



Posgrado en ciencias del Mar y Limnología

Universidad Nacional

Autonoma de México



12

003661

Evaluación de la importancia de la luz como factor regulador de la productividad foliar del pasto marino *Thalassia testudinum* Banks ex König en la laguna arrecifal de Puerto Morelos.

Análisis del efecto de la morfología de la pradera sobre la productividad foliar, a través del control de la Dosis efectiva de luz

TESIS

que para obtener el grado académico de

**Maestra en Ciencias
(Biología Marina)**

P R E S E N T A

Norma Isabel Pantoja Reyes

Directora de Tesis: Susana Enríquez Domínguez

**Comité tutorial. Dr. Roberto Iglesias Prieto
Dra. Brigitta I. van Tussenbroek Ribbink
Dra. Anastazia Teresa Banaszak
Dra. Margarita Gallegos Martínez**

Puerto Morelos, Q. Roo, noviembre 2003.

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

NOMBRE: NORMA I. SERRA
PAULINA REYES
FECHA: 22 NOVIEMBRE 2013
FIRMA: Norma I. Serra

AGRADECIMIENTOS

EN LA MAYORÍA DE LOS TRABAJOS, GENERALMENTE, SIEMPRE SE AGRADECE EN PRIMER LUGAR A LA INSTITUCIÓN EN LA QUE SE LLEVA A CABO EL MISMO, ASÍ COMO A LA INSTITUCIÓN QUE AYUDO A FINANCIAR EL MISMO.

PUES AHÍ VA:

AGRADEZCO HABER PASADO POR TODOS LOS MOMENTOS QUE PASE, LAS ALEGRÍAS, LAS DEPRESIONES, LAS TRISTEZAS, LOS CONFLICTIVOS, LOS BELLOS, QUE ME PERMITIRAN VOLAR TODO EL TIEMPO Y ESFUERZO QUE HE INVERTIDO EN LA REALIZACIÓN DE ESTE TRABAJO.

AHORA SÍ.

A LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MÉXICO, POR HABERME PERMITIDO VIVIR EN SU SEÑO, POR UN BUEN RATO MÁS, EN ESTA CASA DEL SABER.

AL INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, EL QUE ME DIO LA ILUSIÓN DE CONTINUAR EN LA INVESTIGACIÓN POR OTRO RATO MÁS, PROGRAMA QUE SE ENCUENTRA REGISTRADO EN EL PADRÓN DE EXCELENCIA CON EL NO. 67-4012.

AL CONACYT, EL QUE ME DIO UNA BECA POR DOS AÑOS, NI MENOS, NI MÁS.

A MI DIRECTORA DE TESIS, A LA DRA. SUSANA ENRÍQUEZ, GRACIAS, YA ESTA AQUÍ.

A MIS SINODALES, A JALONES Y ESTIRONES.

ANÍA, QUE TE AMENACE DESDE HACE UN RATOTE PARA COMENZAR LAS CORRECCIONES, PUES YA ESTA.

AHORA SÍ RIP, ESTA FUE Y SEGUIRÁ SIENDO LA VIDA.

A LA DRA. BRIGITTA VAN TUSSENBROEK

DRA. MARGARITA GALLEGOS, AUN QUE NO HEMOS PODIDO CONOCERNOS, HASTA ESTE MOMENTO.

A CARMEN GONZALEZ, CRISTINA GONZALEZ, SILVIA (SMOGUITA) ORTIZ QUE ME HECHARON PORRAS PARA ENTRAR AL POSGRADO, SE QUE CARMEN ESTA ENFADADA POR QUE AL FINAL LAS COSAS NO SALIERON COMO LO HABIAMOS PLANEADO, PERO AL FIN.

A NORMITA, GABRIELA, JUDITH, MARCY Y LOLITA, (LAS SECRETS), QUE CON TODA SU PACIENCIA Y ESFUERZO ME AGUANTARON EN TODOS LOS TRAMITES BUROCRATICOS DESDE QUE ENTRE HASTA ESTOS MOMENTOS.

AIMEE, (HAY MUCHO MÁS AQUÍ) SIMPLEMENTE LO VUELVO A REMARCAR.

A GABRIELA (CHETRIOLO) POR QUE SALTAMOS JUNTAS.

VERONICA, POR SER UNA BELLA PERSONA Y POR SU AYUDA INCONDICIONAL.

NATALIA CON SUS EXPLICACIONES DE FLUORESCENCIA Y MUCHAS OTRAS COSAS.

PUES TAMBIÉN A FER, POR SUS ENSEÑANZAS EN BUCEO, PARA SABER MANTENER LA PANZA SOBRE EL SEDIMENTO.

A DANIEL GASCA, POR AYUDARME EN UNA PARTE DEL MUESTREO.

A TODOS LOS DE LA ESTACION, QUE SIN SU APOYO NO PODRIAMOS DESARROLLAR LAS LOCURAS QUE NOS PROPONEMOS.

A OSCAR Y GRACIELA, POR PERMITIRME TENER UN TECHO, EN UN MOMENTO DECISIVO.

A BETO Y FRANCA.

A PATITO, CON MUCHO, MUCHO, MUCHO CARIÑO, CON SU AMISTAD Y APOYO, POR SUS CONVERSACIONES Y DE PASADA A LA POSADA AMOR Y A TODA LA FAMILIA.

A MIS AMIGOS DEL D. F.

NO PUEDO DE DEJAR DE MENCIONAR (QUE FRASE TAN TRILLADA), PERO ASI ES. GABA, HAY UN ESPACIO QUE SE QUEDO, TU TAMBIÉN PARTICIPASTE.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

DEDICATORIA

ESTA SI VA A SER MUCHO MÁS CORTITA.

PARA TI QUE ME SIGUES ESPERANDO Y CREYENDO EN MI.

SRA. MARIA

LA MUJER QUE CREO A SIETE HIJOS JUNTO A SU ESPOSO JOSE PANTOJA Y LOS DOTO DEL ENTENDIMIENTO PARA HACER NUESTRAS PROPIAS VIDAS Y AMBOS NOS BRINDARON LA CAPACIDAD DE MANTENER UN SUEÑO, UNA ILUSION SIEMPRE VIGENTES.

AL AMOR Y AL CARIÑO DE TODOS MIS HERMANAS Y HERMANOS, DE MI ANGEL, QUE ME FORTALECIERON DURANTE TODO ESTE TIEMPO.

NUNCA HE SIDO UNA POETA,
SIEMPRE HE SIDO SINCERA.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Índice

Agradecimientos	2
Dedicatoria	3
Listado figuras	9
Listado de tablas	10
Listado de fotos	10
1. Resumen	11
2. Introducción	13
3. Hipótesis	17
4. Objetivos	17
4.1. Objetivo general.	
4.2. Objetivos particulares.	
5. Área de estudio	18
5.1. Descripción general de la laguna arrecifal de Puerto Morelos.	
5.2. Descripción general de las estaciones de muestreo.	
6. Material y métodos	22
6.1. Colecta y procesado en el laboratorio del macrofitobentos.....	22
6.2. Determinación de los descriptores morfológicos de la pradera de <i>T. testudinum</i>	23
6.2.1. Descriptores de la comunidad del macrofitobentos.	
I) Densidad de biomasa superficial por grupos de especies.	
II) N° de especies del macrofitobentos asociadas a cada pradera e Índice de equitabilidad J' (Eveness).	
6.2.2. Descriptores de la biomasa de <i>T. testudinum</i> .	
III) Densidad de biomasa foliar.	
IV) Densidad de biomasa total y porcentaje de biomasa enterrada en el sedimento.	
V) Descriptores de la partición de biomasa.	

6.2.3. Descriptores de la población de <i>T. testudinum</i> .	
VI) Densidad de ramets (haces foliares).	
VII) Tamaño del haz foliar (biomasa foliar y área foliar, longitud máxima de las hojas y anchura).	
6.2.4. Descriptores del área foliar de <i>T. testudinum</i> .	
VIII) Descriptores del grado de expansión de la biomasa ($\text{cm}^2 \text{g PS}^{-1}$) de la pradera (LAR) y de las hojas (SLA).	
IX) Descriptores del dosel: altura promedio y distribución espacial del área foliar (LAI , Leaf Area Index).	
6.3. Determinación de los descriptores de productividad y crecimiento de <i>T. testudinum</i>	27
6.3.1. Marcaje de haces y colecta.	
6.3.2. Descriptor de la productividad foliar de <i>T. testudinum</i> .	
I) Producción foliar PF ($\text{g PS m}^{-2} \text{d}^{-1}$).	
6.3.3. Descriptores del crecimiento absoluto foliar de <i>T. testudinum</i> .	
II) Tasa de elongación foliar, LER (cm haz d^{-1}).	
III) Intervalo de plastrochron PI (días), el lapso del tiempo entre la aparición de dos hojas consecutivas y el inverso ($1/\text{PI}$) es el número de hojas producidas por día.	
6.4. Descripción del campo lumínico.....	29
6.4.1. Determinación del coeficiente de atenuación (Kd) del agua.	
6.4.1.1. Determinación de la profundidad del dosel, para cada pradera.	
6.4.2. Determinación del coeficiente de atenuación del dosel (Kd_{dosel}).	
6.4.3. Determinación de la exposición diurna.	
6.4.3.1. Variación de la exposición diurna para cada pradera.	
6.5. Determinación de la absorción de luz y del contenido de pigmentos de las hojas de <i>T. testudinum</i>	33
6.5.1. Determinación de los espectros de absorción de luz.	
6.5.2. Determinación del contenido de pigmentos de las hojas.	
6.5.3. Detección de crecimiento de fitoplancton en la columna de agua.	
6.6. Determinación de la Dosis efectiva diurna de luz.....	35

6.7. Análisis estadístico.....	36
7. Resultados.....	37
7.1. Descripción de la variación morfológica de la pradera de <i>T. testudinum</i>	37
7.1.1. Variación de la biomasa de la comunidad del macrofitobentos.	
7.1.2. Variación de la densidad de biomasa de <i>T. testudinum</i> .	
7.1.2.1. Variación de partición de biomasa de <i>T. testudinum</i> .	
7.1.3. Variación poblacional de <i>T. testudinum</i> .	
7.1.3.1. Variación de la densidad de haces.	
7.1.3.2. Variación del tamaño del haz (ramet).	
7.1.4. Variación del área foliar de <i>T. testudinum</i> .	
7.1.4.1. Variación del grado de expansión de la biomasa fototrópica de <i>T. testudinum</i> .	
7.1.4.2. Descripción del dosel de <i>T. testudinum</i> .	
7.2. Descripción de la variación de la dinámica de la biomasa foliar de <i>T. testudinum</i>	46
7.2.1. Variación de la Producción foliar.	
7.2.2. Variación del crecimiento foliar.	
7.3. Descripción del campo lumínico.....	48
7.3.1. Variación del coeficiente de atenuación de la columna de agua ($K_{d\text{Agua}}$).	
7.3.2. Estimación de la exposición diurna a la luz a la altura del dosel de cada pradera.	
7.3.3. Variación del coeficiente de atenuación de luz dentro del dosel ($K_{d\text{Dose}}$).	
7.3.4. Variación de la exposición diurna a lo largo de la hoja considerando el efecto de auto-sombra del dosel	
7.3.4.1. Estimación del porcentaje de error en la determinación de la exposición diurna promedio de la hoja por no considerar el efecto de auto-sombra del dosel.	

7.4. Evaluación de la respuesta foto-aclimatativa de las hojas de <i>T. testudinum</i> a la variación del campo lumínico.....	55
2. 7.4.1. Variación del contenido en pigmentos a lo largo de la hoja	
7.4.2. Variación de la absorptancia a lo largo de la hoja 2.	
7.4.3. Relación entre el contenido en pigmentos y la absorptancia.	
7.4.4. Fotoaclimatación: Relación entre la variación del campo lumínico y la variación del contenido en pigmentos y la absorptancia.	
7.5. Estimación de la Dosis de luz.....	59
7.5.1. Variación de la Dosis de luz diurna a lo largo de la hoja.	
7.5.2. Determinación de la sobreestimación de la Dosis diurna de luz por no considerar el efecto de autosombra del dosel y la respuesta fotoaclimatativa de la hoja.	
7.5.3. Estimación de la Dosis de luz diurna de la pradera.	
8. Discusión.....	63
8.1. Variación morfológica de la pradera de <i>Thalassia testudinum</i>	63
8.2. Variación de la dinámica de la biomasa de la pradera de <i>T. testudinum</i>	70
8.3. Análisis comparativo de la variación de la productividad, crecimiento y densidad de biomasa foliar de la laguna arrecifal de Puerto Morelos.....	72
8.4. Variabilidad del campo lumínico.....	76
8.5. Relación entre la morfología de la pradera y la variación del coeficiente de atenuación de luz del dosel y del error en la estima de la luz disponible.....	78
8.6. Examen de la Respuesta foto-aclimatativa de las hojas de <i>T. testudinum</i> a la variación del campo lumínico.....	80
8.7. Variación de la absorptancia vs. densidad de pigmentos...82	

8.8. Relación entre la Dosis estimada y la productividad foliar de <i>T. testudinum</i>	83
8.9. Análisis comparativo del efecto de la morfología de la pradera sobre la relación Dosis vs. productividad foliar.....	85
9. Conclusiones.....	87
10. Bibliografía.....	88
11. Anexos.....	96

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Figuras.

Figura 1. Localización del área de estudio y esquema de la Laguna arrecifal de P. M.....	21
Figura 2. Esquema para ilustrar la metodología.....	31
Figura 3. La proporción de la biomasa sobre el sedimento por grupo de las macrófitas.....	38
Figura 4. Descriptores de la biomasa de <i>T. testudinum</i>	40
Figura 5. Descriptores de la población de <i>T. testudinum</i>	41
Figura 6. Descriptores morfológicos del ramet.....	43
Figura 7. Descriptores del área foliar.....	44
Figura 8. Descriptores del dosel de la pradera de <i>T. testudinum</i>	45
Figura 9. Variación de la producción foliar de cada pradera de <i>T. testudinum</i>	46
Figura 10. Variación del crecimiento del meristemo foliar por día.....	47
Figura 11. Variación del Intervalo de plastochrono PI.....	47
Figura 12. Coeficientes de atenuación de la columna de agua $K_{d\text{Agua}}$	48
Figura 13. Irradiancia máxima diurna estimada a la altura máxima del dosel.....	49
Figura 14. Espectros de absorción del material particulado.....	49
Figura 15. Variación de la irradiancia máxima a lo largo del día.....	50
Figura 16. Variación de la Exposición diurna sobre el dosel.....	51
Figura 17. Descripción del coeficiente de atenuación en el dosel ($K_{d\text{dosel}}$).....	52
Figura 18. Variación de la Exposición diurna de luz a cada centímetro de la hoja 2.....	53
Figura 19. Variación de la Exposición diurna de luz promedio.....	54
Figura 20. Variación de la densidad promedio de pigmentos en las hojas 2 de <i>T. testudinum</i>	55
Figura 21. Variabilidad del contenido de pigmentos fotosintéticos.....	56
Figura 22. Variación de la densidad de pigmentos y de la absorptancia.....	57
Figura 23. Relación entre la pigmentos fotosintéticos ($\text{Chl } a + b$) y la absorptancia.....	58
Figura 24. Respuesta fotoaclimativa de las hojas 2 de <i>T. testudinum</i> (I).....	59
Figura 25. Respuesta fotoaclimativa de las hojas 2 de <i>T. testudinum</i> (II).....	60
Figura 26. Variación de la Exposición y la Dosis diurna de luz.....	61
Figura 27. Variación de la Dosis diurna promedio de luz en las hojas de <i>T. testudinum</i>	62
Figura 28. Variación de la Dosis diurna de luz de la pradera de <i>T. testudinum</i>	62
Figura 29. Macrófitas marinas asociadas a la pradera de <i>T. testudinum</i>	64
Figura 30. Relación entre la productividad foliar con la tasa de crecimiento foliar y con la Densidad de biomasa foliar de las praderas de <i>T. Testudinum</i>	71
Figura 31. Relación entre la Productividad y la densidad de biomasa foliar de <i>T. testudinum</i>	74
Figura 32. Relación entre la morfología de la pradera de <i>T. testudinum</i>	79
Figura 33. Relación entre la morfología de <i>T. testudinum</i> , el tamaño del haz.....	79

Figura 34. Relación entre de la Dosis diurna de luz de la pradera con la producción foliar.....	84
Figura 35. Relación entre la Dosis diurna de la pradera con la Producción foliar y la contribución del Tamaño del haz.....	86

Tablas.

Tabla 1. Promedio (g PS m ⁻²) ± S. E. de la densidad de biomasa sobre el sedimento.....	37
Tabla 2. Porcentaje de la densidad de biomasa sobre el sedimento por grupo.....	63
Tabla 3. Número de especies de macrófitas bentónicas y el índice de Equitatividad de Evenness (J').....	65

Fotos.

Foto 1. Características del ramet de <i>Thalassia testudinum</i>	26
Foto 2. Localidad de Punta Tanchacté.....	77

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

1. Resumen

Este estudio tiene como objetivo examinar la importancia de la luz en la regulación de la productividad foliar de *T. testudinum*, en un ambiente caracterizado por aguas oligotróficas y con una alta iluminación en el Caribe mexicano. El estudio se realizó sobre seis praderas situadas en la laguna arrecifal de Puerto Morelos (Cancún, Q. Roo). Las praderas fueron seleccionadas por tener características contrastantes con respecto a su morfología probablemente, como consecuencia de la variación ambiental entre praderas con respecto a: (1) la profundidad, (2) la lejanía o cercanía con la costa, y/o (3) a la cresta arrecifal. Primero se realizó un análisis comparativo de la morfología de la pradera, que puso en evidencia la gran plasticidad morfológica de *T. testudinum* dentro de este sistema costero aparentemente homogéneo. La mayor variabilidad se observó en los descriptores del área total expuesta por la pradera para la captura de luz, LAI (Leaf Area Index) y LAR (Leaf Area Ratio), con C. V. de 82% y 79%. El análisis comparativo de la variación en la producción foliar, permitió apreciar también una alta variabilidad, asociada a la tasa de crecimiento foliar, LER (Leaf Elongation Ratio) y a la densidad de biomasa foliar. Se observó que dentro de la laguna existen praderas con una alta producción foliar ($3.9 \pm 0.34 \text{ g PS m}^{-2}\text{d}^{-1}$) como resultado de mantener altos valores de LER ($1.8 \pm 0.08 \text{ cm d}^{-1}$), y/o de tener una alta densidad de biomasa foliar ($2341.6 \pm 203.1 \text{ g PS m}^{-2}$) aunque la tasa de crecimiento foliar sea baja. En este estudio también se describió, la variación en el campo lumínico determinada con los coeficientes de atenuación en la columna de agua ($K_{d\text{Agua}}$) y dentro del dosel ($K_{d\text{Dosel}}$), encontrando que la variabilidad de la morfología de las praderas de *T. testudinum* modula el campo lumínico foliar, al formar un pronunciado gradiente cuyo coeficiente de atenuación ($K_{d\text{Dosel}}$) mostró una significativa asociación con la variación en la densidad de haces de las praderas ($r = 0.85$, $P < 0.05$). La respuesta fotoaclimatativa de *T. testudinum* a lo largo de las hojas, descrita como la variación en la absorptancia y en el contenido de pigmentos, mostró un patrón de variación en concordancia con el gradiente de luz descrito dentro del dosel, con una disminución hacia la punta de ambos parámetros. Estimando finalmente la Dosis efectiva de luz diurna a partir de la variación observada en la autosombra dentro del dosel, en la respuesta fotoaclimatativa de la hoja y en el área total del dosel de la pradera (LAI), se examinó la relación entre la variación de la Dosis y la variación de la productividad foliar entre praderas. Este análisis permitió describir una relación significativa y positiva entre la Dosis efectiva de luz diurna absorbida por la pradera y la productividad foliar de *T. testudinum*, capaz de explicar más del 50% de la variabilidad observada. Se confirma, por tanto, el papel dominante de la luz en la regulación de la productividad primaria de *T. testudinum* en la laguna arrecifal de Puerto Morelos, a pesar de ser un

ecosistema costero somero, oligotrófico y con fuerte penetración de la luz a lo largo del año. El análisis del papel de la morfología de la pradera en la determinación de la productividad foliar de forma independiente a su efecto a través de la regulación de la Dosis de luz, permitió observar que el tamaño del haz o ramet, que puede variar en función de otros factores ambientales no necesariamente asociados a la luz, modifica significativamente la relación anterior. Este resultado permite concluir que la morfología de la pradera además de regular la Dosis de luz absorbida, pone límites a su productividad foliar, de forma que absorbiendo la misma dosis de luz, praderas con menores tamaños de ramet tienden a ser relativamente menos productivas que praderas que promueven más el crecimiento del grupo foliar.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

2. Introducción

Los pastos marinos son un componente fundamental de los ecosistemas marinos litorales tanto templados como tropicales. Su importancia radica en el papel que desempeñan como productores primarios, y en la estructura que confieren a dichos ecosistemas, al proveer de hábitat o refugio a una gran diversidad de organismos, que constituyen la comunidad de organismos bentónicos del interior de su dosel (Kenworthy *et al.* 1988, Virnstein & Howard 1987, Ibarra-Obando & Ríos 1993, Jernakoff & Nielsen 1998), así como la comunidad de la infauna del sedimento (Lee *et al.* 2001). Además de proporcionar alimento y hábitat, las praderas de pastos marinos participan en importantes procesos sedimentarios y biogeoquímicos costeros (McRoy & Helfferich 1977).

En una reevaluación de la productividad y la densidad de biomasa de las comunidades de pastos marinos, realizada por Duarte y Chiscano (1999), estos autores sitúan los ecosistemas costeros dominados por angiospermas marinas entre los más productivos del planeta, en comparación con otras comunidades de productores primarios tanto terrestres como acuáticos. El promedio anual de su producción, considerando tanto la producción foliar como la subterránea y asumiendo una subestimación de la producción de raíces, fue determinada en 1012 g peso seco m⁻² (Duarte & Chiscano 1999), un 25% mayor que los valores previos reportados por Duarte y Cebrián (1996). De acuerdo a estas estimaciones, los pastos marinos serían responsables de fijar, al menos, el 15% del Carbono neto total retenido por la biota oceánica (Duarte & Chiscano 1999), lo que indica que estos ecosistemas podrían jugar también un papel muy importante en la regulación del balance total de carbono del planeta.

La luz ha sido a menudo considerado como uno de los principales factores ambientales que regulan la abundancia y la productividad de los pastizales marinos (Zieman & Wetzel 1980, Dennison 1987, Zimmerman *et al.* 1995, Herzka & Dunton 1997), y también el establecimiento de su límite de distribución en la profundidad (Wetzel & Penhale 1983, Dennison 1987, Duarte 1991, Dennison *et al.* 1993, Herzka & Dunton 1997). Así mismo, varios estudios han ofrecido evidencias experimentales de posibles limitaciones por nutrientes en las praderas de pastos marinos de los mares tropicales (Powell *et al.* 1989, Short *et al.* 1990, 1993, Fourqurean *et al.* 1992, Duarte *et al.* 1995, Agawin *et al.* 1996), caracterizados a menudo por su alta iluminación y por su baja disponibilidad de nutrientes. La importancia de la luz como principal factor regulador de la productividad primaria de los pastos marinos también ha sido cuestionada por la pobre correlación que se ha observado entre las medidas ambientales de irradiancia y las estimas de su productividad foliar (Tomasko 1992, Zimmerman *et al.* 1994, Herzka & Dunton 1997, Plus *et al.* 2001, Olesen *et al.* 2002, Peralta *et al.* 2002). Por lo tanto, todavía no se conoce cuál es el papel

específico de la luz en relación a otros posibles factores reguladores del crecimiento y productividad de los pastos marinos.

