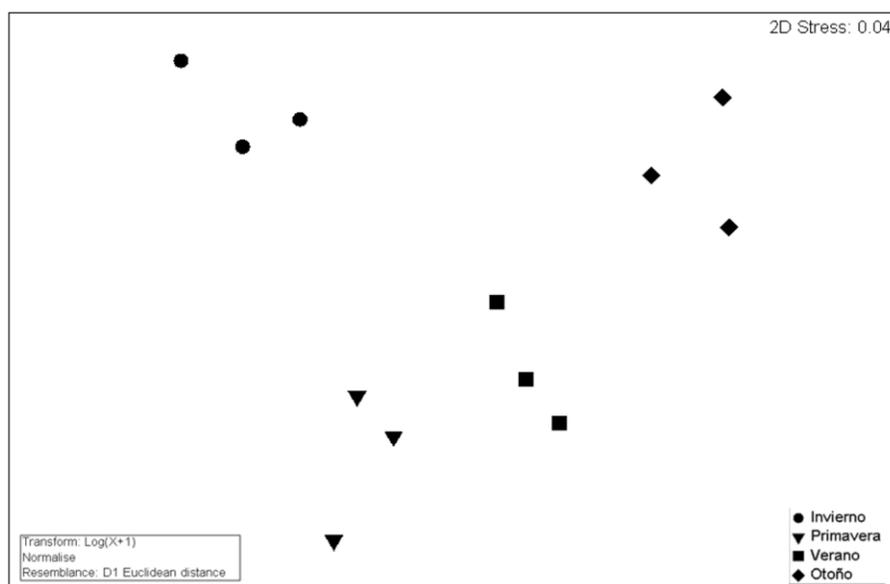


Figura 16. Caracterización estacional de variables de sedimentos, variables de agua, producción de hojarasca y densidad de bacterias heterótrofas en mangle negro *Avicennia germinans*, mediante un análisis de escalamiento multidimensional no métrico. sedimentos (ortofosfato, amonio, materia orgánica), agua (nitrito, nitrato, amonio, ortofosfato, temperatura, salinidad, oxígeno disuelto).

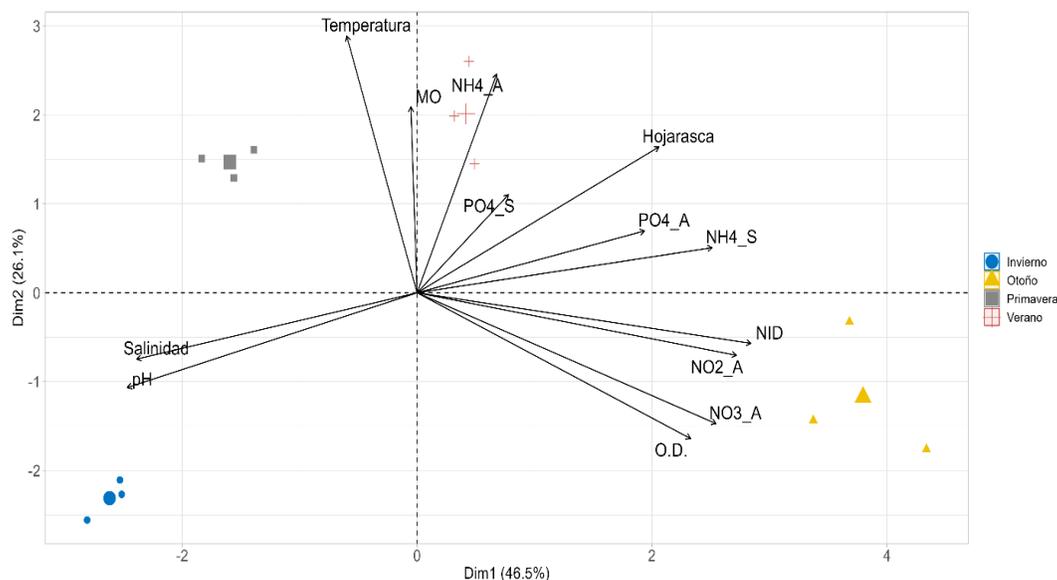


Figura 17. Comportamiento estacional de variables de sedimentos (ortofosfato, amonio, materia orgánica), agua (nitrito, nitrato, amonio, nitrógeno inorgánico disuelto, ortofosfato, temperatura, salinidad, oxígeno disuelto) y producción de hojarasca durante un ciclo anual en un ecosistema de mangle negro *Avicennia germinans*, mediante análisis de componentes principales.

7.5 Dinámica bacteriana en sedimentos de la laguna costera

7.5.1 crecimiento bacteriano

La densidad bacteriana asociada a sedimento de pasto marino presentó diferencias significativas en las cuatro estaciones ($p < 0.05$), en primavera se observó mayor densidad con promedio de 4.55 ± 0.11 Log UFC g^{-1} y en otoño menor densidad con promedio de 3.46 ± 0.15 Log UFC g^{-1} . En el mangle negro, la mayor densidad se observó en primavera y verano (4.99 ± 0.09 Log UFC g^{-1} y 4.95 ± 0.21 Log UFC g^{-1}) sin diferencias significativas entre ellas; esto fue similar en el mangle rojo (4.38 ± 0.14 Log UFC g^{-1} y 4.28 ± 0.28 Log UFC g^{-1}). En el sedimento de macroalgas, se observó mayor densidad bacteriana en verano ($p < 0.05$) 3.94 ± 0.13 Log UFC g^{-1} y menor densidad 3.26 ± 0.12 Log UFC g^{-1} en otoño. En los sedimentos del hábitat sin vegetación acuática sumergida tuvo menor densidad bacteriana en otoño 3.11 ± 0.51 Log UFC g^{-1} y no se observaron diferencias significativas entre invierno, primavera y verano ($p > 0.05$) (Fig. 18).

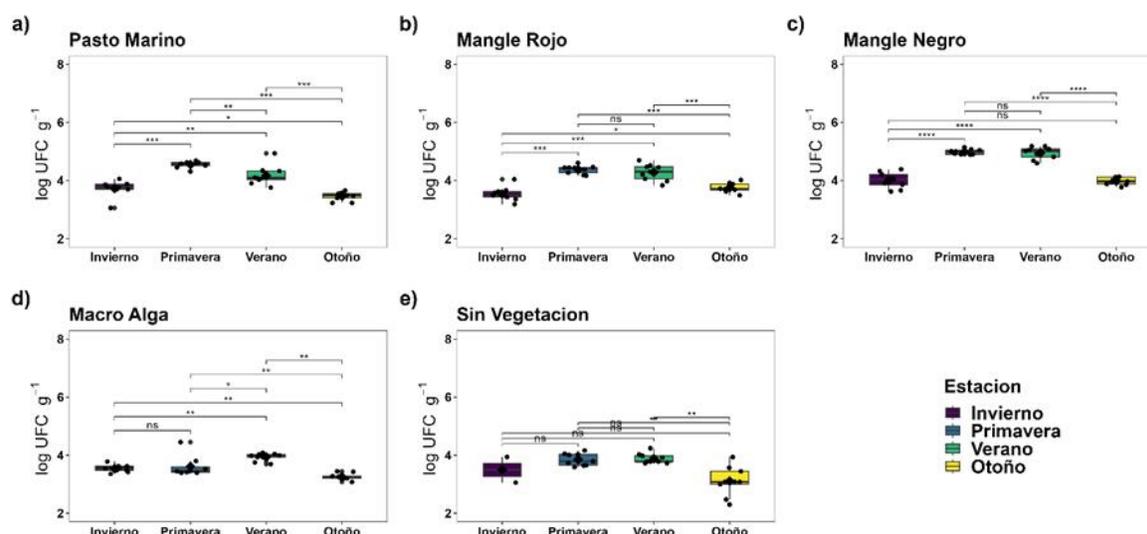


Figura 18. Variación estacional de la densidad bacteriana en sedimentos de distintos hábitats en la laguna costera El Soldado. a) pasto marino, b) mangle rojo, c) mangle negro, d) macroalga, e) sin vegetación acuática sumergida. se muestran la mediana, los cuartiles y los rangos de los datos para cada estación del año; n= 9 réplicas en cada estación; ns= no hay diferencias significativas; los asteriscos representan diferencias estadísticas de prueba Wilcoxon $p < 0.05$

7.5.2 Actividad celulolítica

Las bacterias en sedimento asociado a pasto marino presentaron una actividad celulolítica dinámica entre estaciones del año, en primavera se observó mayor actividad celulolítica con 98 % ($p < 0.05$). Los cultivos bacterianos asociados al sedimento de mangle rojo mostraron mayor actividad en primavera (82 %), mientras que, en sedimentos de mangle negro la mayor actividad celulolítica se observó en verano (94 %) $p < 0.05$. La actividad celulolítica de las bacterias asociadas al sedimento de macroalgas fue mayor en verano con 94% de actividad degradadora ($p < 0.05$); también, en los sedimentos del hábitat sin vegetación acuática sumergida también se observó la mayor actividad celulolítica 80.55 % en verano ($p < 0.05$) (Fig. 19).

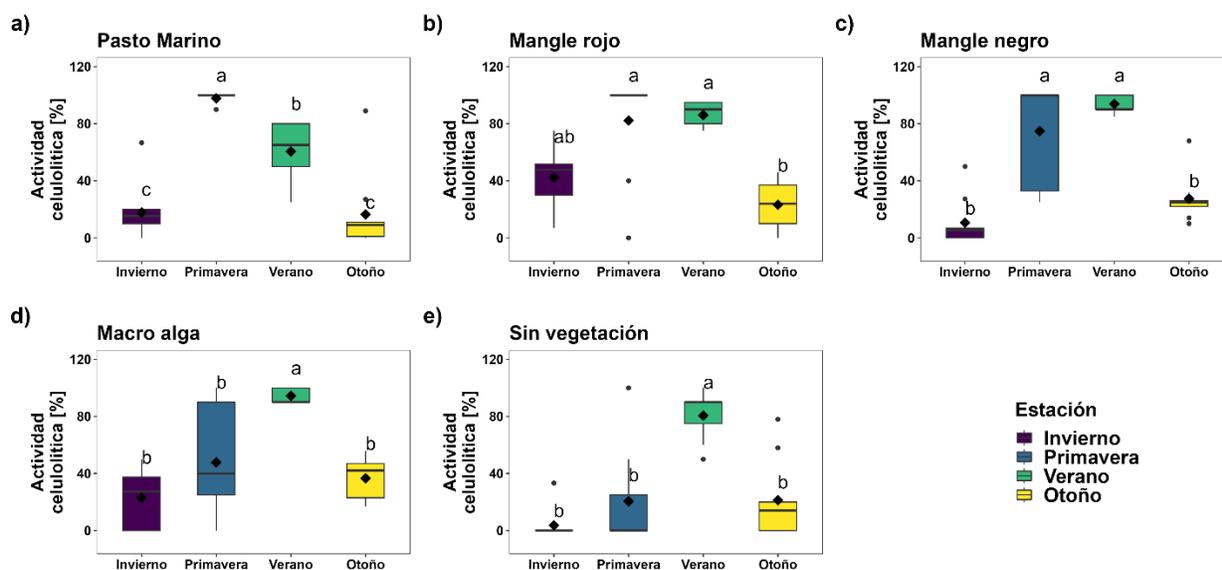


Figura 19. Variación estacional de la actividad celulolítica de bacterias en sedimentos de distintos hábitats en la laguna costera El Soldado. a) pasto marino; b) mangle rojo; c) mangle negro; d) macroalga; e) sin vegetación acuática sumergida; se muestran la mediana, los cuartiles y los rangos de los datos para cada estación del año; n= 9 réplicas en cada estación. Las letras representan diferencias significativas prueba de tukey ($p < 0.05$).

7.5.3 Comunidades bacterianas

En la tabla 5 se presentan las características macroscópicas de las cepas bacterianas aisladas de sedimentos de distintos hábitats de la laguna El Soldado. La frecuencia de ocurrencia estacional de las 29 especies se presenta en la figura 20. La máxima frecuencia de ocurrencia posible fue de 20, se consideró una ocurrencia mayor o igual a 10 como una especie frecuente. Las cepas 5, 6, 7, 10, 12, 13, 20 y 24, resultaron las más frecuentes en el año, la cepa 24 tuvo la mayor frecuencia (15) y la cepa 25 tuvo la menor frecuencia (1). En verano ocurrió la mayor presencia de especies (26) y otoño la menor presencia (19), en primavera e invierno se observaron 21 y 23 especies, respectivamente.

Tabla 5. Características macroscópicas de las cepas aisladas.

Cepa	Color	Tamaño	Forma	Borde	Elevación	Superficie	Transparencia
1	rosa	mediano	circular	entero	convexa	brillosa	opaca
2	rosa	chico	irregular	entero	convexa baja	brillosa	opaca
3	crystalino	grande	irregular	ondulado	plana	rugosa	traslucida
4	amarillo	mediano	circular	entero	convexa	brillosa	opaca
5	amarillo	mediano	irregular	ondulado	elevada	brillosa	traslucida
6	amarillo	grande	irregular	lobulado	umbilicada	brillosa	opaca
7	ámbar claro	mediano	irregular	ondulado	mamelonada	brillosa	traslucida
8	ámbar claro	chico	circular	entero	convexa baja	brillosa	traslucida
9	ámbar claro	chico	circular	entero	umbilicada	brillosa	traslucida
10	beige	grande	circular	entero	mamelonada	brillosa	opaca
11	beige	chico	circular	entero	convexa	brillosa	traslucida
12	beige	grande	irregular	lobulado	convexa baja	brillosa	opaca
13	beige	grande	circular	entero	plana	lisa	opaca
14	beige	grande	irregular	ondulado	elevada	rugosa	traslucida
15	blanco	mediano	irregular	ondulado	plana	rugosa	opaca
16	blanco	mediano	circular	entero	pulvinada	brillosa	opaca
17	blanco	grande	rizoide	filamentoso	elevada	rugosa	opaca
18	blanco	grande	rizoide	filamentoso	mamelonada	rugosa	opaca
19	blanco	chico	circular	ondulado	convexa baja	brillosa	traslucida
20	guinda	grande	rizoide	filamentoso	pulvinada	arrugada	opaca
21	naranja	grande	circular	entero	convexa	brillosa	opaca
22	negro	grande	rizoide	filamentoso	convexa baja	filamentosa	opaca
23	negro/blanco	grande	circular	filamentoso	convexa	filamentosa	opaca
24	rojo claro	grande	rizoide	filamentoso	elevada	rugosa	opaca
25	amarillo	chico	circular	entero	convexa	brillosa	opaca
26	beige	grande	rizoide	filamentoso	plana	rugosa	opaca
27	blanco	grande	rizoide	filamentoso	convexa baja	filamentosa	opaca
28	blanco	grande	rizoide	filamentoso	elevada	brillosa	opaca
29	blanco	grande	circular	ondulado	plana	seca	opaca

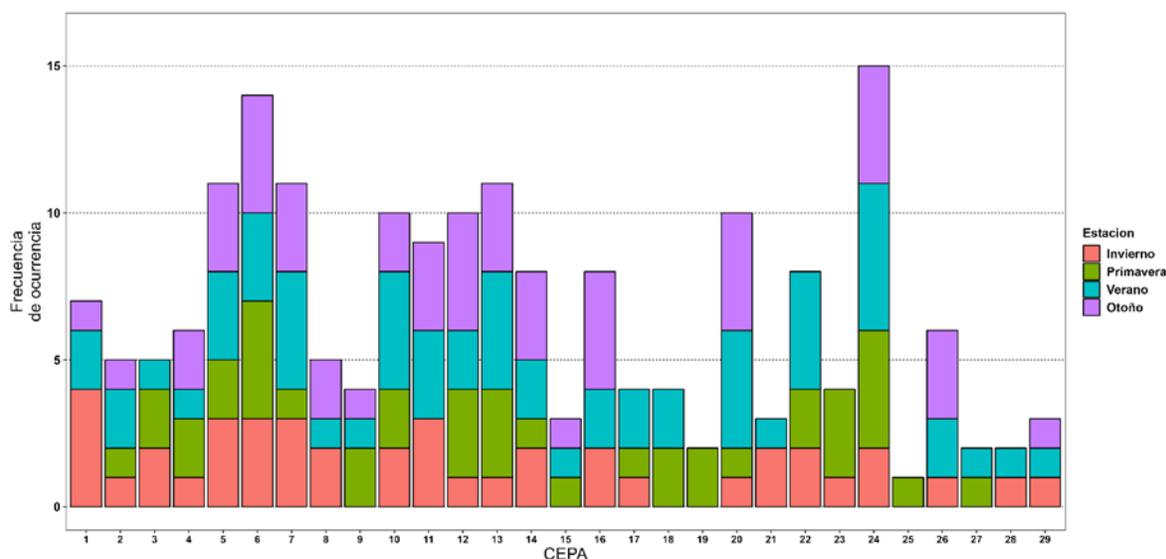


Figura 20. Frecuencia de ocurrencia estacional de las especies de bacterias en la laguna El Soldado.

En general, se observó que nueve especies estuvieron presentes en los cinco hábitats durante al menos una estación del año (cepas: 5, 6, 7, 10, 14, 16, 20, 24 y 26), y solo en sedimentos de pasto marino se observó una cepa no presente en otro hábitat (cepa 25); los demás hábitats tuvieron al menos una cepa en común. En los sedimentos de las macroalgas se observó una riqueza de 25 especies, mayor diversidad de bacterias ($H = 3.12$) y menor dominancia ($D = 0.047$) y ocho calificaron como frecuentes. En los sedimentos del pasto marino, se registró una riqueza de 24 especies, diversidad de 3.03, dominancia de 0.055, cuatro especies calificaron como frecuentes y 17 se ocurrieron en una ocasión en el ciclo anual. En los sedimentos de mangle rojo se observó una riqueza de 23 especies, diversidad de 2.98, dominancia de 0.057 y seis especies calificaron como frecuentes. En los sedimentos de mangle negro se observó una riqueza de 20 especies, diversidad de 2.85, dominancia de 0.065, y seis especies resultaron frecuentes. En los sedimentos del hábitat sin vegetación acuática se observó una riqueza de 16 especies, diversidad de 2.64, dominancia de 0.089, y dos especies fueron frecuentes (Fig. 21).

Frecuencia de ocurrencia de especie

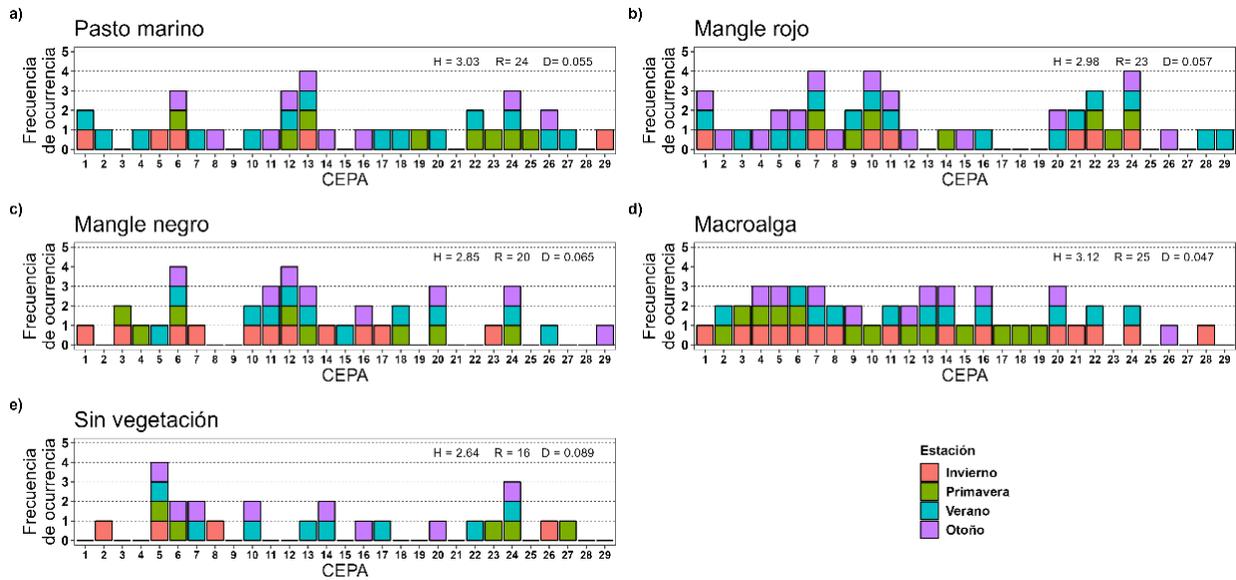


Figura 21. Frecuencia de ocurrencia estacional de las especies de bacterias en cada hábitat en la laguna El Soldado. H= prueba de Shannon, R= riqueza de especies, D = Dominancia de especie.