Las angiospermas marinas requieren de mayor disponibilidad de luz que otros productores primarios acuáticos, de acuerdo a los valores reportados por Duarte (1991), que señala un mínimo promedio del 11% de la irradiancia superficial, en comparación con el 1% estimado para el fitoplancton. Este mayor requerimiento de luz y la pobre asociación entre las medidas de irradiancia y el crecimiento, ha sido explicado por el efecto de la morfología de los pastos marinos sobre el balance total de carbono del organismo, en contraste con otros productores primarios de menor complejidad estructural como el fitoplancton (Dennison & Alberte 1982, 1985, Zimmerman *et al.* 1989, 1991, Fourqurean & Zieman 1991, Lee & Dunton 1997). Dennison *et al.* (1993) encontraron que los requerimientos de luz mínimos para varias especies de pastos marinos podría variar entre el 5 y el 25% de la irradiancia superficial y que esta variación podría ser explicada por respuestas *fotoaclimáticas* fisiológicas y morfológicas, específicas para una especie y un determinado ambiente, o *fotoadaptativas* para una determinada morfología o fisiología asociada a un grupo taxonómico o una especie. Las respuestas fisiológicas involucran cambios en la inversión en pigmentos fotosintéticos y en las eficiencias cuántica y fotosintéticas (Drew 1978, 1979, Björkman 1981, Dennison & Alberte 1982, 1985), además de la capacidad de acumular fotosintetatos de reserva, generalmente en los rizomas, para mantener la respiración y el crecimiento en periodos de baja disponibilidad de luz (Dawes & Lawrence 1980, Pirc 1985, Ralph *et al.* 1992, Lee & Dunton 1997). Las respuestas morfológicas involucran cambios en la relación biomasa foto/heterotrófica (Björkman 1981, Zimmerman *et al.* 1989, Fourqurean & Zieman 1991, Dunton & Tomasko 1994, Lee & Dunton 1997), en la reducción de la densidad de haces y de la biomasa foliar (Dennison & Alberte 1986, Duarte 1991, Fitzpatrick & Kirkman 1995, Lee & Dunton 1997, Longstaff *et al.* 1999, Olesen *et al.* 2002) y en la expansión del área foliar (Björkman 1981, Dennison & Alberte 1986, Duarte 1991, Fitzpatrick & Kirkman 1995, Lee & Dunton 1997, Longstaff *et al.* 1999). Las respuestas morfológicas *fotoaclimáticas* pueden expresarse como cambios en la variación del cociente biomasa heterotrófica / biomasa fotosintética, en la densidad de biomasa foliar, en la expansión o empaquetamiento de las superficies de colecta de luz (hojas) o de nutrientes (raíces), etc. (Lee & Dunton 1997, Longstaff *et al.* 1999, Olesen *et al.* 2002, Enríquez & Sand-Jensen 2003).

Thalassia testudinum es la especie de pasto marino dominante en las costas del Caribe y Golfo de México y habita generalmente ambientes altamente iluminados y oligotróficos (Herzka & Dunton 1997, Lee & Dunton 1997, Enríquez *et al.* 2002). Analizar el papel específico de la luz en un ambiente tropical y somero como es la laguna arrecifal de Puerto Morelos (Caribe mexicano), ofrece la posibilidad de evaluar la dominancia de este factor en el control de la productividad primaria de los pastos marinos de una forma más

general y no específica de ambientes templados y profundos, en donde la luz tiene una influencia claramente primordial. La forma de crecimiento de *T. testudinum* es similar a otras especies de angiospermas marinas, con un rizoma horizontal que forma rizomas verticales, que son los que producen y soportan las hojas (Tomlison & Vargo 1966, Duarte et al. 1994). Las hojas tienen un crecimiento basal promovido por la división del meristemo foliar situado en el límite entre la vaina y la hoja. Su carácter clonal se lo confiere la organización poblacional en grupos foliares o vástagos situados en el ápice del rizoma vertical, por lo que la unidad poblacional o **ramet** la constituye el **haz vertical**, y la **densidad de ramets** o haces verticales describe a la población. Para esta especie, se han reportado valores de su biomasa fototrófica (hoja verde) entre el 10 y el 45% de la biomasa total (Zieman 1982) e incluso menores al 10% (van Tussenbroek 1998), lo que la hace altamente vulnerable a una rápida disminución de la disponibilidad de luz, sobre todo para las praderas con menor porcentaje de biomasa foliar. Esta característica morfológica puede explicar por qué una reducción experimental del 14% de la irradiancia superficial en una pradera de *T. testudinum* de la bahía de Corpus Christi (Texas, USA) fué insuficiente para mantener un balance positivo de carbono en la pradera, y provocó la mortalidad total de los haces verticales al final de un experimento de 490 días (Lee & Dunton 1997).

Todas las respuestas fotoaclimáticas de la morfología de la pradera están asociadas a cambios en la cantidad de luz que las hojas de la pradera de pastos marinos son capaces de absorber con respecto al total de luz que se encuentra en el ambiente, o *Dosis efectiva* de luz. Por *Dosis efectiva* se define la fracción de la exposición diurna que es absorbida por la biomasa foliar de los pastos marinos, y es dependiente (1) de los cambios en la exposición a lo largo de la hoja asociados a la atenuación de luz dentro del dosel, (2) de la variación a lo largo de la hoja en su fotoaclimatación, y (3) de la variación del área foliar total expuesta por la pradera. El efecto de la morfología de la pradera sobre el crecimiento y la productividad foliar de los pastos marinos podría estar exclusivamente relacionado con el control que ejerce sobre la *Dosis efectiva* de luz. Sin embargo, la morfología de la pradera también puede expresar una respuesta aclimática del organismo a cualquier otro factor ambiental adicional como, son los cambios en la concentración de los nutrientes, cambios en la salinidad del agua o de la temperatura, limitación por carbono, etc. (Powell et al. 1989, Fourqurean et al. 1992, Durako 1994). Por lo tanto, diferencias en la eficiencia del uso de la luz absorbida en crecimiento, asociadas a determinados "fenotipos" o "respuestas morfológicas" de esta especie a la presión ambiental, podrían estar también relacionadas con el efecto de la morfología de la pradera sobre el crecimiento y la productividad foliar de *Thalassia testudinum*.

Las respuestas fotoaclimáticas resultan (1) de la variación en la absorptancia (i.e. fracción de luz absorbida por una superficie, (cf. Kirk 1994, Enríquez & Sand-Jensen 2003) como consecuencia de la variación en la concentración de pigmentos de las hojas; (2) de

la variación en la magnitud del área total foliar expuesta (Björkman 1981, Dennison & Alberte 1986, Duarte 1991, Fitzpatrick & Kirkman 1995, Lee & Dunton 1997, Longstaff et al. 1999); y también (3) de la variación del campo lumínico por el efecto de la autosombra del dosel (Enríquez et al. 2002). Una mayor complejidad en la regulación de la *Dosis efectiva* de luz de los pastos marinos, quizás puede explicar la ausencia de correlación entre las medidas ambientales de irradiancia y su productividad foliar, pero se hace especialmente importante para cualquier intento de la descripción de la asociación producción vs. irradiancia en pastos marinos, el análisis del control que ejerce la morfología de la pradera sobre el campo lumínico foliar y sobre la determinación de la *Dosis efectiva* de luz de la pradera.

Este estudio tiene como objetivo determinar cual es el efecto de la morfología de la pradera de *T. testudinum* en la regulación de la productividad foliar, discriminando entre el efecto asociado a la morfología de la pradera (fundamentalmente al cociente biomasa fotosintética / heterotrófica) y el efecto asociado a la determinación de la *Dosis efectiva* de luz. Para lograr este objetivo se pretende (1) describir la variabilidad del campo lumínico en el interior del dosel de la angiosperma marina *Thalassia testudinum* Banks ex König creciendo en una laguna costera arrecifal del Caribe mexicano, (2) estimar la variación de la *Dosis efectiva* de luz a lo largo de la hoja y (3) examinar la relación entre la variación de la *Dosis* estimada y la variación de la productividad foliar de la laguna arrecifal de Puerto Morelos (Q. Roo, México).

El análisis de la posible relación entre la *Dosis efectiva* y la productividad foliar en *T. testudinum* se realizó sobre seis praderas de la laguna arrecifal de Puerto Morelos (Q. Roo) a las que se describió de una manera detallada su variación morfológica y su variación en crecimiento y productividad foliar. Después, con el propósito de estimar con la mayor precisión posible la *Dosis efectiva* de luz, se realizó también una detallada descripción de la variación del campo lumínico en el interior del dosel, así como de la variación de la respuesta fotoaclimataiva de la hoja en función de dicho gradiente lumínico. Finalmente, para examinar el papel de la morfología de la pradera de *T. testudinum* en la regulación de su productividad foliar, se examinó la capacidad de algunos descriptores morfológicos para mejorar la relación entre *Dosis* y productividad foliar, de forma independiente a la de su asociación con la *Dosis* de luz.

3. Hipótesis

La disponibilidad de luz es el factor regulador más importante de la productividad foliar de *Thalassia testudinum* en la laguna arrecifal de Puerto Morelos.

Hipótesis secundaria

El control que ejerce la luz sobre la productividad de *T. testudinum* está modulado por la morfología de la pradera, que regula la variación del campo lumínico foliar y la Dosis efectiva de energía lumínica absorbida por la pradera.

4. Objetivos

4.1. Objetivo general

Describir la variabilidad morfológica y de producción foliar de *Thalassia testudinum* y evaluar la relación con la variabilidad del campo lumínico dentro del dosel y la influencia de la morfología de la pradera a través de la Dosis efectiva de luz.

4.2. Objetivos particulares

- Describir la variabilidad espacial de *T. testudinum* en la laguna arrecifal de Puerto Morelos de:
 1. la morfología de la pradera.
 2. la productividad foliar.
 3. el campo lumínico dentro del dosel de cada pradera
- Examinar la asociación entre la morfología de la pradera y la variación de la productividad foliar de *T. testudinum*.
- Examinar la asociación entre la morfología de la pradera y la variación del campo lumínico dentro del dosel.
- Examinar la respuesta fotoaclimatativa de *T. testudinum* en la laguna arrecifal de Puerto Morelos.
- Estimar la Dosis efectiva de luz de *T. testudinum* en la laguna arrecifal de Puerto Morelos.
- Examinar la relación entre la Dosis efectiva de luz y la productividad foliar de *T. testudinum* en la laguna arrecifal de Puerto Morelos.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

5. Área de estudio

5.1. Descripción general de la laguna arrecifal de Puerto Morelos

La laguna arrecifal de Puerto Morelos, se encuentra en el Caribe mexicano (Lat. 21°00' 00" y 20°48' 33" N y Long. 86° 53' 14.40" y 86°46' 38.94" W), a 35 Km. al sur de la ciudad de Cancún, en la península de Yucatán (INE-SEMARNAP, 2000), tiene una anchura entre 550 y 1500 m. y una profundidad promedio de 3 m (Merino & Otero, 1991), de aproximadamente 9066 Ha de extensión (INE-SEMARNAP 2000), formada por una cuenca sedimentaria situada entre una barrera arrecifal y la línea de costa (Fig. 1).

La laguna fué descrita en 1991 por Merino & Otero como oligotrófica, con bajos niveles de nitritos ($0.005 \mu\text{mol L}^{-1}$), nitratos ($0.099 \mu\text{mol L}^{-1}$), amonio ($0.063 \mu\text{mol L}^{-1}$) y fosfatos ($0.03 \mu\text{mol L}^{-1}$) y condiciones de salinidad muy estables a lo largo del año variando entre 34.4‰ y 36.82‰. La transparencia del agua estimada con el disco de Secchi de Noviembre de 1992 a Noviembre de 1993, es bastante alta, con un valor promedio de 15 m, aunque puede haber diferencias locales dentro de la laguna (Ruíz-Rentería *et al.* 1998).

Debido a las características cársticas de la península de Yucatán (Nolasco-Montero & Carranza-Edwards 1988), que hacen que la precipitación pluvial se infiltre rápidamente en los suelos y no permiten la formación de ríos, la laguna está gobernada principalmente por condiciones oceánicas. La cuenca de la laguna arrecifal de Puerto Morelos se encuentra separada del manglar por una barrera de arena de 50 a 200 metros de anchura (Ruíz-Rentería *et al.* 1998). Aunque normalmente no hay contacto superficial entre los dos cuerpos acuáticos, durante la estación lluviosa se pueden producir en ocasiones, y en áreas muy específicas, descargas de agua del manglar a la laguna (Merino & Otero 1991, Ruíz-Rentería *et al.* 1998).

Los sedimentos litorales del área son arenas carbonatadas, constituidas por intraclastos, principalmente biogénicos, procedentes de la barrera arrecifal. Los organismos productores de las arenas y clastos carbonatados son principalmente los corales, foraminíferos, gasterópodos, pelecípodos, briozoarios, moluscos, espinas de equinodermos y de esponjas, tubos de anélidos, ostrácodos y algas calcáreas, principalmente del género *Halimeda* (Nolasco-Montero & Carranza-Edwards 1988).

El clima de la zona de trabajo es tropical húmedo (Secretaría de la Presidencia 1970) con una precipitación pluvial anual de 1,804 mm, con lluvias en verano y posibilidad de aparición de tormentas tropicales y huracanes en largos intervalos de tiempo (Ruíz-Rentería *et al.* 1998). Registrando a Febrero como el mes más seco del año, según datos colectados durante el período de Enero 2001 a Enero 2002, también datos colectados en 2001, registran temperaturas máximas en aire de 37°C, en verano y otoño, y mínimas de 12.5°C en invierno (comunicación personal Ruíz-Rentería 2003). Las temperaturas del agua

superficial fluctúan entre un máximo promedio mensual de 31.5°C en octubre y un mínimo promedio mensual en marzo de 24.5°C (comunicación personal Ruíz-Rentería 2003).

La mayor parte de la laguna se encuentra cubierta por una comunidad de pastizal marino mixto dominado por *Thalassia testudinum*, *Syringodium filiforme* y macroalgas rizofíticas calcáreas como *Halimeda* sp., *Udotea* sp. y *Penicillus* sp., y no calcáreas como *Avrainvillea* sp. y *Caulerpa* sp. (De la Lanza & Tovilla 1986). En la línea de costa la pradera de *T. testudinum* dibuja una franja litoral que, en algunos lugares, resulta en una pradera de alta densidad de haces foliares con un gran porcentaje de biomasa subterránea que genera un fuerte talud cerca de la orilla (observaciones personales durante la realización del estudio). En la cercanía del arrecife posterior, la pradera es mucho menos densa en biomasa, con hojas más cortas, pero con mayor número de haces por m² que en la zona media de la laguna (van Tussenbroek 1995, 1998). *T. testudinum* tiende a formar una pradera discontinua a modo de parches en la zona media de la laguna dejando áreas con escasa presencia de pastos y suelo arenoso con coral blando y abundantes macroalgas arrecifales. El pasto marino *Halodule wrightii*, presente en la laguna arrecifal, aparece ocasionalmente formando parches en la costa (van Tussenbroek 1995, Ruíz-Rentería et al. 1998).

5.2. Descripción general de las estaciones de muestreo

Para el desarrollo de este estudio se seleccionaron 6 estaciones de muestreo dentro de la laguna arrecifal de Puerto Morelos: 2 en la franja costera (**Costa Ceiba** y **Costa UNAM**), dos en la laguna media (**Laguna UNAM** y **Punta Caracol**), una intermedia entre la laguna media y la franja costera (**Tanchacté**), y por último, una estación próxima al arrecife posterior y situada en el extremo de un transecto costa-arrecife frente a la Unidad Académica de Puerto Morelos (**Arrecife UNAM**) (Fig. 1). En estas estaciones se realizó el estudio de la morfología de la pradera en dos periodos: de octubre a diciembre (otoño) de 1999 y de junio a agosto (verano) del 2000. Durante el primer periodo se examinó la variación en la productividad y dinámica de la biomasa foliar, y en el segundo se describió la atenuación de luz (Kd), en la columna de agua y en el interior del dosel de la pradera.

El criterio de selección de los sitios de estudio se basó principalmente en identificar características contrastantes, observables en la morfología de la pradera, que pudieran corresponder con gradientes ambientales como (1) la profundidad, (2) la cercanía o lejanía a la costa / arrecife, o (3) posibles enriquecimientos locales de nutrientes como la proximidad a la influencia del manglar y/o a la influencia antropogénica del pueblo de Puerto Morelos. Además de las anteriores observaciones de campo, se seleccionaron las áreas de muestreo tomando en cuenta la descripción ambiental realizada previamente para la laguna arrecifal de Puerto Morelos por los autores: Gallegos et al. 1993, van Tussenbroek 1994, 1995 y 1998, Enríquez et al. 2001, 2002.

Las 6 estaciones seleccionadas se agrupan en tres áreas: **Zona Norte** de la laguna, la zona más cercana al manglar, **Zona Centro**, en las proximidades del muelle de la Unidad Académica de Puerto Morelos (UAPM)-UNAM y próxima a la influencia de la bocana de la Laguna Arrecifal y **Zona Sur**, más cerca de la zona urbanizada del pueblo de Puerto Morelos y más protegida del área de la influencia de la bocana (Fig. 1).

Estaciones experimentales

Estaciones costeras:

- **Costa UNAM**, se encuentra ubicada frente a las instalaciones de la UAPM-UNAM, al lado de su muelle, aproximadamente a 5 - 10 m de la línea de costa. Su profundidad oscila entre 0.60 y 0.8 m. Debido a la cercanía a la orilla es una pradera muy iluminada y afectada por la acción mecánica de las olas y por la resuspensión de partículas del sedimento. La pradera está dominada por el pasto marino *T. testudinum*, aunque se encuentra mezclado con otras especies como los pastos marinos *Halodule wrightii* y *Syringodium filiforme* y macroalgas principalmente carnosas. Los haces foliares de *T. testudinum* presentan hojas de cortas a medianas y se observa que, en general, la pradera presenta una densidad de biomasa sobre el sedimento baja.
- **Costa Ceiba**, se encuentran ubicada a 1.5 Km. al sur de la UAPM-UNAM, a un lado del muelle en la zona llamada la Ceiba. El sitio de colecta se ubica, aproximadamente a 10 m de la línea de costa, a una profundidad entre 0.4 y 0.6 m. Por la proximidad a la orilla, también es una pradera muy iluminada y afectada por la acción mecánica de las olas. Presenta menor efecto de resuspensión de partículas del sedimento, pues la cama de *T. testudinum* es bastante compacta y tiene una alta densidad de haces. Son haces con hojas cortas y sus puntas están expuestas a menudo fuera del agua (observación personal).

Estaciones laguna media:

- **Laguna UNAM**, está situada aproximadamente a 80 m frente al muelle de la UAPM-UNAM, a una profundidad aproximada de 2.9 m. La pradera está dominada por el pasto marino *T. testudinum*, mezclado con *Syringodium filiforme* y con algas carnosas y calcáreas. Se observa en la pradera parches de áreas con el sedimento al descubierto y escasa presencia de *T. testudinum*. La longitud de las hojas es de media a larga. En general se observa buena visibilidad y baja acción mecánica de las olas.
- **Punta Caracol**, se encuentra ubicada a 5 Km al norte de la UAPM, aproximadamente a 300 m de la línea de costa, a una profundidad aproximada de 4 m. La densidad de haces de *T. testudinum* es de regular a baja. Son haces con hojas largas y anchas de color verde oscuro. La pradera está dominada por *T. testudinum* pero se observó alta abundancia de algas carnosas y calcáreas.

Estación Intermedia:

- **Tanchacté.** Se encuentra hacia el lado norte, aproximadamente a 7 Km de la UAPM-UNAM, en las cercanías de la localidad denominada Punta Caracol, aproximadamente 5 metros de la línea de costa. En esta zona el manglar se encuentra muy próximo a la línea de costa y, en la época de lluvias se producen descargas superficiales del agua del manglar a la laguna. Esta estación se encuentra a 1 - 1.20 m de profundidad, y se observó en algunos de los muestreos (época de lluvias), un color verde oscuro del agua que correspondía a crecimientos puntuales de fitoplancton. Es una pradera de alta densidad de haces dominada por el pasto marino *T. testudinum* con escasa presencia de *Syringodium filiforme*. Los haces de *T. testudinum* tienen hojas muy largas, de color verde oscuro.

Estación del arrecife posterior:

- **Arrecife UNAM,** esta situado aproximadamente a 500 m de la línea de costa hacia la cresta arrecifal, a una profundidad de 3 m. Es una zona influenciada por la cercanía al arrecife y presenta una mayor acción del oleaje que en la laguna media por la cercanía a la cresta arrecifal. La pradera tiene una densidad de biomasa sobre el sedimento baja, está dominada por la especie *T. testudinum*. Se observa escasa presencia del pasto marino *Syringodium filiforme* y abundancia de diferentes especies de algas calcáreas como *Halimeda incrassata* y *H. monile*. Los haces de *T. testudinum* tienen hojas cortas.

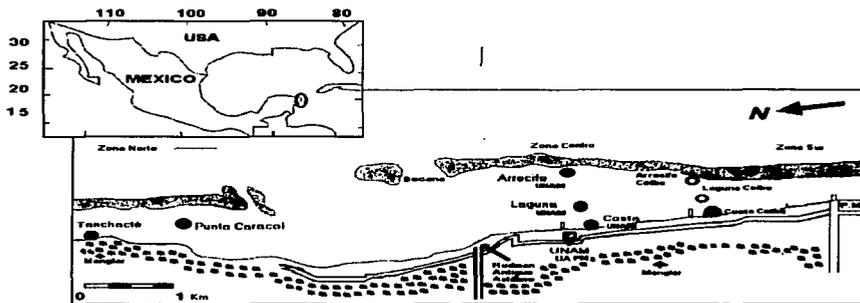


Figura 1. Localización del área de estudio y esquema de la Laguna arrecifal de Puerto Morelos, indicando las localidades donde se encuentran las praderas de pastos marinos (●) para este estudio y las integradas (○) para el análisis de la diversidad de las macrófitas bentónicas (Cap. 8). Las estaciones de trabajo se ubican por la Unidad Académica de Puerto Morelos (UAPM), UNAM. La zona norte a la izquierda de la UAPM-UNAM, la zona centro frente a la UAPM-UNAM y la zona sur a la derecha, hacia el pueblo de Puerto Morelos (PM).

6. Material y métodos

6.1. Colecta y procesado en el laboratorio del macrofitobentos

Todas las colectas y trabajo experimental realizado en las praderas de *T. testudinum* de la laguna arrecifal de Puerto Morelos se realizaron con buceo autónomo. Las estaciones seleccionadas se localizaron con puntos de referencia fácilmente identificables para asegurar regresar al mismo lugar muestreado a lo largo del estudio. Las estaciones de la laguna media y cerca del arrecife, fueron marcadas con boyas a media agua atadas a un bloque de cemento y las estaciones cercanas a la costa fueron referidas a muelles y / o edificios cercanos.

La colecta de las plantas se realizó en las seis praderas seleccionadas, entre los meses de octubre-diciembre (otoño) de 1999 y entre los meses de junio-agosto (verano) del 2000. Para el muestreo de la biomasa total de la pradera (superficial y por debajo del sedimento) se utilizó un nucleador de lámina de un diámetro interno de 20 cm, y una altura de 60 cm que se hundía de 30 a 40 cm en el sedimento. Se obtuvieron 4 muestras o réplicas por pradera que se vaciaron, *in situ*, en bolsas de plástico marcadas, para evitar la pérdida del material. Las muestras fueron transportadas rápidamente al laboratorio donde se mantuvieron en refrigeración a 4°C, hasta la limpieza y separación del material, que se hizo en no más de 2 días después de la colecta de las plantas. Las muestras obtenidas se lavaron con agua corriente para quitarles todo el sedimento, y se separaron por grupos de especies para su identificación.

T. testudinum fué separada en las diferentes partes: hojas, vainas, rizoma vertical, rizoma horizontal y raíces. Las hojas se incubaron por 5 min. en ácido fosfórico al 4%, para desprender los epífitos calcáreos, se lavaron con agua corriente y se limpiaron de los epífitos con navaja de rasurar. Todos los grupos foliares fueron contados y divididos en parte viva y muerta. Los rizomas verticales, rizomas horizontales y las raíces, se separaron del material muerto, diferenciado por el color café oscuro y la textura hueca y sin turgencia característico del tejido muerto. Para obtener el peso seco (**PS**), todo el material se colocó por separado en charolas de aluminio, y se secó en un horno a 60°C (HDP-433, MAPSA), durante 24 horas. Después se pesó en una balanza analítica (GT-408, OHAUZ), con una precisión de ± 0.1 mg.

Las algas y otros pastos encontrados igualmente se limpiaron e incubaron por 5 minutos en ácido fosfórico al 4%, se retiraron los epífitos con un cepillo y se enjuagaron con agua corriente. Se identificaron por especie (Littler & Littler 1989, Littler *et al.* 2000) y se colocaron en charolas de aluminio, también para su secado, pero sólo la parte que crece sobre el sedimento fue utilizada para la descripción de la biomasa total sobre el sedimento de la comunidad de macrófitas de la pradera de *T. testudinum*.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

El peso seco obtenido de las algas calcáreas fue multiplicado por un factor de corrección por especie, estimado por Reyes-Zavala (1998) para la comunidad del macrofitobentos de la laguna arrecifal de Puerto Morelos, con el fin de sustraer la proporción de carbonato de calcio del peso seco determinado después del secado del material y obtener así una mejor estima del peso seco (**PS**) somático.