Mediante secuenciación del gen ribosomal 16S ARN se identificaron 16 de las 29 cepas (Fig. 22). Las cepas identificadas corresponden a los géneros *Bacillus* (3, 11, 12, 17, 20, 26, 28 y 29), *Peanicibacillus* (1), *Peribacillus* (7), *Pseudomonas* (9), *Niallia* (10), *Priestia* (13 y 14), *Rosellomorea* (21), *Mycolibacterium* (25).

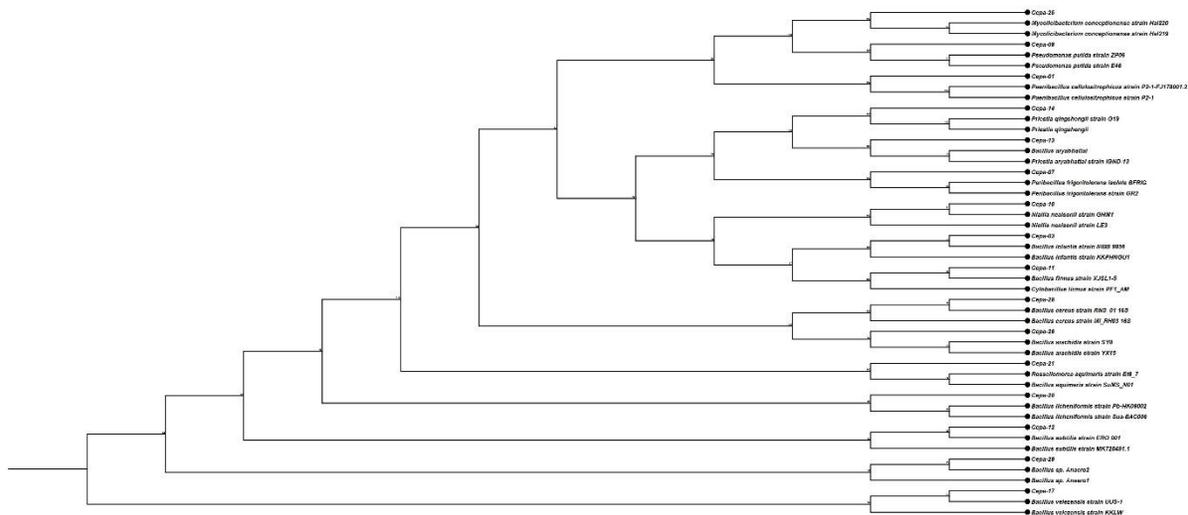


Figura 22. Análisis filogenético de bacterias de la laguna El Soldado. El árbol filogenético fue construido utilizando el método de unión de vecinos.

7.5.4 Análisis multivariado

El análisis multivariado nMDS utilizado para comparar los sedimentos de los cinco hábitats considerando un conjunto de variables (PO_4^{3-} , NH_4^+ , materia orgánica, grava, arena, limo, arcilla, así como promedio y desviación estándar del tamaño de partícula), mostró que los sedimentos de los hábitats de mangle negro, mangle rojo y macroalga comparten características similares; mientras que los sedimentos del pasto marino y del hábitat sin vegetación acuática se separan en grupos independientes (Fig. 23)

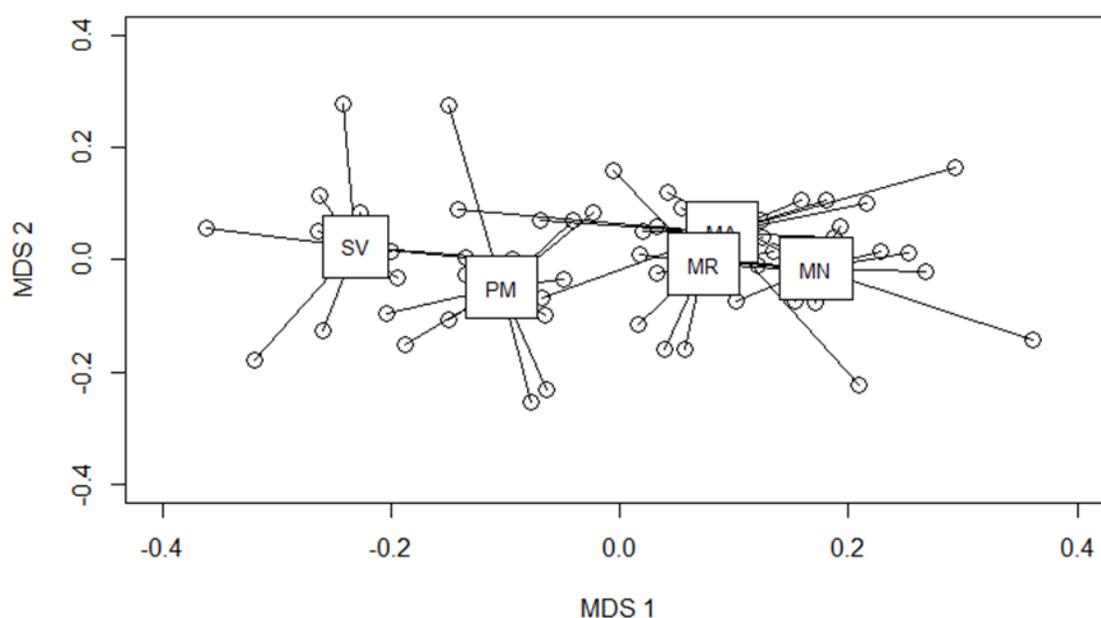


Figura 23. Análisis comparativo de los hábitats en función de las características de los sedimentos en la laguna El Soldado, mediante un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS). Datos normalizados por valor máximo y mínimo.

El análisis de redundancia canónica mostró que la actividad celulolítica tiene una fuerte asociación con la temperatura, y los centroides asociados (PM-PRI, MR-PRI, SV-VER, MN-PRI, MN-VER Y MA-VER), sugieren que la actividad celulolítica tiene una actividad importante en estos hábitats durante primavera y verano. La diversidad de bacterias tiene una fuerte asociación con el tamaño de las partículas del sedimento y la densidad de bacterias está influenciada tanto por la temperatura como por el tamaño de partícula; esto sugiere que la densidad está influenciada tanto por temperatura del agua cálida como por sedimentos y esto es consistente con los

centroides asociados de mangle negro y rojo y macroalgas durante verano (MR-VER, MN-VER Y MA-VER). La dominancia está muy asociada a la salinidad y tiene una asociación inversa a el tamaño de partícula, esto sugiere que estrés salino y presencia de arenas aumenta la dominancia y esta influencia se observa en invierno y primavera para el hábitat sin vegetación acuática y en invierno para pasto marino y mangle rojo (PM-INV, SV-PRI, SV-INV Y MR-INV) (Fig. 24).

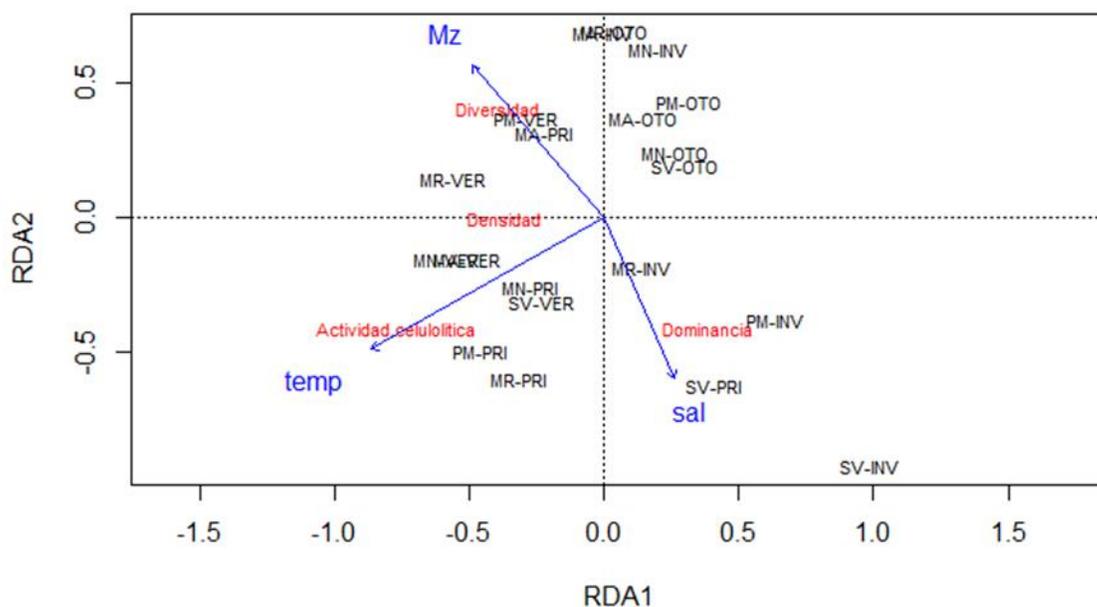


Figura 24. Análisis de la diversidad, dominancia, densidad y actividad celulolítica de bacterias en los distintos hábitats durante un ciclo anual, mediante un análisis de redundancia canónica. PM: Pasto Marino, MN: Mangle negro, MR: Mangle Rojo, MA: Macroalga, SV: Sin vegetación, INV: Invierno, PRI: Primavera, VER: Verano, OTO: Otoño, Sal: salinidad, temp: Temperatura, Mz: Promedio grafico del tamaño de partícula.

8. DISCUSIÓN

8.1 Modelo conceptual

La laguna El Soldado se caracterizó por la dominancia de macrófitas sobre fitoplancton, tanto en biomasa como en sus aportes de Carbono al ecosistema. El orden de importancia por sus aportes de Carbono fue: manglares, macroalgas, *Zostera marina* y fitoplancton. En el caso de *Z. marina*, esta destacó por su aportación de biomasa por unidad de área, pero su escasa cobertura y ocurrencia exclusiva con desarrollo foliar durante invierno y primavera limitan su contribución de Carbono al ecosistema, aunque su aporte duplicó a la contribución del fitoplancton.

El análisis de RDA mostró que los cambios estacionales asociados con la temperatura del agua, la disponibilidad de nutrientes, la irradiancia solar, las precipitaciones, la turbidez y la salinidad del agua ayudan a explicar el comportamiento fenológico de las poblaciones autótrofas. La producción de hojarasca de manglar representó la principal contribución de materia orgánica, y esta contribución ocurre principalmente en verano, asociada con la temperatura del agua y la precipitación; la biomasa de macroalgas tuvo una mayor contribución en primavera y verano, asociada con el aumento de la irradiación solar, la temperatura del agua y la precipitación; el desarrollo de *Zostera marina* comienza en invierno, cuando la temperatura del agua es más baja y hay un mayor aporte de nutrientes de surgencias costeras, y el prado de pastos marinos alcanza su mayor desarrollo en primavera y al final de esta temporada ocurre su senescencia y desprendimiento de hojas, asociado con el aumento de la temperatura del agua en el período más seco del año. La biomasa de fitoplancton es escasa en comparación con las macrófitas y su contribución a la varianza fue menor; la clorofila-a estuvo asociada con el invierno y la primavera, con el aporte de nutrientes principalmente por surgencias costeras. Este análisis multivariante apoya el modelo conceptual presentado, que ayuda a comprender el comportamiento fenológico de las poblaciones autótrofas, así como sus aportes de materia orgánica al ecosistema a lo largo de las estaciones del año. En este sentido, es posible detectar algunas implicaciones ecológicas debido al desprendimiento de hojas de los pastos marinos a finales de la primavera, de las macroalgas durante la primavera y el verano, así como los mayores aportes de hojarasca de manglar durante el verano y el otoño, lo que representa el principal suministro de detritus al ecosistema. Específicamente, en verano, hay condiciones de temperatura del agua ~ 30 °C que

favorecen las tasas de descomposición de materia orgánica por actividad microbiana (Holguin *et al.*, 2001) con implicaciones en el mantenimiento de la red trófica a través de la vía de detritos (Harfmann *et al.*, 2019), en procesos biogeoquímicos como la predominancia de la desnitrificación sobre la fijación de nitrógeno observada en El Soldado (Medina-Galván *et al.*, 2021), el reciclaje interno como fuente de nutrientes observada en las lagunas costeras de esta región del Golfo de California (Gilmartin y Revelante, 1978), así como un aumento en las tasas de respiración del ecosistema resultando en un metabolismo neto heterotrófico (Medina-Galván *et al.*, 2021). En el otro extremo, en invierno, con una temperatura del agua de ~ 18 °C y el aporte de nutrientes por surgencias costeras, se observa un aumento en la biomasa de fitoplancton y una disminución en los aportes de materia orgánica por macroalgas, el pasto marino está comenzando su desarrollo foliar y la caída de hojas de manglar es escasa; bajo estas condiciones, según Medina-Galván *et al.* (2021), la fijación de nitrógeno domina sobre la desnitrificación, así como la producción sobre la respiración, y la laguna tiene un metabolismo neto autótrofo.

La concentración de clorofila “a” es un indicador de la biomasa de fitoplancton (Boyer *et al.*, 2009) y también, un buen predictor de la producción primaria y la cantidad de alimento disponibles para los consumidores (Cloern, 1996). En El Soldado, el promedio anual de concentración de clorofila “a” de 1.98 mg m^{-3} , indicó escasa biomasa de fitoplancton atribuida a que la tasa de recambio de agua de la laguna es < 3 días (Medina-Galván *et al.*, 2021) y esto limita la acumulación de biomasa de fitoplancton (Monbet, 1992). En otras lagunas costeras áridas subtropicales de esta región del Golfo California (El Rancho, Empalme, Guaymas, Lobos), que a diferencia de El Soldado reciben nutrientes por vertimientos de aguas residuales, se han observado concentraciones ligeramente mayores de clorofila “a” con valores promedio anuales $< 5 \text{ mg m}^{-3}$ (Tabla 6). De acuerdo con los criterios de Kjerfve y Magill (1989), estas lagunas costeras se caracterizan por ser restringidas y tienen tasas de recambio de agua con el mar de pocos días, por ejemplo laguna El Rancho 1 día (Arreola-Lizárraga *et al.*, 2016), Guaymas 10 días (Ruiz-Ruiz *et al.*, 2016) y Lobos 9 días (Ruiz-Ruiz *et al.*, 2017).

Tabla 6. Valores promedio de concentración de clorofila “a” como indicador de biomasa de fitoplancton en las estaciones del año en diversos sitios del Golfo de California.

Lagunas costeras en el Este del Golfo de California, México	Estación	Clorofila “a” mg m ⁻³
¹ Laguna Lobos	Primavera	1.9
	Verano	3
	Otoño	2.8
	Invierno	1.1
² El Rancho	Primavera	1.1
	Verano	0.8
	Otoño	3.1
	Invierno	1.5
² Empalme	Primavera	0.6
	Verano	1.2
	Otoño	2.1
	Invierno	0.9
³ Guaymas	Primavera	2.6
	Verano	1.8
	Otoño	3.2
	Invierno	1
⁴ El Soldado	Primavera	1.72
	Verano	< 1
	Otoño	2.28
	Invierno	3.01

Referencia: ¹Ruiz-Ruiz *et al.* (2017), ²Arreola-Lizárraga *et al.* (2016), ³Ruiz-Ruiz *et al.* (2016), ⁴Este estudio

Por otro lado, el mar adyacente a El Soldado, corresponde a la región central de la costa este del Golfo de California, donde el valor promedio anual de la clorofila “a” es de 1.2 ± 0.9 mg m⁻³; en

esta región la variabilidad anual se caracteriza por valores más altos desde noviembre hasta abril ($1.5\text{-}2.5\text{ mg m}^{-3}$) y más bajos de julio hasta septiembre (0.5 mg m^{-3}) (Robles-Tamayo *et al.*, 2020). En El Soldado, la variabilidad estacional de las concentraciones de clorofila “a” es consistente con lo observado en el mar adyacente, particularmente, se observaron valores promedio más altos de biomasa de fitoplancton en invierno, y el más bajo en verano. Estas observaciones y la evidencia en otras lagunas costeras de la región (Tabla 3), sugieren una tendencia con mayor biomasa de fitoplancton en otoño, aunque no es un patrón. Esto es consistente con las observaciones de concentración de clorofila “a” en 154 sitios costeros alrededor del mundo, dependiendo del ecosistema, los picos anuales pueden ocurrir en cualquier época del año y el rango anual fue $0.5 - 10\text{ mg m}^{-3}$ con una mediana de 2.2 mg m^{-3} ; además, la variabilidad de un año a otro y el rango normalizado en muchos sitios individuales mostró que los patrones estacionales no son necesariamente consistentes, incluso en un solo lugar (Cloern y Jassby, 2008).

En El Soldado, las fuentes de nutrientes corresponden a las escorrentías de lluvias, el reciclaje interno y el mar adyacente (Medina-Galván *et al.*, 2021) y la razón N:P observada exhibió que el nitrógeno sugiere ser el nutriente limitante (Howarth, 1988; Howarth y Marino, 2006). Los valores anómalos de NID observados en verano atribuidos a escorrentías de lluvias (Mendoza-Salgado *et al.*, 2005), parecen explicar los valores anómalos de clorofila “a” observados.

En esta región de la costa Este del Golfo de California, ocurren surgencias inducidas por vientos (Lluch-Cota, 2000), con influencia en las lagunas costeras, debido al ingreso de nutrientes por el intercambio diario de agua y materiales entre la laguna y el mar con (Valenzuela-Siu *et al.*, 2007; Medina-Galván *et al.*, 2021), y a estos eventos de surgencias se les atribuye el enriquecimiento de N y P observado durante el invierno en El Soldado. Esto también fue observado en un estudio previo en El Soldado por Medina-Galván *et al.* (2021), donde las altas concentraciones de N en invierno explicaron los incrementos de clorofila “a”. También este proceso fue observado en las lagunas El Rancho y Empalme ubicadas en esta región del golfo (Arreola-Lizárraga *et al.*, 2016).

Las macroalgas recolectadas en El Soldado se caracterizaron por agruparse en masas flotantes, no fijadas a un sustrato. Thorne-Miller *et al.* (1983) observaron que macroalgas no fijadas a sustratos se encuentran a menudo en lagunas costeras con tasas de recambio de agua de pocos días y en

el soldado es < 3 días (Medina-Galván *et al.*, 2021). La mayor biomasa de macroalgas se observó en la parte interna de la laguna, sugiriendo que son acumuladas en esa zona por la circulación del agua que es inducida principalmente por mareas semidiurnas; de hecho, la hidrodinámica de El Soldado permite dividir el cuerpo de agua en laguna interior y canales (Rosales-Grano *et al.*, 2023), de tal manera que las macroalgas son transportadas por los canales y se acumulan en la parte interior. Esto coincide con lo observado en Las Guásimas, otra laguna de esta región del golfo, donde masas de macroalgas compuestas principalmente por *Spyridia filamentosa* (Wulfen), *Gracilaria pacifica* (Abbott), *Hypnea johnstonii* (Setchell y Gardner) y *Gracilariopsis lemaneiformis* (Dawson, Acleto y Foldvick), son transportadas por corrientes de marea y son concentradas hacia las partes más internas de las laguna (Arreola-Lizarraga *et al.*, 2003; Arreola-Lizarraga *et al.*, 2004). También, es importante considerar que las densidades de las macroalgas no fijadas a sustrato pueden desaparecer más rápido de lo que aparecen (Virnstein y Carbonara, 1985) debido a la influencia del flujo y reflujo de las mareas.