En la primera colecta, en otoño de 1999, fue realizada en conjunto con un experimento para determinar el crecimiento foliar según el método de marcaje de Zieman (1974b), modificado por van Tussenbroek & Bready (1998). Se realizó además una segunda colecta de biomasa sobre el sedimento de *T. testudinum*, para describir con mayor precisión la variación de la biomasa foliar y la variación poblacional de *T. testudinum*, en cada uno de los periodos muestreados. Tanto para la colecta realizada en octubre-diciembre del 1999, como para la de junio-agosto 2000, se obtuvieron 6 cuadrantes de aluminio de 10 x 20 cm, distribuidos al azar en cada pradera. Todo el material fue colocado en bolsas de plástico marcadas y transportado en lancha hasta el laboratorio, manteniéndolo en refrigeración a 4°C hasta su análisis. Todos los haces se separaron, limpiaron y lavaron. Durante este proceso se contó el número de haces y de hojas, y se midió la longitud y anchura de éstas, separando la parte muerta de la viva de las hojas. El material se colocó también en charolas de aluminio separando las partes verdes de las hojas de las vainas, para secar y pesar de la misma manera que las muestras obtenidas con el nucleador.

Además, en la colecta de verano del 2000 se determinó la altura del dosel para cada pradera con una cinta métrica metálica colocada verticalmente sobre el sedimento y paralela a las hojas, se tomaron 4 réplicas por estación.

6.2. Determinación de los descriptores morfológicos de la pradera de *T. testudinum*

Los parámetros utilizados para describir de manera cuantitativa la variación de la morfología de la pradera de *T. testudinum*, fueron los siguientes:

6.2.1. Descriptores de la comunidad del macrofitobentos:

1) Densidad de biomasa superficial por grupos de especies:

La densidad de biomasa se define como la cantidad de peso seco (**PS**), del material vivo colectado por unidad de área proyectada sobre el sedimento (g PS m^{-2}). La densidad de biomasa sobre el sedimento, fue determinada para el total del macrofitobentos, específicamente para *T. testudinum* y también se estimó para las otras dos especies de pastos marinos presentes *Syringodium filiforme* y *Halodule wrightii*. El resto del macrofitobentos se agrupó, en un primer grupo de macroalgas carnosas y un segundo de macroalgas calcáreas.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

II) N° de especies del macrofitobentos asociadas a cada pradera e Índice de equitabilidad J' (Evenness)

Para el análisis de la comunidad del macrofitobentos asociado a *T. testudinum*, se identificó las especies y el número en cada pradera, y con la densidad de biomasa sobre el sustrato de cada una, se calculó el índice de equitatividad de Evennes (J') (Franco-López,

6.2.2. Descriptores de la biomasa de *T. testudinum*

La descripción de la biomasa total que destina a cada parte *T. testudinum* es importante ya que cada unidad estructural tiene funciones específicas.

III) Densidad de biomasa foliar (g PS m⁻²)

Las hojas son las generadoras de energía a través de la función fotosintética, y por tanto, son las encargadas del mantenimiento de las otras estructuras. Para *T. testudinum* se determinó la densidad de biomasa foliar con el peso seco (PS) de todas las hojas verdes, obtenido en cada una de las colectas y fue referido a la unidad de área (g PS m⁻²).

IV) Densidad de biomasa total y porcentaje de la biomasa enterrada en el sedimento

La densidad de biomasa enterrada en el sedimento (g PS m⁻²), se obtuvo del peso seco (PS) de todas las partes enterradas de *T. testudinum*, y fue referido a la unidad de área y se determinó la fracción que representa la biomasa heterotrófica que constituye a la planta. Se sumaron las diferentes fracciones separadas en el secado para determinar con el peso seco (PS), la biomasa total de la planta de *T. testudinum* y se obtuvo el porcentaje que representa el total de la parte subterránea:

$$\% \text{ subterráneo} = (\text{PS subterráneo} / \text{PS planta}) * 100.$$

Este valor nos indica cuánto del total de la planta lo constituye la parte heterotrófica, que es dependiente para su mantenimiento y crecimiento de la biomasa fototrófica presente.

V) Descriptores de la partición de biomasa

Porcentaje de biomasa en hoja verde (Leaf Mass Ratio, **LMR**), vaina (Sheath Mass Ratio, **ShMR**), haz vertical (Vertical Shoot Mass Ratio, **VSMR**), rizoma horizontal (Horizontal Root Mass Ratio, **HRMR**) y raíces (Root Mass Ratio, **RMR**).

La estructura de *T. testudinum* se dividió en sus principales elementos constituyentes, se establecieron 5 grandes partes: 4 caracterizan a la biomasa heterotrófica (vainas, haces verticales, rizoma horizontal y raíces). La parte heterotrófica de esta especie dominante y estabilizadora de la comunidad, tiene distintas funciones, por ejemplo, de sostén, expansión horizontal de la pradera, crecimiento vertical del ramet y área de reserva de

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

compuestos orgánicos y 1 representa la fracción de biomasa fototrófica u hojas verdes (foto 1a).

Los pesos secos de cada parte: hojas verdes, vainas, haces verticales, rizomas horizontales y raíces, fueron registrados y se estimaron los siguientes parámetros que describen a cada parte del total de la biomasa de la planta.

- a) **LMR**: razón entre el peso seco foliar y el peso seco total de la planta (PS foliar / PS planta), determina la fracción de biomasa foliar del total de la planta.
- b) **ShMR** razón entre el peso seco de las vainas y el peso seco total de la planta (PS vainas / PS planta), es la fracción de la biomasa de las vainas del total de la planta.
- c) **VSAMR** razón entre el peso seco del rizoma vertical y el peso seco total de la planta (PS haz vert / PS planta), es la fracción de la biomasa del haz vertical del total de la planta.
- d) **HRMR** razón entre el peso seco del rizoma horizontal y el peso seco total de la planta (PS riz horiz / PS planta), es la fracción de la biomasa del rizoma horizontal del total de la planta.
- e) **RMR** razón entre el peso seco de las raíces y el peso seco total de la planta (PS raíces / PS planta), es la fracción de la biomasa de las raíces del total de la planta.

6.2.3. Descriptores de la población de *T. testudinum*

Las características de *T. testudinum* asociadas a su clonalidad le permiten ser examinada con descriptores poblacionales por (1) por el número de *ramets* por metro cuadrado o la densidad de haces, y (2) por la unidad poblacional o *ramet* y sus características. El término *ramet* se refiere a cada uno de los módulos horizontales repetidos que constituyen en conjunto el *genet* o el individuo genético. En una pradera ya formada de pastos marinos, es difícil identificar el número de *genets* que la constituyen, pero puede describirse a través de la identificación de la variabilidad en el número y el tamaño de los *ramets*. Para *T. testudinum*, el *ramet* o unidad poblacional, lo constituye el haz vertical o grupo foliar, integrado por las hojas, vainas, tallo vertical del rizoma, parte del rizoma horizontal próximo al haz y las raíces asociadas (cf. Tomasko & Dawes 1990). Para este estudio delimitado la definición de *ramet*, sólo a las hojas o parte verde que crece sobre el sedimento (Foto 1b).

VI) Densidad de ramets (haces foliares)

La densidad de ramets o haces verticales se estimó contando el número de grupos foliares presentes en cada cuadrante y refiriéndolos a la unidad de área (n° haces m^{-2}).

VII) Tamaño del haz foliar (biomasa foliar, área foliar, longitud máxima de las hojas y anchura)

El tamaño del *ramet* o haz, fue descrito estimando el peso total de las hojas verdes (biomasa, g PS haz^{-1}) y por el área foliar total de las hojas verdes (área expuesta $cm^2 haz^{-1}$).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Para obtener la biomasa por haz, los pesos secos de las hojas fueron sumados y divididos por el número de haces foliares por cuadrante y para el área por haz se calculó sumando las áreas de las hojas verdes por haz, obteniendo un promedio para cada pradera. Las áreas de las hojas verdes (cm^2), se obtuvieron midiendo la longitud y anchura de cada hoja, de los cuadrantes colectados y para cada pradera fueron calculados sus valores promedios. Conjuntamente se realizaron las mediciones de la longitud máxima, anchura promedio de las hojas y se contó el número de hojas promedio por haz para cada pradera.

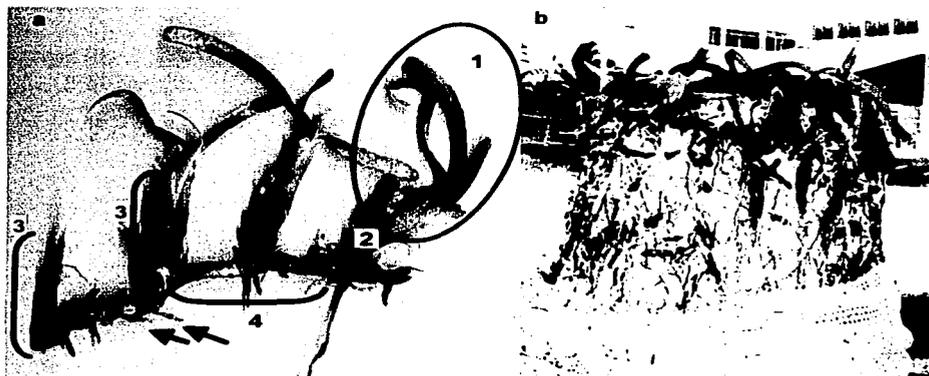


Foto 1. Características del ramet de *Thalassia testudinum*, en (a) se muestran las partes en que fue dividida, 1) hojas verdes, 2) vainas, 3) rizoma verticales, se encuentran cubiertos por las vainas de las hojas 4) rizoma horizontales, del que emerge el rizoma vertical y las flechas señalan algunas de las raíces. b) Se observa una muestra de *T. testudinum* obtenida con el nucleador, la pradera desarrolla una pequeña proporción de la parte verde fototrófica sobre el sedimento y la heterotrófica puede crecer hasta 50 cm entre el sedimento.

6.2.4. Descriptores del área foliar de *T. testudinum*

Para describir la magnitud y distribución del área foliar expuesta para la captura de luz en cada pradera, se utilizaron dos descriptores que indican el grado de expansión y/o compactación foliar, con respecto a la biomasa total y a la variabilidad del ramet en la población y dos descriptores del dosel de las hojas.

VIII) Descriptores del grado de expansión de la biomasa (cm^2 g PS^{-1}) de la pradera (**LAR**) y de las hojas (**SLA**)

De los descriptores del grado de expansión de la biomasa, el primero, **LAR** (Leaf Area Ratio) es un descriptor del grado de expansión de la biomasa total de *T. testudinum* en la pradera, y se define como el cociente entre el área foliar total y la biomasa total de la

planta ($\text{cm}^2 \text{ g PS}^{-1}$). El segundo, **SLA** (Specific Leaf Area) es un descriptor del grado de expansión de la biomasa foliar, definiéndose como el cociente entre el área foliar del haz y la biomasa foliar del haz ($\text{cm}^2 \text{ g PS}^{-1}$).

IX) Descriptores del dosel: altura promedio y distribución espacial del área foliar (LAI, Leaf Area Index)

Para describir el dosel de hojas: (1) se determinó la altura promedio del dosel; y (2) un índice foliar, **LAI** (Leaf Area Index), que se estima mediante el cociente entre el área foliar total (m^2) y el área proyectada del sedimento sobre la que se distribuyen las hojas (m^2), esta relación permite dar un valor cuantitativo a la distribución espacial del área foliar fotosintética, para cada pradera examinada. Valores inferiores e iguales a 1 indican una distribución "monocapa" de las hojas, y valores superiores a 1 indican una distribución "multicapa". LAI, también describe la distribución del dosel, si esta expandida es monocapa o si está empaquetada son múlticapas.

6.3. Determinación de los descriptores de productividad y crecimiento de *T. testudinum*

6.3.1. Marcaje de haces y colecta

Para obtener los parámetros de crecimiento y producción foliar se siguió la técnica de marcaje (Zieman 1974b), modificada por van Tussenbroek & Brearly (1998). Para ello, se colocaron al azar en cada una de las estaciones, seis cuadrantes de aluminio de 10 X 20 cm, marcados con cintas de color fácilmente identificables debajo del agua. Estos cuadrantes fueron colocados entre el 11 y el 21 de octubre de 1999. Cada uno de los haces se marcaron con dos punciones, paralelo al marco externo de los cuadrantes, en un intervalo de tiempo de 10 días, al inicio y al final del experimento. Al término de este lapso de tiempo, los haces después de ser marcados de nuevo con dos punciones, se colectaron desenterrándolos del sedimento y cortándolos con una parte del rizoma horizontal, se colocaron en bolsas de plástico marcadas para ser analizadas en el laboratorio.

Todas las hojas, después de ser sumergidas en ácido fosfórico al 4% durante 5 minutos para desprender los epífitos calcáreos, fueron limpiadas con una navaja de rasurar y enjuagadas con agua corriente. Las hojas se midieron e identificaron como: tejido foliar nuevo (el situado entre las dos marcas); tejido vivo ya presente antes del primer marcaje (por encima de las dos primeras incisiones realizadas) y tejido muerto identificado por la ausencia de color verde. Se identificaron también las hojas nuevas, por la presencia de las dos últimas punciones y la ausencia de las dos primeras. El material vegetal identificado se colocó en charolas de aluminio por separado, se secó y pesó de la misma manera descrita anteriormente.

6.3.2. Descriptor de la productividad foliar de *T. testudinum*.

Los parámetros utilizados para describir de manera cuantitativa la variación del crecimiento y la productividad foliar de la pradera de *T. testudinum*, fueron los siguientes:

I) Producción foliar PF (g PS m⁻² d⁻¹)

La productividad foliar se define como la tasa de aparición de nueva biomasa foliar por unidad de tiempo y espacio (g PS m⁻²d⁻¹). El tejido nuevo producido después de haber sido secado y pesado, fue sumado para cada cuadrante, y referido al área del cuadrante y al intervalo de tiempo de duración del experimento (10 días).

6.3.3. Descriptores del crecimiento absoluto foliar de *T. testudinum*.

El crecimiento de la biomasa foliar está controlado por tres meristemas distintos de los cuales aquí se han examinado dos. El primero está situado en la base de la hoja, en la intersección entre la vaina y la lámina verde (meristemo foliar). El segundo en el ápice del tallo del haz vertical (meristemo apical del haz vertical), y el tercero en el ápice del rizoma horizontal (meristemo apical del rizoma horizontal). La tasa de división celular del primer meristemo controla la tasa de elongación de las hojas, la tasa de división celular del segundo meristemo controla la tasa de producción de nuevas hojas y la tasa de duplicación del tercer meristemo regula la aparición de nuevos haces foliares o ramets. En este trabajo se ha examinado solamente las dos primeras tasas de crecimiento.

II) Tasa de elongación foliar, LER (cm haz d⁻¹)

El primer descriptor de crecimiento utilizado en esta comparación es la tasa de elongación foliar (LER, cm haz d⁻¹), y fué estimado midiendo la distancia en la hoja entre las dos punciones y la longitud de las hojas nuevas, refiriendo el promedio al número de días de duración del experimento.

III) Intervalo de plastochron, PI (días), el lapso de tiempo entre la aparición de dos hojas consecutivas y el inverso (1/PI) es el número de hojas producidas por día

El segundo descriptor de crecimiento utilizado es el intervalo de plastochron (PI, días), y fué estimado según Duarte *et al.* (1994):

$$PI = \frac{\text{Intervalo de tiempo (d)} \times \text{n}^\circ \text{ de haces marcados}}{\text{N}^\circ \text{ de hojas nuevas marcadas en los haces marcados}}$$

Nº de hojas nuevas marcadas en los haces marcados

Para examinar la variabilidad de este parámetro en las praderas estudiadas, se estimó el inverso del Intervalo del plastochron (Erickson and Michelini 1957), que describe la tasa de producción de nuevas hojas, y se estimó, asumiendo una tasa constante a lo largo de un año, el número de hojas producidas en cada pradera por año. Esta asunción no es

correcta pues existe una significativa variación estacional, pero permite comparar más claramente las diferencias entre praderas en el crecimiento de nuevas hojas.

6.4. Descripción del campo lumínico

6.4.1. Determinación del coeficiente de atenuación (Kd) del agua.

Para estimar el campo lumínico a la altura del dosel de cada pradera fué necesario en primer lugar determinar las propiedades ópticas inherentes de la columna de agua. Estas propiedades están relacionadas con su capacidad de absorción y dispersión de luz, y pueden ser descritas conjuntamente por el coeficiente de atenuación de la columna de agua (Kd) o coeficiente de una función exponencial de atenuación de luz en función de la profundidad (Kirk 1981). Como la laguna arrecifal de Puerto Morelos es un ecosistema somero y tiene en su cuenca abundante sedimento no consolidado (arenas), constituido principalmente de carbonato de calcio, la variabilidad temporal del coeficiente de atenuación, puede ser muy grande. Esto es debido al aumento del componente dispersivo de la atenuación asociado al oleaje y a la resuspensión del sedimento en la columna de agua. Para minimizar el error debido a este componente temporal de la variación en el Kd se eligieron días en completa calma, (sin oleaje perceptible y soleados), en los meses de noviembre 2000 a enero 2001, para realizar las determinaciones del coeficiente de atenuación del agua. Las medidas de irradiancia en un perfil de profundidad, fueron realizadas entre las 12:00 y las 13:00 p.m. que es cuando el sol se encuentra próximo a su zenith, en cada una de las localidades estudiadas y para la laguna arrecifal. Las medidas se realizaron con un sensor de luz plano de 2 mm de diámetro, corregido por coseno (Miniature Fiberoptics Diving PAM, Walz, Alemania), conectado por una fibra óptica a un fluorómetro sumergible. Previamente el minisensor fue calibrado con otro sensor de luz plano corregido por coseno (LI-190SA, LI-COR, USA), acoplado a un registrador (LI-1400, LI-COR, USA). Se realizaron de 4 a 6 series de mediciones de la luz a lo largo de la columna, en dirección ascendente desde el fondo hasta la superficie, e integrando en intervalos de 10 segundos los registros de irradiancia en la profundidad. Las medidas se realizaron ascendiendo con el fluorómetro y el sensor de luz, a una velocidad de 0.12 m seg⁻¹ en promedio. Al mismo tiempo el fluorómetro, registraba la profundidad de cada medida de irradiancia. Al realizar las medidas en la columna de agua con el fluorómetro, se tuvo cuidado de mantener el sensor de luz completamente horizontal, en paralelo al sedimento y a la superficie del agua. Después, las medidas de luz registradas en función de la profundidad se ajustaron a una función exponencial y se estimó el coeficiente de atenuación de la luz Kd (m⁻¹) para la columna de agua en cada localidad con la siguiente ecuación:

$$E_z = E_0 \cdot e^{-K_d \cdot z}$$

E_z ($\mu\text{mol cuanta m}^{-2}\text{s}^{-1}$) es la irradiancia a una profundidad z , E_0 ($\mu\text{mol cuanta m}^{-2}\text{s}^{-1}$) es la irradiancia inicial subsuperficial registrada en la columna de agua, K_d (m^{-1}) es el coeficiente de atenuación y z (m) es la profundidad.

6.4.1.1. Determinación de la profundidad del dosel, para cada pradera

Para evitar errores en las estimas debidas a variabilidad espacial del coeficiente de atenuación, K_d en la laguna de Puerto Morelos, se hicieron determinaciones del K_d específicas para cada una de las localidades seleccionadas en el estudio. Con el fin de estimar el campo lumínico a la altura del dosel para cada pradera, se determinó también la profundidad a la que se encontraba dicho dosel. Estas determinaciones fueron registradas con el fluorómetro sumergible (diving PAM, Walz, Alemania) cuyo sensor de profundidad tiene un error de ± 0.1 m, se realizaron cinco medidas por localidad. Para reconfirmar y corregir la profundidad del dosel, se midió la altura del dosel con una regla metálica de 50 cm, colocandola paralelamente a las hojas de *T. testudinum* sobre el sedimento, se realizaron cinco medidas para cada localidad.

6.4.2. Determinación del coeficiente de atenuación del dosel ($K_{d_{\text{dosel}}}$)

Para determinar el coeficiente de atenuación del dosel, se utilizó el mismo sensor de luz plano de 2 mm de diámetro corregido por coseno, conectado al fluorómetro sumergible (Miniature Fiberoptics Diving- PAM, Waltz, Alemania). Se diseñó un soporte para mantener fijo el sensor de luz a diferentes alturas del dosel durante la medida (Fig. 2). El soporte consistía en un tubo (\varnothing de 1.4 cm) y una varilla (\varnothing de 1.2 cm) de aluminio, ambas con las longitudes de 23 cm (hojas cortas) y de 45 cm (hojas largas), la varilla fue perforada cada cm para ser desplazada a esos intervalos (Fig. 2). En el extremo del tubo se colocó el sensor de luz fijado a un molde de acrílico. Se enterraban en el sedimento, el tubo y la varilla hasta colocar la base de acrílico en la interfase sedimento-agua. Los registros de luz se realizaron a intervalos de 1 cm desde el sedimento hasta la parte más alta del dosel, integrando durante 60 segundos la variabilidad de la irradiancia a cada cm en el dosel, reconfirmando la altura del mismo. Se tomaron 4 series de medidas en cada pradera. La determinación del coeficiente de atenuación dentro del dosel se hizo ajustando a una función exponencial, los valores de luz medidos por el sensor y registrados en el fluorómetro sumergible, de acuerdo con la siguiente ecuación (cf. Kirk 1994):

$$E_d = E_0 * e^{(-K_{d_{\text{dosel}}} * z)}$$

E_d ($\mu\text{mol cuanta m}^{-2}\text{s}^{-1}$) es la irradiancia a una profundidad z dentro del dosel, E_0 ($\mu\text{mol cuanta m}^{-2}\text{s}^{-1}$) es la irradiancia inicial registrada en la columna de agua, K_d (m^{-1}) es el coeficiente de atenuación dentro del dosel, y z (m) es la altura máxima del dosel menos la distancia al sedimento del sensor de luz.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

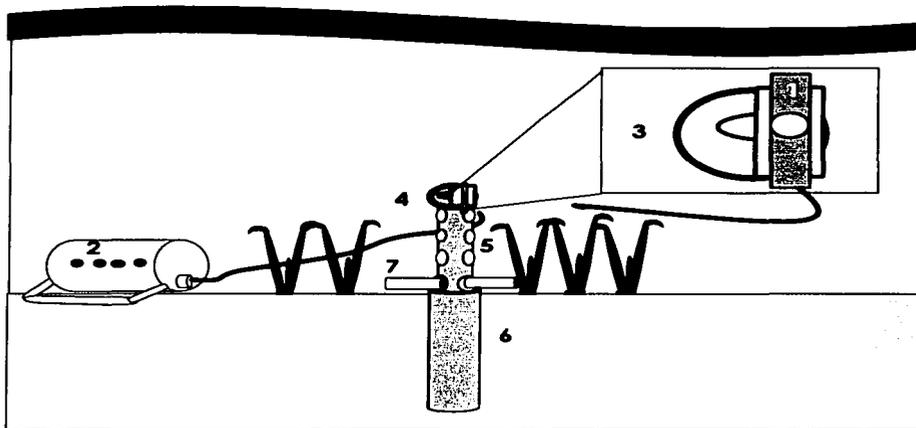


Figura 2. Esquema para ilustrar la metodología desarrollada para describir el campo lumínico en el interior del dosel. El sensor de lectura (1) fue acoplado al fluorómetro sumergible (Diving PAM, Walz) (2), y fijado a una base de acrílico (3) con un tornillo. La base de acrílico se fijó a una varilla de aluminio (4) que estaba perforada cada cm (5). La varilla y el tubo de aluminio (6) se introdujeron previamente al sedimento y una pequeña varilla (7) se insertaba en las perforaciones que permitía mantener el sensor de lectura durante 1 min a la altura deseada dentro del dosel de la pradera.

6.4.3. Determinación de la exposición diurna

Para comparar las diferencias entre las seis praderas seleccionadas en la cantidad de luz recibida durante un día, se determinó la exposición diurna. La exposición diurna es una medida de la cantidad de luz recibida sobre una superficie a lo largo de un día: [Exposición, (mol cuanta $m^{-2} d^{-1}$) = Irradiancia (mol cuanta $m^{-2} s^{-1}$) * tiempo (día)]. Se determinó en primer lugar la variación de la irradiancia superficial a lo largo de un día en otoño de 1999 y verano del 2000, en la estación meteorológica de la Unidad Académica de Puerto Morelos del ICML-UNAM, ubicada en el muelle frente a la estación. En el techo de la caseta de la estación meteorológica se colocó un sensor de luz plano corregido por coseno (LI-190SA, LI-COR, USA) y acoplado a un registrador (LI-1400, LI-COR, USA). Para la comparación, se seleccionó un ciclo diurno para cada estación en condiciones de claridad total y sin nubes. Después de observar que las diferencias en la exposición diurna máxima, debidas al fotoperiodo o a la altura máxima del pico de irradiancia, eran mínimas entre otoño de 1999 y verano del 2000, se seleccionó un día de luz correspondiente al verano del 2000 para la comparación (Julio 2000). La irradiancia superficial fue integrada

en función del tiempo (cada 0.5 h) para estimar la exposición diurna superficial (Q_s , según Kirk 1994) sobre la laguna arrecifal de Puerto Morelos en un día claro y sin nubes en verano del 2000 (Kirk 1981, 1994, Falkowski & Raven 1997).

$$Q_s = \int_0^N E(t) dt.$$

Q_s (mol cuanta $m^{-2} d^{-1}$) es la exposición superficial a lo largo del día, $E(t)$ (μmol cuanta $m^{-2} s^{-1}$) es la variación de la irradiancia a lo largo del día, integrando desde el amanecer (0) al anochecer (N).

6.4.3.1. Variación de la exposición diurna para cada pradera

Para determinar la exposición diurna a la altura del dosel, se estimó primero un ciclo diurno para cada pradera, considerando el coeficiente de atenuación de la columna de agua (K_d) específico para cada localidad, y la profundidad a la que se encuentra el dosel de cada pradera. Con estos valores estimados de la variación de la irradiancia a lo largo de un día a la altura del dosel de cada pradera, se estimó la exposición diurna sobre el dosel (mol cuanta $m^{-2} d^{-1}$) siguiendo el mismo cálculo utilizado para estimar la exposición superficial.

Después de estimar la variación de la irradiancia en la columna de agua, se añadió el efecto del dosel en la atenuación de luz para estimar la exposición diurna máxima de luz a lo largo de la hoja de *T. testudinum*. Este cálculo se realizó cada centímetro, desde el sedimento hasta la cima del dosel, considerando una distribución vertical de la hoja hasta la altura máxima del dosel y horizontal para la parte de la hoja que excedía en longitud la altura promedio del dosel. Por lo tanto, se consideró expuesta a la misma cantidad de luz que la cima del dosel a la punta de la hoja. De la misma manera que la exposición superficial, la exposición diurna para cada pradera considerando el efecto del dosel se integró de la siguiente forma para cada cm de la hoja:

$$Q_d = \int_0^N E(t, z) * e^{(-K_d_{dosel} * z)} dt$$

Q_d es la exposición diurna integrada para cada cm a lo largo del dosel, K_d_{dosel} (m^{-1}) es el coeficiente de atenuación dentro del dosel y z es la profundidad cada cm a partir de la máxima altura de las hojas hasta el sedimento, (t, z) son el tiempo y la profundidad ya estimado anteriormente.

La descripción de la variación de la exposición diurna considerando el efecto del dosel se realizó sobre la hoja 2. En el haz la aparición de hojas nuevas y su crecimiento en el ápice vertical, es cubierto por las vainas de las hojas más viejas, desde dentro del haz hacia fuera, siendo la hoja interna, la nueva o más joven, denominada como la hoja 1. La que le sigue en ese orden es la hoja 2, que es generalmente la hoja más larga, está completamente madura en pigmentación y acumula mínimas pérdidas de biomasa por

daño, senescencia y herbivorismo (Zieman (1974a) o menor daño fotosintético acumulado (Enríquez *et al.* 2002).

6.5. Determinación de la absorción de luz y del contenido de pigmentos de las hojas de *T. testudinum*

Las determinaciones de la capacidad de absorción de luz y del contenido en pigmentos en las hojas de *T. testudinum*, se realizaron también sobre la hoja 2 del haz vertical. Se colectaron de 15 a 20 haces al azar en cada pradera, extrayéndolos del sedimento conectadas al rizoma vertical para mantener las hojas unidas y en el mejor estado fisiológico posible. Los haces se colocaron *in situ* en bolsas negras con agua de mar, para ser transportados al laboratorio evitando ser expuestas directamente a la luz (PAR y UV) fuera del agua. En el laboratorio se seleccionaron las hojas 2 de los haces y limpiaban con navaja de rasurar para desprender todos los epífitos calcáreos, cuidando de no dañar el tejido de la hoja.

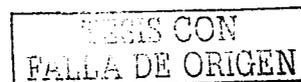
6.5.1 Determinación de los espectros de absorción de luz

Las medidas de absorción de luz se realizaron en un espectrofotómetro de doble haz (Aminco-DW2, UV—VIS) controlado por un sistema de adquisición de datos OLIS (USA). Los espectros de absorción de luz se realizaron entre 400 y 700 nm (rango de longitudes de onda que induce actividad fotosintética, PAR), siguiendo la técnica del *opal-glass* desarrollada por Shibata (1959) y aplicada con anterioridad a un diverso grupo de macrófitos marinos (Enríquez *et al.* 1994, 1996, Evans 1996) y específicamente, a pastos marinos del Mediterráneo (Enríquez *et al.* 1995, Olesen *et al.* 2001, Enríquez & Sand-Jensen 2003) y a *T. testudinum* (Enríquez *et al.* 2002). Las determinaciones se realizaron a lo largo de la hoja 2 a intervalos de dos centímetros desde la base hasta la punta. Las hojas se cortaron en fracciones consecutivas de dos centímetros de longitud, y se colocaron dentro de una cubeta de acrílico con agua de mar filtrada. Como blanco se utilizó un segmento de la vaina de las hojas, para restar la absorción y dispersión residual no fotosintética debida a la estructura del tejido (Duysens 1956). Se realizaron los espectros de absorción de luz a un número variable de segmentos dependiente de la longitud de cada hoja y a un promedio de 6 hojas para cada pradera, con estos valores se calculó la absorción de luz promedio a lo largo de la hoja 2, para cada pradera.

La absorptancia es la fracción o porcentaje de la luz incidente absorbida por la superficie fotosintética. A partir de los valores de densidad óptica obtenidos con el espectrofotómetro, se calculó la absorptancia promedio cada 2 cm a lo largo de la hoja 2, con la siguiente ecuación:

$$\text{Absorptancia (\%)} = (1 - 10^{-\text{Densidad Óptica}}) \times 100$$

(Kirk 1983).



Después de haber realizado los espectros de absorción de luz, los segmentos de las hojas fueron marcados y guardados en un congelador a -70°C , hasta el siguiente análisis.

6.5.2 Determinación del contenido de pigmentos de las hojas

Para la extracción de los pigmentos, se utilizaron los mismos fragmentos de hoja a las que se les había determinado su espectro de absorción de luz. Los fragmentos fueron cortados en fracciones de aproximadamente 1 cm de longitud y a cada fragmento se le midió su área (longitud * anchura) como referencia. Cada uno de los fragmentos se colocó en un homogenizador manual de tejidos de 7ml, se le agregó nitrógeno líquido para su trituración y maceraron después con acetona al 80% (Dennison 1990) hasta homogenizar. A cada fragmento disuelto en acetona se le agregó carbonato de magnesio para la estabilización de la clorofila y evitar su degradación. El proceso de extracción se realizó en frío ($4-10^{\circ}\text{C}$), en el menor tiempo posible. Las muestras se mantuvieron en tubos cerrados para evitar la evaporación de la acetona, cubiertos con papel de aluminio para evitar la degradación por la luz y mantener la estabilidad de los pigmentos. Después de guardarlas durante 24 horas en refrigeración a 4°C y en completa oscuridad, las muestras se centrifugaron a 3000 rpm durante 15 min. (Centrífuga IEC Centra CL2, USA). Las concentraciones del contenido de pigmentos para cada fragmento de las hojas se determinaron con un espectrofotómetro (Ely-2000, Elyptica, México) de acuerdo a las ecuaciones determinadas por Lichtenthaler & Wellburn (1983) y se estimó el contenido en pigmentos para cada segmento de las hojas de *T. testudinum*, expresado por unidad de área de la hoja ($\mu\text{g Chl cm}^{-2}$).

Los fragmentos no utilizados para la extracción de pigmentos fueron utilizados para determinar su área específica (SLA). Estos fragmentos fueron secados a 60°C durante 24 horas y pesados en una balanza analítica de alta precisión $\pm 0.001\text{mg}$ (Explorer, Ohaus, Switzerland). Las estimas del área específica foliar (SLA, $\text{cm}^2 \text{gPS}^{-1}$) de cada segmento de hoja, permitieron también referir el contenido en pigmentos al peso seco foliar y expresarlo como mg Chl g PS^{-1} .

6.5.3 Detección de crecimiento de fitoplancton en la columna de agua

La laguna arrecifal de Puerto Morelos ha sido descrita como una laguna oligotrófica por los niveles bajos de nutrientes detectados y escaso crecimiento de fitoplancton (Merino & Otero 1991), lo que explica la claridad de su columna de agua (Ruíz-Rentería *et al.* 1998). Sin embargo, desde 1983 (fecha del estudio de Merino & Otero), no se ha vuelto a realizar determinaciones de los niveles de nutrientes y no se reportaron análisis de clorofila de la laguna, que confirmen el mantenimiento de su carácter oligotrófico. Con el fin de examinar los niveles de clorofila de la columna de agua de la laguna arrecifal de Puerto

Morelos, se colectaron 2800 ml de agua de mar entre 10 y 20 cm de profundidad, en cada uno de las localidades seleccionadas. El agua se mantuvo en refrigeración (4°C) hasta su filtrado (2 horas después de la colecta). Se utilizaron filtros de fibra de vidrio, Whatman de 2.5 cm de diámetro y 25 µm de apertura de malla. Sobre los filtros se concentró el material en suspensión de la columna de agua y se determinó con el espectrofotómetro su espectro de absorción (Bricaud & Stramski 1990). Los filtros se cortaron y ajustaron dentro de una cubeta de acrílico y se realizó un barrido entre 400 a 700 nm de longitud de onda (PAR) para determinar la absorbancia (D.O.) utilizando un espectrofotómetro de doble haz (Aminco-DW2, UV—VIS) controlado por un sistema de adquisición de datos (OLIS, USA).

Después de las determinaciones de los espectros de absorción, se realizó la extracción y determinación del contenido de pigmentos del filtro. El filtro se incubó durante 24 horas en acetona al 90 %, se maceró en un mortero, se centrifugó a 3000 rpm durante 15 min. y se detectaron los picos de absorbancia en un espectrofotómetro (Ely-2000, Elyptica, Mexico) para determinar la concentración de pigmentos, con las ecuaciones de Jeffrey & Humphrey (1975).

Debido a que sólo en la columna de agua de la pradera en punta Tanchacté se detectó la presencia de fitoplancton, se repitió 3 veces la determinación del contenido en pigmentos sólo en esta estación. El pico de crecimiento de fitoplancton fue detectado en agosto de 2001.

6.6. Determinación de la Dosis efectiva diurna de luz

La Dosis efectiva se definió como la cantidad de luz absorbida por la estructura fotosintética que es una fracción del total de luz disponible a lo largo del día (Q_s), que recibe cada segmento de la hoja (Q_d), pues es muy poco probable una eficiencia de absorción de luz del 100 %. Este parámetro permitió cuantificar la entrada de energía a la estructura fotosintética, diferenciando entre estructuras que reciben exposiciones similares, pero con capacidades muy diferentes de capturar a la luz o encontrando similitudes entre estructuras que viven en ambientes lumínicos muy diferentes, pero que consiguen absorber niveles de energía muy similares.

Para estimar la **Dosis efectiva de luz diurna de la hoja**, se multiplicó la exposición de luz de cada segmento determinado de la hoja (Q_d) por la fracción de la luz incidente que dicho segmento es capaz de absorber, su absorbancia (A):

Dosis efectiva foliar = Exposición dosel X Absorbancia

por ello sus unidades son las mismas que las de la exposición: mol cuanta m⁻² d⁻¹.

Para estimar la **Dosis efectiva de luz del dosel**, fue necesario conocer (1) la variabilidad de la exposición en el interior de dosel, (2) la variabilidad de la absorbancia a

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

lo largo de la hoja y (3) el área foliar total del dosel por unidad de área de pradera (**LAI**, $m_{\text{hoja}}^2 m^{-2}$). Las dos primeras variaciones permitieron estimar la Dosis efectiva foliar promedio de las hojas en el dosel (unidades **mol cuanta $m_{\text{hoja}}^{-2} d^{-1}$**). La Dosis efectiva de luz de la pradera se calculó multiplicando la Dosis efectiva promedio de las hojas por el índice de área foliar (**LAI**):

$$\begin{aligned} \text{Dosis efectiva de la pradera} &= \text{Dosis efectiva promedio foliar} \times \text{LAI} \\ (\text{mol cuanta } m_{\text{pradera}}^{-2} d^{-1}) &= (\text{mol cuanta } m_{\text{hoja}}^{-2} d^{-1}) \times (m_{\text{hoja}}^2 m_{\text{pradera}}^{-2}) \end{aligned}$$

6.7. Análisis estadístico

Para el análisis comparativo de la variación en la morfología, la productividad foliar, el ambiente lumínico, la respuesta fotoaclimatativa y la dosis efectiva de luz, entre praderas de *T. testudinum*, se utilizaron descriptores estadísticos básicos como la media aritmética, el error estándar y el coeficiente de variación, después de comprobar que la variación de cada parámetro se ajustaba a una distribución normal. En el análisis de la comunidad del macrofitobentos, fue utilizado un programa para la estimación de los índices de equitatividad de Krebs Ecological Methodology (versión 0.1 Windows) (Franco-López *et al.* 1985). Se realizaron transformaciones logarítmicas de las variables cuando se requirió normalizar un determinado parámetro y evitar heteroscedasticidad (Draper & Smith 1966). El análisis de la varianza (ANOVA) fue utilizado para distinguir las diferencias no evidentes significativas entre las medias aritméticas. Los análisis de regresión simple y múltiple, así como ajustes a funciones no lineales como función exponencial o alométrica (Sokal & Rohlf 1981) fueron utilizados cuando fue requerido, tanto para describir asociaciones entre parámetros como para describir modelos de variación o estimar algún parámetro del modelo (p. ej. coeficiente de atenuación de luz o factor alométrico de escala). Se utilizó análisis de covarianza (Sokal & Rohlf 1981) y análisis de pasos (Williams *et al.* 1990) para examinar en profundidad covariaciones y colinearidades entre variables. Para el diseño de un modelo predictivo se examinaron los límites de confianza del modelo y se realizó un análisis de los residuales.

Se utilizó un modelo de regresión lineal múltiple por pasos para eliminar los factores o interacciones redundantes, aceptando los independientes, en el análisis de la asociación producción foliar, morfología de la pradera y Dosis efectiva de luz, utilizando un programa estadístico (Wilkinson, Leland, Systat). Se utilizó el nivel de significación $\alpha = 0.15$ para aceptar o eliminar los factores o interacciones examinados, que es el valor estándar propuesto por los modelos de regresión múltiple por pasos de los estudios de Monte Carlo (Bendel & Afifi, 1977).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

7. Resultados

7.1. Descripción de la variación morfológica de la pradera de *T. testudinum*

7.1.1. Variación de la biomasa total de la comunidad del macrofitobentos

Las diferentes praderas de macrófitas asociadas al pasto marino *T. testudinum* examinadas en la laguna arrecifal de Puerto Morelos, mostraron un valor promedio de densidad de biomasa sobre el sedimento de macrófitas bentónicas de 102.0 ± 5.5 g PS m⁻² (media \pm SE), con una mediana de 98.9 g PS m⁻² (C. V. = 41.0%). En general, se observó que al ir aumentando la lejanía con respecto a la costa disminuye la densidad de la biomasa sobre el sedimento de las macrófitas bentónicas: los valores promedio más altos se encontraron a lo largo de la costa (112.3 ± 8.8 g PS m⁻², n = 30); en el centro de la laguna se observaron valores intermedios (104.3 ± 8.2 g PS m⁻², n = 19); y los menores se encontraron cerca de la barrera arrecifal en la zona de la laguna conocida como *Arrecife posterior* (7.2 ± 7.0 g PS m⁻², n = 10).

Asociada a la alta variabilidad de la densidad total de biomasa sobre el sedimento se encontró una gran variación entre praderas, en la importancia relativa de los diferentes grupos en los que se subdividió la comunidad: pastos marinos, macroalgas carnosas y macroalgas calcáreas, y en el número de especies que constituyen a la comunidad de macrófitas marinas (Tabla 1).

Tabla 1. Promedio (g PS m⁻²) \pm S. E. de la densidad de biomasa sobre el sedimento de las macrófitas bentónicas por localidad de ambas colectas (otoño 99 y verano 00) (n. p.) no presentes. En negrita se resalta los resultados más importantes mencionados en el texto.

Localidad Macrófita	Tanchacté	P. caracol	Costa UNAM	Laguna UNAM	Arrecife UNAM	Costa Ceiba	Total
<i>T. testudinum</i>	93.4 \pm 7.4	68.4 \pm 8.0	43.0 \pm 4.7	36.8 \pm 4.6	34.7 \pm 4.8	99.0 \pm 8.0	62.4 \pm 4.1
<i>S. filiforme</i>	28.6 \pm 8.9	10.4 \pm 2.7	6.1 \pm 1.28	25.8 \pm 4.7	4.0 \pm 1.6	21.2 \pm 3.8	19.7 \pm 2.1
<i>H. wrightii</i>	n. p.	n. p.	0.02 \pm 0.02	n. p.	n. p.	0.03 \pm 0.03	0.08 \pm 0.17
Macroalgas calcáreas	3.9 \pm 1.8	35.7 \pm 7.9	50.0 \pm 5.3	10.7 \pm 2.1	33.5 \pm 4.7	12.7 \pm 3.2	26.1 \pm 4.8
Macroalgas carnosas	n. p.	5.5 \pm 3.9	44.9 \pm 14.5	13.7 \pm 7.9	n. p.	9.2 \pm 9.5	38.2 \pm 5.9
Total	125.9 \pm 10.9	120.0 \pm 12.6	111.8 \pm 18.1	87.0 \pm 7.8	72.2 \pm 7.0	142.2 \pm 8.2	102.9 \pm 5.5
C. V.	26.0%	31.4%	48.6%	25.2%	29.0%	17.4%	41%
Número de spp.	3	13	12	12	9	10	20

El número de especies de macrófitas marinas identificadas fué de 20. Tres especies corresponden a los pastos marinos *Thalassia testudinum*, *Halodule wrightii* y *Syringodium filiforme*; 11 especies son macroalgas calcáreas; y 6 especies son macroalgas carnosas

(Anexo 1). De las especies calcáreas identificadas las que mayor presencia tienen en la laguna son las del género *Halimeda*, *Penicillus* y *Udotea*. En el grupo de las algas carnosas las que mayor aparición tuvieron fueron las especies *Avrainvillea nigricans* y *Cladocephalus luteofuscus*. La pradera menos diversa se encuentra en la zona norte de la laguna (**Tanchacté**, 3 spp) y las más diversas en la laguna media y la franja costera de la parte central (**Costa UNAM**) y sur (**Ceiba**) de la laguna arrecifal (Tabla 1).

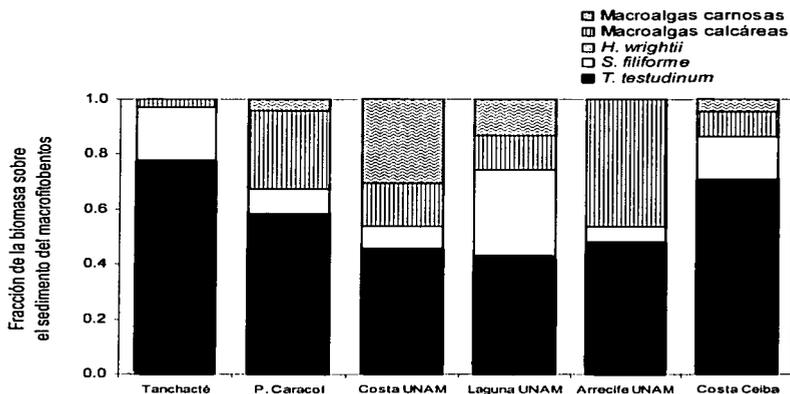


Figura 3. La proporción de la biomasa sobre el sedimento por grupo de las macrofitas bentónicas de las localidades estudiadas en ambas colectas realizadas (otoño 1999 y verano 2000, n = 60).

T. testudinum representó en algunas praderas hasta el 77% de la densidad de biomasa total sobre el sustrato de la comunidad (p. ej. **Tanchacté** y **Costa Ceiba**), mientras que en otras su presencia no excedió el 50% de la biomasa total (p. ej. **Costa** y **Arrecife UNAM**, figura 3). Además de *T. testudinum*, se identificó otra especie de pasto marino de gran importancia estructural para las praderas de la laguna arrecifal de Puerto Morelos fué *Syringodium filiforme*, pues presentó una alta densidad de biomasa en casi todas las praderas examinadas, la más alta en **Laguna UNAM** y la menor en **Arrecife UNAM** (Figura 3), puesto que *Halodule wrightii* solo se presentó en **Costa UNAM** y **Costa Ceiba** en una densidad de biomasa sobre el sedimento muy pequeña (Tabla 1). Las macroalgas calcáreas aumentaron en importancia relativa con la lejanía a la costa, la densidad de biomasa y porcentaje más alto de este grupo se encontró en las praderas de **P. Caracol** y **Arrecife UNAM**, y la menor en **Tanchacté**. Contrariamente las macroalgas carnosas se presentaron en mayor abundancia relativa en la costa, siendo la **Costa UNAM** la pradera

que presentó las mayores densidades de biomasa foliar y **Costa Ceiba** las menores (Tabla 1), de la misma manera fue observado en la proporción encontrada para cada localidad (figura 3).

7.1.2. Variación de la densidad de biomasa de *T. testudinum*

El valor promedio de densidad de biomasa foliar de *T. testudinum* en la laguna de Puerto Morelos para los dos periodos (otoño 1999 y verano 2000) fué de 62.81 ± 4.21 g PS m⁻² (n = 60), con un coeficiente de variación de C. V. = 48%. En ambas colectas, las mayores densidades de biomasa foliar de *T. testudinum* se encontraron a lo largo de la costa, siendo **Costa Ceiba** (99.0 ± 8.0 g PS m⁻²) y **Tanchacté** (93.4 ± 7.4 g PS m⁻²) las praderas que presentaron mayor densidad de biomasa foliar, y las menores se encontraron en la pradera más cercana al arrecife posterior, **Arrecife UNAM** (34.7 ± 4.8 g PS m⁻²) (Fig. 4a). Tres praderas presentaron valores de densidad de biomasa foliar significativamente diferentes entre las dos colectas: **P. Caracol** mostró valores 1.5 veces mayores en verano del 2000 que en otoño de 1999. Siguiendo una tendencia contraria, **Laguna UNAM** y **Costa Ceiba** mostraron una reducción de su densidad de biomasa foliar de 0.6 y 0.7 veces, respectivamente, de otoño de 1999 a verano del 2000 (Fig. 4a). Las otras tres praderas examinadas, **Tanchacté**, **Costa UNAM** y **Arrecife UNAM**, no mostraron diferencias significativas entre las dos colectas.

La mayor parte de la biomasa de *T. testudinum* crece, enterrada en el sedimento. En promedio para la laguna de Puerto Morelos, *T. testudinum* mantiene un 92% de su biomasa en el sedimento (Fig. 4b) (vainas, haces verticales, rizomas y raíces) y del total de la biomasa de la planta (Fig. 4c), sólo un promedio del 8% corresponde a la parte fotosintética que crece por encima del sedimento (Fig. 4d). En este estudio se encontraron diferencias significativas importantes entre praderas (C. V. = 78%) en la densidad de biomasa subterránea. La mayor proporción en biomasa subterránea, se observó en **Arrecife UNAM** (96%) y en **Costa Ceiba** (95%), y la menor se presentó en **Tanchacté** (85%). Las otras tres praderas, **P. Caracol**, **Laguna UNAM** y **Costa UNAM** mostraron valores intermedios y no significativamente diferentes entre ellas (Fig. 4b). Con respecto a la densidad de biomasa total de la planta, se observó claramente que el máximo valor se presentó en **Costa Ceiba** con 2341.6 ± 203.1 g PS m⁻², más de cuatro veces con respecto al menor valor promedio que se presentó en **Costa UNAM** con 549.9 ± 71.3 g PS m⁻² y no se encontró diferencias significativas con las praderas restantes en este descriptor (ANOVA, p > 0.05) (Fig. 4c).