La biomasa de macroalgas en El Soldado fue de ~ 5 g ps m⁻², valor que se encuentra dentro del rango para macroalgas observadas en otras lagunas costeras en la costa Este del Golfo de California con valores reportados que varían entre 1.30-121 g ps m⁻² (Tabla 7) (Piñón-Gimate *et al.*, 2008). Virnstein y Carbonara (1985) en la laguna "Indian River" (Florida, E.U.A.), en agosto de 1982, reportaron que la densidad media de macroalgas en un área de 15 ha era de (9.5 g.p.s. m⁻²), pero se observó un aumento prominente en abril (164 g.p.s. m⁻²), la cual era mayor que la biomasa promedio aportada por el pasto marino (64 g.p.s. m⁻²), señalando que las macroalgas albergan altas densidades de animales y, en ocasiones, pueden ser cuantitativamente más importantes a nivel local que los pastos marinos en términos de hábitat, dinámica de nutrientes y producción primaria.

Tabla 7. Biomasa de macroalgas en diversos sitios del Golfo de California.

Lagunas costeras en el Este del Golfo de California, México	Biomasa de macroalgas (g ps m ⁻²) Promedio ± Desv. Est.
¹ Ohuira	121.5 ± 37.3
	5.4 ± 3.6
¹ Navachiste	1.3 ± 0.5
	4.9 ± 2.1
¹ Santa María La Reforma	72.4 ± 44.6
¹ Altata-Pabellon	
² El Soldado	4.6 ± 1.91

Referencia: ¹Piñón-Gimate *et al.* (2008), ²Este estudio

Piñón-Gimate *et al.* (2012) presentaron una síntesis de estudios realizados en la ecorregión Golfo de California y Pacífico mexicano indicando cambios en biomasa de macroalgas. Los factores ambientales que explican los cambios son: eventos de surgencia, cambios estacionales y diferencias de sitio, disponibilidad de agua de lluvia y sustrato, cambios en la temperatura del agua y enriquecimiento de nutrientes de fuentes antropogénicas. En particular, los estudios relativos a los cambios estacionales mostraron que la mayor biomasa de macroalgas fue observada en primavera (Cruz-Ayala *et al.*, 1998; Aguila-Ramírez *et al.*, 2005) o verano (Núñez-López y Casas Valdez, 1998; Aguila-Ramírez *et al.*, 2003); o en periodos de lluvias (Piñón-Gimate *et al.*, 2008) y en todos los casos, los valores más bajos fueron observados en invierno. Adicionalmente, datos de macroalgas en la laguna “Indian River” indican que el 70% de la biomasa fue registrada en los meses más cálidos de verano, indicando que los meses de marzo a julio son los de mayor biomasa (Hall *et al.*, 2022). Esto coincide con las observaciones en El Soldado, ya que en invierno se registró menor biomasa de macroalgas y los valores promedio más altos de biomasa de macroalgas se observaron en verano con mayor cantidad de lluvias y en otoño.

El enriquecimiento de nutrientes que se observó en la laguna en invierno, atribuido a eventos de surgencias costeras, no incidió en incrementos de biomasa de macroalgas. De acuerdo con Hall *et al.*, (2022) esto se puede atribuir a la temperatura del agua más baja del año < 20 °C y a la menor irradiancia solar (< 132 W m⁻²) en esta época del año. Por otro lado, es importante considerar la gran variabilidad interanual de las macroalgas en la laguna costera, Virnstein y

Carbonara (1985) observaron que la laguna “Indian River” (Florida, E.U.A), presentaba una alta variabilidad de un año a otro en la densidad de algas, con rangos de 25 toneladas métricas en abril de 1982 a 1 tonelada métrica en abril de 1983. En este estudio, la parte del modelo conceptual con mayor incertidumbre corresponde a la cobertura asignada a las macroalgas, precisamente debido a las características intrínsecas de su transporte y acumulación, que están controladas por la circulación inducida por las mareas en la laguna El Soldado. Sin embargo, la información sobre las características batimétricas e hidrodinámicas de esta laguna presentada por Rosales-Grano *et al.* (2023) respalda la aproximación de la cobertura estimada.

En El Soldado, *Zostera marina* tuvo una biomasa de 242 g ps m⁻². En otros tres sitios del Golfo de California la biomasa de *Z. marina* reportada es de 199-249 g ps m⁻² (Tabla 8), la biomasa subterránea no fue evaluada en este estudio, pero en otros sitios del Golfo de California (Bahía Concepción) se ha reportado que es baja (~ 26 g ps m⁻²), debido a que las praderas anuales que se presentan en este golfo, asignan significativamente menos biomasa a las estructuras subterráneas que las praderas perennes, en este respecto, se observó que la biomasa de rizomas fue casi insignificante durante toda la temporada de crecimiento, y no hubo evidencia de que las partes subterráneas almacenen reservas nutritivas y su función principal parece ser el anclaje (Santamaría-Gallegos *et al.*, 2000).

Tabla 8. Biomasa de *Zostera marina* en diversos sitios del Golfo de California.

Lagunas costeras en el Golfo de California, México	Biomasa (g ps m ⁻²)
¹ Bahía Concepción, BCS	250
² Punta chueca, Son.,	222
² Punta víboras, Son.,	194
³ El Soldado, Son.,	242 ± 16

Referencia: ¹Santamaría-Gallegos *et al.* (2000), ²Meling-López e Ibarra-Obando (1999), ³Este estudio

Las praderas de *Z. marina* en el Golfo de California son submareales, mientras que en áreas más frías son siempre intermareales (Keddy y Patriquin, 1978). En El Soldado, la distribución espacial de *Z. marina* comprendió las inmediaciones de la boca sobre el canal principal de entrada,

caracterizado por sedimentos arenosos (Vargas-González *et al.*, 2017). Considerando que el espejo de agua de la laguna es de 137 ha, la cobertura de *Z. marina* es escasa ~ 1.3 ha. En Bahía Concepción, también se distribuye en las inmediaciones de la boca con una cobertura de 3 ha, la mayor cobertura de *Z. marina* en el Golfo de California, se encuentra en el Canal del Infiernillo (9,725 ha) (López-Calderón *et al.*, 2016).

En El Soldado, el desarrollo de *Z. marina* se observó durante en invierno a primavera, cuando la temperatura promedio del agua se mantiene por debajo de los 20 °C durante invierno (diciembre-febrero) y se incrementa paulatinamente durante primavera (marzo-mayo) con un promedio de 22 °C; además desde octubre hasta marzo ocurren surgencias en el mar adyacente que aportan nutrientes a la laguna (Medina-Galván *et al.*, 2021). Estas condiciones de aguas frías y eventos de aportes de nutrientes por surgencias sugieren que favorece el desarrollo vegetativo de *Z. marina*. Esto es similar a lo descrito en otros sitios con praderas de *Z. marina* en el Golfo de California, donde aparecen como plántulas a final del otoño y completan su desarrollo a mediados de la primavera; la temporada desfavorable es el verano (Santamaría-Gallegos *et al.*, 2000). Similarmente, en El Soldado las praderas de *Z. marina* fenecieron antes de que la temperatura del agua alcanzara los 28 °C. También como en otras poblaciones anuales de *Z. marina*, se caracterizan por una rápida transformación generativa, con un escaso desarrollo vegetativo, menor biomasa subterránea y mayor esfuerzo generativo (van Lent y Verschuure, 1994).

La temperatura del agua es un factor clave para el desarrollo de las praderas de *Z. marina*; Santamaría-Gallegos *et al.* (2000) observaron que los cambios de temperatura en el ciclo anual influyen en el crecimiento, desarrollo y etapa fenológica de *Z. marina*, se ha comprobado que temperaturas superiores a 25 °C son estresantes para *Z. marina* y si se llega a los 30°C puede ser letal (Kaldy, 2014), y se ha observado que el ciclo fenológico *Z. marina* se desarrolla en un intervalo de 10 - 21°C (Blok *et al.*, 2018).

Los manglares de El Soldado se caracterizan por escaso desarrollo estructural compuestos principalmente por *Avicennia germinans*, *Rhizophora mangle* y *Laguncularia racemosa* (Torres *et al.*, 2021) con aportes de hojarasca de 321 g ps m⁻² año⁻¹. Este aporte de hojarasca es considerado bajo comparado con las aportaciones observadas en otros manglares de región húmeda tropical

del Golfo de California: Teacapán-Agua Brava $\sim 1470 \text{ g ps m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Flores-Verdugo *et al.*, 1990), Huizache-Caimanero $\sim 1300 \text{ g ps m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Flores-Cárdenas *et al.*, 2017), pero es similar a otros manglares de región árida del mismo golfo, donde el intervalo observado es de 175-876 $\text{g ps m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Tabla 9).

Tabla 9. Producción de hojarasca de manglar en lagunas costeras de región árida del Golfo de California.

Sitio	Biomasa (g ps m^{-2})
¹ Lobos, Son	713 \pm 53
² Balandra, BCS	876
² Enfermeria, BCS	730
² Zacatecas, BCS	475
³ Las Guásimas, Son.	175
⁴ El Soldado, Son.	282
⁴ Tobari, Son.	319
⁴ Moroncarit, Son.	407
⁵ El Soldado, Son.	321

Referencia: ¹Sánchez-Carrillo *et al.* (2009), ²Ochoa-Gómez *et al.* (2018), ³Arreola-Lizárraga *et al.* (2004), ⁴Torres *et al.* (2022), ⁵este estudio

El patrón estacional del aporte de hojarasca del manglar en El Soldado, fue el mismo patrón descrito por Arreola-Lizárraga *et al.* (2004) en otra laguna de esta región árida (Las Guásimas), caracterizado por la mayor producción de hojarasca en verano, cuando la laguna recibe la mayor cantidad de lluvia y el nivel medio del mar es el más alto del año, permitiendo la inundación del bosque durante las pleamares (aun en mareas muertas) que propicia el transporte de la hojarasca al cuerpo de agua. En otoño, la caída de hojarasca disminuye y posteriormente cae a su nivel más bajo en invierno, cuando el bosque ya ha aportado casi toda la cantidad de hojarasca disponible. En primavera la caída de la hojarasca se incrementa paulatinamente hasta que vuelve a alcanzar su máximo durante la temporada de lluvias del verano.

Adicionalmente, existe evidencia para proponer una estrecha relación bacteria-nutriente-planta que funciona como un mecanismo para reciclar y conservar nutrientes en manglares. La

comunidad microbiana altamente productiva y diversa que vive en los manglares transforma continuamente los nutrientes de la hojarasca en fuentes de nitrógeno, fósforo y otros nutrientes que pueden ser utilizados por las plantas; a su vez, los exudados de las raíces sirven como fuente de alimento para los microorganismos, la hojarasca en descomposición es consumida por detritívoros, mientras que otra parte de la hojarasca es consumida directamente por cangrejos (Holguin *et al.*, 2001; Twilley *et al.*, 2017). Un balance de carbono orgánico en manglares en la laguna Lobos de esta región árida, mostró que las tasas de retención de carbono coincidieron con las tasas de caída de hojarasca (Sánchez-Carrillo *et al.*, 2009).

En este estudio se consideró la biomasa aportada por hojarasca, pero los manglares de estas lagunas costeras áridas subtropicales (incluyendo El Soldado), tienen productividad de raíces promedio de $214 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$, con biomasa subterránea ($74 \pm 15 \text{ ton ha}^{-1}$) y neumatóforos de $6 \pm 1 \text{ ton ha}^{-1}$; esto mostró que la cantidad de biomasa de raíces de manglares de regiones áridas es inverso a su desarrollo estructural (manglar tipo matorral), que almacena hasta un 70% más que los manglares en las regiones tropicales y esto implica que los manglares en las regiones áridas juegan también un papel importante en el almacenamiento de carbono (Torres *et al.*, 2021).

Los valores estimados de carbono, y adaptando datos publicados por Duarte y Cebrián (1996) quienes resumen el destino del carbono generado por productores primarios en sistemas costeros, sugiere la hipótesis que en El Soldado arriba del 70% del carbono producido es descompuesto y consumido dentro de la laguna.

8.2 Densidad bacteriana en mangle negro (*Avicennia germinans*)

La densidad y actividad celulolítica de bacterias heterótrofas en sedimentos de *Avicennia germinans* en la laguna costera de región árida y de condiciones prístinas, tuvieron cambios estacionales con valores más altos en primavera y verano, y más bajos en otoño e invierno.

La densidad de bacterias heterótrofas observadas $1 \times 10^4 - 1 \times 10^5 \text{ ufc g}^{-1}$ ($4 - 5 \text{ log ufc g}^{-1}$) en los sedimentos de mangle negro en la laguna El Soldado, fueron menores a las reportadas $1 \times 10^6 - 1 \times 10^8 \text{ ufc g}^{-1}$ ($6 - 8 \text{ log ufc g}^{-1}$) por Gonzalez-Acosta *et al.* (2006) en otro sistema de mangle negro de región semiárida en el suroeste del Golfo de California. Estas diferencias son menores y están

asociadas a las características particulares de cada sistema de manglar, principalmente la presencia de arcillas (Alongi, 2005), los resultados obtenidos en el presente estudio mostraron ausencia de arcilla a diferencia de las observaciones de Gonzalez-Acosta *et al.* (2006) donde las arcillas fue un factor clave para explicar la densidad de bacterias. Otra consideración importante fue el medio utilizado en el presente estudio, debido a que la salinidad se compensó con PBS y se tiene conocimiento de que la variación en la concentración de sales puede afectar la velocidad de crecimiento de las bacterias (Holm y Sherman, 1921; Sherman *et al.*, 1922; Sherman y Holm, 1922). Otros factores importantes corresponden al intervalo anual de la temperatura del agua y al aporte de hojarasca (Alongi, 2005). Por otro lado, en sedimentos de un manglar en estuario influenciado por el monzón del noreste en India, la textura se caracterizó por mayor porcentaje de arena y menor porcentaje de arcilla, la densidad de bacterias reportadas fue de $4 \log \text{ufc g}^{-1}$ (Saravanakumar *et al.*, 2016) y esto coincide con lo observado en el presente estudio.

Los resultados de los análisis multivariados mostraron los cambios estacionales de las densidades de bacterias y su relación con las variables del agua y sedimentos. El análisis nMDS mostró que cada estación del año tiene condiciones ambientales particulares en agua y sedimento con densidades de bacterias heterótrofas y su actividad celulolítica asociadas. Estos resultados coinciden con lo observado en un sistema de manglar en Sundarban, India, donde se observaron cambios estacionales con la mayor densidad de bacterias heterótrofas y degradadoras de celulosa asociados, en este caso, a la influencia del monzón (Das y Mandal, 2022). Asimismo, el ACP mostró que temperatura del agua, materia orgánica en sedimentos y producción de hojarasca, así como NH_4^+ en agua y sedimento, son factores claves que sugieren explicar las densidades bacterianas, considerando que Das y Mandal (2022) observaron una relación positiva entre la densidad de bacterias heterótrofas, la temperatura y materia orgánica del sedimento.

La temperatura del agua influye en la dinámica y en la composición de las comunidades bacterianas (Hicks *et al.*, 2018) y en la laguna El Soldado el intervalo de la temperatura del agua fue de $14 \text{ }^\circ\text{C}$ entre verano ($31 \text{ }^\circ\text{C}$) e invierno ($17 \text{ }^\circ\text{C}$) y sugiere ser un factor clave en la dinámica estacional de bacterias en sedimentos de manglar con mayor densidad en verano y menor en invierno.

La materia orgánica en el sedimento es otro factor que explica el comportamiento estacional de las densidades bacterianas. La mayor cantidad de materia orgánica se observó en primavera, cuando ocurre un incremento de temperatura del agua y de aporte de hojarasca del manglar con respecto al invierno y con ello ocurre un incremento de la densidad de bacterias y de la actividad celulítica, Gonnea *et al.* (2004) reportaron en tres sistemas de lagunas tropicales, que el manglar aportó el 60% de la materia orgánica en el sedimento. En la laguna El Soldado la cobertura de manglar (~33 Ha) sugiere ser la principal fuente de materia orgánica, y se ha estimado que el 47% de la hojarasca de *A. germinans* se degrada en 35 días (Guereca-Hernandez, 1994); esto explica el incremento de densidad de bacterias y de la actividad degradadora de celulosa en primavera, y que, en verano, con mayor temperatura del agua y mayor aporte de hojarasca, la densidad de bacterias junto con actividad celulítica tuvieron los valores más altos en el ciclo anual. Las hojas de los mangles están compuestas principalmente de componentes lignocelulósicos que pueden ser degradados únicamente por microorganismos (Alongi *et al.*, 1989). En el caso de la laguna El Soldado, la actividad celulítica se magnifica en primavera y verano con temperatura del agua ~ 30 °C, aunque en otoño el aporte de hojarasca es mayor que en primavera, la temperatura del agua es < 25 °C y esto parece influir en el descenso de la densidad y actividad celulítica de las bacterias, hasta mostrar los valores más bajos en invierno; en laboratorio se ha visto que la actividad celulítica se ve favorecida al aumentar su temperatura, llegando a una actividad optima a los 60 °C (Deng y Tabatabai, 1994).

En los sedimentos, la dinámica estacional de nutrientes mostró que el nitrógeno se observó en forma de amonio y sus concentraciones fueron mayores en verano y otoño en cinco ordenes de magnitud con respecto a invierno y primavera. Esto es explicado por la mayor aportación de hojarasca en verano y otoño, considerando que la concentración de nitrógeno en hojarasca de mangle en proceso de descomposición se incrementa con el tiempo. Ramos y Silva *et al.* (2007) observaron mayores tasas de transferencia de N y P de hojarasca de mangle al sedimento en los meses con mayor producción de hojarasca. También, nuestros resultados se explican con las observaciones de Van Der Valk y Attiwill (1984), donde la concentración de nitrógeno en hojas de *Avicennia marina* en proceso de descomposición, se incrementó 70% después de 21 días. Si bien la producción de amonio es llevada a cabo por procesos microbianos, también participan hongos mediante mineralización de los complejos taninos-proteína (Kanerva *et al.*, 2006; Maie *et al.*,

2008), de tal forma que, las altas concentraciones de amonio en sedimentos observadas en otoño se pueden atribuir a la participación tanto de hongos como de bacterias. El hecho de no haber detectado nitritos y nitratos en sedimento, se atribuye a observaciones que indican competencia entre las bacterias y las plantas por el nitrógeno disponible en el ecosistema y probablemente el NO_3^- es convertido a NH_4^+ para, posteriormente, ser asimilado por bacterias y plantas, conservando así al nitrógeno dentro del ecosistema (Rivera-Monroy y Twilley, 1996).

En el presente estudio, la mayor densidad de bacterias en los sedimentos de manglar fue observada en verano, y de acuerdo con Medina-Galván *et al.* (2021) es cuando en esta laguna predomina el proceso de desnitrificación ($-0.45 \text{ mmol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$), propiciado por las condiciones que prevalecen de alta temperatura del agua ($\sim 30^\circ\text{C}$) y menor concentración de oxígeno disuelto ($\sim 4 \text{ mg L}^{-1}$). Sobre esto, se ha aportado evidencia de que la pérdida de nitrógeno por desnitrificación en sedimento de manglar fue del 55% debido a la gran disponibilidad de glucosa encontrada que propicia el crecimiento de microorganismos desnitrificantes (Chiu *et al.*, 2004). Gilmartin y Revelante (1978) observaron que, durante el verano, en estas lagunas de la costa este del Golfo de California, el reciclaje interno puede ser una fuente importante de nutrientes y esto sugiere que la actividad microbiana debe estar relacionada con procesos de mineralización de la materia orgánica y el reciclaje de nutrientes en el ecosistema de manglar.

La mayor fijación de nitrógeno por bacterias heterótrofas en la zona costera se ha observado en ambientes donde existe acumulación de materia orgánica biodegradable como marismas y manglares (Alongi, 2005). En la laguna El Soldado la fijación de N_2 predominó sobre la desnitrificación en primavera, otoño e invierno y fue dos veces mayor en invierno ($1 \text{ mmol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) que en primavera y otoño ($\sim 0,5 \text{ mmol m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) (Medina-Galván *et al.*, 2021). La fijación de nitrógeno de lagunas costeras se realiza por una variedad de bacterias autótrofas y heterótrofas (Howarth *et al.*, 1988), cianobacterias y organismos planctónicos (Capone y Carpenter, 1982; Zehr, 2011). Los resultados obtenidos sugieren que el aporte de hojarasca de manglar a través del año representa la principal fuente de energía que es utilizada por las bacterias en sedimentos de manglar para fijar nitrógeno.

También, debe considerarse que las bacterias celulolíticas son uno de los tipos de bacterias esenciales que suelen encontrarse en el suelo de los manglares y que aportan fuentes de carbono para mejorar la fertilidad del suelo (Dewiyanti *et al.*, 2024). Esto implica que la actividad celulolítica por microorganismos en sedimentos de manglar es relevante (Danovaro, 1996; Haldar y Nazareth, 2018; Loría-Naranjo *et al.*, 2019); sin embargo, existen vacíos en el conocimiento sobre esta actividad en sistemas costeros en el Golfo de California. Los manglares en el Área Natural Protegida estero El Soldado mantienen condiciones saludables (Torres *et al.*, 2022) y de acuerdo con Dewiyanti *et al.* (2024), las características de un medio edáfico adecuado en los manglares favorecen fuertemente la vida y la diversidad de las bacterias celulolíticas.

8.3 Dinámica bacteriana en la laguna El Soldado

8.3.1 Densidad bacteriana y actividad celulolítica

El entendimiento de los cambios estacionales de la densidad de bacterias de los distintos hábitats presentes en la laguna es de gran importancia ya que estos conducen la mayoría de los ciclos biogeoquímicos que ocurren en el sedimento (Meier *et al.*, 2008). Por esto, es importante entender cuál de las variables climáticas influyen en el cambio estacional. Como se observó, las densidades de bacterias en el sedimento de manglar cambian estacionalmente. Sin embargo, este cambio no sigue el mismo patrón en el resto de los hábitats estudiados, sugiriendo que además de la temperatura del agua, otros factores abióticos influyen en la dinámica bacteriana.

La dinámica de la densidad bacteriana en el sedimento asociado al hábitat de *Zostera marina* siguió el patrón estacional del desarrollo vegetativo de este pasto marino en El Soldado (Fig. 13). Ettinger *et al.* (2017) reportaron que cuando hay una mayor biomasa aérea de pasto marino se tiene una mayor producción de metabolitos en el sedimento, esto sugiere que el incremento de la densidad de las bacterias está asociado al desarrollo foliar de *Z. marina*, entre los metabolitos rizosféricos que produce se encuentra la liberación de oxígeno y esto ayuda a que poblaciones aeróbicas facultativas mantengan su crecimiento (Jovanovic *et al.*, 2015). Por otro lado, los requerimientos energéticos de las plantas aumentan durante el desarrollo de tejidos vegetales (Moore y Wetzel, 2000) y esto sugiere que las comunidades de bacterias cumplen una función de apoyo al desarrollo del pasto marino, proporcionando nitrógeno, fósforo y otros compuestos

orgánicos, así como fitohormonas (Vazquez *et al.*, 2000; Holguin *et al.*, 2001; Tarquinio *et al.*, 2019).

Al final de la primavera inicia la senescencia y ocurre el desprendimiento de las hojas de *Z. marina*, únicamente quedan sus rizomas en los sedimentos (Meling-López y Ibarra-Obando, 1999); entonces, inicia el proceso de descomposición de las hojas, y con esto ocurre el incremento de materia orgánica y mineralización de otros elementos en el sedimento (Toshihiro *et al.*, 1998). En este estudio se observó que la actividad celulolítica de bacterias asociadas a *Z. marina* casi se triplica (Fig. 19), lo que sugiere que la materia orgánica aportada por las hojas incrementa la actividad celulolítica de las bacterias, ya que *Z. marina* contiene ~ 57 % de celulosa en su estructura (Cabello-Pasini *et al.*, 2004; Davies *et al.*, 2007). Liu *et al.* (2017a) reportaron que la actividad de β -glucosidasa, una enzima catalítica de la degradación de celulosa, se incrementa a partir del quinto día y alcanza su máxima actividad a los 13 días en la descomposición de pasto marino. Durante este proceso de descomposición, aunado a la acumulación de materia orgánica, se comienzan a liberar lixiviados que proporcionan nutrientes disponibles para los microorganismos (Liu *et al.*, 2017b, 2018), lo que explica que la actividad celulolítica y la densidad microbiana se mantiene en verano, aun cuando las hojas de la pradera de pasto marino ya se desprendieron y únicamente se mantienen los rizomas enterrados en los sedimentos

La dinámica de bacterias en sedimento asociado a macroalgas tiene su mayor densidad en verano, cuando ocurre el mayor aporte de biomasa por macroalgas (5.6 g.p.s. m⁻²) (Fig. 13). La actividad bacteriana en el sedimento asociado a estas responde principalmente a su senescencia, más que a su productividad (Cole *et al.*, 1984). Observar actividad bacteriana en el momento de mayor productividad sugiere que también está ocurriendo senescencia simultáneamente, ya que las macroalgas viven periodos cortos y están en constante reproducción (Littler y Littler, 1984), tal como mostraron los resultados en El Soldado con macroalgas presentes a lo largo del ciclo anual (Fig. 13).

La degradación de macroalgas es un proceso que puede durar hasta siete meses y solo en los primeros 25 días hay una alta producción de carbono orgánico disuelto y particulado (Kristensen, 1994; Chen *et al.*, 2020). García-Robledo *et al.* (2008) observaron que después de tres días de

depositarse el material vegetal de las macroalgas en el sedimento, el nivel de clorofila "a" llegaba a 0, indicando así el inicio del proceso de degradación. Asimismo, Chen *et al.* (2020) observaron que, tras iniciar la degradación, hay un rápido incremento en el Carbono orgánico disuelto (COD) y, esto genera un incremento de la densidad bacteriana, debido al consumo de COD y, posteriormente, comienza su rápido decaimiento durando cuatro semanas, lo que parece explicar el rápido decaimiento en la densidad bacteriana en otoño. Las observaciones en El Soldado no mostraron una relación directa entre el proceso descomposición de macroalgas, la actividad celulolítica y la densidad bacteriana en el sedimento. Se observó que la actividad celulolítica no siguió el patrón del crecimiento microbiano, esto es explicado por qué el rompimiento celular de macroalgas es un proceso que puede iniciarse por bacterias endógenas y comenzar la degradación internamente (Cole *et al.*, 1984); además sus estructuras contienen escasa celulosa (1-8%), las macroalgas están constituidas principalmente por alginato (67 %), manitol (2-20 %) y laminarin (5-35 %) (Li *et al.*, 2021), y estos sacáridos y polisacáridos pueden ser digeridos directamente por algunas bacterias específicas (Hashimoto *et al.*, 2009; Gómez-Matos *et al.*, 2023).

La dinámica de bacterias en lagunas costeras varía si está en contacto con macrófitas o con sedimento sin vegetación (Kristensen *et al.*, 2008; Behera *et al.*, 2017). En El Soldado, se observó que en sedimento sin vegetación la densidad de bacterias y la actividad celulolítica fueron mayores en verano, cuando la productividad de la laguna alcanza su máximo aporte de ~ 33 Mg C. Esto concuerda con lo reportado por Furtado *et al.* (2001), quienes observaron que una alta productividad produce un aumento en la abundancia de bacterias. También, la concentración de nutrientes en sedimentos sin influencia directa de macrofitas es importante para la actividad bacteriana (Farjalla *et al.*, 2002). Asimismo, Danovaro y Pusceddu (2007) sugieren que la alta productividad en las lagunas costeras influye en la diversidad de bacterias en el sedimento.

Se han logrado aislar bacterias con actividad celulolítica de diversos sistemas costeros y varios estudios han aportado evidencia de que las bacterias en sedimentos sin vegetación también pueden tener actividad celulolítica. Por ejemplo, Ji *et al.* (2012) aislaron e identificaron una comunidad de bacterias con la habilidad de degradar celulosa; Zhang *et al.* (2020) aislaron bacterias y probaron su capacidad de convertir celulosa a azúcares simples; Veiga *et al.* (1983) encontró actividad celulolítica en actinomicetos aislados de sedimentos marinos.

La temperatura del agua es un indicador de cambios estacionales en la laguna El Soldado (Benítez-Valenzuela y Sanchez-Mejia, 2020), y la dinámica de la densidad poblacional microbiana está influida por estos cambios de temperatura, con mayor densidad en estaciones cálidas y menor densidad en estaciones frías, esto puede ser explicado debido a que los cambios en la temperatura del agua influyen, tanto en la densidad como en la diversidad de las comunidades bacterianas (Böer *et al.*, 2009; Cía *et al.*, 2015; Hicks *et al.*, 2018).

En El Soldado, durante primavera y verano, se incrementó la concentración de NH_4^+ en el agua. Los resultados del análisis de redundancia canónica (Fig. 24) sugieren que, en estas estaciones del año, la densidad de bacterias responde al ingreso de N-NH_4 en el sedimento. Medina-Galván *et al.* (2021) observaron que en primavera, la fijación de nitrógeno excede la desnitrificación, y la fijación de nitrógeno de lagunas costeras se realiza por una variedad de bacterias autótrofas y heterótrofas (Howarth *et al.*, 1988), cianobacterias y organismos planctónicos (Zehr, 2011) y estas bacterias se pueden encontrar en diferentes sustratos como filosfera de pasto marino (Agawin *et al.*, 2016), invertebrados (Fiore *et al.*, 2010) y sedimento de manglar (Holguin *et al.*, 2001). Por otra parte, la actividad celulolítica se incrementa debido a que es influenciada por la temperatura, y promovida por el aporte de materia orgánica proveniente de hojarasca de manglar y de hojas de pasto marino que ocurren principalmente en las estaciones cálidas.

8.3.2 Diversidad bacteriana

Las 16 especies de bacterias identificadas han sido reportadas tanto en ambientes marinos como terrestres (Tabla 10). El filo *Firmicutes* (bacillota) ha sido reportado cerca del 6% en sedimentos de pasto marino (Sun *et al.*, 2020) y en otras lagunas ha representado el 1% de los grupos presentes (Behera *et al.*, 2017); en manglares de la laguna Celestún (Trópico) se ha encontrado por debajo del 2 % de abundancia (Gómez-Acata *et al.*, 2023). Esta variación en su abundancia, puede atribuirse a que la textura del sedimento así como la presencia de macrófitas y sus raíces, influye en la diversidad de los microorganismos presentes (Rocha *et al.*, 2016; Sun *et al.*, 2020). El género *Vibrio* no fue encontrado a pesar de ser un género altamente reportado en sistemas costeros (Franco *et al.*, 2020).

Tabla 10. Bacterias identificadas en este estudio, indicando sus reportes en otros ambientes.

Bacteria	Sitio aislado	Actividad relacionada	Referencia
<i>Paenibacillus cellulositrophicus</i>	Suelos tropicales de Thailandia	Actividad celulolítica	(Akaracharanya <i>et al.</i> , 2009)
<i>Bacillus infantis</i>	Suelo de jardín de universidad, Punjab, India	Productora de proteasa alcalina	(Saggu y Mishra, 2017)
<i>Peribacillus frigotolerans</i>	Suelo asociado a plantas del desierto de Thar en India	Potencial promotor de crecimiento	(Marik <i>et al.</i> , 2023)
<i>Pseudomonas putida</i>	Suelo agrícola	Capacidad de degradar plásticos	(Fontanazza <i>et al.</i> , 2021)
	Sedimentos de mar	Productora de Quitinasa	(Paul <i>et al.</i> , 2023)
<i>Niallia nealsonii</i>	Sedimentos de laguna Oum ghellaz, Argelia	Degradación de fenol	(Maghnia <i>et al.</i> , 2023)
<i>Bacillus firmus</i>	Sedimento marino del puerto Imam Khomeini, Iran	Potencial de bioadsorción de plomo	(Safahieh <i>et al.</i> , 2014)
<i>Bacillus subtilis</i>	Agua de mar, Kyungsang, Korea	Actividad celulolítica	(Kim <i>et al.</i> , 2009)
<i>Priestia aryabhatai</i>	Sedimentos de las colinas de larseman, Antartica	Actividad desnitrificante	(Kang <i>et al.</i> , 2023)
<i>Priestia gingshengiiK</i>	Sedimeto Jianxi china	Actividad meteorizadora de rocas	(Xi <i>et al.</i> , 2014)
<i>Bacillus velezensis</i>	Sedimento marino de las costas de Huanghai y Bohai, China	Producción biosurfactante	(Liu <i>et al.</i> , 2010)
<i>Bacillus licheniformis</i>	Sedimentos del mar de Bohai china	Produccion biosurfactantes	(Chen <i>et al.</i> , 2017)
<i>Rosellomorea aquimaris</i>	Mar de Bohai China	Producción antimicrobianos	(Taghavi <i>et al.</i> , 2023)
<i>Mycolicibacterium conceptionense</i>	Sedimento de rio	Degradación nicotina	(Dang <i>et al.</i> , 2023)
<i>Bacillus arachidis</i>	Rizosfera de cacahuete, Jiangu, China	Sin actividad reportada	(Chen <i>et al.</i> , 2022)

<i>Bacillus cereus</i>	Diversos ambientes marinos	Adaptabilidad a diferentes ambientes marinos	(Liu <i>et al.</i> , 2017c)
<i>Bacillus sp. Anaero</i>	Sedimentos de bahia Bengal India	sin actividad reportada	Kumar 2012 (no publicado)

La diversidad bacteriana fue distinta en todos los hábitats (Fig. 21) y varios procesos pueden influir en ello, tales como cambios de temperatura (Hicks *et al.*, 2018), cambios en la salinidad (Osman *et al.*, 2019), distintas etapas del proceso de descomposición de pasto marino (Trevathan-Tackett *et al.*, 2020), incluso la susceptibilidad al cambio climático (Danovaro y Pusceddu, 2007; Yasir *et al.*, 2015).

Los resultados en El Soldado aportaron evidencia de que el tamaño de partícula (MZ) influye directamente en la diversidad y las variables de los sedimentos de mangle negro, mangle rojo y macroalgas contienen características similares a través del ciclo anual, de tal forma que hay cepas con alta frecuencia de ocurrencia que están presentes en estos sedimentos exclusivamente. Por ejemplo, en sedimentos de macroalgas las cepas 4, 14 y 16, y en mangle rojo las cepas 1, 10 y 22, las cuales no fueron frecuentes en otros hábitats. Esto demuestra que algunos hábitats tienen condiciones favorables para el desarrollo de estas cepas de bacterias, pero en otros hábitats estas cepas fueron poco frecuentes. Sin embargo, la ocurrencia de cepas comunes a distintos hábitats indica que hay movilidad de bacterias entre ellos, como ha sido reportado en otros estudios, y dentro de las principales vías de transporte se consideran el movimiento del agua, partículas de sedimento, y algunos animales pueden ser vectores de transporte (Abu-ashour *et al.*, 1994; Murphy y Tate, 1996; Yang y van Elsas, 2018). Sin embargo, las condiciones y características del sedimento, son el factor clave para explicar la comunidad de bacterias asociada (Vos *et al.*, 2013).

8.3.3 Variaciones de parámetros abióticos

La diversidad de bacterias está relacionada con el tamaño de partícula (MZ), esto puede ser explicado debido a que, la materia orgánica tiene una dinámica que podría relacionarse con el porcentaje de limo; en la mayoría de los hábitats se observó que al aumentar la materia orgánica ocurrió un incremento en el porcentaje de limo. Ristori *et al.* (1992) explicaron que el aumento de

materia orgánica genera agregados los cuales retienen las partículas de limo. También, Schindler-Wildhaber *et al.* (2012) encontraron que la concentración de materia orgánica en sedimentos aumentaba cuando los flujos de agua eran más lentos, esto sugiere que la hidrodinámica de la laguna influye en el tamaño de partícula y materia orgánica del sedimento y esto modula la diversidad presente en los hábitats.

La laguna El Soldado tiene un recambio de 1.1 días en invierno, 3.2 días en primavera, 1.2 en verano y 2.4 en otoño (Medina-Galván *et al.*, 2021). La tasa de recambio de agua nos puede dar una idea de la velocidad de intercambio de energía del sistema, es decir a menor tasa de recambio mayor energía, lo que podría explicar las variaciones estacionales en la textura del sedimento. López-González *et al.* (2006) encontraron variaciones estacionales en la textura de sedimentos de un estuario relacionado con su hidrodinámica estacional. Saravanakumar *et al.* (2008) observaron baja dinámica estacional en el porcentaje de arena, limo y arcilla, en sistemas de manglar, estos cambios menores se relacionaron con la baja dinámica hidráulica del sistema. Aunque las variaciones en textura sean bajas estas influyen en la diversidad de bacterias (Xia *et al.*, 2020).

A pesar de que se ha demostrado la influencia de los nutrientes del sedimento en la dinámica microbiana (Lipson *et al.*, 1999), en el presente estudio no parece existir una relación, ya que la mayoría de los hábitats tienen un aumento de nitrógeno en otoño (Tabla 3), pero no aumenta la densidad bacteriana. Se sabe que durante el proceso de degradación se liberan lixiviados ricos en nitrógeno y fósforo (Hossain *et al.*, 2014; Prasad *et al.*, 2019); sin embargo, la textura está relacionada con la retención de nutrientes (Kellman y Roulet, 1990; Silver *et al.*, 2000) y un suelo arenoso se relaciona con menor retención de nitrógeno (Gaines y Gaines, 1994; Castellano *et al.*, 2013); esto sugiere que los nutrientes lixiviados durante la degradación de materia orgánica no se retienen en el sedimento y se liberan a la columna de agua. Por otro lado, las concentraciones de nitrógeno y fósforo en el sedimento parecen estar mejor explicadas por los eventos de surgencias costeras que ocurren entre octubre y marzo en el mar adyacente a la laguna El Soldado (Lluch-Cota, 2000), y, como en otoño la temperatura del agua y el contenido de materia orgánica en sedimento no parecen ser favorable para las bacterias, estas presentan menor densidad.

La hidrodinámica de la laguna costera induce variaciones en los parámetros hidrobiológicos (Pugh y Rayner, 1981), tales como salinidad, temperatura y nutrientes, lo que, a su vez, tiene influencia

en la dinámica de las bacterias en el ecosistema (Martins *et al.*, 2001). Se ha observado que, tanto la presencia de Carbono, como la concentración de salinidad, son factores importantes en la diversidad (Behera *et al.*, 2019). Jacobs *et al.* (2009) encontraron que la salinidad fue uno de los principales moduladores de la concentración de *Mycobacterium* spp. en sedimentos de una laguna costera. Zhang *et al.* (2019) observaron que la salinidad crea condiciones de estrés e induce a que las bacterias que no puedan adaptarse al cambio de salinidad se inactivan o mueren; esto sugiere que las bacterias adaptadas a la salinidad son las que dominan. El filo *firmicutes* es uno de los que tienen mayor adaptabilidad al estrés salino, dentro de este filio el género *Bacillus* es uno de los que genera mayor interés por explorar sus vías metabólicas de adaptación (Canfora *et al.*, 2014). Das *et al.* (2020) en un estudio de transcriptómica con *Staphylococcus* sp. reportaron 10 grupos de genes relacionados con estrés salino, las funciones de estos genes se pueden clasificar en: proteínas transportadoras, proteínas catalizadoras en el metabolismo de glicina, proteínas que intervienen en la síntesis de ATP, proteínas que intervienen en la cadena respiratoria y proteínas que intervienen en ciclo tricarboxílico; sin embargo el alcance de este estudio no contemplo análisis de la transcriptómica, pero el análisis RDA (Fig. 24) nos sugiere que el estrés salino juega un papel muy importante en la dominancia de las bacterias presentes en la laguna El Soldado.

9. CONCLUSIONES

La laguna El Soldado se caracterizó por la dominancia de macrófitas sobre fitoplancton, tanto en biomasa como en sus aportes de Carbono al ecosistema. El orden de importancia por sus aportes de Carbono fue: manglares, macroalgas, *Zostera marina* y fitoplancton. Durante primavera y verano, las macrófitas aportan la mayor cantidad de materia orgánica al ecosistema y la información sugiere que el destino de su producción es principalmente a la descomposición de materia orgánica que propicia el reciclaje interno de nutrientes del sistema y sustenta la trama por la vía del detritus.

Los cambios estacionales de bacterias heterótrofas en sedimentos de mangle negro *Avicennia germinans* en la laguna costera de región árida y de condiciones prístinas, exhibieron un patrón estacional con valores más altos de densidades y actividad celulolítica, sugiriendo que la temperatura, producción de hojarasca, materia orgánica en sedimento y NH_4^+ son factores claves.