7.1.2.1. Variación de partición de biomasa de *T. testudinum*

La Figura 4d muestra las diferencias encontradas entre praderas con respecto a la partición de biomasa. La proporción de ShWR constituye en promedio, un 5% de la biomasa total de *T. testudinum* en las praderas de la laguna arrecifal de Puerto Morelos. La

mayor proporción se observó en **Tanchacté** (8%) y la menor en el **Arrecife UNAM** (2.6%). Las fracciones de biomasa total que constituyen los haces verticales y los rizomas horizontales fueron muy variables entre praderas. Los valores más altos de la fracción de la biomasa total destinada a VSWR, se encontraron en **Costa Ceiba** (24%) y **Arrecife UNAM** (22%), y los menores en **Costa UNAM** (9%). El valor más alto de la fracción de la biomasa total destinada al rizoma horizontal (RHWR) se observó en **Costa UNAM** (47%), y los menores en **Costa Ceiba** y **Arrecife UNAM** (33%). Finalmente, la fracción de la biomasa total destinada para las raíces (RWR), la menor proporción la presentó la pradera de **Tanchacté** (26%), mientras que la más alta se observó en el **Arrecife UNAM** (38%). En resumen, las praderas situadas al norte de la laguna arrecifal, **Tanchacté** y **P. Caracol**, presentaron las menores proporciones de raíces y las mayores proporciones en vainas y hojas (figura 4d). En contraste, las praderas de **Arrecife UNAM** y **Costa Ceiba**, presentaron menores proporciones de biomasa en vainas, hojas y en rizomas horizontales, pero altas en raíces y rizomas verticales (Fig. 4d) y **Costa UNAM** y **Laguna UNAM**, presentaron las mayores proporciones de biomasa de rizoma horizontal y las menores proporciones de haces verticales.

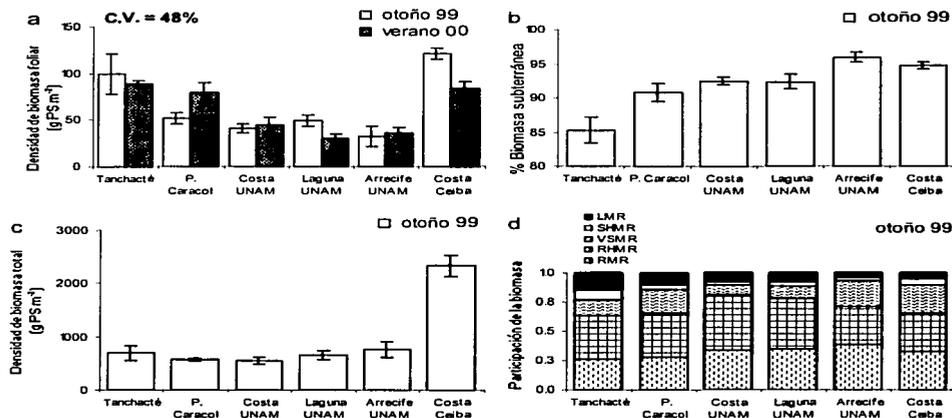


Figura 4. Descriptores de la biomasa de *T. testudinum*. a) Densidad de la biomasa foliar y (C. V.) coeficiente de variación (n = 60). b) Porcentaje de la biomasa subterránea (n = 30). c) Densidad de la biomasa de la planta (n = 30) y d) Partición de la biomasa de la planta (n = 30). En a), b) y c) las columnas son los promedios y las barras el S. E.

7.1.3. Variación poblacional de *T. testudinum*

Las características de *T. testudinum* asociadas a su clonalidad le permiten ser examinada con descriptores poblacionales como (1) densidad de ramets por unidad de área (m^2) y (2) por el tamaño de la unidad poblacional o ramet.

7.1.3.1. Variación de la densidad de haces

La densidad de haces por unidad de área presentó una gran variación entre praderas (C. V. = 50%), aunque menor a la observada para el tamaño del haz, con un valor promedio para la laguna de 814 ± 54 haces m^{-2} , ($n = 69$). La densidad de haces para ambas colectas, la más alta se observó en la pradera más somera, **Costa Ceiba** (1635 ± 141 haces m^{-2}), con valores tres veces mayores que las que presentaron menor densidad de haces: **P. Caracol** (546 ± 49 haces m^{-2}) y **Laguna UNAM** (446 ± 50 haces m^{-2}) (Fig. 5a). Tres praderas presentaron valores de densidad de haces significativamente diferentes entre las dos colectas: **Tanchacté**, **Costa UNAM** y **Laguna UNAM**. **Tanchacté** y **Laguna UNAM** mostraron una reducción del 43% en el número de haces por m^2 entre el otoño de 1999 y el verano del 2000. Por el contrario, **Costa UNAM** mostró un aumento del 33% en la densidad de haces durante el mismo periodo.

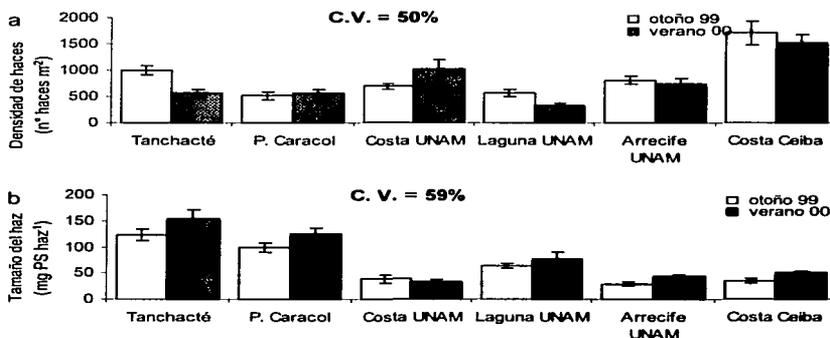


Figura 5. Descriptores de la población de *T. testudinum*. a) Densidad de haces (n° haces m^{-2}), ($n = 69$). b) Tamaño de los haces, biomasa por haz (mg PS haz^{-1}) ($n = 102$). En ambas gráficas las columnas son los promedios de cada colecta y las barras los S. E. y el (C. V.) coeficiente de variación.

7.1.3.2. Variación del tamaño del haz (ramet)

El valor promedio de la biomasa foliar por haz en la laguna arrecifal de Puerto Morelos fué de 72.4 ± 4.5 mg PS^{-1} , ($n = 102$). Las mayores biomásas del haz en ambas colectas se presentaron en las praderas al norte de la laguna en **Tanchacté** y **P. Caracol**, las menores se encontraron en las praderas en la costa (**Costa UNAM** y **Costa Ceiba**) y en

el **Arrecife UNAM**. **Laguna UNAM** mostró valores intermedios a los anteriores (figura 5b). El coeficiente de variación entre praderas de ambas colectas, de la biomasa del haz fué del 59%. El tamaño del ramet en biomasa, mostró valores mayores en verano del 2000 que en otoño de 1999, aunque las diferencias fueron significativas, sólo en **Arrecife UNAM** y **Costa Ceiba** (ANOVA, $p < 0.01$, Fig. 5b).

La variación del área por haz (en ambas colectas y entre praderas, fue incluso mayor que la observada para la biomasa del haz (C. V. = 69%) con un valor promedio de $20.54 \pm 0.59 \text{ cm}^2 \text{ haz}^{-1}$, ($n = 954$ haces), para la laguna de Puerto Morelos.

La variación del tamaño del haz, sea estimado como cambios en la biomasa foliar o en el área foliar, resulta de la variación independiente (1) del número promedio de hojas que cada haz mantiene o (2) del tamaño promedio o máximo de las hojas. Para la laguna arrecifal de Puerto Morelos se encontró que la variación entre colectas y entre praderas del número de hojas por haz, era mucho menor (C. V. = 12%, Fig. 6a), que la variación de la longitud máxima (C. V. = 38%, Fig. 6b) y la anchura promedio de las hojas (C. V. = 17%, Fig. 6c). La mayor parte de las praderas presentaron 2 hojas promedio por haz y sólo una pradera, **Tanchacté**, mostró ser significativamente diferente y mayor a las demás (2.7 ± 0.06 hojas haz^{-1}).

Con respecto a la longitud máxima promedio de las hojas en ambas colectas, se pudieron distinguir tres grupos de praderas: primer grupo con haces de hojas largas como **Tanchacté** (34.6 cm) y **P. Caracol** (25.3 cm); segundo grupo con haces de hojas cortas como **Costa Ceiba**, **Costa UNAM** y **Arrecife UNAM** (17.8, 15.8 y 13.7 cm, respectivamente) y el tercero en **Laguna UNAM**, que presentó hojas con longitudes intermedias (20.2 cm) (figura 6b). La anchura de las hojas no presentó mucha variación entre praderas y colectas, estimándose un valor promedio para la laguna de 1.05 ± 0.06 cm. Las hojas con anchuras mayores en ambas colectas se observaron en las praderas de **Tanchacté** y **P. Caracol**, las menores se observaron en otoño de 1999 en **Costa Ceiba**, **Arrecife UNAM** y **Laguna UNAM** no varió en ninguna de las dos colectas (Fig. 6c). Ambos descriptores de las hojas mostraron un patrón opuesto de variación entre colectas. La longitud de las hojas fue mayor en otoño de 1999, con respecto al verano del 2000, mientras que la anchura tendió a aumentar, siendo las hojas del verano del 2000 más anchas y más cortas (Fig. 6b y c).

Las diferencias encontradas en el tamaño de las hojas entre praderas coincidieron con las observadas para el tamaño del haz, por lo que la variación del tamaño del ramet de *T. testudinum* (C. V. = 59%) entre praderas y entre colectas, está principalmente asociada a cambios en el tamaño de las hojas que desarrollan y no tanto a diferencias en el número de hojas.

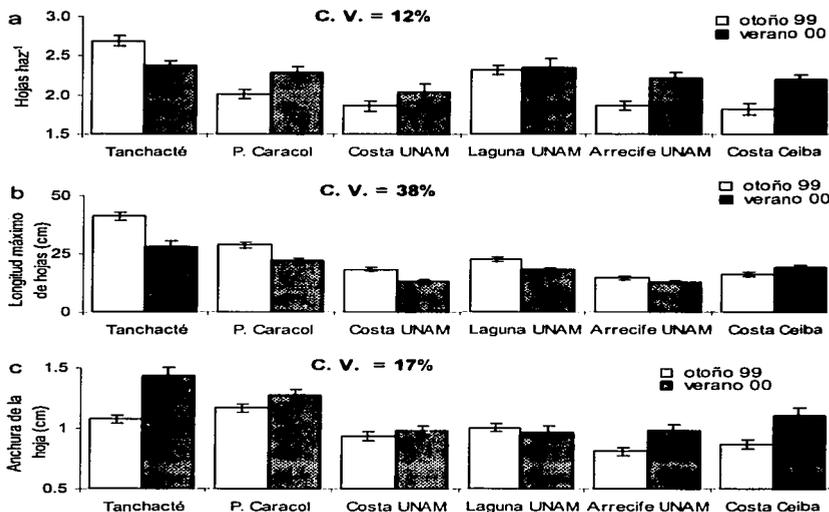


Figura 6. Descriptores morfológicos del ramet. a) número de hojas por cada haz ($n = 102$), b) longitud máxima promedio de las hojas ($n = 104$) y c) la anchura promedio de las hojas en los haces ($n = 104$). En todos los gráficos las columnas son los valores promedio, las barras los S. E. y (C. V.) sus coeficientes de variación.

7.1.4. Variación del área foliar de *T. testudinum*

Para describir la magnitud y distribución del área foliar expuesta en cada pradera para la captura de luz, se seleccionaron tres parámetros. El primero, LAR (Leaf Area Ratio) describe el grado de expansión de la parte fototrófica de la planta. El segundo, SLA (Specific Leaf Area) describe el grado de expansión de las hojas. El tercero, LAI (Leaf Area Index) describe la distribución espacial del área foliar, si es monocapa o si está empaquetada múltiples capas.

7.1.4.1. Variación del grado de expansión de la biomasa fototrófica de *T. testudinum*

La variación que se observó en LAR entre praderas y para ambas colectas fué muy alta (C. V. = 79%, Fig. 7a). Las praderas al norte de la UASA, **Tanchacté** y **P. Caracol**, presentaron los mayores valores en este descriptor. Los valores de LAR observados en **Tanchacté** en la primera colecta ($71.3 \pm 7.1 \text{ cm}^2 \text{ g PS}^{-1}$), fueron hasta seis veces mayor que

los presentados por las otras praderas. **Arrecife UNAM** ($7.6 \pm 1.0 \text{ cm}^2 \text{ g PS}^{-1}$) y **Costa Ceiba** ($11.6 \pm 1.3 \text{ cm}^2 \text{ g PS}^{-1}$) presentaron los menores valores de LAR (Fig. 7a). En tres praderas, **Tanchacté**, **P. Caracol** y **Laguna UNAM**, se observó una fuerte reducción del grado de expansión de su biomasa fototrófica de otoño de 1999 al verano del 2000, mientras que en las otras tres no hubo diferencias significativas entre las colectas (**Costa UNAM**, **Arrecife UNAM** y **Costa Ceiba**).

La variación del grado de expansión foliar, (relación área/biomasa hoja), el área específica foliar (SLA), no fué tan grande (C.V. = 21%) como la variación del grado de expansión fototrófica con respecto a la biomasa de la planta (LAR), también se encontraron diferencias significativas entre las colectas y entre praderas. En la colecta realizada en otoño de 1999, se observó que la mayor área específica foliar se presentó en **Tanchacté** ($455.5 \text{ cm}^2 \text{ g PS}^{-1}$), las menores en **Costa Ceiba** ($212 \text{ cm}^2 \text{ g PS}^{-1}$) y en **Arrecife UNAM** ($244.2 \text{ cm}^2 \text{ g PS}^{-1}$). Para el resto de las praderas y para toda la colecta realizada en verano del 2000, no se observaron diferencias significativas en el SLA de las hojas de *T. testudinum* con el valor promedio de las ambas colectas $299.0 \pm 19.3 \text{ cm}^2 \text{ g PS}^{-1}$ (Fig. 7b).

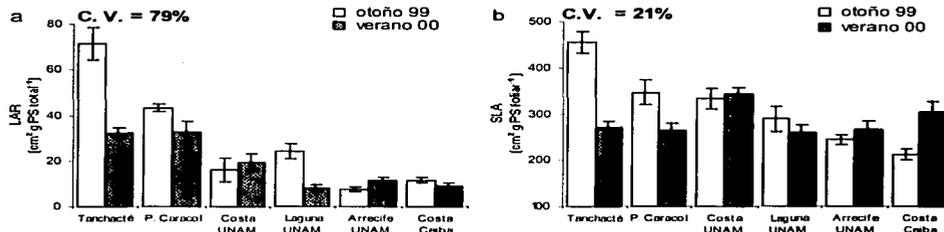


Figura 7. Descriptores del área foliar. a) La razón del área foliar con respecto a la biomasa de la planta (LAR) ($n = 60$), b) Área específica (SLA) ($n = 102$). En ambos gráficos las columnas son los promedios de los descriptores, con el S. E. y el (C. V.) coeficiente de variación.

7.1.4.2. Descripción del dosel de *T. testudinum*

La altura del dosel varió significativamente entre praderas (C.V. = 39.4%, Fig. 8a), siendo las praderas situadas al norte de la laguna, **Tanchacté** y **P. Caracol**, las que presentaron los valores mayores (24 ± 1.47 , y $21.6 \pm 1.44 \text{ cm}$, respectivamente). Los menores, alrededor de 10 cm, los presentaron las dos praderas costeras (**Costa UNAM** y **Costa Ceiba**) y la situada en el arrecife posterior (**Arrecife UNAM**). De nuevo la pradera **Laguna UNAM** mostró valores intermedios entre los máximos y los mínimos (Fig. 8a).

Examinando la variación del descriptor de la distribución espacial del área foliar, Índice de Área Foliar (LAI), se observó que fue uno de los parámetros que mostró mayor

variación entre praderas y colectas (C. V. = 82%). Se observó una distribución monocapa de las hojas, en tres praderas (**Costa UNAM, Laguna UNAM y Arrecife UNAM**). Las otras tres praderas mostraron una distribución multicapa, y los valores de LAI, fueron significativamente diferentes en el otoño de 1999, para **Tanchacté** (5.6 ± 0.02) y **Costa Ceiba** (1.3 ± 0.01), mientras que para el verano del 2000 fueron muy similares entre ellas con un valor promedio de 2.24 ± 0.12 (fig. 8b) (definición monocapa y multicapa, sección D- Descriptores del grado de expansión, parte 9, Capítulo V). **Tanchacté** en otoño de 1999, fué la pradera cuyo dosel estaba más "empaquetado" (alta distribución multicapa de las hojas), y se expandió en el verano del 2000 al reducirse de 5.6 a 2.3 (Fig. 8b). Por el contrario, el dosel de **Costa Ceiba** se empaquetó más en el verano del 2000 al aumentar su LAI de 1.3 a 2.15. **P. Caracol**, no mostró diferencias significativas en LAI entre otoño de 1999 y verano del 2000 (Fig. 8b). Cabe resaltar que la pradera en **Costa Ceiba** presentó una distribución multicapa, esta fue caracterizada con un tamaño de ramet pequeño y la altura de su dosel apenas sobrepasa los 10 cm., comparable a las praderas en **Tanchacté** y **P. Caracol**, caracterizadas por su gran tamaño del ramet y el doble de altura en el dosel.

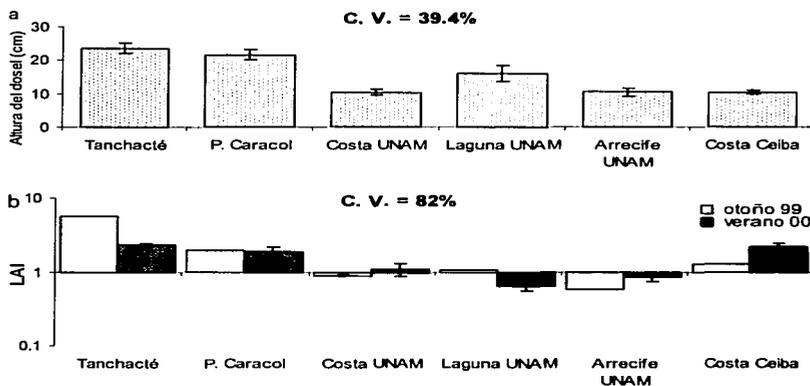


Figura 8. Descriptores del dosel de la pradera de *T. testudinum*. En a) la altura del dosel y b) el índice de Área Foliar LAI (n = 72), los valores 1 o por debajo indican doseles de tipo monocapa, por arriba de ese valor indica doseles multicapa. Las columnas son los promedios, las barras los S. E. y el (C. V.) coeficiente de variación.

7.2. Descripción de la variación de la Dinámica de la biomasa de la pradera de *T. testudinum*.

7.2.1. Variación de la Producción foliar

El valor promedio de la producción foliar de *T. testudinum* en otoño de 1999 en la laguna arrecifal de Puerto Morelos, se estimó en $1.9 \text{ g PS m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, con un máximo observado en **Tanchacté** ($3.9 \pm 0.34 \text{ g PS m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), cinco veces mayor que los mínimos observados en **Arrecife UNAM** ($0.76 \pm 0.12 \text{ g PS m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y en **Costa UNAM** ($0.83 \pm 0.09 \text{ g PS m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) (Fig. 9). Las dos praderas situadas en la laguna media, **P. Caracol** y **Laguna UNAM** mostraron producciones foliares alrededor del valor promedio de la laguna (1.8 ± 0.33 y $1.6 \pm 0.31 \text{ g PS m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, respectivamente, Fig. 9). Por último, **Costa Ceiba** fue también una de las más productivas, pues mostró una producción foliar 1.3 veces mayor al valor promedio ($2.5 \pm 0.4 \text{ g PS m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) (Fig. 9). En general se observó que la producción foliar tiene una alta variabilidad entre las seis praderas examinadas dentro de la laguna arrecifal de Puerto Morelos (C. V. = 61.4%).

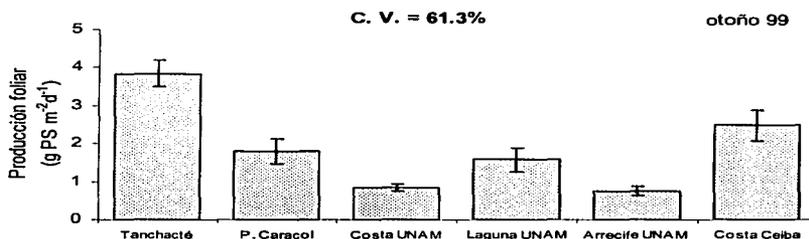


Figura 9. Variación de la producción foliar de cada pradera de *T. testudinum* en laguna arrecifal de Puerto Morelos. Las columnas son los promedios, las barras son los errores estándar y el (C. V.) coeficiente de variación ($n = 36$).

7.2.2. Variación del crecimiento foliar

La tasa de elongación foliar (LER) presentó una alta variación (C. V. = 81%) entre praderas, con un valor promedio estimado de $0.40 \pm 0.02 \text{ cm haz día}^{-1}$ (Fig. 10). El mayor crecimiento del meristemo foliar se observó en los haces de la pradera **Tanchacté** con $1.8 \pm 0.08 \text{ cm haz día}^{-1}$, los menores en **Arrecife UNAM** ($0.32 \pm 0.01 \text{ cm haz día}^{-1}$), **Costa UNAM**, y **Costa Ceiba** ($0.38 \pm 0.04 \text{ cm haz día}^{-1}$), con tasas de elongación foliar 5.5 veces menores que las que presentaron los haces en **Tanchacté** (Fig. 10). La variación observada en la tasa de elongación de las hojas (LER) fue mucho más alta que la encontrada para la producción foliar.

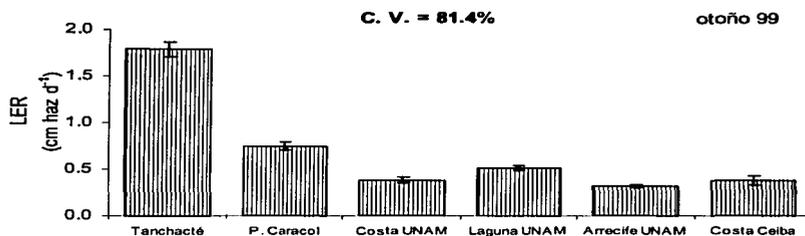


Figura 10. Variación del crecimiento del meristemo foliar por día. Las columnas son los valores promedio con su error estándar y el (C. V.) coeficiente de variación ($n = 36$).

La variación del intervalo del plastochron observada en la laguna de Puerto Morelos en otoño de 1999, fué entre 24 y 33 días, si este valor estimado fuera constante a lo largo del año, representa un rango de variación entre 11 y 15.21 hojas producidas por año entre las diferentes praderas muestreadas (Fig. 11). Este crecimiento mostró una pequeña variación (C. V. = 16%), comparado con la variabilidad observada para los otros descriptores de crecimiento y producción. Los valores promedio fueron muy semejantes entre praderas y sólo en dos localidades, **P. Caracol** y **Costa UNAM**, se observaron menores producciones de nuevas hojas (11 hojas por año), significativamente distintas a las otras (15 hojas por año).

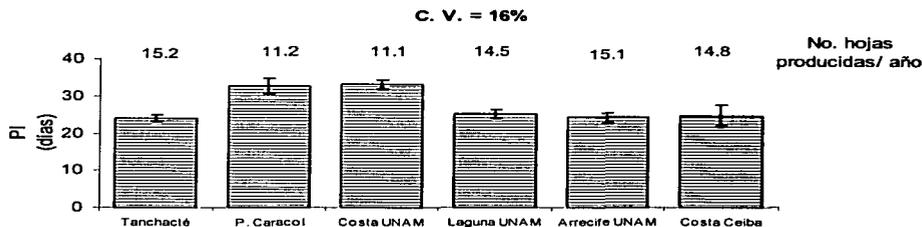


Figura 11. Variación del intervalo de plastochron PI, el tiempo que tarda en aparecer una nueva hoja en el ápice del haz vertical. Las columnas son los promedios y las barras S. E. Arriba de cada columna está indicado el número de hojas producidas por año, en cada localidad y el (C. V.) coeficiente de variación ($n = 36$).