La dinámica estacional bacteriana está influenciada principalmente con la temperatura, la salinidad, el tamaño de los sedimentos; en particular, la temperatura es importante para la actividad degradadora de celulosa, la temperatura y tamaño de partícula en conjunto son importantes en la densidad bacteriana. La diversidad de bacterias está influenciada por presencia de partículas finas derivadas de la acumulación de materia orgánica y la salinidad como un factor estresante que modula la dominancia de especies.

La comunidad de bacterias se estuvo compuesta por 29 especies. En particular, en los sedimentos de las macroalgas se observó una riqueza de 25 especies, en pasto marino 24 especies, en mangle rojo 23 especies, en mangle negro 20 especies, y la zona sin vegetación acuática 16 especies.

Los aportes de materia orgánica por las partes vegetativas de las macrófitas representan un factor clave que induce procesos biogeoquímicos en el sedimento, y esto representa un puente entre la fenología de macrófitas presentes y la dinámica de bacterias en sedimento. En el presente trabajo se revela la complejidad de las interacciones entre las bacterias y los factores bióticos y abióticos de la laguna costera. Estudios futuros de aislamiento de grupos bacterianos además de abordar procesos biológicos microbianos, debe estar dirigidos a generar conocimiento acerca de la influencia de procesos físicos como la hidrodinámica, erosión y cambios de temperatura.

10. LITERATURA CITADA

- Abu-ashour, J., Joy, D.M. y Lee, H. (1994). Transport of microorganisms through soil. *Water, Air and Soil Pollution*, 75: 141-158. doi: <https://doi.org/10.1007/BF01100406>.
- Agawin, N.S.R., Ferriol, P., Cryer, C., Alcon, E., Busquets, A., Sintes, E., Vidal, C. y Moyà, G. (2016). Significant nitrogen fixation activity associated with the phyllosphere of Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*: First report. *Marine Ecology Progress Series*, 551(1986): 53-62. doi: 10.3354/meps11755.
- Aguila-Ramírez, R.N., Casas-Valdez, M., Hernández-Guerrero, C.J. y Marín-Álvarez, A. (2005). Biomasa de *Ulva* spp. (Chlorophyta) en tres localidades del malecón de La Paz, Baja California Sur, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 40(1): 55-61. doi: 10.4067/s0718-19572005000100006.
- Aguila-Ramírez, R.N., Casas-Valdez, M., Ortega-García, S., Núñez-López, R.A. y Cruz-Ayala, M.B. (2003). Spatial and seasonal variation of macroalgal biomass in Laguna Ojo de Liebre, Baja California Sur, Mexico. *Hydrobiologia*, 501: 207-214. doi: 10.1023/A:1026210312362.
- Akaracharanya, A., Lorliam, W., Tanasupawat, S., Lee, K.C. y Lee, J.S. (2009). *Paenibacillus cellulotrophicus* sp. nov., a cellulolytic bacterium from Thai soil. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 59(11): 2680-2684. doi: 10.1099/ijs.0.010298-0.
- Akay, Ö. y Yüksel, G. (2018). Clustering the mixed panel dataset using Gower's distance and k-prototypes algorithms. *Communications in Statistics: Simulation and Computation*, 47(10): 3031-3041. doi: 10.1080/03610918.2017.1367806.
- Ali, H. (2021). Euglenoids in haqlan springs and Euphrates river at Hadithah city, Western Iraq. *Biological and Applied Environmental Research*, 5(1): 114-129. doi: 10.51304/baer.2021.5.1.114.
- Alongi, D.M. (2005). Mangrove-microbe-soil relations P / R ratio. *Interactions Between Macro- and Microorganisms in Marine Sediments*, : 85-103. doi: <https://doi.org/10.1029/CE060p0085>.
- Alongi, D.M., Boto, K. y Tirendi, F. (1989). Effect of exported mangrove litter on bacterial productivity and dissolved organic carbon fluxes in adjacent tropical nearshore sediments. *Marine Ecology Progress Series*, 56: 133-144. doi: 10.3354/meps056133.
- Alzubaidy, H., Essack, M., Malas, T.B., Bokhari, A., Motwalli, O., Kamanu, F.K., Jamhor, S.A., Mokhtar, N.A., Antunes, A., Simões, M.F., Alam, I., Bougouffa, S., Lafi, F.F., Bajic, V.B. y Archer, J.A.C. (2016). Rhizosphere microbiome metagenomics of gray mangroves (*Avicennia marina*) in the Red Sea. *Gene*, 576(2): 626-636. doi: 10.1016/j.gene.2015.10.032.
- Andreote, F.D., Jiménez, D.J., Chaves, D., Dias, A.C.F., Luvizotto, D.M., Dini-Andreote, F., Fasanella, C.C., Lopez, M.V., Baena, S., Taketani, R.G. y de Melo, I.S. (2012). The microbiome of Brazilian mangrove sediments as revealed by metagenomics. *PLoS ONE*, 7(6). doi: 10.1371/journal.pone.0038600.
- Arreola-lizárraga, J.A., Aragon-Noriega, E.A., Hernández-, L.G., Hernández-vázquez, S. y Ortega-rubio, A. (2004). Co-occurrence, habitat use and abundance of shrimps *Farfantepenaeus californiensis* and *Litopenaeus stylirostris* (Crustacea: Decapoda: Penaeidae) in a coastal lagoon on the Gulf of California. En: Hendrickx, M.E. (ed.), *Contributions to the Study of East Pacific Crustaceans 3*. 1st ed. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México, pp 143-151.
- Arreola-Lizárraga, J.A., Flores-Verdugo, F.J. y Ortega-Rubio, A. (2004). Structure and litterfall of

- an arid mangrove stand on the Gulf of California, Mexico. *Aquatic Botany*, 79(2): 137-143. doi: 10.1016/j.aquabot.2004.01.012.
- Arreola-Lizárraga, J.A., Hernandez-Moreno, L.G., Hernandez-Vázquez, S., Flores-Verdugo, F.J., Lechuga-Davezé, C. y Ortega-Rubio, A. (2003). Ecology of *Callinectes arcuatus* and *C. Bellicosus* (Decapoda, Portunidae) in a coastal lagoon of northwest México. *Crustaceana*, 76(6): 651-664. <https://www.jstor.org/stable/20105607>.
- Arreola-Lizárraga, J.A., Padilla-Arredondo, G., Medina-Galván, J., Méndez-Rodríguez, L., Mendoza-Salgado, R. y Cordoba-Matson, M.V. (2016). Analysis of hydrobiological responses to anthropogenic and natural influences in a lagoon system in the Gulf of California. *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 45(1): 112-120. doi: 10.1515/ohs-2016-0011.
- Arreola-Lizárraga, J.A., Padilla-Arredondo, G., Ruiz-Ruiz, T.M., Cruz-García, L.M., Méndez-Rodríguez, L.C., Hernández-Almaraz, P. y Vargas-González, H.H. (2018). Estuaries and coastal lagoons of Mexico: Challenges for science, management, and conservation. En: Ortega-Rubio, A. (ed.), Mexican natural resources management and biodiversity conservation. 1st ed. Springer, Cham, United States, pp. 251-283. doi: 10.1007/978-3-319-90584-6_12.
- Arsham, H. y Lovric, M. (2011). Bartlett's test. En: Lovric, M. (ed.), International encyclopedia of statistical science. 1st ed. Springer, Heidelberg, Berlin, pp. 87-88.
- Bailón, L., Gonzalez, R. y Cervantes, A. (2003). Atlas de pruebas bioquímicas para identificar bacterias. 1^a ed. Universidad Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza.
- Bashan, Y., Holguin, G. y Lifshitz, R. (1993). Isolation and Characterization of Plant Growth-Promoting Rhizobacteria. En: Glick, B. (ed.), Methods in plant molecular biology and biotechnology, 1st ed. CRC press, Boca Raton, United States, pp 331-345.
- Basset, A., Elliott, M., West, R.J. y Wilson, J.G. (2013). Estuarine and lagoon biodiversity and their natural goods and services. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 132: 1-4. doi: 10.1016/j.ecss.2013.05.018.
- Béguin, P. y Aubert, J.P. (1994). The biological degradation of cellulose. *FEMS Microbiology Reviews*, 13(1): 25-58. doi: 10.1111/j.1574-6976.1994.tb00033.x.
- Behera, P., Mahapatra, S., Mohapatra, M., Kim, J.Y., Adhya, T.K., Raina, V., Suar, M., Pattnaik, A.K. y Rastogi, G. (2017). Salinity and macrophyte drive the biogeography of the sedimentary bacterial communities in a brackish water tropical coastal lagoon. *Science of the Total Environment*, 595: 472-485. doi: 10.1016/j.scitotenv.2017.03.271.
- Behera, P., Mohapatra, M., Kim, J.Y., Adhya, T.K., Pattnaik, A.K. y Rastogi, G. (2019). Spatial and temporal heterogeneity in the structure and function of sediment bacterial communities of a tropical mangrove forest. *Environmental Science and Pollution Research*, 26(4): 3893-3908. doi: 10.1007/s11356-018-3927-5.
- Benítez-Valenzuela, L.I. y Sanchez-Mejia, Z.M. (2020). Observations of turbulent heat fluxes variability in a semiarid coastal lagoon (Gulf Of California). *Atmosphere*, 11(6): 15-17. doi: 10.3390/atmos11060626.
- Blok, S.E., Olesen, B. y Krause-Jensen, D. (2018). Life history events of eelgrass *Zostera marina* L. populations across gradients of latitude and temperature. *Marine Ecology Progress Series*, 590: 79-93. doi: 10.3354/meps12479.
- Böer, S.I., Hedtkamp, S.I.C., Van Beusekom, J.E.E., Fuhrman, J.A., Boetius, A. y Ramette, A. (2009). Time- and sediment depth-related variations in bacterial diversity and community structure in subtidal sands. *ISME Journal*, 3(7): 780-791. doi: 10.1038/ismej.2009.29.

- BOGES. (2006). Boletín Oficial del Gobierno del Estado de Sonora. Declaratoria como área natural protegida estero El Soldado con la categoría de zona sujeta a conservación ecológica. 18 de mayo 2006.
- Boyer, J.N., Kelble, C.R., Ortner, P.B. y Rudnick, D.T. (2009). Phytoplankton bloom status: Chlorophyll a biomass as an indicator of water quality condition in the southern estuaries of Florida, USA. *Ecological Indicators*, 9(6, supplement.): 56-67. doi: 10.1016/j.ecolind.2008.11.013.
- Braeckman, U., Pasotti, F., Vázquez, S., Zacher, K., Hoffmann, R., Elvert, M., Marchant, H., Buckner, C., Quartino, M.L., Mác Cormack, W., Soetaert, K., Wenzhöfer, F. y Vanreusel, A. (2019). Degradation of macroalgal detritus in shallow coastal Antarctic sediments. *Limnology and Oceanography*, 64(4): 1423-1441. doi: 10.1002/lno.11125.
- Cabello-Pasini, A., Muñiz-salazar, R. y Ward, D.H. (2004). Caracterización bioquímica del pasto marino *Zostera marina* en el límite sur de su distribución en el Pacífico Norte. *Ciencias Marinas*, 30(1 A): 21-34. Disponible en: https://www.scielo.org.mx/scielo.php?pid=S0185-38802004000100002&script=sci_arttext.
- Canfora, L., Bacci, G., Pinzari, F., Lo Papa, G., Dazzi, C. y Benedetti, A. (2014). Salinity and bacterial diversity: To what extent does the concentration of salt affect the bacterial community in a saline soil?. *PLoS ONE*, 9(9): e106662. doi: 10.1371/journal.pone.0106662.
- Capone, D.G. y Carpenter, E.J. (1982). Nitrogen fixation in the marine environment. *Science*, 217(4565): 1140-1142. doi: <http://www.jstor.org/stable/1689643>.
- Castellano, M.J., Lewis, D.B. y Kaye, J.P. (2013). Response of soil nitrogen retention to the interactive effects of soil texture, hydrology, and organic matter. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 118(1): 280-290. doi: 10.1002/jgrg.20015.
- Céa, B., Lefèvre, D., Chirurgien, L., Raimbault, P., Garcia, N., Charrière, B., Grégori, G., Ghiglione, J.F., Barani, A., Lafont, M. y Van Wambeke, F. (2015). An annual survey of bacterial production, respiration and ectoenzyme activity in coastal NW Mediterranean waters: temperature and resource controls. *Environmental Science and Pollution Research*, 22(18): 13654-13668. doi: 10.1007/s11356-014-3500-9.
- Chambers, L.G., Gaspar, S.A., Pilato, C.J., Steinmuller, H.E., McCarthy, K.J., Sacks, P.E. y Walters, L.J. (2018). How well do restored intertidal oyster reefs support key biogeochemical properties in a coastal lagoon?. *Estuaries and Coasts*, 41(3): 784-799. doi: 10.1007/s12237-017-0311-5.
- Chen, J., Li, H., Zhang, Z., He, C., Shi, Q., Jiao, N. y Zhang, Y. (2020). DOC dynamics and bacterial community succession during long-term degradation of *Ulva prolifera* and their implications for the legacy effect of green tides on refractory DOC pool in seawater. *Water Research*, 185: 116268. doi: 10.1016/j.watres.2020.116268.
- Chen, Q., Zhao, Q., Li, J., Jian, S. y Ren, H. (2016). Mangrove succession enriches the sediment microbial community in South China. *Scientific Reports*, 6: 27468. doi: 10.1038/srep27468.
- Chen, Y., Li, Y., Shen, J., Liu, Q., Liu, Y., Chu, Y. y Xiao, Z. (2022). *Bacillus arachidis* sp. nov., isolated from peanut rhizosphere soil. *Current Microbiology*, 79(8): 231. doi: 10.1007/s00284-022-02925-2.
- Chen, Y., Liu, S.A., Mou, H., Ma, Y., Li, M. y Hu, X. (2017). Characterization of lipopeptide biosurfactants produced by *Bacillus licheniformis* MB01 from marine sediments. *Frontiers in Microbiology*, 8:871. doi: 10.3389/fmicb.2017.00871.
- Chiu, C.Y., Lee, S.C., Chen, T.H. y Tian, G. (2004). Denitrification associated N loss in mangrove

- soil. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 69(3): 185-189. doi: 10.1023/B:FRES.0000035170.46218.92.
- Cloern, J.E. (1996). Phytoplankton bloom dynamics in coastal ecosystems: A review with some general lessons from sustained investigation of San Francisco Bay, California. *Reviews of Geophysics*, 34(2): 127-168. doi: 10.1029/96RG00986.
- Cloern, J.E. y Jassby, A.D. (2008). Complex seasonal patterns of primary producers at the land-sea interface. *Ecology Letters*, 11(12): 1294-1303. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01244.x>.
- Cole, J.J., Likens, G.E. y Hobbie, J.E. (1984). Decomposition of planktonic algae in an oligotrophic lake. *Oikos*, 42(3): 257-266. doi: <https://doi.org/10.2307/3544393>.
- CONABIO. (2021). Distribucion de los manglares en Mexico en 2020, escala 1:50000 México. Disponible en: <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/> [consulta: 01 enero 2022].
- Contreras, F., Castañeda, L., Torres-Alvarado, R. y Gutiérrez, F. (1996). Nutrientes en 39 lagunas costeras mexicanas. *Revista de Biología Tropical*, 44(2): 417-425.
- Contreras, F., Castañeda, O. y Torres, R. (1997). Hidrología, nutrientes y productividad en las lagunas costeras del estado de Oaxaca, México. *Hidrobiológica*, 7: 9-17.
- Crump, B.C., Wojahn, J.M., Tomas, F. y Mueller, R.S. (2018). Metatranscriptomics and amplicon sequencing reveal mutualisms in seagrass microbiomes. *Frontiers in Microbiology*, 9:388. doi: 10.3389/fmicb.2018.00388.
- Cruz-Ayala, M., Casas-Valedéz, M.M. y Ortega-García, S. (1998). Temporal and Spatial Variation of Frondose Benthic Seaweeds in la Paz Bay, B. C. S., Mexico. *Botanica marina*, 41: 191-198. doi: <https://doi.org/10.1515/botm.1998.41.1-6.191>.
- Cúcio, C., Engelen, A.H., Costa, R. y Muyzer, G. (2016). Rhizosphere microbiomes of European seagrasses are selected by the plant, but are not species specific. *Frontiers in Microbiology*, 7: 440. doi: 10.3389/fmicb.2016.00440.
- Cúcio, C., Overmars, L., Engelen, A.H. y Muyzer, G. (2018). Metagenomic analysis shows the presence of bacteria related to free-living forms of sulfur-oxidizing chemolithoautotrophic symbionts in the rhizosphere of the seagrass *Zostera marina*. *Frontiers in Marine Science*, 5: 171. doi: 10.3389/fmars.2018.00171.
- Dang, B., Jia, W., Ma, S., Zhang, X., Huang, Y., Huang, W., Han, D., Zhang, K., Zhao, F., Zhang, Y. y Xu, Z. (2023). Characterization of a novel nornicotine-degrading strain *Mycolicibacterium* sp. SMGY-1XX from a nornicotine-degrading consortium and preliminary elucidation of its biodegradation pathway by multi-omics analysis. *Journal of Hazardous Materials*, 457:131777. doi: <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2023.131777>.
- Danovaro, R. (1996). Detritus-bacteria-meiofauna interactions in a seagrass bed (*Posidonia oceanica*) of the NW Mediterranean. *Marine Biology*, 127(1): 1-13. doi: 10.1007/BF00993638.
- Danovaro, R. y Pusceddu, A. (2007). Biodiversity and ecosystem functioning in coastal lagoons: Does microbial diversity play any role?. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 75(1-2): 4-12. doi: 10.1016/j.ecss.2007.02.030.
- Das, N. y Mandal, S. (2022). Microbial populations regulate greenhouse gas emissions in Sundarban mangrove ecosystem, India. *Acta Ecologica Sinica*, 42(6): 641-652. doi: 10.1016/j.chnaes.2021.07.011.
- Das, P., Behera, B.K., Chatterjee, S., Das, B.K. y Mohapatra, T. (2020). De novo transcriptome analysis of halotolerant bacterium *Staphylococcus* sp. Strain P-TSB-70 isolated from East

- coast of India: In search of salt stress tolerant genes. *PLoS ONE*, 15(2): 1-28. doi: 10.1371/journal.pone.0228199.
- Davies, P., Morvan, C., Sire, O. y Baley, C. (2007). Structure and properties of fibres from sea-grass (*Zostera marina*). *Journal of Materials Science*, 42(13): 4850-4857. doi: 10.1007/s10853-006-0546-1.
- Deng, S.P. y Tabatabai, M.A. (1994). Cellulase activity of soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 26(10): 1347-1354. doi: [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(94\)90216-X](https://doi.org/10.1016/0038-0717(94)90216-X).
- Dewiyanti, I., Darmawi, D., Muchlisin, Z.A. y Helmi, T.Z. (2024). Analyzing cellulolytic bacteria diversity in mangrove ecosystem soil using 16 svedberg ribosomal ribonucleic acid gene. *Global Journal of Environmental Science and Management*, 10(1): 51-68. doi: 10.22034/gjesm.2024.01.05.
- Dias, A.C.F., Andreote, F.D., Dini-Andreote, F., Lacava, P.T., Sá, A.L.B., Melo, I.S., Azevedo, J.L. y Araújo, W.L. (2009). Diversity and biotechnological potential of culturable bacteria from Brazilian mangrove sediment. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 25(7): 1305-1311. doi: 10.1007/s11274-009-0013-7.
- Douglas, M.W., Maddox, R.A., Howard, K. y Reyes, S. (1993). The mexican monsoon. *Journal of Climate*, 6(8): 1665-1677. doi: 10.1175/1520-0442(1993)006<1665:TMM>2.0.CO;2.
- Duarte, C. (1995). Submerged aquatic vegetation in relation to different nutrient regimes. *Ophelia*, 41(1): 87-112. doi: 10.1080/00785236.1995.10422039.
- Duarte, C.M. y Cebrián, J. (1996). The fate of marine autotrophic production. *Limnology and Oceanography*, 41(8): 1758-1766. doi: 10.4319/lo.1996.41.8.1758.
- Duarte, C.M., Losada, I.J., Hendriks, I.E., Mazarrasa, I. y Marbà, N. (2013). The role of coastal plant communities for climate change mitigation and adaptation. *Nature Climate Change*, 3(11): 961-968. doi: 10.1038/nclimate1970.
- Duarte, C.M., Middelburg, J.J. y Caraco, N. (2005). Major role of marine vegetation on the oceanic carbon cycle. *Biogeosciences*, 2: 1-8. doi: 10.5194/bg-2-1-2005.
- Endo, T. y Otani, S. (2019). Carbon storage in tidal flats. En: Kuwae, T. y Hori, M. (ed.), *Blue carbon in shallow coastal ecosystems. Carbon dynamics, policy and implementation*. 1st ed. Springer, Singapore, Singapore, pp 129-151.
- Ettinger, C.L., Voerman, S.E., Lang, J.M., Stachowicz, J.J. y Eisen, J.A. (2017). Microbial communities in sediment from *Zostera marina* patches, but not the *Z. marina* leaf or root microbiomes, vary in relation to distance from patch edge. *PeerJ*, 2017(4): 1-25. doi: 10.7717/peerj.3246.
- Fahimipour, A.K., Kardish, M.R., Lang, J.M., Green, J.L., Eisen, J.A. y Stachowicz, J.J. (2017). Globalscale structure of the eelgrass microbiome. *Applied and Environmental Microbiology*, 83(12): 1-12. doi: 10.1128/AEM.03391-16.
- Farjalla, V.F., Faria, B.M. y Esteves, F.A. (2002). The relationship between DOC and planktonic bacteria in tropical coastal lagoons. *Archiv fur Hydrobiologie*, 156(1): 97-119. doi: 10.1127/0003-9136/2002/0156-0097.
- Fennel, K., Gehlen, M., Brasseur, P., Brown, C.W., Ciavatta, S., Cossarini, G., Crise, A., Edwards, C.A., Ford, D., Friedrichs, M.A.M., Gregoire, M., Jones, E., Kim, H.C., Lamouroux, J., Murtugudde, R. y Perruche, C. (2019). Advancing marine biogeochemical and ecosystem reanalyses and forecasts as tools for monitoring and managing ecosystem health. *Frontiers in Marine Science*, 6(89). doi: 10.3389/fmars.2019.00089.
- Figueiredo da Silva, J., Duck, R.W. y Catarino, J.B. (2009). Nutrient retention in the sediments

- and the submerged aquatic vegetation of the coastal lagoon of the Ria de Aveiro, Portugal. *Journal of Sea Research*, 62(4): 276-285. doi: 10.1016/j.seares.2009.06.007.
- Filloux, J.H. (1973). Tidal Patterns and Energy Balance in the Gulf of California. *Nature*, 243(5404): 217-221. doi: 10.1038/243217a0.
- Fiore, C.L., Jarett, J.K., Olson, N.D. y Lesser, M.P. (2010). Nitrogen fixation and nitrogen transformations in marine symbioses. *Trends in Microbiology*, 18(10): 455-463. doi: 10.1016/j.tim.2010.07.001.
- Flores-Cárdenas, F., Hurtado-Oliva, M.Á., Doyle, T.W., Nieves-Soto, M., Díaz-Castro, S. y Manzano-Sarabia, M. (2017). Litterfall production of mangroves in Huizache-Caimanero lagoon system, México. *Journal of Coastal Research*, 33(1): 118-124. doi: 10.2112/JCOASTRES-D-15-00242.1.
- Flores-Verdugo, F., González-Farías, F., Ramírez-Flores, O., Amezcua-Linares, F., Yáñez-Arancibia, A., Alvarez-Rubio, M., Day, J.W., Gonzalez-Farias, F., Ramirez-Flores, O. y Yanez-Arancibia, A. (1990). Mangrove ecology, aquatic primary productivity, and fish community dynamics in the Teacapán-Agua brava lagoon-estuarine system (Mexican Pacific). *Estuaries*, 13(2): 219-230. doi: 10.2307/1351591.
- Fontanazza, S., Restuccia, A., Mauromicale, G., Scavo, A. y Abbate, C. (2021). *Pseudomonas putida* isolation and quantification by real-time pcr in agricultural soil biodegradable mulching. *Agriculture (Switzerland)*, 11(8):782. doi: 10.3390/agriculture11080782.
- Fourqurean, J., Johnson, B., Kauffman, J.B., Kennedy, H., Emmer, I., Howard, J., Pidgeon, E. y Serrano, O. (2014). Conceptualizing the project and developing a field measurement plan. En: Howard, J., Hoyt, S., Isensee, K., Pidgeon, E. y Telszewski, M. (eds.), Coastal blue carbon: methods for assessing carbon stocks and emissions factors in mangroves, tidal salt marshes, and seagrass meadows. 1st ed. Conservation International, Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, International Union for Conservation of Nature. Arlington, Virginia, United States, pp 25-38.
- Franco, A., Rückert, C., Blom, J., Busche, T., Reichert, J., Schubert, P., Goesmann, A., Kalinowski, J., Wilke, T., Kämpfer, P. y Glaeser, S.P. (2020). High diversity of *Vibrio* spp. associated with different ecological niches in a marine aquaria system and description of *Vibrio aquimaris* sp. nov. *Systematic and Applied Microbiology*, 43(5): 126123. doi: 10.1016/j.syapm.2020.126123.
- Fraser, M.W., Gleeson, D.B., Grierson, P.F., Laverock, B. y Kendrick, G.A. (2018). Metagenomic evidence of microbial community responsiveness to phosphorus and salinity gradients in seagrass sediments. *Frontiers in Microbiology*, 9: 1703. doi: 10.3389/fmicb.2018.01703.
- Furtado, A.L.S., Casper, P. y Esteves, F.A. (2001). Bacterioplankton abundance, biomass and production in a Brazilian coastal lagoon and in two German lakes. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 73(1): 38-49. doi: 10.1590/s0001-37652001000100005.
- Gaines, T.P. y Gaines, S.T. (1994). Soil texture effect on nitrate leaching in soil percolates. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 25(13-14): 2561-2570. doi: 10.1080/00103629409369207.
- García-Robledo, E., Corzo, A., García De Lomas, J. y Van Bergeijk, S.A. (2008). Biogeochemical effects of macroalgal decomposition on intertidal microbenthos: a microcosm experiment. *Marine Ecology Progress Series*, 356: 139-151. doi: 10.3354/meps07287.
- García, E. (2004). Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. 6^a ed. Instituto de Geografía Universidad Nacional Autónoma de México, México.

- Garcias-Bonet, N., Arrieta, J.M., Duarte, C.M. y Marbà, N. (2016). Nitrogen-fixing bacteria in Mediterranean seagrass (*Posidonia oceanica*) roots. *Aquatic Botany*, 131: 57-60. doi: 10.1016/j.aquabot.2016.03.002.
- Garcias-bonet, N., Fusi, M., Ali, M., Shaw, D.R., Saikaly, P.E. y Daffonchio, D. (2018). High denitrification and anaerobic ammonium oxidation contributes to net nitrogen loss in a seagrass ecosystem in the central Red Sea. *Biogeosciences*, 15: 7333-7346. doi: <https://doi.org/10.5194/bg-15-7333-2018>, 2018.
- Gil González, W.J., Mora Flórez, J.J. y Perez Londoño, S.M. (2014). Analisis del procesamiento de los datos de entrada para un localizador de fallas en sistemas de distribución. *Tecnura*, 18:64-75.
- Gillanders, B.M., Able, K.W., Brown, J.A., Eggleston, D.B. y Sheridan, P.F. (2003). Evidence of connectivity between juvenile and adult habitats for mobile marine fauna : an important component of nurseries. *Marine Ecology Progress Series*, 247: 281-295.
- Gilmartin, M. y Revelante, N. (1978). The phytoplankton characteristics of the barrier island lagoons of the Gulf of California. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 7(1): 29-47. doi: 10.1016/0302-3524(78)90055-5.
- Gómez-Acata, E.S., Teutli, C., Falcón, L.I., García-Maldonado, J.Q., Prieto-Davó, A., Yanez-Montalvo, A., Cadena, S., Chiappa-Carrara, X. y Herrera-Silveira, J.A. (2023). Sediment microbial community structure associated to different ecological types of mangroves in Celestún, a coastal lagoon in the Yucatan Peninsula, Mexico. *PeerJ*, 11: e14587. doi: 10.7717/peerj.14587.
- Gómez Matos, M., Martínez Balmori, D. y Coll García, Y. (2023). Alginate and their oligosaccharides from drifting brown algae: preparation and agricultural bioactivity. A review. *Revista Cubana de Química*, 35(1) Disponible en: <https://cubanaquimica.uo.edu.cu/index.php/cq/article/view/5297/4717> [consulta: 01 octubre 2023].
- Gonnea, M.E., Paytan, A. y Herrera-Silveira, J.A. (2004). Tracing organic matter sources and carbon burial in mangrove sediments over the past 160 years. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 61(2): 211-227. doi: 10.1016/j.ecss.2004.04.015.
- Gonzalez-Acosta, B., Bashan, Y., Hernandez-Saavedra, N.Y., Ascencio, F. y De La Cruz-Agüero, G. (2006). Seasonal seawater temperature as the major determinant for populations of culturable bacteria in the sediments of an intact mangrove in an arid region. *FEMS Microbiology Ecology*, 55(2): 311-321. doi: 10.1111/j.1574-6941.2005.00019.x.
- Guereca-Hernandez, leonor P. (1994). Contribuciones para la caracterización ecológica del estero del soldado, Guaymas, Sonora, México. Tesis Doctoral. Instituto Tecnológico y de Estudios Superiores de Monterrey, Campus Guaymas. México.
- Gupta, R.S., Patel, S., Saini, N. y Chen, S. (2020). Robust demarcation of 17 distinct bacillus species clades, proposed as novel bacillaceae genera, by phylogenomics and comparative genomic analyses: Description of *Robertmurraya kyonggiensis* sp. nov. and proposal for an emended genus bacillus limiting it o. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 70(11): 5753-5798. doi: 10.1099/ijsem.0.004475.
- Hajisamae, S. y Yeesin, P. (2014). Do habitat, month and environmental parameters affect shrimp assemblage in a shallow semi-enclosed tropical bay, Thailand? *Raffles Bulletin of Zoology*. 62: 107-114.
- Haldar, S. y Nazareth, S.W. (2018). Taxonomic diversity of bacteria from mangrove sediments of

- Goa : metagenomic and functional analysis. *3 Biotech*, 8(10): 1-10. doi: 10.1007/s13205-018-1441-6.
- Hall, L.M., Morris, L.J., Chamberlain, R.H., Hanisak, M.D., Virnstein, R.W., Paperno, R., Riegl, B., Ellis, L.R., Simpson, A. y Jacoby, C.A. (2022). Spatiotemporal patterns in the biomass of drift macroalgae in the Indian River lagoon, Florida, United States. *Frontiers in Marine Science*, 9:767440. doi: 10.3389/fmars.2022.767440.
- Hanusz, Z., Tarasinska, J. y Zielinski, W. (2016). Shapiro–Wilk test with known mean. *REVSTAT-Statistical Journal*, 14(1): 89-100.
- Harfmann, J., Kurobe, T., Bergamaschi, B., Teh, S. y Hernes, P. (2019). Plant detritus is selectively consumed by estuarine copepods and can augment their survival. *Scientific Reports*, 9(1): 1-9. doi: 10.1038/s41598-019-45503-6.
- Hashimoto, W., Maruyama, Y., Itoh, T., Mikami, B. y Murata, K. (2009). Bacterial system for alginate uptake and degradation. En: Rehm, B. (ed.), *Alginates: biology and applications. microbiology monographs* 13. 1ª ed. Springer, Heidelberg, Berlin. pp 73-95. doi: 10.1007/978-3-540-92679-5_3.
- Heijs, S.K. y Van Gernerden, H. (2000). Microbiological and environmental variables involved in the sulfide buffering capacity along a eutrophication gradient in a coastal lagoon (Bassin d'Arcachon, France). *Hydrobiologia*, 437: 121-131. doi: 10.1023/A:1026590520603.
- Herrera-Silveira, J., Morales-Ojeda, S.M., Mendoza-Martinez, J.E., Ramirez-Ramirez, J. y Cota Lucero, T. (2020). Pautas para la conservación y manejo de impactos ambientales en pastos marinos. En: Azuz-Adeath, I., Rodríguez-Cardozo, L., Alonso-Peinado, H. (eds.), *Gobernanza y manejo de las costas y mares ante la incertidumbre. Una guía para tomadores de decisiones*. 1ª ed. Universidad Autónoma de Campeche, RICOMAR, Campeche, México, pp 717-742.
- Hicks, N., Liu, X., Gregory, R., Kenny, J., Lucaci, A., Lenzi, L., Paterson, D.M. y Duncan, K.R. (2018). Temperature driven changes in benthic bacterial diversity influences biogeochemical cycling in coastal sediments. *Frontiers in Microbiology*, 9:1730. doi: 10.3389/fmicb.2018.01730.
- Holguin, G., Vazquez, P. y Bashan, Y. (2001). The role of sediment microorganisms in the productivity, conservation, and rehabilitation of mangrove ecosystems: An overview. *Biology and Fertility of Soils*, 33(4): 265-278. doi: 10.1007/s003740000319.
- Holm, G.E. y Sherman, J.M. (1921). Salt effects in bacterial growth I. Preliminary paper. *Journal of bacteriology*, 6(6): 511-519. doi: 10.1128/jb.6.6.511-519.1921.
- Hori, M., Bayne, C.J. y Kuwae, T. (2019). Blue Carbon: characteristics of the ocean's sequestration and storage ability of carbon dioxide. En: Kuwae, T. y Hori, M. (eds.), *Blue carbon in shallow coastal ecosystems, carbon dynamics, policy and implementation*. 1ª ed. Springer, Singapore, Singapore, pp 1-31.
- Hossain, M., Siddique, M.R.H., Abdullah, S.M.R., Saha, S., Ghosh, D.C., Rahman, M.S. y Limon, S.H. (2014). Nutrient dynamics associated with leaching and microbial decomposition of four abundant mangrove species leaf litter of the sundarbans, bangladesh. *Wetlands*, 34(3): 439-448. doi: 10.1007/s13157-013-0510-1.
- Howard, J., Hoyt, S., Isensee, K., Pidgeon, E. y Telszewski, M. (2014). Coastal Blue Carbon. Methods for assessing carbon stocks and emissions factors in mangroves, tidal salt marshes, and seagrass meadows. 1ª ed. Conservation International, Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, International Union for Conservation of Nature. Arlington, Virginia, United States.

- Howarth, R.W. (1988). Nutrient limitation of net primary production in marine ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19(1): 89-110. doi: 10.1146/annurev.es.19.110188.000513.
- Howarth, R.W., Marino, R., Lane, J. y Cole, J.J. (1988). Nitrogen fixation in freshwater, estuarine, and marine ecosystems. 1. Rates and importance. *Limnology and Oceanography*, 33(4 part 2): 669-687. doi: 10.4319/lo.1988.33.4part2.0669.
- Ibarra, J.T., Barreau, A. y Altamirano, T.A. (2013). Sobre plumas y folclore: presencia de las aves en refranes populares de Chile. *Boletín Chileno de Ornitología*, 19:12-22.
- Jackson, M.L. (1976). Análisis químico de suelos. 3ª ed. Ediciones Omega, Barcelona, España, pp. 67-90.
- Jacobs, J., Rhodes, M., Sturgis, B. y Wood, B. (2009). Influence of environmental gradients on the abundance and distribution of *Mycobacterium* spp. in a coastal lagoon estuary. *Applied and Environmental Microbiology*, 75(23): 7378-7384. doi: 10.1128/AEM.01900-09.
- Jensen, S.I., Kühl, M. y Priemé, A. (2007). Different bacterial communities associated with the roots and bulk sediment of the seagrass *Zostera marina*. *FEMS Microbiology Ecology*, 62(1): 108-117. doi: 10.1111/j.1574-6941.2007.00373.x.
- Ji, S., Wang, S., Tan, Y., Chen, X., Schwarz, W. y Li, F. (2012). An untapped bacterial cellulolytic community enriched from coastal marine sediment under anaerobic and thermophilic conditions. *FEMS Microbiology Letters*, 335(1): 39-46. doi: 10.1111/j.1574-6968.2012.02636.x.
- Johnson, J.A. y Newman, R.M. (2011). A comparison of two methods for sampling biomass of aquatic plants. *Journal of Aquatic Plant Management*, 49(1): 1-8.
- Jovanovic, Z., Pedersen, M. Ø., Larsen, M., Kristensen, E. y Glud, R.N. (2015). Rhizosphere O₂ dynamics in young *Zostera marina* and *Ruppia maritima*. *Marine ecology progress series*, 518: 95-105. doi: 10.3354/meps11041.
- Kaldy, J.E. (2014). Effect of temperature and nutrient manipulations on eelgrass *Zostera marina* L. from the Pacific Northwest, USA. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 453: 108-115. doi: 10.1016/j.jembe.2013.12.020.
- Kanerva, S., Kitunen, V., Kiikkilä, O., Loponen, J. y Smolander, A. (2006). Response of soil C and N transformations to tannin fractions originating from Scots pine and Norway spruce needles. *Soil Biology and Biochemistry*, 38: 1364-1374. doi: 10.1016/j.soilbio.2005.10.013.
- Kang, X., Zhao, X., Song, X., Wang, D., Shi, G., Duan, X., Chen, X. y Shen, G. (2023). Nitrogen removal by a novel strain *Priestia aryabhattai* KX-3 from East Antarctica under alkaline pH and low-temperature conditions. *Process Biochemistry*, 130: 674-684. doi: <https://doi.org/10.1016/j.procbio.2023.05.030>.
- Keddy, C.J. y Patriquin, D.G. (1978). An annual form of eelgrass in Nova Scotia. *Aquatic Botany*, 5: 163-170. doi: 10.1016/0304-3770(78)90059-1.
- Kellman, M. y Roulet, N. (1990). Nutrient flux and retention in a tropical sand-dune succession. *Journal of Ecology*, 78(3): 664-676.
- Kennish, M. y Paerl, H. (2010). Coastal Lagoons: Critical Habitats of Environmental Change. , 1ª ed. CRC press, New Jersey, United States.
- Kim, B.K., Lee, B.H., Lee, Y.J., Jin, I.H., Chung, C.H. y Lee, J.W. (2009). Purification and characterization of carboxymethylcellulase isolated from a marine bacterium, *Bacillus subtilis* subsp. *subtilis* A-53. *Enzyme and Microbial Technology*, 44(6-7): 411-416. doi: 10.1016/j.enzmictec.2009.02.005.