7.3. Descripción del campo lumínico

7.3.1. Variación del coeficiente de atenuación de la columna de agua ($K_{d_{\text{Agua}}}$).

Se determinó un valor promedio del coeficiente de atenuación del agua $K_{d_{\text{Agua}}} = 0.195 \text{ m}^{-1}$ para la laguna arrecifal de Puerto Morelos. Un valor similar pero un poco mayor ha sido estimado para la Bocana Norte en varios periodos del año ($K_{d_{\text{Agua}}} = 0.241 \text{ m}^{-1}$, comunicación personal Ayala-Schiaffino 2000).

Al examinar la variabilidad espacial del coeficiente de atenuación de luz del agua, éste presentó una significativa variación entre las localidades examinadas (Fig. 12) con un $C. V = 39\%$. De los $K_{d_{\text{Agua}}}$ más altos se observaron en dos de las praderas muy someras, **Costa Ceiba** y **Costa UNAM**, con valores de 0.467 y 0.419 m^{-1} respectivamente (figura 12). Estas dos praderas crecen muy cerca de la línea de costa, en la zona donde rompen las olas en las proximidades de un pequeño talud costero. Las praderas situadas a mayor profundidad, **Laguna UNAM** y **P. Caracol**, presentaron los menores valores del $K_{d_{\text{Agua}}}$ (0.197 y 0.193 m^{-1} respectivamente), similares al K_d determinado en este estudio para la laguna de Puerto Morelos. La pradera en las proximidades del arrecife posterior, **Arrecife UNAM**, situada a una profundidad de 3.07 m , presentó un valor del $K_{d_{\text{Agua}}} = 0.241 \text{ m}^{-1}$ (Figura 12), un poco mayor al de la laguna media y similar para la Bocana Norte (comunicación personal Ayala-Schiaffino 2000). Al estimar la irradiancia máxima sobre el dosel de las praderas con un K_d constante para la laguna en condiciones de calma y claridad, se observó la variación de la atenuación de la irradiancia máxima al compararse con la estimada con los $K_{d_{\text{Agua}}}$ *in situ*, (Fig. 13).

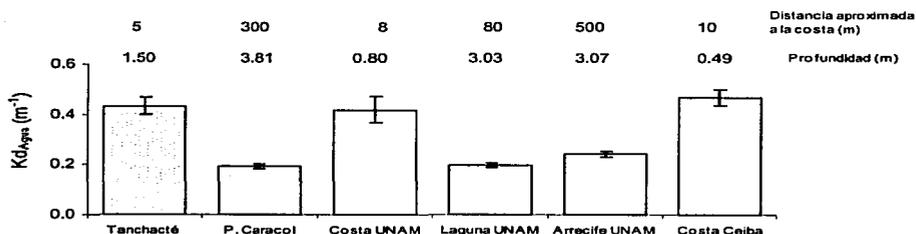


Figura 12. Coeficientes de atenuación de la columna de agua $K_{d_{\text{Agua}}}$, medidos *in situ* en las praderas en la laguna arrecifal de Puerto Morelos. Arriba de cada columna se indica la profundidad y la distancia a la costa de cada pradera de *T. testudinum*.

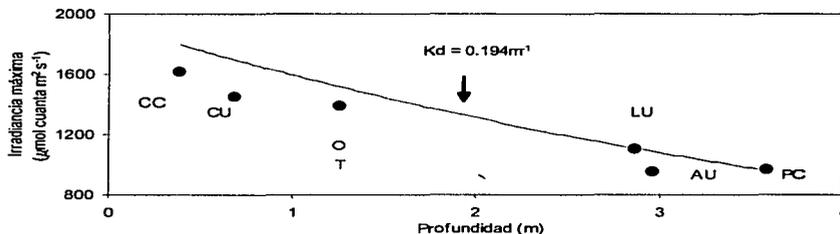


Figura 13. Irradiancia máxima diaria estimada a la altura máxima del dosel de cada pradera de *T. testudinum* (●). La línea representa la atenuación la luz en la profundidad asumiendo un k_d constante para la laguna de 0.194 m^{-1} . El (○) es la variación de la irradiancia estimada en punta Tanchacté (T) por la variación del k_d en esa localidad. CC = Costa Ceiba, CU = Costa UNAM, T = Tanchacté, LU = Laguna UNAM, AU = Arrecife UNAM y PC = Punta Caracol.

Las dos localidades que presentaron una irradiancia máxima similar a la estimada con un K_d constante, fueron **Laguna UNAM** y **P. Caracol**, las de mayor profundidad. El valor del $K_{d\text{Agua}}$ observado el día del muestreo para Tanchacté fue de 0.43 m^{-1} , pero descendió a un valor de 0.26 m^{-1} , con esta variación encontrada en el $K_{d\text{Agua}}$ *in situ*, se observó que la estimación de la irradiancia máxima para esta localidad puede ser mayor (Fig. 13, círculo). Se determinó que esta variación, se presentó con un pequeño crecimiento de fitoplancton ($0.5 \text{ mg clorofila } a \text{ m}^{-3}$), cuya duración fue inferior a una semana y que pudo ser observada en otra ocasión (agosto 2001), después de una época de fuertes lluvias y tormentas (Fig. 14).

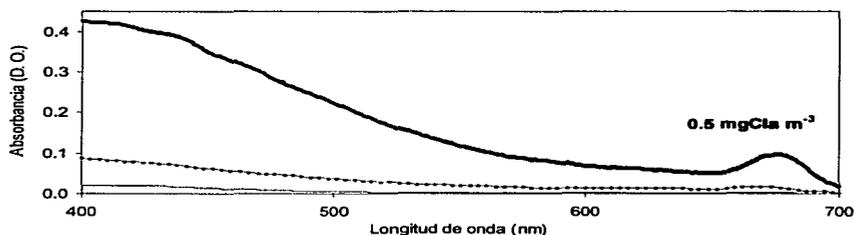


Figura 14. Espectros de absorción de luz del material particulado suspendido en la columna de agua. La línea delgada corresponde al agua filtrada de la localidad Laguna UNAM. Las otras dos corresponden a la localidad de Tanchacté en dos momentos, la punteada corresponde a agua filtrada en donde no se detectó diferencias con la localidad de la Laguna UNAM, la línea de trazo grueso corresponde al agua filtrada con una concentración de $0.5 \text{ mg Chla m}^{-3}$ (agosto del 2001).

7.3.2. Estimación de la exposición diurna a la luz a la altura del dosel de cada pradera

Para estimar la exposición diurna a la altura del dosel en cada pradera se seleccionaron dos registros continuos diurnos de luz superficial para días completamente claros, uno en verano (Julio, 2000) y otro en invierno (Febrero 2001). Ambos registros presentaron las curvas típicas de variación de la irradiancia en un ciclo solar a lo largo de un día (Kirk 1994). La exposición diurna superficial (Q_s) para el verano fue de 24.4 mol cuanta $m^{-2} d^{-1}$ y para el invierno fue de 23.3 mol cuanta $m^{-2} d^{-1}$, con una diferencia de 1.1 molcuanta $m^{-2} d^{-1}$. El fotoperíodo tuvo una duración para el día de verano de 14 h y para el día de invierno 13 h, con una diferencia de tan solo de 100 μmol cuanta $m^{-2} s^{-1}$, entre los máximos de la irradiancia de luz sobre la laguna.

Teniendo como referencia el ciclo diurno solar superficial (E_s) y considerando los coeficientes de atenuación dentro del agua Kd_{agua} , determinados para cada pradera y las profundidades promedio del dosel, se estimó la variación de la irradiancia a lo largo de un día hasta el dosel de las praderas (E_d) para cada localidad seleccionada (Fig. 15).

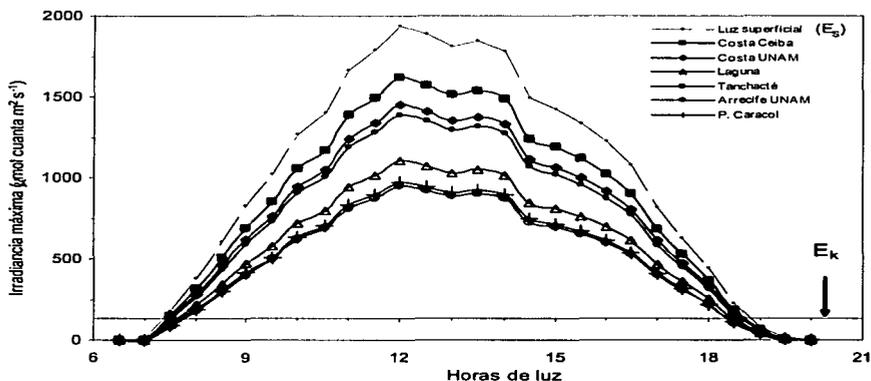


Figura 15. Variación de la irradiancia máxima a lo largo del día (E_s = Irradiancia superficial), 1 agosto 2000, sobre el dosel, de cada pradera en la laguna de Puerto Morelos. La flecha indica la irradiancia de saturación ($E_k = 136 \mu mol$ cuanta $m^{-2} s^{-1}$) para la fotosíntesis en *T. testudinum*.

Integrando la variación de la irradiancia a lo largo del día, se estimó la exposición diurna de la luz a la altura del dosel, como el área total de la curva de variación de la irradiancia. Se encontró una variación de la exposición diurna de la luz superficial de 1.7 veces entre los valores máximos y mínimos (C. V. = 22.2%) (Fig. 15).

Las mayores exposiciones diurnas correspondieron a las praderas más someras, **Costa Ceiba** 83.4% de la exposición superficial (Q_s) y **Costa UNAM** con el 74.7% de Q_s . Las menores exposiciones se estimaron para **Arrecife UNAM** y **P. Caracol** con el 48.9% y el 49.8% Q_s , respectivamente. La pradera denominada **Laguna UNAM** mostró valores intermedios (56.8% de Q_s), similares al que presentó **Tanchacté** para los periodos con presencia significativa de fitoplancton en la columna de agua (58.0% de Q_s). Sin embargo, dichos periodos son muy cortos. Al desconocer su periodicidad durante el año, se ha asumido, hasta poder describir dicha variación, que la mayor parte del tiempo no hay presencia detectable de clorofila a en la columna de agua en **Tanchacté**, por lo que se considera que la exposición diurna máxima de luz que llega al dosel de esta pradera es del 71.6% de la Q_s (Figura 16).

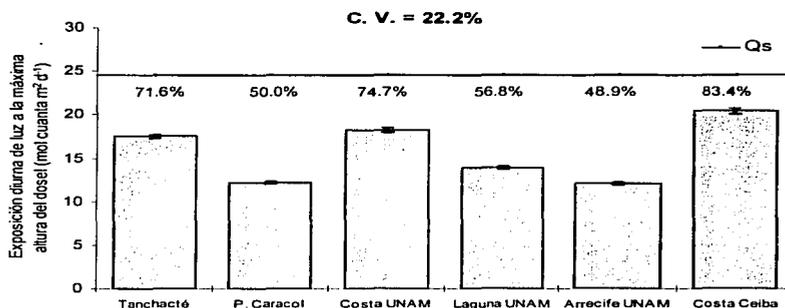


Figura 16. Variación de la Exposición diurna sobre el dosel en cada pradera de la laguna de Puerto Morelos, el día 1 de agosto del 2000. Arriba de cada columna se muestra el porcentaje con respecto a la exposición diurna superficial (Q_s) y el (C. V.) coeficiente de la variación Q_s .

7.3.3. Variación del Coeficiente de atenuación de luz dentro del dosel ($K_{d_{\text{dosel}}}$)

La variación de los coeficientes de atenuación del dosel de las praderas de *T. testudinum*, fueron un poco mayor que la variación espacial detectada en el K_d de la columna de agua (C. V. = 42.4%). Sin embargo, fueron mucho más evidentes las diferencias en magnitud, ya que el K_d del dosel fue de 8 a 17 veces mayor que los K_d determinados para la columna del agua (Fig. 17).

Dos de los $K_{d_{\text{dosel}}}$ más altos se observaron en **Costa Ceiba** con 7.20 m^{-1} y en **Tanchacté** con 4.37 m^{-1} , (Fig. 17). La altura del dosel en la primera pradera no sobrepasa los 10.3 cm, y en la segunda es de 23.7 cm. **Laguna UNAM** presentó la menor atenuación con un $K_{d_{\text{dosel}}} = 2.12 \text{ m}^{-1}$, con una altura del dosel de 16 cm y los coeficientes medios fueron medidos en **Arrecife UNAM** y **P. Caracol** con los valores de $K_{d_{\text{dosel}}} = 3.92 \text{ m}^{-1}$ y 3.39 m^{-1} , con

alturas promedio de su dosel de 10.4 cm y 21.6 cm respectivamente y en **Costa UNAM** un $K_{D_{\text{dosel}}} = 3.31 \text{ m}^{-1}$ un poco menor a las dos localidades anteriores, con una altura del dosel de 10.3 cm.

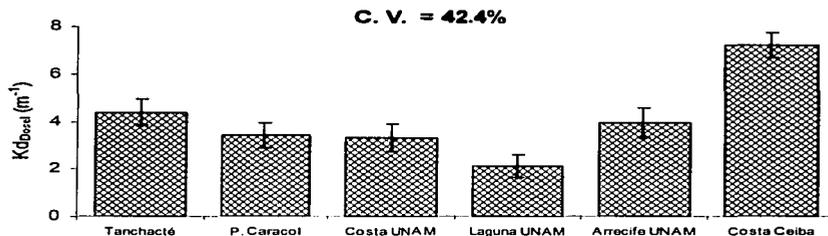


Figura 17. La variación de los coeficientes de atenuación en el dosel ($K_{D_{\text{dosel}}}$), valor promedio \pm S. E. en las praderas de *T. testudinum* (verano 2000) y el (C. V.) coeficiente de variación.

7.3.4. Variación de la exposición diurna a lo largo de la hoja considerando el efecto de auto-sombra del dosel

La descripción de la variación de la exposición diurna de luz, considerando el efecto del dosel (Q_d) se realizó sobre la hoja 2, asumiendo una distribución vertical de la hoja hasta la altura promedio del dosel, y una distribución horizontal y constante en la parte apical de la hoja, hasta la altura máxima del dosel. Por esta razón, a la parte apical de las hojas de *T. testudinum* se les consideró una exposición máxima y constante y a la parte de la hoja distribuida verticalmente se le estimó una atenuación de la exposición a cada centímetro dependiente del K_d del dosel (Fig. 18). El patrón de la variación de la exposición, fue muy diferente entre praderas. En la pradera de **Tanchacté** se observó que una buena parte de las hojas quedan expuestas al máximo ($17.5 \text{ mol cuanta m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), hasta la altura del dosel, disminuyendo después suavemente la exposición hacia el sedimento. También en **Costa Ceiba** una buena parte de las hojas quedan expuestas al máximo ($20.4 \text{ mol cuanta m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), pero la disminución de la exposición fue mucho más abrupta a lo largo de sus hojas, como consecuencia del mayor autoensombrecimiento por su dosel y la menor disminución fue en las hojas de la **Laguna UNAM** (Fig. 18).

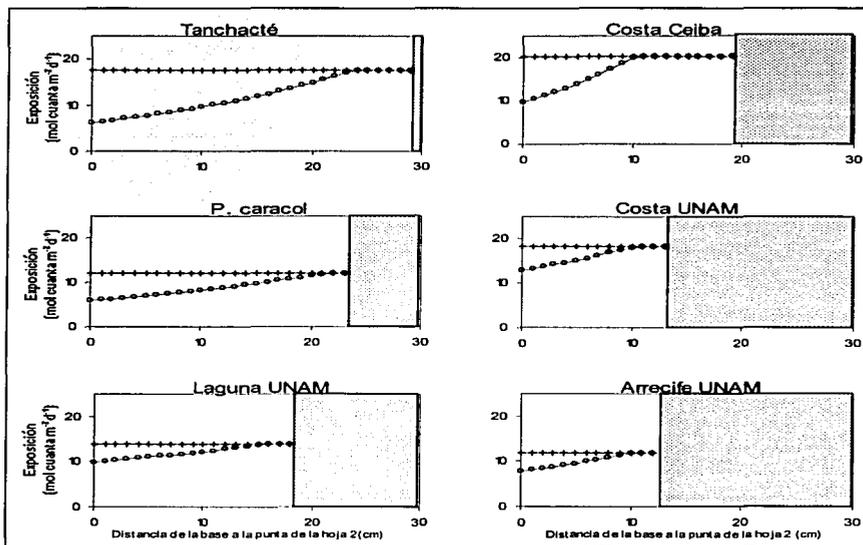


Figura 18. Variación de la Exposición diurna de luz a cada centímetro de la hoja 2, en cada una de las praderas (o). La línea cruzada (+) representa la exposición a la altura máxima del dosel de cada pradera. La línea vertical indica la longitud máxima promedio de la hoja 2 de cada pradera.

Al estimar el promedio de la exposición diurna de luz a lo largo de la hoja 2 para cada una de las praderas, se observó que se presentaba una variación ligeramente mayor que la estimada para la altura del dosel (C. V. = 25.2%). La mayor exposición seguía presentándose en la pradera en **Costa Ceiba** con 17.0 ± 0.9 mol cuanta $m^{-2} d^{-1}$, a pesar del alto ensombrecimiento que presentaba su dosel y en **Costa UNAM** 16.0 ± 0.5 mol cuanta $m^{-2} d^{-1}$ (Fig. 19a). Los valores menores los presentaron las hojas de la pradera de **P. Caracol** (8.9 ± 0.4 mol cuanta $m^{-2} d^{-1}$) y **Arrecife UNAM** (10.2 ± 0.4 mol cuanta $m^{-2} d^{-1}$) y las hojas de las praderas en **Laguna UNAM** y en **Tanchacté** presentaron valores intermedios (12.0 ± 0.3 y 12.1 ± 0.7 mol cuanta $m^{-2} d^{-1}$, respectivamente, (Fig. 19a).

7.3.4.1. Estimación del porcentaje de error en la determinación de la exposición diurna promedio de la hoja por no considerar el efecto de auto-sombra del dosel

Para calcular el porcentaje de error en la estima de la exposición diurna promedio sobre la hoja 2, se comparó el área bajo la curva de la variación estimada considerando el efecto de autosombra contra el máximo constante a la altura del dosel para cada

centímetro de la hoja. Los mayores porcentajes de sobreestimación se observaron para las hojas de **Tanchacté** y **P. caracol** (31% y 27.3%, respectivamente) y los valores mínimos se observaron en **Costa UNAM** y **Laguna UNAM** con un 12.3% y un 13.5%, respectivamente de sobreestimación (Fig. 19b).

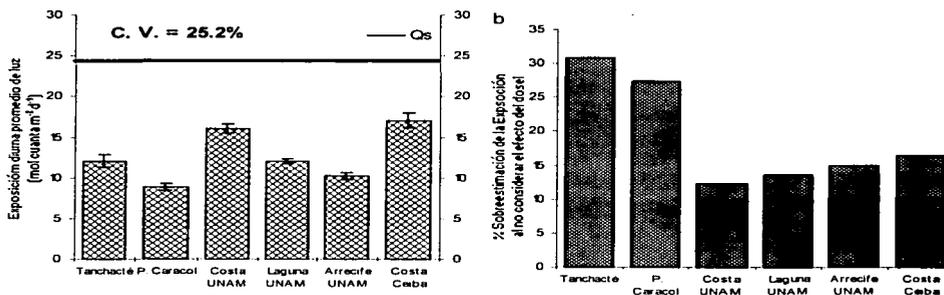


Figura 19. a) Variación de la Exposición diaria de luz promedio \pm S. E. en las hojas de *T. testudinum* para cada pradera, (C. V.) el coeficiente de variación y ($-Q_s$) es la exposición diaria de luz superficial. b) El porcentaje de sobreestimación de la exposición diaria de la luz, determinado asumiendo una exposición constante a lo largo de la hoja e ignorando el efecto del dosel.

7.4. Evaluación de la respuesta foto-aclimatativa de las hojas de *T. testudinum* a la variación del campo lumínico

7.4.1. Variación del contenido en pigmentos a lo largo de la hoja 2

El contenido en pigmentos por unidad de área (densidad de pigmentos, $\mu\text{g cm}^{-2}$) de las hojas de *T. testudinum*, en las distintas praderas examinadas de la laguna de Puerto Morelos, presentó una variación muy alta (C. V. = 63%). Los mayores valores promedios de la hoja se encontraron en **P. Caracol** ($19.38 \pm 4.41 \mu\text{g cm}^{-2}$), **Laguna UNAM** ($15.72 \pm 2.99 \mu\text{g cm}^{-2}$), las dos praderas más profundas y los valores menores se encontraron en **Costa Ceiba** ($7.79 \pm 1.34 \mu\text{g cm}^{-2}$) y **Tanchacté** ($9.0 \pm 1.16 \mu\text{g cm}^{-2}$) (Fig. 20a). En las hojas de **Costa UNAM** ($15.43 \pm 3.03 \mu\text{g cm}^{-2}$) se observaron valores similares a los de la **Laguna UNAM** y no significativamente distintos del contenido en pigmentos de las hojas de **P. Caracol** y de las hojas de **Arrecife UNAM** ($12.28 \pm 1.70 \mu\text{g cm}^{-2}$) (ANOVA, $p > 0.05$) (Fig. 20a). La variación entre hojas de las distintas praderas, de las proporciones de pigmentos del cociente clorofila b:a (mol:mol) y carotenos:clorofila a (g:g), fue muy baja (C. V. = 5.8% y 8.2% respectivamente). Las hojas de las praderas en **Costa UNAM**, **P. Caracol** y **Costa Ceiba** presentaron la mayor razón molar clorofila b:a (0.48, 0.49 y 0.47 respectivamente) y el mayor cociente de carotenos:clorofila a (0.67, 0.76 y 0.69 respectivamente). Los valores menores de los dos cocientes se observaron en **Arrecife UNAM** (clorofila b:a = 0.42 y carotenos:clorofila a = 0.61) (Fig. 20b).

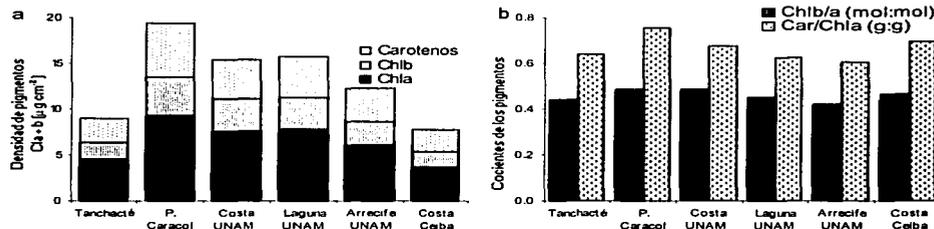


Figura 20. a) Variación de la densidad promedio de pigmentos en las hojas 2 de *T. testudinum* para cada pradera. b) Variación de la razón molar Chl b/ Chl a y la razón promedio en peso (g:g) de carotenos/ clorofila a entre praderas.

La hoja 2 de *T. testudinum* presentó similitudes entre praderas en el patrón de variación del contenido en pigmentos por unidad de área, desde la base a la punta de las hojas. Este patrón consistía desde un máximo hasta una disminución abrupta y significativa de la densidad de pigmentos a lo largo de las hojas (Fig. 21). Dicho máximo se encontraba en algunas hojas cerca de su base (**Laguna UNAM**) o se alcanzaba unos centímetros después, con un significativo incremento (**Tanchacté** y **P. Caracol**, Fig. 21). Las caídas del

contenido en pigmentos son progresivas del máximo, con un valor promedio de $17.1 \pm 0.4 \mu\text{g cm}^{-2}$, pero abruptas en los últimos centímetros de las puntas. Las puntas presentaron densidades de pigmentos con cambios en magnitud muy fuertes, lo cual fue observado en todas las localidades, con un valor promedio de $3.1 \pm 0.4 \mu\text{g cm}^{-2}$ y sólo en **Tanchacté** estos cambios en la densidad de pigmentos a lo largo de las hojas, fueron suaves y continuos (Fig. 21). La variabilidad de la densidad de pigmentos fotosintéticos entre las praderas, fue muy diferente observándose la mayor variación en las hojas de **P.Caracol** (C. V. = 72.8%) y la menor en las hojas del **Arrecife UNAM** (C. V. = 33.9%) (Fig. 22a).