- Kjerfve, B. (1994). Coastal Lagoons. En: Kjerfve, B. (ed.), Coastal lagoon processes. Elsevier Oceanography Series 60. 1ª ed. Elsevier, South Carolina, Columbia, United States, pp 1-8.
- Kjerfve, B. y Magill, K. (1989). Geographic and hydrodynamic characteristics of shallow coastal lagoons. *Marine Geology*, 88(3-4): 187-199. doi: 10.1016/0025-3227(89)90097-2.
- Knoppers, B. (1994). Aquatic primary production in coastal lagoons. En: Kjerfve, B. (ed.), Coastal lagoon processes. Elsevier Oceanography Series 60. 1ª ed. Elsevier, South Carolina, Columbia, United States, pp 243-286.
- Kovalenko, K.E., Thomaz, S.M. y Warfe, D.M. (2012). Habitat complexity: Approaches and future directions. *Hydrobiologia*, 685(1): 1-17. doi: 10.1007/s10750-011-0974-z.
- Krause-Jensen, D., Lavery, P., Serrano, O., Marba, N., Masque, P. y Duarte, C.M. (2018). Sequestration of macroalgal carbon: The elephant in the blue carbon room. *Biology Letters*, 14(6). doi: 10.1098/rsbl.2018.0236.
- Kristensen, E. (1994). Decomposition of macroalgae, vascular plants and sediment detritus in seawater: Use of stepwise thermogravimetry. *Biogeochemistry*, 26(1): 1-24. doi: 10.1007/BF02180401.
- Kristensen, E., Bouillon, S., Dittmar, T. y Marchand, C. (2008). Organic carbon dynamics in mangrove ecosystems: A review. *Aquatic Botany*, 89(2): 201-219. doi: 10.1016/j.aquabot.2007.12.005.
- Lankford, R.R. (1977). Coastal lagoons of México: their origin and classification. En: Wiley, M. (ed.), Estuarine processes, Academic press, New York, United States, pp 182-215.
- Lewis, D.W. y McConchie, D. (1984). Practical Sedimentology. 2ª ed. Springer New York, New York, United States.
- Li, Y., Zheng, Y., Zhang, Y., Yang, Y., Wang, P., Imre, B., Wong, A.C.Y., Hsieh, Y.S.Y. y Wang, D. (2021). Brown algae carbohydrates: Structures, pharmaceutical properties, and research challenges. *Marine Drugs*, 19(11): 1-21. doi: 10.3390/md19110620.
- Liao, J.X., Yeh, H. y Mok, H.K. (2016). Do the abundance, diversity, and community structure of sediment meiofauna differ among seagrass species?. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom*, 96(3): 725-735. doi: 10.1017/S0025315415000879.
- Lipson, D.A., Schmidt, S.K. y Monson, R.K. (1999). Links between microbial population dynamics and nitrogen availability in an alpine ecosystem. *Ecology*, 80(5): 1623-1631. doi: 10.1890/0012-9658(1999)080[1623:LBMPDA]2.0.CO;2.
- Lirman, D., Deangelo, G., Serafy, J., Hazra, A., Smith Hazra, D., Herlan, J., Luo, J., Bellmund, S., Wang, J. y Clausing, R. (2008). Seasonal changes in the abundance and distribution of submerged aquatic vegetation in a highly managed coastal lagoon. *Hydrobiologia*, 596(1): 105-120. doi: 10.1007/s10750-007-9061-x.
- Littler, M.M. y Littler, D.S. (1984). Relationships between macroalgal functional form groups and substrata stability in a subtropical rocky-intertidal system. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 74(1): 13-34. doi: 10.1016/0022-0981(84)90035-2.
- Liu, S., Jiang, Z., Deng, Y., Wu, Y., Zhang, J., Zhao, C., Huang, D., Huang, X. y Trevathan-tackett, SM. (2018). Effects of nutrient loading on sediment bacterial and pathogen communities within seagrass meadows. 7(5): e00600. doi: 10.1002/mbo3.600.
- Liu, S., Jiang, Z., Wu, Y., Zhang, J., Arbi, I., Ye, F., Huang, X. y Macreadie, P.I. (2017a). Effects of nutrient load on microbial activities within a seagrass-dominated ecosystem: Implications of changes in seagrass blue carbon. *Marine Pollution Bulletin*, 117(1-2): 214-221. doi: 10.1016/j.marpolbul.2017.01.056.

- Liu, S., Jiang, Z., Zhang, J., Wu, Y., Huang, X. y Macreadie, P.I. (2017b). Sediment microbes mediate the impact of nutrient loading on blue carbon sequestration by mixed seagrass meadows. *Science of the Total Environment*, 599-600: 1479-1484. doi: 10.1016/j.scitotenv.2017.05.129.
- Liu, X., Ren, B., Chen, M., Wang, H., Kokare, C.R., Zhou, X., Wang, J., Dai, H., Song, F., Liu, M., Wang, J., Wang, S. y Zhang, L. (2010). Production and characterization of a group of bioemulsifiers from the marine *Bacillus velezensis* strain H3. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 87(5): 1881-1893. doi: 10.1007/s00253-010-2653-9.
- Liu, Y., Lai, Q., Du, J. y Shao, Z. (2017c). Genetic diversity and population structure of the *Bacillus cereus* group bacteria from diverse marine environments. *Scientific Reports*, 7(1): 1-11. doi: 10.1038/s41598-017-00817-1.
- Lluch-Cota, S.E. (2000). Coastal upwelling in the eastern Gulf of California. *Oceanologica Acta*, 23(6): 731-740. doi: 10.1016/S0399-1784(00)00121-3.
- Lopez-Calderon, J.M., Riosmena-Rodríguez, R., Torre, J., Meling, A. y Basurto, X. (2016). *Zostera marina* meadows from the Gulf of California: conservation status. *Biodiversity and Conservation*, 25(2): 261-273. doi: 10.1007/s10531-016-1045-6.
- Lopez-Gonzalez, N., Morales, J.A., Borrego, J. y Carro, B. (2006). Variación estacional de las características texturales en los sedimentos intermareales del estuario de los ríos Tinto y Odiel (SO España). *Geogaceta*, 40: 291-294.
- Loría-Naranjo, M., Sibaja-Cordero, J.A. y Cortés, J. (2019). Mangrove leaf litter decomposition in a seasonal tropical environment. *Journal of Coastal Research*, 35(1): 122-129. doi: 10.2112/JCOASTRES-D-17-00095.1.
- Lozupone, C.A. y Knight, R. (2007). Global patterns in bacterial diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(27): 11436-11440. doi: 10.1073/pnas.0611525104.
- Lü, S., Wang, X. y Han, B. (2009). A field study on the conversion ratio of phytoplankton biomass carbon to chlorophyll-a in Jiaozhou Bay, China. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 27(4): 793-805. doi: 10.1007/s00343-009-9221-0.
- Madigan, M.T., Martinko, J.M., Bender, K.S., Buckley, D.H. y Stahl, D.A. (2015). Brock. Biología de los microorganismos. 14ª ed. Pearson Educacion S.A., Madrid, España.
- Maghnia, D., Adoudj, F. y Arezki, A.A. (2023). A novel *Niallia nealsonii* bacteria degrading phenol isolated from oum Ghellaz lake shore soil in Northern Algeria. *Ukrainian Journal of Ecology*, 13(2): 37-43. doi: 10.15421/2023_428.
- Maie, N., Pisani, O. y Jaffe, R. (2008). Mangrove tannins in aquatic ecosystems : Their fate and possible influence on dissolved organic carbon and nitrogen cycling. 53(1): 160-171.
- Marik, D., Sharma, P., Singh Chauhan, N., Jangir, N., Singh, S., Vema, D., Mukherjee, M., Abiala, M., Roy, C., Pankaj, Y. y Sadhukhan, A. (2023). *Peribacillus frigotolerans* T7-ITJ, a potencial biofertilizer, induces plant growth-promoting genes of *Arabidopsis thaliana*. *bioRxiv*, 2023(12). doi: <https://doi.org/10.1101/2023.12.09.570910>.
- Martins, I., Pardal, M.Â., Lillebo, A.I., Flindt, M.R. y Marques, J.C. (2001). Hydrodynamics as a major factor controlling the occurrence of green macroalgal blooms in a eutrophic estuary: A case study on the influence of precipitation and river management. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 52(2): 165-177. doi: 10.1006/ecss.2000.0708.
- Mata-Ángeles, J.A., Casillas-Hernandez, R., Ruiz-Ruiz, T.M. y Arreola-Lizarraga, J.A. (2019). Estado trófico del estero El Soldado, Sonora, México. En: Paz, F., Velasquez, A. y Rojo, M.

- (eds.), Estado actual del conocimiento del ciclo del carbono y sus interacciones en México: síntesis a 2019. serie síntesis nacionales. 1ª ed. Programa Mexicano del Carbono. Texcoco, Estado de México, México, pp 365-370.
- McGlathery, K.J., Sundbäck, K. y Anderson, I.C. (2007). Eutrophication in shallow coastal bays and lagoons: The role of plants in the coastal filter. *Marine Ecology Progress Series*, 348: 1-18. doi: 10.3354/meps07132.
- McKnight, P.E. y Najab, J. (2010). Kruskal-Wallis Test. En: Weiner, I.B., y Craighead, W.E. (eds.), *The Corsini Encyclopedia of Psychology*. 4th ed, John Wiley, United Sates. doi: 10.1002/9780470479216.corpsy0491.
- McKnight, D.M. y Aiken, G.R. (1998). Sources and age of aquatic humus. En: Hessen, D.O. y Tranvik, L.J. (eds.), *Aquatic humic substances. Ecological studies (analysis and synthesis)* 133, 1st ed. Springer, Berlin, Heidelberg, pp 9-39.
- McLusky, D.S. y Elliot, M. (2004). *The estuarine ecosystem: ecology, threats and management*. 1st ed. Oxford University Press, New York. United Sates.
- Medina-Galván, J., Osuna-Martínez, C.C., Padilla-Arredondo, G., Frías-Espéricueta, M.G., Barraza-Guardado, R.H. y Arreola-Lizárraga, J.A. (2021). Comparing the biogeochemical functioning of two arid subtropical coastal lagoons: the effect of wastewater discharges. *Ecosystem Health and Sustainability*, 7(1). doi: 10.1080/20964129.2021.1892532.
- Mehnaz, S., Mirza, M.S., Haurat, J., Bally, R., Normand, P., Bano, A. y Malik, K.A. (2001). Isolation and 16S rRNA sequence analysis of the beneficial bacteria from the rhizosphere of rice. *Canadian Journal of Microbiology*, 47(2): 110-117. doi: 10.1139/w00-132.
- Meier, C., Wehrli, B. y Van Der Meer, J.R. (2008). Seasonal fluctuations of bacterial community diversity in agricultural soil and experimental validation by laboratory disturbance experiments. *Microbial Ecology*, 56(2): 210-222. doi: 10.1007/s00248-007-9337-8.
- Meling-lópez, A.E. e Ibarra-Obando, S.E. (1999). Annual life cycles of two *Zostera marina* L. populations in the Gulf of California contrasts in. *Aquatic Botany*, 65: 59-69.
- Mendes, L.W. y Tsai, S.M. (2014). Variations of bacterial community structure and composition in mangrove sediment at different depths in Southeastern Brazil. *Diversity*, 6(4): 827-843. doi: 10.3390/d6040827.
- Mendoza-Salgado, R.A., Lechuga-Devéze, C.H. y Ortega-Rubio, A. (2005). Identifying rainfall effects in an arid Gulf of California coastal lagoon. *Journal of Environmental Management*, 75(2): 183-187. doi: 10.1016/j.jenvman.2004.10.008.
- Mishra, R.R., Swain, M.R., Dangar, T.K. y Thatoi, H. (2012). Diversity and seasonal fluctuation of predominant microbial communities in Bhitarkanika, a tropical mangrove ecosystem in India. *Revista de Biología Tropical*, 60(2): 909-924. doi: 10.15517/rbt.v60i2.4026.
- Monbet, Y. (1992). Control of phytoplankton biomass in estuaries: A comparative analysis of microtidal and macrotidal estuaries. *Estuaries*, 15(4): 563-571. doi: 10.2307/1352398.
- Moore, K.A. y Wetzel, R.L. (2000). Seasonal variations in eelgrass (*Zostera marina* L.) responses to nutrient enrichment and reduced light availability in experimental ecosystems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 244(1): 1-28. doi: 10.1016/S0022-0981(99)00135-5.
- Moreno-Casasola, P. y Warner, B. (2009). Breviario para describir, observar y manejar humedales. En: Piña-Martínez, J.A., Flores, I., Valderrama, A., Sánchez-Vigil, G. y Cázares, E. (eds.), *Serie Costa Sustentable*. 1ª ed. RAMSAR Instituto de Ecología A.C., CONANP, US Fish and Wildlife Service US State Department, Xalapa, Veracruz, México.

- Moriarty, D.J.W. y Pollard, P.C. (1982). Diel variation of bacterial productivity in seagrass (*Zostera capricorni*) beds measured by rate of thymidine incorporation into DNA. *Marine Biology*, 72(2): 165-173. doi: 10.1007/BF00396917.
- Murphy, S.L. y Tate, R.L. (1996). Bacterial movement through soil. En: Stotzky, G. (ed.), *Soil biochemistry* 9. 1st ed. CRC press, Florida, United States, pp 253-286.
- Nellemann, C., Corcoran, E., Duarte, C.M., De Young, C., Fonseca, L.E. y Young, D. (2010). Blue carbon: The role of healthy oceans in binding carbon. A rapid response assessment. 1st ed. United Nations Environment Programme, GRID-Arendal, Birkeland Trykkeri AS, Norway.
- Núñez-López, R.A. y Casas Valdez, M. (1998). Seasonal variation of seaweed biomass in San Ignacio lagoon, Baja California Sur, México. *Botanica Marina*, 41(4): 421-426. doi: 10.1515/botm.1998.41.1-6.421.
- Obrador, B., Pretus, J.L. y Menéndez, M. (2007). Spatial distribution and biomass of aquatic rooted macrophytes and their relevance in the metabolism of a Mediterranean coastal lagoon. *Scientia Marina*, 71(1): 57-64. doi: 10.3989/scimar.2007.71n157.
- Osman, J.R., Regard, C., Badel, C., Fernandes, G. y DuBow, M.S. (2019). Variation of bacterial biodiversity from saline soils and estuary sediments present near the Mediterranean Sea coast of Camargue (France). *Antonie van Leeuwenhoek, International Journal of General and Molecular Microbiology*, 112(3): 351-365. doi: 10.1007/s10482-018-1164-z.
- Paillié, M.E. (2012). Determinación de la actividad celulolítica, ligninolítica y amilolítica de actinobacterias aisladas de suelo rizosférico de trébol blanco. Tesis Doctoral. Pontificia Universidad Javeriana. Facultad de ciencias. Bogotá D.C., Colombia.
- Parkes, R.J. y Taylor, J. (1983). The relationship between fatty acid distributions and bacterial respiratory types in contemporary marine sediments. *Estuarine, coastal and Shelf Science*, 16:173-189.
- Parsons, T.R., Maita, Y. y Lalli, C.M. (1984). A manual of chemical & biological methods for seawater analysis. 1st ed. Pergamon press, Oxford, England.
- Paul, M., Dinesh, A. y Mathew, J. (2023). Chitinase production by marine bacterium *Pseudomonas putida* Mb12 in free and immobilised form: A comparative investigation. *Fishery Technology*, 60(1): 0015-3001.
- Pendleton, L., Donato, D.C., Murray, B.C., Crooks, S., Jenkins, W.A., Sifleet, S., Craft, C., Fourqurean, J.W., Kauffman, J.B., Marbà, N., Megonigal, P., Pidgeon, E., Herr, D., Gordon, D. y Baldera, A. (2012). Estimating global «blue carbon» emissions from conversion and degradation of vegetated coastal ecosystems. *PLoS ONE*, 7(9). doi: 10.1371/journal.pone.0043542.
- Pepper, I.L., Gerba, C.P. y Gentry, T.J. (2015). Introduction to environmental microbiology. 3rd ed. Academic press, United States.
- Pérez-Ruzafa, A., Pérez-Ruzafa, I.M., Newton, A. y Marcos, C. (2019). Coastal lagoons: environmental variability, ecosystem complexity, and goods and services uniformity. En: Wolanski, E., Day, J.W., Elliot, M. y Ramachandra, R. (eds.), *Coasts and estuaries: The future*. 1st ed. Elsevier Inc., United States. pp 253-276.
- Phleger, F.B. (1981). A review of some general features of coastal lagoons. *UNESCO Technical Papers in Marine Science*, 33.
- Piñón-Gimate, A., Páez-Osuna, F., Serviere-Zaragoza, E. y Casas-Valdez, M. (2012). Macroalgal blooms in coastal lagoons of the Gulf of California eco-region: A summary of current knowledge. *Botanica Marina*, 55(2): 129-142. doi: 10.1515/BOT.2011.101.

- Piñón-Gimate, A., Serviere-Zaragoza, E., Ochoa-Izaguirre, M.J. y Páez-Osuna, F. (2008). Species composition and seasonal changes in macroalgal blooms in lagoons along the southeastern Gulf of California. *Botanica Marina*, 51(2): 112-123. doi: 10.1515/BOT.2008.013.
- Polymenakou, P.N., Bertilsson, S., Tselepides, A. y Stephanou, E.G. (2005). Links between geographic location, environmental factors, and microbial community composition in sediments of the Eastern Mediterranean Sea. *Microbial Ecology*, 49(3): 367-378. doi: 10.1007/s00248-004-0274-5.
- Prasad, M.H.K., Ganguly, D., Paneerselvam, A., Ramesh, R. y Purvaja, R. (2019). Seagrass litter decomposition: an additional nutrient source to shallow coastal waters. *Environmental Monitoring and Assessment*, 191(1). doi: 10.1007/s10661-018-7127-z.
- Pugh, D.T. y Rayner, R.F. (1981). The tidal regimes of three indian ocean atolls and some ecological implications. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 13(4): 389-407. doi: 10.1016/S0302-3524(81)80036-9.
- Raeder, U. y Broda, P. (1985). Rapid preparation of DNA from filamentous fungi. *Letters in Applied Microbiology*, 1(1): 17-20. doi: 10.1111/j.1472-765X.1985.tb01479.x.
- Ramos e Silva, C.A., Oliveira, S.R., Rêgo, R.D.P. y Mozeto, A.A. (2007). Dynamics of phosphorus and nitrogen through litter fall and decomposition in a tropical mangrove forest. *Marine Environmental Research*, 64(4): 524-534. doi: 10.1016/j.marenvres.2007.04.007.
- Raven, J. (2018). Blue carbon: Past, present and future, with emphasis on macroalgae. *Biology Letters*, 14(10): 1-5. doi: 10.1098/rsbl.2018.0336.
- Reizopoulou, S., Simboura, N., Barbone, E., Aleffi, F., Basset, A. y Nicolaidou, A. (2014). Biodiversity in transitional waters: Steeper ecotone, lower diversity. *Marine Ecology*, 35(SUPPL1): 78-84. doi: 10.1111/maec.12121.
- Rigonato, J., Kent, A.D., Gumiere, T., Branco, L.H.Z., Andreote, F.D. y Fiore, M.F. (2018). Temporal assessment of microbial communities in soils of two contrasting mangroves. *Brazilian Journal of Microbiology*, 49(1): 87-96. doi: 10.1016/j.bjm.2017.04.008.
- Ristori, G.G., Sparvoli, E., de Nobili, M. y D'Acqui, L.P. (1992). Characterization of organic matter in particle-size fractions of Vertisols. *Geoderma*, 54(1-4): 295-305. doi: 10.1016/0016-7061(92)90111-J.
- Rivera-Monroy, V.H. y Twilley, R.R. (1996). The relative role of denitrification and immobilization in the fate of inorganic nitrogen in mangrove sediments (Terminos Lagoon, Mexico). *Limnology and Oceanography*, 41(2): 284-296. doi: 10.4319/lo.1996.41.2.0284.
- Robles-Tamayo, C.M., García-Morales, R., Valdez-Holguín, J.E., Figueroa-Preciado, G., Herrera-Cervantes, H., López-Martínez, J. y Enríquez-Ocaña, L.F. (2020). Chlorophyll *a* concentration distribution on the mainland coast of the Gulf of California, Mexico. *Remote Sensing*, 12(8). doi: 10.3390/RS12081335.
- Rocha, L.L., Colares, G.B., Nogueira, V.L.R., Paes, F.A. y Melo, V.M.M. (2016). Distinct habitats select particular bacterial communities in mangrove sediments. *International Journal of Microbiology*, 2016. doi: 10.1155/2016/3435809.
- Rodríguez-Gallego, L., Sabaj, V., Masciadri, S., Kruk, C., Arocena, R. y Conde, D. (2014). Salinity as a major driver for submerged aquatic vegetation in coastal lagoons: a multi-year analysis in the subtropical Laguna de Rocha. *Estuaries and Coasts*, 38(2): 451-465. doi: 10.1007/s12237-014-9842-1.
- Rodríguez Zúñiga, M.T., Villeda-Chávez, E., Vázquez-Lule, A.D., Bejarano, M., Cruz López, M.I., Olguín, M., Villela Gaytán, S.A. y Flores, R. (2018). Métodos para la caracterización de los