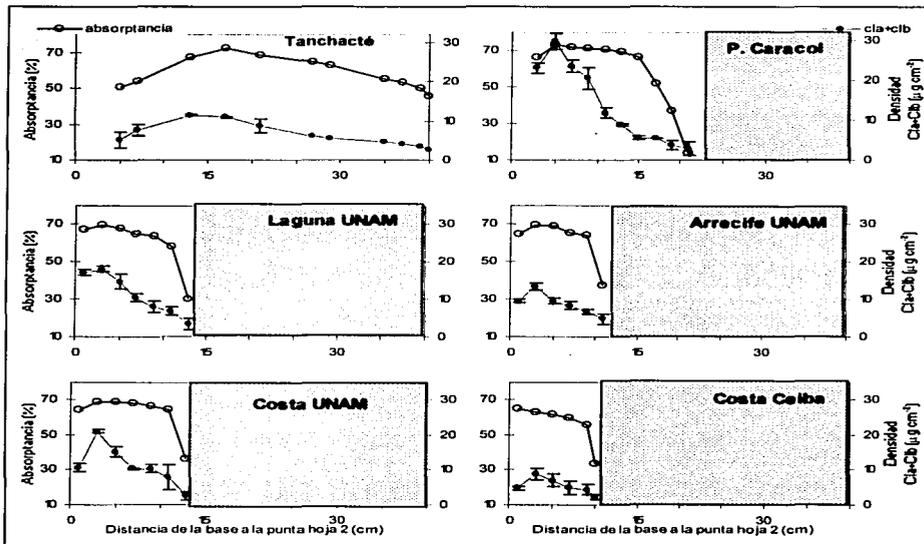


Figura 21. Variabilidad del contenido de pigmentos fotosintéticos $\text{Chl a} + \text{b}$ y su error estándar a lo largo de la hoja 2 de *T. testudinum* (•, eje derecho) y la variación de la absorptancia en cada pradera (○, eje izquierdo). La línea vertical es la longitud promedio de la hoja 2 de *T. testudinum* de cada pradera.

7.4.2. Variación de la absorptancia a lo largo de la hoja 2

El patrón de variación de la absorptancia desde la base a la punta de la hoja 2 fue similar al que fue observado para la densidad de pigmentos. Se observaron valores bajos en los primeros centímetros de la base, aumentando hasta un máximo que podía estar situado en la base o a pocos centímetros de ésta, disminuyendo progresivamente en la parte media hacia la punta de la hoja y la caída fue mucho más abrupta en los últimos

centímetros (Fig. 21). El máximo rango de variación se encontró en las hojas de **P. Caracol** que variaron desde un máximo valor de absorptancia del 73 % hasta un mínimo del 14% y la menor variación fue observada en **Costa UNAM** y **Tanchacté** (máx. 69% mín 36% y máx. 72% mín. 46% en absorptancia, respectivamente). Aunque la variación de la absorptancia fue menos marcada a lo largo de las hojas al comparar a las otras praderas con **P. Caracol**, no se estimaron diferencias significativas en el valor de la absorptancia (ANOVA, $p > 0.05$) (Fig. 21).

La absorptancia de las hojas de *T. testudinum* en las distintas praderas examinadas de la laguna de Puerto Morelos presentó una menor variación que la observada para el contenido en pigmentos, pero muy importante considerando las diferencias encontradas entre los diferentes segmentos de hoja en la capacidad de captura de luz, la mayor variación entre praderas se observo de nuevo en **P. Caracol** con un C. V. = 35.2% y la menor fue observada en **Tanchacté** con un C. V. = 14.0% (Fig. 22b).

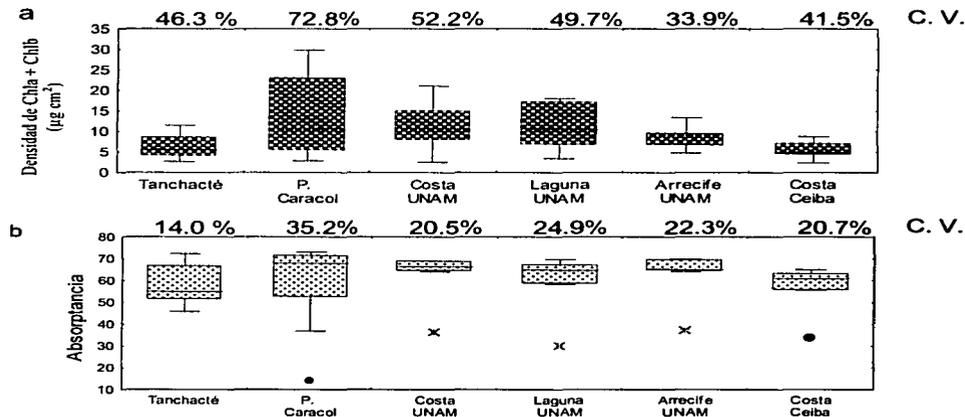


Figura 22. Variación de la densidad de pigmentos (a) y de la absorptancia (b) para las hojas de cada pradera de *T. testudinum* en la laguna arrecifal de Puerto Morelos. Gráficos de Box, indicando el valor de la mediana y los rangos de variación del 25 y 75 % del percentil, 5% y 95% los mínimos y máximos, los puntos y estrellas son valores extremos y arriba de cada gráfico los coeficientes de variación por pradera.

No se encontraron diferencias significativas entre la absorptancia estimada en otoño de 1999 y en verano del 2000 (ANOVA, $p > 0.05$). Considerando toda la variación espacial y la temporal registrada en este estudio, se estimó un valor promedio de 61% de

absorptancia para las hojas de *T. testudinum* de la laguna de Puerto Morelos, con una mediana de 64%.

7.4.3. Relación entre el contenido en pigmentos y la absorptancia

Para examinar en más detalle la relación entre el contenido en pigmentos y la absorptancia de las hojas de *T. testudinum*, se asociaron estos dos parámetros en una relación general, independientemente de las relaciones específicas para cada localidad (Fig. 22). Este análisis permitió distinguir un aumento no lineal de la absorptancia para valores inferiores o iguales a 125 mg Clorofila $a + b$ m^{-2} (Fig. 23),

$$\text{Absorptancia} = 10,4 (\pm 1,75) * (\text{Clorofila } a + b)^{0,41 (\pm 0,04)}$$

$$r^2 = 0,75, P < 0,0001, S.E. = 0,12, n = 35$$

y un valor máximo promedio de la absorptancia de $69,5 \pm 0,7$, $n = 10$ para valores superiores a 125 mg Clorofila $a + b$ m^{-2} (Fig. 23).

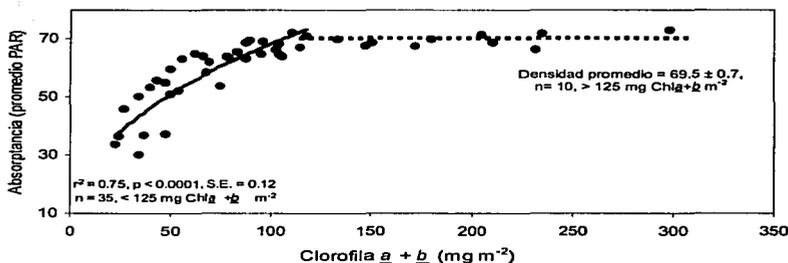


Figura 23. Relación entre la densidad de pigmentos fotosintéticos (Chl $a + b$) y la absorptancia de las hojas de *T. testudinum*. La asociación se describe no lineal, para densidades \leq a los 125 mg m^{-2} , en donde alcanza una absorptancia máxima y constante de $69,5 \pm 0,7$ (valores $> 125 \text{ mg } m^{-2}$).

7.4.4. Fotoaclimatación: Relación entre la variación del campo lumínico y la variación del contenido en pigmentos y la absorptancia

Después de haber observado, la alta variabilidad a lo largo de la hoja 2 de *T. testudinum* en el contenido en pigmentos y la absorptancia, en este análisis comparativo sólo se observaron dos relaciones fotoaclimatativas, significativas de la hoja con respecto a la variación de la densidad total de pigmentos: una exponencial positiva con la profundidad ($r = 0,7$, $n = 6$, $P < 0,05$, Fig. 24a) y otra negativa con la exposición relativa a la altura del dosel ($r = -0,7$, $n = 6$, $P < 0,05$, Fig. 24b). Comparando conjuntamente todas las

praderas y considerando los valores promedio a cada centímetro de la hoja y excluyendo de la comparación, las caídas bruscas de la absorptancia en la punta, se observó una relación significativa entre la variación de la absorptancia y la de la exposición diurna ($r^2 = 0.53$, $P < 0.005$, $n = 31$).

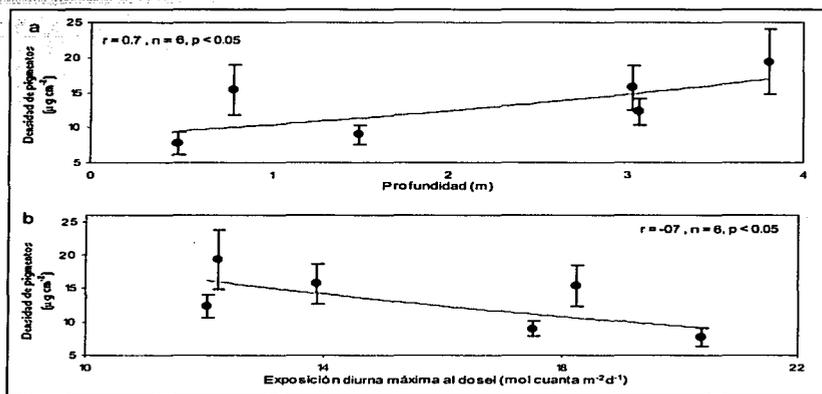


Figura 24. Respuesta fotoaclimativa de las hojas 2 de *T. testudinum* (I), descrita por medio de la asociación entre la densidad de pigmentos y (a) la profundidad de cada pradera y (b) la exposición diurna de luz al dosel en cada una de las praderas. Los puntos representan los valores promedio y las barras el S. E.

La respuesta fotoaclimativa de *T. testudinum* en términos de captura de luz, se pudo observar más claramente al comparar los valores máximo promedio de la absorptancia de las hojas con la profundidad ($r = 0.84$, $P < 0.05$, $n = 6$, Fig. 25a) y con la exposición diurna promedio ($r = -0.95$, $P < 0.001$, $n = 6$, Fig. 25b). Las dos son relaciones lineares significativas, positiva, para la profundidad y negativa para la exposición.

7.5. Estimación de la Dosis de luz

7.5.1. Variación de la Dosis de luz diurna a lo largo de la hoja

Para estimar la Dosis de luz promedio en la hoja 2 de *T. testudinum*, en el dosel de cada una de las praderas examinadas, se multiplicó el valor estimado de la exposición a lo largo de la hoja por la fracción de luz absorbida de cada centímetro de la hoja (absorptancia). La descripción de la variación de la Dosis a lo largo de la hoja, estimada para cada pradera, se muestra en la figura 26.

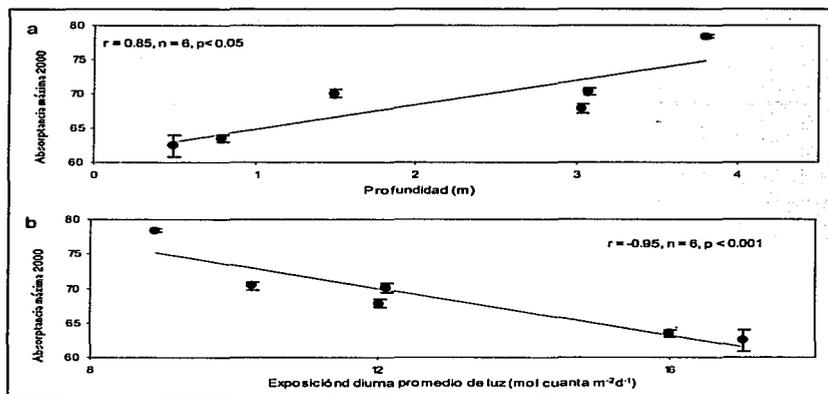


Figura 25. Respuesta fotoaclimativa de las hojas 2 de *T. testudinum* (II), descrita por medio de la asociación entre la absorptancia máxima promedio de las hojas y (a) con la profundidad de cada una de las praderas y b) la exposición diurna promedio de luz. En ambas figuras los puntos son los valores promedios de las estimaciones de cada parámetro y las barras son los S. E.

En esta figura se observa un patrón similar para todas las praderas, que consistía en un aumento progresivo de la Dosis desde la base de la hoja hasta un máximo generalmente obtenido a la altura máxima del dosel y a continuación una disminución desde este máximo hasta la punta (Fig. 26). La variación de la Dosis de luz a lo largo de las hojas está fundamentalmente asociada a la variabilidad del campo lumínico y, por lo tanto, a la exposición dentro del dosel. Sin embargo, en las puntas, en donde la exposición es constante, se observó que para la dosis después del máximo, se presentó una caída progresiva y brusca (Fig. 26). Esto es debido principalmente por la fuerte disminución de la absorptancia observada en esta parte de las hojas (Fig. 21). Los máximos de la dosis de luz, se presentaron generalmente a ± 2 centímetros a la altura máxima del dosel (figura 8a). La caída más pronunciada de la dosis en la punta de la hoja se observó en **Arrecife UNAM** y **Costa UNAM** y las menores fueron observadas en **Costa Ceiba** y **Tanchacté**. La mayor variabilidad en la dosis efectiva de luz, se observó a lo largo de las hojas en **Tanchacté** (C. V. = 28.8%) y **P. Caracol** (C. V. = 24.7%) y las menores se observaron en **Arrecife UNAM** (C. V. = 12.7%) y **Laguna UNAM** (C. V. = 12%) (Fig. 26). La mayor Dosis de luz promedio estimada, fue determinada para las hojas de **Costa Ceiba** (10.5 ± 0.6) y **Costa UNAM** (8.8 ± 0.6), entre 1.7 y 1.3 veces más que los valores menores estimados para **P. Caracol** (6.1 ± 0.3) y **Arrecife UNAM** (6.6 ± 0.2) (Fig. 27a).

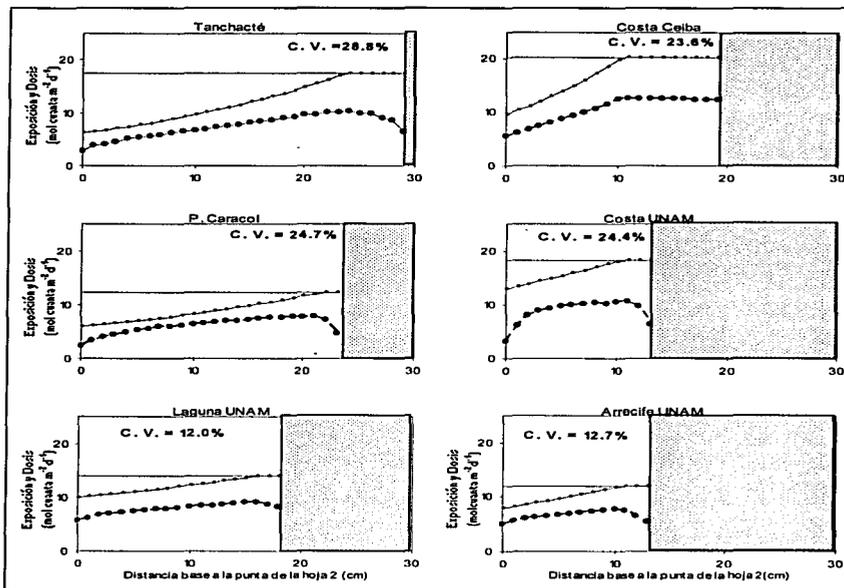


Figura 26. Variación de la Exposición (—) y la Dosis (●) diaria de luz, a lo largo de las hojas 2 de *T. testudinum*. La parte clara representa la distancia de la base a la punta de la hoja 2, para cada pradera de la laguna arrecifal de Puerto Morelos.

7.5.2. Determinación de la sobreestimación de la Dosis diaria de luz por no considerar el efecto de autosombra del dosel y la respuesta fotoaclimativa de la hoja

Comparando entre las praderas, las áreas bajo la curva definidas por la variación de la dosis efectiva a lo largo de la hoja y de la exposición de luz máxima a la altura del dosel (Fig. 16, 18 y 26), se calculó el porcentaje de sobreestimación de la dosis de luz capturada por la hoja, si no se considera el efecto del dosel sobre el campo lumínico (autosombra) y la variación de la capacidad de absorción de luz de la hoja. Los resultados indicaron una fuerte y significativa sobreestimación, oscilando entre un máximo observado en las hojas de **Tanchacté** de 58% y un mínimo, en las hojas del **Laguna UNAM** de 43.3% de sobreestimación (Fig. 27b).

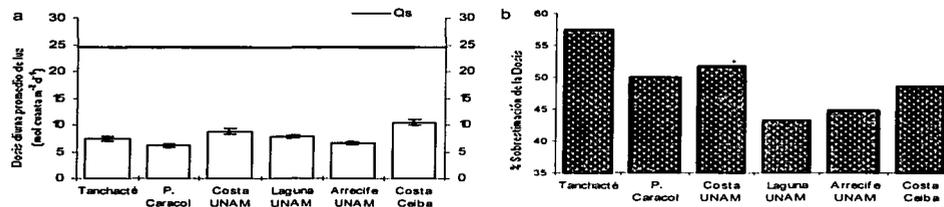


Figura 27. a) Variación de la Dosis diaria promedio de luz de las hojas de *T. testudinum*. La línea continua representa la exposición diurna superficial ($-Q_s$). (b) % de sobreestimación de la Dosis de la hoja al no considerar la variación del campo lumínico en el dosel y la variación de la absorptancia a lo largo de la hoja de *T. testudinum*.

7.5.3. Estimación de la Dosis de luz diurna de la pradera

Una vez conocida la variabilidad de la Dosis diaria de luz a lo largo de las hojas de *T. testudinum* para cada localidad muestreada, el siguiente paso fue estimar la Dosis diaria de luz total capturada por pradera. Se estimó con el valor promedio diurno calculado para las hojas, por el total del área de intercepción (área foliar) expuesta en cada pradera (LAI). La Dosis diaria de luz para cada pradera varió hasta 4.4 veces (C. V. = 60%), entre un máximo de 22.6 molcuanta $m_{pradera}^{-2} d^{-1}$ estimada para **Costa Ceiba** y un mínimo de 5.1 molcuanta $m_{pradera}^{-2} d^{-1}$ estimado para **Laguna UNAM** (Fig. 28).

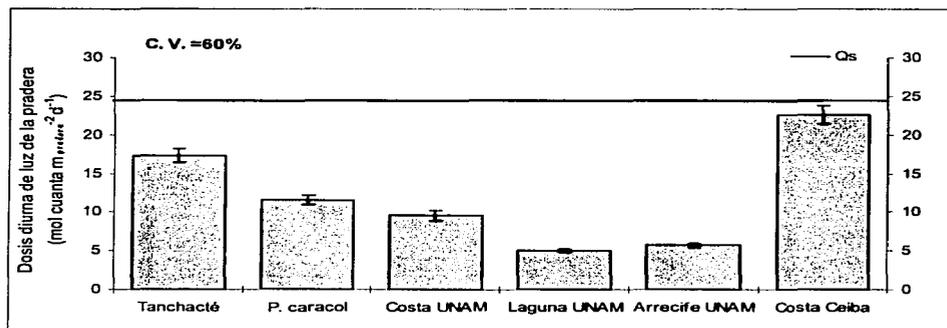


Figura 28. Variación de la Dosis diaria de luz de la pradera de *T. testudinum* para cada una de las localidades examinadas en la laguna arrecifal de Puerto Morelos. C. V. es el coeficiente de variación. La línea continua representa la exposición diurna superficial de la luz ($-Q_s$).

8. Discusión

8.1. Variación morfológica de la pradera de *Thalassia testudinum*

Los resultados de este estudio, confirman la dominancia de los pastos marinos en la comunidad del macrofitobentos de la laguna arrecifal de Puerto Morelos, señalada ya por otros autores (Ibarra-Obando y Ríos 1993, van Tussenbroek 1995, Reyes-Zavala 1998, Rentería-Ruíz, *et al.* 1998). La densidad de biomasa foliar de los pastos marinos superó el 50%, de la densidad de biomasa total sobre el sedimento, de la comunidad. Los resultados también confirman que la macrófita marina dominante es *Thalassia testudinum* y la segunda especie en importancia es *Syringodium filiforme* (Tabla 2). La presencia de *T. testudinum* fue superior al 50% de la densidad total de biomasa de la comunidad de macrófitas en tres de las praderas examinadas (**P. Tanchacté**, **P. Caracol** y **Costa Ceiba**) (Fig 3 y Tabla 2). En contraste con los resultados de Reyes-Zavala (1998), en este estudio *T. testudinum* presentó valores de densidad de biomasa siempre mayores a *S. filiforme*. El estudio de Reyes-Zavala (1998) se desarrolló en praderas ubicadas frente al muelle de astilleros llamado Rodman (Fig. 1), a 500 m de la Unidad Académica en Puerto Morelos y frente a la boca de la barrera arrecifal, por lo que es posible que *S. filiforme* domine sobre *T. testudinum* en dichas praderas.

Tabla 2. Porcentaje de la densidad de biomasa sobre el sedimento por grupo de las macrófitas bentónicas en cada una de las localidades estudiadas y promediando las dos colectas realizadas (otoño 1999 y verano 2000), (n. p.) grupo de macrófitas bentónica no presente.

Zonas	Macrófita	<i>Thalassia testudinum</i>	<i>Syringodium filiforme</i>	<i>Halodule wrightii</i>	Macroalgas calcáreas	Macroalgas carnosas
	Localidad					
Norte	Tanchacté	77	20	n. p.	3	n. p.
	P. Caracol	58	9	n. p.	28	4
Centro	Costa UNAM	46	7.96	0.02	16	31
	Laguna UNAM	43	31	n. p.	12	13
	Arrecife UNAM	48	6	n. p.	46	n. p.
Sur	Costa Ceiba	71	15.68	0.02	9	6
Promedio	%	57	15	0.02	19	13

En este estudio también se obtuvieron resultados similares a los de Reyes-Zavala (1998) con respecto al patrón de distribución de la comunidad de macroalgas asociadas a las praderas de *T. testudinum* (Fig. 3, 29 y Tabla 2). La presencia de macroalgas calcáreas en la costa es menos importante, que hacia la zona del arrecife posterior, en donde aumenta de forma significativa en densidad de biomasa foliar, sobre todo de especies del género *Halimeda* (Anexo 1). En la pradera **Arrecife UNAM** la biomasa de algas calcáreas alcanza el 46%, del total de la biomasa de la comunidad (corregido el peso seco por la

proporción de cenizas, Tabla 2), indicando la posible contribución de los esqueletos de CO_3Ca de estas especies al crecimiento del arrecife y a la producción de sedimento dentro de la laguna arrecifal (Nolasco-Montero & Carranza-Edwards 1988). Las algas carnosas fueron dominantes en la costa y su presencia disminuye considerablemente hacia la parte de la laguna media y casi desaparecen en la zona del arrecife (Tabla 2). Al integrar en la comparación las estimas de biomasa de la comunidad reportadas en el mismo periodo (octubre de 1999, círculos de la figura 1) por Enríquez *et al.* (2000), se observó que de un total de 20, aumento a 25 especies, también hacia el norte de la laguna arrecifal (**Tanchacté**) un menor número de especies y mayor en la parte media de la laguna sobre los transectos playa-arrecife posterior (Tabla 3 y Fig. 29). En las praderas situadas en las proximidades del arrecife posterior, ricas en el grupo de especies de algas calcáreas, se observó un menor número de especies que las praderas de la franja litoral, pero presentaron los más alto índices de equitatividad (J'), (Tabla 3).

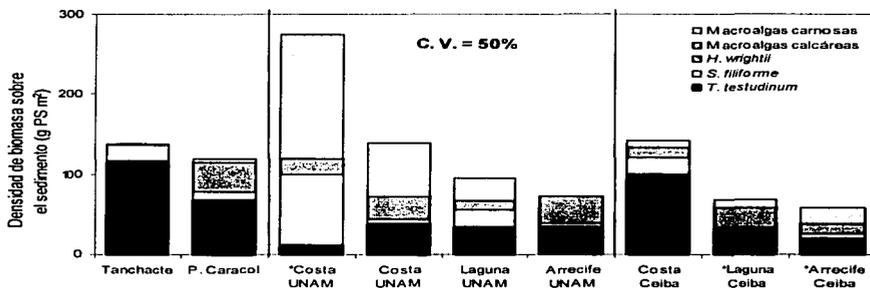


Figura 29. Macrófitas marinas asociadas a la pradera de *T. testudinum* en la laguna arrecifal de Puerto Morelos, las columnas son los promedios acumulados de la densidad de biomasa sobre el sedimento de cada macrófita bentónica (g PS m^{-2}), su (C. V.) coeficiente de variación. Las localidades con (*) son los valores de las praderas reportadas por Enríquez *et al.* (2000).