- manglares mexicanos: Un enfoque espacial multiescala. 1ª ed. Comisión Nacional Para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Ciudad de Mexico.
- Rosales-Grano, P., Dworak, J.A. y Burrola-Sánchez, M.S. (2023). Mareas y corrientes en el estero El Soldado. *Áreas Naturales Protegidas Scripta*, 9(3): 27-48. doi: DOI:10.18242/anpscripta.2023.09.09.03.0003.
- Ruiz-Ruiz, T.M., Arreola-Lizárraga, J.A., Morquecho, L., Mendez-Rodríguez, L.C., Martínez-López, A. y Mendoza-Salgado, R.A. (2017). Detecting eutrophication symptoms in a subtropical semi-arid coastal lagoon by means of three different methods. *Wetlands*, 37(6): 1105-1118. doi: 10.1007/s13157-017-0944-y.
- Ruiz-Ruiz, T.M., Arreola-Lizárraga, J.A., Morquecho, L., Mendoza-Salgado, R.A., Martínez-López, A., Méndez-Rodríguez, L.C. y Enríquez-Flores, J. (2016). Assessment of eutrophication in a subtropical lagoon in the Gulf of California. *Aquatic Ecosystem Health and Management*, 19(4): 382-392. doi: 10.1080/14634988.2016.1242950.
- Sadchikov, A.P. y Ostroumov, S.A. (2017). Issues of the study of detritus in aquatic systems. *Russian Journal of General Chemistry*, 87(13): 3244-3249. doi: 10.1134/S1070363217130199.
- Safahieh, A., Lamoochi, R., Salamat, N. y Abyar, H. (2014). Isolation and Identification of *Bacillus firmus* from the Marine Sediments of Imam Khomeini Port and Study Its Ability in Biosorption of Lead. *Oceanography*, 5(17): 11-19.
- Saggu, S.K. y Mishra, P.C. (2017). Characterization of thermostable alkaline proteases from *Bacillus infantis* SKS1 isolated from garden soil. *PLoS ONE*, 12(11): 1-18. doi: 10.1371/journal.pone.0188724.
- Sala-Sanchez, S.I. y Valadez-Moctezuma, E. (2014). Caracterización e identificación molecular de bacterias aisladas de kefir. *Agro Productividad*, 7(3): 12-20.
- Sánchez-Carrillo, S., Sánchez-Andrés, R., Alatorre, L.C., Angeler, D.G., Álvarez-Cobelas, M. y Arreola-Lizárraga, J.A. (2009). Nutrient fluxes in a semi-arid microtidal mangrove wetland in the Gulf of California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 82(4): 654-662. doi: 10.1016/j.ecss.2009.03.002.
- Santamaría-Gallegos, N.A., Sánchez-Lizaso, J.L. y Félix-Pico, E.F. (2000). Phenology and growth cycle of annual subtidal eelgrass in a subtropical locality. *Aquatic Botany*, 66(4): 329-339. doi: 10.1016/S0304-3770(99)00082-0.
- Santos, R., Silva, J., Alexandre, A., Navarro, N., Barrón, C. y Duarte, C.M. (2004). Ecosystem metabolism and carbon fluxes of a tidally-dominated coastal lagoon. *Estuaries*, 27(6): 977-985. doi: 10.1007/BF02803424.
- Santoyo, G., Hernández-Pacheco, C., Hernández-Salmerón, J. y Hernández-León, R. (2017). The role of abiotic factors modulating the plant-microbe-soil interactions: Toward sustainable agriculture. A review. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 15(1): 1-15. doi: 10.5424/sjar/2017151-9990.
- Saravanakumar, A., Rajkumar, M., Serebiah, S.J. y Thivakaran, G.A. (2008). Seasonal variations in physico-chemical characteristics of water, sediment and soil texture in arid zone mangroves of Kachchh-Gujarat. *Journal of Environmental Biology*, 29(5): 725-732.
- Saravanakumar, K., Anburaj, R., Gomathi, V. y Kathiresan, K. (2016). Ecology of soil microbes in a tropical mangrove forest of south east coast of India. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 8: 73-85. doi: 10.1016/j.bcab.2016.08.010.
- Schindler Wildhaber, Y., Liechti, R. y Alewell, C. (2012). Organic matter dynamics and stable

- isotope signature as tracers of the sources of suspended sediment. *Biogeosciences*, 9(6): 1985-1996. doi: 10.5194/bg-9-1985-2012.
- Schlesinger, W.H. (1977). Carbon balance in terrestrial detritus. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8(1): 51-81. doi: 10.1146/annurev.es.08.110177.000411.
- Schoschina, E.V., Makarov, V.N., Voskoboynikov, G.M. y Van Den Hoek, C. (1996). Growth and reproductive phenology of nine intertidal algae on the Murman coast of the Barents Sea. *Botanica Marina*, 39(2): 83-93. doi: 10.1515/botm.1996.39.1-6.83.
- Seymour, J.R., Laverock, B., Nielsen, D.A., Trevathan-Tackett, S.M., y Macreadi, P.I. (2018). The Microbiology of Seagrasses. En: Larkum, A., Kendrick, G. y Ralph, P. (eds.), *Seagrasses of Australia: structure, ecology and conservation*. 1st ed. Springer International Publishing, Crawley, Australia, pp 343-392.
- Sherman, J.M. y Holm, G.E. (1922). Salt effects in bacterial growth II. The growth of bact. coli in relation to H-ion concentration. *Journal of bacteriology*, 7(5): 465-470. doi: 10.1128/jb.7.5.465-470.1922.
- Sherman, J.M., Holm, G.E. y Albus, W.R. (1922). Salt effects in bacterial growth III. Salt effects in relation to the lag period and velocity of growth. *Journal of Bacteriology*, 7(6): 583-588. doi: 10.1128/jb.7.6.583-588.1922.
- Shieh, W.Y. y Simidu, U. (1986). Heterotrophic bacteria associated with eelgrass *Zostera marina* rhizosphere and their antibacterial activity. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 52(12): 2143-2147. doi: <https://doi.org/10.2331/suisan.52.2143>.
- Silver, W.L., Neff, J., McGroddy, M., Veldkamp, E., Keller, M. y Cosme, R. (2000). Effects of soil texture on belowground carbon and nutrient storage in a lowland Amazonian forest ecosystem. *Ecosystems*, 3(2): 193-209. doi: 10.1007/s100210000019.
- Soloranzo. (1969). Determination of ammonia in natural waters by the phenolhypochlorite method. *Limnology and Oceanography*, 14(5): 799-801. doi: <https://doi.org/10.4319/lo.1969.14.5.0799>.
- Strickland, J.D. y Parson, T.R. (1972). *A practical handbook of seawater analysis*. 2nd ed. Fisheries Research Board of Canada, Ottawa, Canada.
- Sun, Y., Song, Z., Zhang, H., Liu, P. y Hu, X. (2020). Seagrass vegetation affect the vertical organization of microbial communities in sediment. *Marine Environmental Research*, 162: 105174. doi: 10.1016/j.marenvres.2020.105174.
- Suyama, K., Yamamoto, H., Naganawa, T., Iwata, T. y Komada, H. (1993). A plate count method for aerobic cellulose decomposers in soil by Congo red staining. *Soil Science and Plant Nutrition*, 39(2): 361-365. doi: 10.1080/00380768.1993.10417008.
- Swaney, D.P., Smith, S.V. y Wulff, F. (2011). The LOICZ biogeochemical modeling protocol and its application to estuarine ecosystems. En: Baird, D., y Treatise, M. E. (eds.), *Estuarine and coastal science*. Elsevier, Amsterdam, pp 135-159.
- Taghavi, S., Montazeri, E.A., Zekavati, R., Roomiani, L. y Saffarian, P. (2023). Identification of a new compound (4-Fluoro-2-Trifluoromethyl Imidazole) extracted from a new halophilic *Bacillus aquimaris* Strain Persiangulf TA2 isolated from the Northern Persian Gulf with Broad-Spectrum Antimicrobial Effect. *Iranian Journal of Biotechnology*, 21(4): 121-132. doi: 10.30498/ijb.2023.338788.3359.
- Tarquinio, F., Bourgoire, J., Koenders, A., Laverock, B., Säwström, C. y Hyndes, GA. (2018). Microorganisms facilitate uptake of dissolved organic nitrogen by seagrass leaves. *ISME Journal*, 12(11): 2796-2800. doi: 10.1038/s41396-018-0218-6.

- Tarquino, F., Hyndes, G.A., Laverock, B., Koenders, A. y Sävström, C. (2019). The seagrass holobiont: understanding seagrass-bacteria interactions and their role in seagrass ecosystem functioning. *FEMS Microbiology Letters*, 366(6): fnz057. doi: <https://doi.org/10.1093/femsle/fnz057>.
- Thompson, C.E., Beys-da-Silva, W.O., Santi, L., Berger, M., Vainstein, M.H., Guimarães, J.A. y Vasconcelos, A.T.R. (2013). A potential source for cellulolytic enzyme discovery and environmental aspects revealed through metagenomics of Brazilian mangroves. *AMB Express*, 3: 1-35. doi: 10.1186/2191-0855-3-65.
- Thorne-Miller, B., Harlin, M.M., Thursby, G.B., Brady-Campbell, M.M. y Dworetzky, B.A. (1983). Variations in the distribution and biomass of submerged macrophytes in five coastal lagoons in Rhode Island, U.S.A. *Botanica Marina*, 26(5): 231-242. doi: 10.1515/botm.1983.26.5.231.
- Thresher, R.E., Nichols, P.D., Gunn, J.S., Bruce, B.D. y Furlani, D.M. (1992). Seagrass detritus as the basis of a coastal planktonic food chain. *Limnology and Oceanography*, 37(8): 1754-1758. doi: 10.4319/lo.1992.37.8.1754.
- Torres, J.R., Sánchez-Mejía, Z.M., Arreola-Lizárraga, J.A., Galindo-Félix, J.I., Mascareño-Grijalva, J.J. y Rodríguez-Pérez, G. (2022). Environmental factors controlling structure, litter productivity, and phenology of mangroves in arid region of the Gulf of California. *Acta Oecologica*, 117:103861. doi: 10.1016/j.actao.2022.103861.
- Torres, J.R., Sanchez-Mejia, Z.M., Arreola-Lizárraga, J.A., Yépez, E.A., Reynaga-Franco, F. y Choix, F.J. (2021). Root biomass and productivity in subtropical arid mangroves from the Gulf of California. *Rhizosphere*, 18:100356. doi: 10.1016/j.rhisph.2021.100356.
- Toshihiro, M., Isao, K., Hiroya, Y. y Hitoshi, I. (1998). Accumulation and transport of seagrass-derived organic matter in reef flat sediment of Green Island, Great Barrier Reef. *Marine Ecology Progress Series*, 175: 251-259.
- Trevathan-Tackett, S.M., Jeffries, T.C., Macreadie, P.I., Manojlovic, B. y Ralph, P. (2020). Long-term decomposition captures key steps in microbial breakdown of seagrass litter. *Science of the Total Environment*, 705:135806. doi: 10.1016/j.scitotenv.2019.135806.
- Trevathan-Tackett, S.M., Seymour, J.R., Nielsen, D.A., Macreadie, P.I., Jeffries, T.C., Sanderman, J., Baldock, J., Howes, J.M., Steven, A.D.L. y Ralph, P.J. (2017). Sediment anoxia limits microbial-driven seagrass carbon remineralization under warming conditions. *FEMS Microbiology Ecology*, 93(6): 1-15. doi: 10.1093/femsec/fix033.
- Turner, T.R., James, E.K. y Poole, P.S. (2013). The plant microbiome. *Genome Biology*, 14(6): 1-10. doi: 10.1186/gb-2013-14-6-209.
- Twilley, R.R., Castañeda-Moya, E., Rivera-Monroy, V.H. y Rovai, A. (2017). Productivity and carbon dynamics in mangrove wetlands. En: Rivera-Monroy, V., Lee, S., Kristensen, E., Twilley, R. (eds.), *Mangrove ecosystems: A global biogeographic perspective: structure, function, and services*. Springer, New York, United States, pp 113-162.
- Ugarelli, K., Chakrabarti, S., Laas, P. y Stingl, U. (2017). The seagrass holobiont and its microbiome. *Microorganisms*, 5(4): 81. doi: 10.3390/microorganisms5040081.
- Valderrama Martín, J.M., Ortigosa, F. y Cañas, R.A. (2020). Métodos de secuenciación de ácidos nucleicos: Primera generación. *Encuentros en la Biología*, 13(173): 19-25. doi: <https://doi.org/10.24310/enbio.v13i173.17342>.
- Valenzuela-Siu, M., Arreola-Lizárraga, J.A., Sánchez-Carrillo, S. y Padilla-Arredondo, G. (2007). Flujos de nutrientes y metabolismo neto de la laguna costera Lobos, México. *Hidrobiológica*, 17(3): 193-202.

- Valle-Levinson, A., Delgado, J.A. y Atkinson, L.P. (2001). Reversing water exchange patterns at the entrance to a semiarid coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 53(6): 825-838. doi: 10.1006/ecss.2000.0813.
- Van Der Valk, A.G. y Attiwill, P.M. (1984). Acetylene reduction in an *Avicennia marina* community in Southern Australia. *Australian Journal of Botany*, 32(2): 157-164. doi: 10.1071/BT9840157.
- van Lent, F. y Verschuure, J.M. (1994). Intraspecific variability of *Zostera marina* L. (eelgrass) in the estuaries and lagoons of the southwestern Netherlands. I. Population dynamics. *Aquatic Botany*, 48(1): 31-58. doi: 10.1016/0304-3770(94)90072-8.
- Varadachari, C. y Ghosh, K. (1984). On humus formation. *Plant and Soil*, 77(2-3): 305-313. doi: 10.1007/BF02182933.
- Vargas-González, H.H., Arreola-Lizárraga, J.A., García-Hernández, J., Mendoza-Salgado, R.A., Zenteno-Savín, T. y Méndez-Rodríguez, L.C. (2017). Calidad de sedimentos asociada a actividades antrópicas en lagunas costeras semiáridas subtropicales de la costa central este del Golfo de California. *Revista Internacional de Contaminacion Ambiental*, 33(Special Issue 1): 7-22. doi: 10.20937/RICA.2017.33.esp02.01.
- Vazquez, P., Holguin, G., Puente, M.E., Lopez-Cortes, A. y Bashan, Y. (2000). Phosphate-solubilizing microorganisms associated with the rhizosphere of mangroves in a semiarid coastal lagoon. *Biology and Fertility of Soils*, 30(5-6): 460-468. doi: 10.1007/s003740050024.
- Veiga, M., Esparis, A. y Fabregas, J. (1983). Isolation of Cellulolytic Actinomycetes from Marine Sediments. *Applied and Environmental Microbiology*, 46(1): 286-287. doi: 10.1128/aem.46.1.286-287.1983.
- Velarde-Félix, S., Ortega-Murrieta, P., Fierros-Leyva, G.A., Padilla-Valenzuela, I., Gutierrez-Pérez, E., Rodríguez-Cota, F.G., López-Valenzuela, J.A., Acosta-Gallegos, J.A. y Garzón-Tiznado, J.A. (2015). Identificación molecular y biológica de las razas 0 y 5 de *Fusarium oxysporum* Schlechtend.: Fr f. sp. ciceris (padwick) Matuo & K. Sato del garbanzo en el noroeste de Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 6(4): 735-748.
- Villa-Rodríguez, E., Parra-Cota, F., Castro-Longoria, E., López-Cervantes, J. y de los Santos-Villalobos, S. (2019). *Bacillus subtilis* TE3: A promising biological control agent against *Bipolaris sorokiniana*, the causal agent of spot blotch in wheat (*Triticum turgidum* L. subsp. *durum*). *Biological Control*, 132: 135-143. doi: 10.1016/j.biocontrol.2019.02.012.
- Virnstein, R.W. y Carbonara, P.A. (1985). Seasonal abundance and distribution of drift algae and seagrasses in the mid-Indian river lagoon, Florida. *Aquatic Botany*, 23(1): 67-82. doi: 10.1016/0304-3770(85)90021-X.
- Vos, M., Wolf, A.B., Jennings, S.J. y Kowalchuk, G.A. (2013). Micro-scale determinants of bacterial diversity in soil. *FEMS Microbiology Reviews*, 37(6): 936-954. doi: 10.1111/1574-6976.12023.
- Walkley, A. y Black, I.A. (1934). An examination of Degtjaroff methods for determining soil organic matter and a proposed modification of the chromic acid titration method. *Soil Science*, 37(1): 29-38.
- Weaver, R.J., Johnson, J.E. y Ridler, M. (2016). Wind-driven circulation in a shallow microtidal estuary: The Indian River Lagoon. *Journal of Coastal Research*, 32(6): 1333-1343. doi: 10.2112/JCOASTRES-D-15-00046.1.
- Westlake, D.F. (1974). Sampling techniques and methods for estimating the quantity and quality of biomass (macrophytes). En: Vollenweider, R.A. (ed.), *A manual of methods for measuring*

- primary production in aquatic environments. Blackwell, Oxford, pp 32-41.
- Xi, J., He, L.Y., Huang, Z. y Sheng, X.F. (2014). *Bacillus qingshengii* sp. nov., a rock-weathering bacterium isolated from weathered rock surface. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 64: 2473-2479. doi: 10.1099/ijs.0.061929-0.
- Xia, Q., Ruffly, T. y Shi, W. (2020). Soil microbial diversity and composition: Links to soil texture and associated properties. *Soil Biology and Biochemistry*, 149: 107953. doi: 10.1016/j.soilbio.2020.107953.
- Yáñez-Arancibia, A., Day, J.W., Sánchez-Gil, P., Day, J.N., Lane, R.R., Zárate-Lomelí, D., Vásquez, H.A., Rojas-Galaviz, J.L. y Ramírez-Gordillo, J. (2014). Ecosystem functioning: The basis for restoration and management of a tropical coastal lagoon, Pacific coast of Mexico. *Ecological Engineering*, 65: 88-100. doi: 10.1016/j.ecoleng.2013.03.007.
- Yang, P. y van Elsas, J.D. (2018). Mechanisms and ecological implications of the movement of bacteria in soil. *Applied Soil Ecology*, 129: 112-120. doi: 10.1016/j.apsoil.2018.04.014.
- Yasir, M., Azhar, E.I., Khan, I., Bibi, F., Baabdullah, R., Al-Zahrani, I.A. y Al-Ghamdi, A.K. (2015). Composition of soil microbiome along elevation gradients in southwestern highlands of Saudi Arabia ecological and evolutionary microbiology. *BMC Microbiology*, 15(1): 1-9. doi: 10.1186/s12866-015-0398-4.
- Yoshida, G., Hori, M., Shimabukuro, H., Hamaoka, H., Onitsuka, T., Hasegawa, N., Muraoka, D., Yatsuya, K., Watanabe, K. y Nakaoka, M. (2019). Carbon Sequestration by seagrass and macroalgae in Japan: estimates and future needs. En: T. Kuwae, T. y Hori, M. (eds.), Blue carbon in shallow coastal ecosystems, carbon dynamics, policy and implementation. 1st ed. Springer, Singapore, pp 101-127.
- Zehr, J.P. (2011). Nitrogen fixation by marine cyanobacteria. *Trends in Microbiology*, 19(4): 162-173. doi: 10.1016/j.tim.2010.12.004.
- Zhang, H., Li, Q., Zhao, Y., Zhang, M., Xu, D., Wu, Z. y Zhou, Q. (2020). Endoglucanase activity of cellulolytic bacteria from lake sediments and its application in hydrophyte degradation. *FEMS Microbiology Letters*, 367(24): 1-19. doi: <https://doi.org/10.1093/femsle/fnaa200>.
- Zhang, H., Zheng, S., Ding, J., Wang, O. y Liu, F. (2017). Spatial variation in bacterial community in natural wetland-river-sea ecosystems. *Journal of Basic Microbiology*, 57(6): 536-546. doi: 10.1002/jobm.201700041.
- Zhang, K., Shi, Y., Cui, X., Yue, P., Li, K., Liu, X., Tripathi, B.M. y Chu, H. (2019). Salinity Is a key determinant for soil microbial communities in a desert ecosystem. *mSystems*, 4(10): 11. doi: 10.1128/msystems.00225-18.
- Zhang, W., Bougouffa, S., Wang, Y., Lee, O.O., Yang, J., Chan, C., Song, X. y Qian, P.Y. (2014). Toward understanding the dynamics of microbial communities in an estuarine system. *PLoS ONE*, 9(4): e94449. doi: 10.1371/journal.pone.0094449.
- Zinke, L.A., Glombitza, C., Bird, J.T., Røy, H., Jørgensen, B.B., Lloyd, K.G., Amend, J.P. y Reese, B.K. (2019). Microbial organic matter degradation potential in Baltic Sea Sediments is influenced by depositional conditions and in situ geochemistry. *Applied and Environmental Microbiology*, 85(4): 1-18. doi: 10.1128/AEM.02164-18.