En la figura 29, también se observa que las mayores densidades de biomasa foliar de *T. testudinum* se localizan cerca de la costa disminuyendo hacia la parte media de la laguna (Tabla 1, Fig. 29). Estos resultados concuerdan con los observados por Gallegos *et al.* (1993) y van Tussenbroek (1995) en 1990-1991, aunque estos autores no reportaron valores tan altos para la pradera de la franja costera como los estimados en este trabajo para la **Costa Ceiba**. Los valores reportados por Reyes-Zavala (1998) para *T. testudinum* en una pradera situada en las proximidades de **Costa Ceiba**, también son los de mayor densidad de biomasa foliar, pero no alcanzan valores tan altos como los registrados en este estudio. Contrastan estos resultados con la constancia o moderado incremento observados en la densidad de biomasa foliar de la pradera de la laguna media (van Tussenbroek 1995,

equivalente aquí a **P. Caracol**) y también para la pradera situada cerca del arrecife posterior (**Arrecife UNAM**), caracterizada por un moderado incremento con respecto a los valores reportados en 1990-1991 (Gallegos *et al.* 1993, van Tussenbroek 1995).

Tabla 3. Número de especies de macrófitas bentónicas e índice de Equitatividad de Evennes (J') (Krebs 1985, Franco-López *et al.* 1985) integrando los valores de las praderas reportadas por Enríquez *et al.* (2000) y determinadas en el mismo periodo que este estudio en la laguna arrecifal de Puerto Morelos.

Zonas	Localidad	Número de especies	Equitatividad Evennes (J')	Fuente
Norte	Tanchacté	3	0.45	Este estudio
	P. Caracol	13	0.57	Este estudio
Centro	Costa UNAM*	14	0.62	Enríquez <i>et al.</i> 2000
	Costa UNAM	18	0.57	Este estudio
	Laguna UNAM	14	0.64	Este estudio
	Arrecife UNAM	9	<u>0.75</u>	Este estudio
Sur	Costa Ceiba	14	0.42	Este estudio
	Laguna Ceiba*	17	0.70	Enríquez <i>et al.</i> 2000
	Arrecife Ceiba*	11	<u>0.74</u>	Enríquez <i>et al.</i> 2000
Laguna arrecifal		20		Este estudio
		25		Integrados

En el análisis morfológico realizado en este trabajo de la pradera de la laguna arrecifal de Puerto Morelos, se ha podido constatar la gran plasticidad morfológica de *T. testudinum* dentro de este sistema aparentemente homogéneo, como es la laguna arrecifal. La mayor variabilidad se observó en los descriptores del área total expuesta por la pradera para la captura de luz, en función de su proyección vertical espacial (LAI, Fig. 8b) o a la expansión de su área foliar con respecto a la biomasa total de la planta (LAR, Fig. 7a). La densidad de biomasa de *T. testudinum*, total y foliar, presentó una considerable variación, con diferencias de hasta 4 veces entre los valores máximo y mínimo (Fig. 4). La pradera que presentó las mayores biomásas por m² (total y foliar) fue la pradera más somera, **Costa Ceiba**, situada en la franja costera. Sin embargo, los menores valores de densidad de biomasa no se observaron en una misma pradera, pues la menor densidad de biomasa total de la planta se estimó para la pradera **Costa UNAM** (Fig. 4c), pero la biomasa foliar fue mayor que la observada en el **Arrecife UNAM**. La variación encontrada en este estudio en la proporción de la densidad de biomasa foliar (LMR) frente a la total de *T. testudinum*, fue también bastante significativa, entre el 4% y el 15%, un poco mayor pero similar a los valores reportados por van Tussenbroek (1998) para tres praderas de la misma laguna (entre un 5% y 9%), y menor a los reportados por Fourqurean & Zieman (1991) para la bahía de Florida (entre el 5.9% y el 29.9%, con un promedio del 15%). La biomasa

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

subterránea representa para *T. testudinum* una parte muy importante del total de la biomasa de la pradera, lo que sugiere una fuerte restricción de esta especie para colonizar ambientes poco iluminados independientemente de la capacidad fotoaclimática de sus hojas, pues el balance total de carbono sería negativo en ambientes limitados por luz por la altísima demanda respiratoria de la planta (Fourqurean & Zieman, 1991). Las ventajas adaptativas que puede ofrecer a *T. testudinum*, esta alta inversión en biomasa subterránea, tienen que tener relación con las diferentes funciones que realizan los rizomas y raíces, como son las de acumular material de reserva para sobrevivir en períodos desfavorables, la de servir de anclaje y expansión de la pradera en una zona con alto dinamismo costero de movimiento de sedimentos, y/o la de obtención de nutrientes del sedimento en un ambiente oligotrófico (Marbà *et al.* 1994, Duarte *et al.* 1998, Rose & Dawes 1999). Esto acentúa la importancia de considerar para cualquier estudio, toda la biomasa presente en sus diferentes unidades estructurales y no sólo la expuesta a la columna de agua, pues la biomasa foliar no da una completa visión de la presencia relativa de *T. testudinum* en la pradera.

Con la finalidad de comparar la variabilidad encontrada en la laguna arrecifal de Puerto Morelos, en la variación de la densidad de biomasa foliar de *T. testudinum*, con los numerosos trabajos publicados a lo largo del Caribe y del Golfo de México, se hizo una búsqueda bibliográfica tratando de recoger el máximo de la variación reportada hasta la fecha para este descriptor. La variación recopilada en esta base de datos, que incluía 49 estimaciones de 15 trabajos publicados, incluyendo éste estudio (Anexo 2), permitió describir una variación para *T. testudinum* en el continente americano, entre los 27.8° y 16.8° de latitud norte, de 4 órdenes de magnitud, oscilando entre un valor mínimo de 3.2 g PS m⁻², reportado para las Islas Vírgenes (Williams 1987, Anexo 2) y 4400 g PS m⁻², reportado para Bermuda (Patriquin 1973, Anexo 2). La variación descrita en este estudio para las praderas de la laguna arrecifal de Puerto Morelos, se encuentra entre los valores medios de la base de datos (Anexo 2), por lo que *T. testudinum* tiene una fuerte presencia en la laguna arrecifal de Puerto Morelos. A pesar del carácter oligotrófico de esta laguna arrecifal (Merino & Otero 1991, Contreras-Espinosa 1991) y confirmado en este trabajo por la ausencia de clorofila *a* en la columna de agua la mayor parte del año, aunque con máximos puntuales de 0.5 mg Chl *a* m⁻³ en agosto del 2001 en **Tanchacté**.

Tomando en cuenta el carácter modular de *T. testudinum*, las diferencias observadas en este estudio en la densidad de biomasa foliar, son fruto de la variación en el número de haces foliares verticales de la pradera, por unidad de superficie (densidad de ramets), pero también del tamaño de cada haz, expresado como biomasa o como área foliar. La densidad de haces presentó una alta variación (C. V. = 50%) entre las praderas examinadas y se observó de nuevo que los valores más altos se presentaron en la pradera más somera **Costa Ceiba**, disminuyendo hacia las partes profundas y alejadas de la costa,

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

como en la **Laguna UNAM**, **P. Caracol** y **Arrecife UNAM**. Este patrón se corresponde con el patrón de variación en profundidad descrito con anterioridad para pastos marinos (Tomasko & Dawes 1990, Rose & Dawes 1999, Kaldy & Dunton 2000, Olesen *et al.* 2002), que asocia una disminución de la densidad de biomasa y de haces al atenuarse la luz en profundidad. De acuerdo con lo anterior, la disponibilidad de luz podría ser el principal factor ambiental capaz de explicar la diversidad en abundancia de biomasa de *T. testudinum* que presenta la laguna de Puerto Morelos. Entre las praderas someras examinadas, **Costa UNAM** presentó uno de los más bajos valores de densidad de biomasa foliar de *T. testudinum*, lo que no se corresponde con el patrón de profundidad esperable. Además en esta pradera, se observó que al adicionar los datos reportados por Enríquez *et al.* (2000), también se presentó una de las mayores proporciones de *S. filiforme*. Esta especie se caracteriza por ser una especie de crecimiento rápido y suele tener una estrategia de colonización pionera, ambas características podrían ser indicadoras de un proceso de recuperación y/o expansión de la pradera de *T. testudinum* en la franja litoral (Tomasko 1992) después del evento del huracán Gilberto en 1998.

La densidad de biomasa foliar también es dependiente del tamaño de ramet, que puede ser descrito en función de su biomasa o de su área foliar. La variación y la plasticidad fenotípica registrada en este estudio en la biomasa y área del ramet fué muy grande (Fig. 5b), observándose diferencias de hasta 3 veces entre los máximos registrados en **Tanchacé** y **P. Caracol** (Fig. 5b), los mínimos observados en **Costa Ceiba**, **Costa UNAM** y **Arrecife UNAM** y valores intermedios se presentaron en **Laguna UNAM**. La importante variabilidad fenotípica del tamaño de los haces ya ha sido reportada en pastos marinos (Alcoverro *et al.* 1995, Dalla-Vía *et al.* 1998) y específicamente, en *T. testudinum* (van Tussenbroek 1995, 1996, Rose & Dawes 1999).

La variabilidad de los tamaños del haz entre las 6 praderas examinadas de la laguna de Puerto Morelos, estuvo fundamentalmente regulada por la variación de la longitud máxima de la hoja, ya que cambios en la anchura de la hoja o en el número de hojas por haz fueron mucho menores (Fig. 6a). También fueron de menor magnitud los cambios en la relación con el área foliar / biomasa foliar (SLA, $\text{cm}^2 \text{g PS}^{-1}$, Fig. 7b), cuya relación fue similar para la mayor parte de las praderas y en las dos colectas del año muestreadas (otoño 1999 y verano 2000, Fig. 7b). La variación en el tamaño del haz tiene importantes consecuencias en la regulación de los descriptores morfológicos del área foliar de la pradera. La gran variabilidad observada en este estudio de los descriptores LAR y LAI, respondió fuertemente a la variación del tamaño del ramet, descrito en función del área foliar ($\text{cm}^2 \text{haz}^{-1}$; $r_{\text{LAR}} = 0.92$, $r_{\text{LAI}} = 0.84$, $n = 12$, $P < 0.05$). Estos descriptores del grado de expansión de la área foliar/biomasa planta (LAR) y de la distribución espacial del área foliar dentro del dosel (LAI), están relacionados con la capacidad de captura de luz de la pradera. Por ello, la gran plasticidad observada en este estudio con respecto a estos

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

descriptores morfológicos podría indicar el papel dominante de la luz en la regulación de la morfología de la pradera de *T. testudinum* en la laguna arrecifal de Puerto Morelos.

En las localidades de **Tanchacté** y **P. Caracol**, que presentaron las menores proporciones de biomasa subterránea de *T. testudinum*, también mostraron los mayores valores de LAR, hasta 9 y 4 veces mayores, respectivamente, comparando con los valores mínimos observados en las localidades de **Arrecife UNAM** y **Costa Ceiba** (Fig. 6a). La reducción tan fuerte de LAR observada en estas localidades es explicable por el tamaño pequeño del ramet, pero sobretodo, por su alta proporción de biomasa subterránea. Una mayor inversión de recursos en el crecimiento de las partes subterráneas podría aumentar la capacidad de expansión y ocupación del espacio de *T. testudinum*, para fortalecer su anclaje en el sedimento (Duarte *et al.* 1998), o aumentar la supervivencia de la pradera frente a periodos desfavorables de elevada limitación por nutrientes o alta mortalidad (Rose & Dawes 1999), pero a costa de reducir considerablemente su capacidad de captura de luz.

Con respecto al descriptor del dosel (LAI), las praderas que presentaron un LAI con un dosel de tipo multicapa (>1), fueron **Tanchacté**, **P. Caracol** en los dos periodos muestreados (Fig. 8b) y **Costa Ceiba** sólo se consideró, que en la segunda colecta, en verano del 2000 presentó un dosel multicapa (Fig. 8b). El resto de las praderas examinadas presentaron en los dos periodos del año (otoño 1999 y verano 2000) un dosel poco empaquetado, con una distribución del área foliar monocapa (≤ 1). El grado de "empaquetamiento" del dosel (LAI) aparece más fuertemente asociado al tamaño del ramet, pero también puede contribuir significativamente a dicho empaquetamiento un fuerte aumento de la densidad de haces, como es el caso de **Costa Ceiba**. LAI es un índice desarrollado hace más de 50 años (Watson 1947) para describir el dosel, con un uso muy extendido en agronomía. En su acepción más simple asume una distribución horizontal de hojas dentro de él, en un número determinado de capas horizontales del mismo tamaño, cuya condición es que no haya solapamiento en cada capa, aunque sí entre capas (Jones 1992). Esta descripción cuantitativa de la proyección horizontal del área foliar, ha permitido asociar fuertemente al LAI con la atenuación de luz dentro el dosel de plantas terrestres ($E = E_0 e^{-LAI}$, Jones 1992). En este estudio, se encontró una asociación significativa y positiva entre el valor estimado para el LAI en la pradera y el coeficiente de atenuación dentro del dosel (K_{dosel} , $r = 0.69$, $P < 0.05$, $n = 6$), lo que refuerza la aplicabilidad de los resultados desarrollados para las plantas terrestres sobre las praderas de pastos marinos. Varios autores ya están utilizando este índice para describir comunidades de pastos marinos (e. g. Durako 1994, Plus *et al.* 2001, Olesen *et al.* 2002). Durako (1994) encontró que la disminución de LAI en zonas someras en la Bahía de Florida estaba asociada a la reducción en la densidad de haces y a la disminución en longitud y anchura de las hojas y menciona que estas características pueden ser una respuesta a un

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

tipo de estrés crónico que sufren estas praderas, por condiciones elevadas en la salinidad y niveles inusuales de sulfuros en el sedimento, y a la proliferación de *Labyrinthula sp.* Al comparar los resultados de este estudio, *T. testudinum* no presenta en la laguna arrecifal de Puerto Morelos un gran empaquetamiento de su dosel. La pradera que presentó el mayor empaquetado fue **Tanchacté** en otoño de 1999, por lo que a pesar de tener desplegada una gran cantidad de área foliar para la intercepción de luz, ésta pradera puede experimentar un fuerte autoensombrecimiento con importantes consecuencias para la dosis de luz diurna y, por lo tanto, para su crecimiento y productividad. Considerando que la exposición diurna estimada a la altura máxima del dosel de todas las praderas (Fig. 15 y 16) indica que la mayor parte del día las hojas de *T. testudinum* están expuestas a intensidades de luz supersaturantes (Enríquez *et al.* 2002), podemos concluir de este análisis que en la laguna de Puerto Morelos no es probable que *T. Testudinum* sufra limitación por luz, sino todo lo contrario, se encuentra sometida a un exceso de exposición, por lo que las respuestas morfológicas fotoaclimáticas de esta especie tenderán a minimizar el fotodaño y no a maximizar la captura de luz. Por lo tanto, el alto autoensombrecimiento mostrado por los pastos de la localidad en **Tanchacté**, puede ser la expresión de esta respuesta fotoaclimática. Los valores de LAI observados en **Arrecife UNAM** y **Laguna UNAM**, que son praderas que se encuentran a una profundidad de tres metros, son dos veces menores que los valores de **P. Caracol**, situada a una profundidad de casi cuatro metros. Esto indica que las diferencias encontradas en el índice de área foliar entre estas dos praderas, además de que indica una respuesta de fotoaclimatación, otra parte de la variación podría ser explicada por otros factores ambientales que afectan el crecimiento de *T. testudinum* en la laguna arrecifal de Puerto Morelos.

8.2. Variación de la dinámica de la biomasa de la pradera de *T. testudinum*

En este estudio se estimó un valor promedio de 1.9 g PS m⁻² d⁻¹ en la producción foliar de *T. testudinum* de la laguna arrecifal de Puerto Morelos para octubre de 1999, 1.4 veces menor que el valor promedio para esta especie (2.7 g PS m⁻² d⁻¹) reportado en el trabajo de Duarte & Chiscano (1999). Al observar la diferencia entre este estudio y el reporte de Duarte y Chiscano (1999) y de acuerdo con las consideraciones de estos autores, *T. testudinum* sufre una cierta limitación en su crecimiento y productividad en este ecosistema arrecifal del Caribe mexicano, en comparación con otros ambientes reportados del Caribe y Golfo de México. La variabilidad estimada en la productividad foliar en este estudio fue muy alta (Fig. 9). Algunas praderas presentaron una productividad de 1.4 veces mayor que el valor reportado por Duarte & Chiscano (1999) (p. e. **Tanchacté**, Fig. 9), mientras que otras praderas fueron muy poco productivas, 3.5 veces por debajo del valor promedio reportado por los anteriores autores (p. e. **Arrecife UNAM** y **Costa UNAM**, Fig. 9).

En reportes anteriores de la variación de la biomasa y la producción foliar de *T. testudinum* en esta misma laguna arrecifal, realizados en 1991 por Gallegos *et al.* (1993) y van Tussenbroek (1998), se estimaron valores muy diferentes. Los primeros autores utilizando la técnica de reconstrucción (Duarte *et al.* 1994) reportan un valor promedio de 4.08 g PS m⁻² d⁻¹ para la laguna arrecifal de Puerto Morelos y de 6.38 g PS m⁻² d⁻¹ para este sector del Caribe mexicano, incluyendo praderas de la laguna de Bojórquez y de Isla Mujeres. Van Tussenbroek (1998), utilizando la técnica de marcaje de Zieman (1974) y modificada por van Tussenbroek & Bready (1998), estudió con mayor detalle la producción de la laguna arrecifal de Puerto Morelos examinando tres localidades: costa, laguna y arrecife posterior. Van Tussenbroek (1998), con los valores que reporta para el período muestreado (valores medios anuales para cada localidad), se estimó un promedio de la producción foliar de 1.16 g PS m⁻² d⁻¹. La producción foliar reportada en este estudio y estimada mediante la misma técnica de marcaje, el promedio obtenido es más similar al trabajo realizado por van Tussenbroek (1998), sugiriendo que 8 años después de la realización de ese trabajo, puede ser que se haya producido un moderado aumento de la productividad primaria de *T. testudinum* en la laguna arrecifal de Puerto Morelos. Comparando las praderas examinadas por van Tussenbroek (1995 y 1998) con las que se corresponden con este estudio: Laguna media es **P. Caracol**, Costa es **Costa UNAM** y Arrecife posterior es **Arrecife UNAM**, se observó que el valor promedio obtenido en este estudio (1.4 g PS m⁻² d⁻¹) es muy cercano al valor promedio estimado para 1991 (1.16 g PS m⁻² d⁻¹). No obstante, esta observación de un posible aumento en la productividad primaria 1991 a 1999, solo se podría sugerir en estas praderas, no en el resultado de las seis praderas de este estudio. En

la selección de las praderas de este trabajo, se incluyó en la comparación praderas con características conrastantes en la morfología y en la productividad, como es **Tanchacté** (Fig. 9), lo cual aumentó la variabilidad posible de encontrar en las praderas de pastos marinos de la laguna arrecifal de Puerto Morelos. La variabilidad observada en este trabajo en la morfología y en la productividad foliar de *T. testudinum* de la laguna arrecifal de Puerto Morelos, sugiere que también puede existir una variación similar en las condiciones ambientales locales en las que se desarrollan cada una de las praderas, capaz de explicar dichas diferencias.

La tasa de crecimiento foliar, y más concretamente, la tasa de duplicación del meristemo foliar en la base de la hoja, descrito por la tasa de elongación (LER), fue el descriptor de crecimiento que mejor explicó los cambios encontrados en la productividad de *T. testudinum* de la laguna arrecifal de Puerto Morelos (Fig. 30).

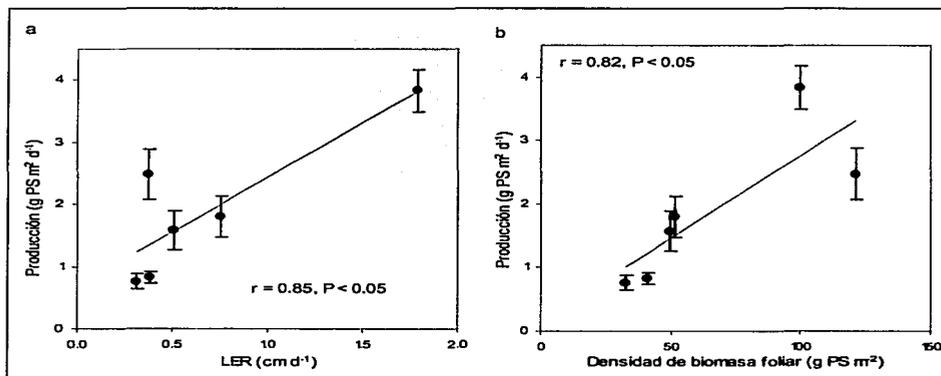


Figura 30. Relación entre la productividad foliar con la tasa de crecimiento foliar (a) y con la Densidad de biomasa foliar (b) de las praderas de *T. testudinum*. En ambas gráficas los puntos representan los valores promedio de cada descriptor y las barras son los S. E.

Los valores más altos estimados fueron en **Tanchacté**, 5.6 veces mayores que los valores más bajos estimados para **Arrecife UNAM** y la variación de la tasa de producción de nuevas hojas (1/PI) fueron menores entre praderas (Fig. 11). En la descripción que hizo, van Tussenbroek (1995), con los valores reportados para los tres sitios estudiados, se estimó un valor promedio de LER que fue de 0.38 cm d⁻¹. De nuevo la mayor variación examinada en este estudio permitió estimar un promedio de LER para la laguna de Puerto Morelos casi dos veces mayor (0.7 cm d⁻¹) que el valor reportado por van Tussenbroek (1995). Este promedio es a su vez dos veces menor que la tasa de elongación estimada por Gacia

(1999) para el límite norte de distribución de *T. testudinum* en la laguna del Río Indio en Florida. Las praderas **Costa UNAM**, **Costa Ceiba** y **Arrecife UNAM**, caracterizadas por tener todas ellas más disponibilidad de luz que **P. Caracol** (Fig. 15) presentaron tasas de elongación foliar dos veces menores que los valores estimados para **P. Caracol** (Fig. 10), lo que podría indicar que están limitadas por otros factores ambientales distintos a la luz (p. ej. disponibilidad de nutrientes).

En este análisis también hemos podido apreciar una menor variabilidad entre praderas en la tasa de producción de nuevas hojas ($1/PI$), y por lo tanto, una menor contribución de este descriptor de crecimiento a los cambios observados en la productividad foliar. Considerando al PI determinado, como un valor constante, el número de hojas promedio producido en un año por un ramet de *T. testudinum*, creciendo en la laguna de Puerto Morelos, fue de 13.6 hojas $\text{haz}^{-1} \text{año}^{-1}$. Este valor fue muy similar al reportado por van Tussenbroek (1994), de 13.2 hojas $\text{haz}^{-1} \text{año}^{-1}$ y también similar al reportado por Gallegos *et al.* (1993) ($1/PI = 14.6$ hojas $\text{haz}^{-1} \text{año}^{-1}$), estimado con el método de reconstrucción de Duarte *et al.* (1994). Al comparar estos valores reportados para praderas de *T. testudinum* del Caribe Mexicano, con los valores estimados por Gacia (1999), se observa una gran similitud en el número de hojas producidas en un año por *T. testudinum* en amplio rango de variación en su distribución geográfica, lo que indica una fuerte regulación de la tasa de producción de nuevas hojas por factores intrínsecos de la especie (Duarte *et al.* 1994).

8.3. Análisis comparativo de la variación de la productividad, crecimiento y densidad de biomasa foliar de la laguna arrecifal de Puerto Morelos.

El análisis comparativo de variación de la morfología, crecimiento y la productividad foliar de *T. testudinum* en la laguna arrecifal de Puerto Morelos, se registrarán asociaciones significativas entre la densidad de biomasa foliar (gPS m^{-2}), la producción foliar ($\text{gPS m}^{-2} \text{d}^{-1}$) y la tasa de elongación foliar (LER , cm d^{-1}). La producción foliar mostró una asociación lineal, significativa y positiva, con LER ($r = 0.85$, $P < 0.05$, Fig. 30a), pero no con el PI ($P > 0.05$). De acuerdo con los resultados observados aquí y lo encontrado en la literatura, la variación en la producción foliar observada entre las praderas de la laguna de Puerto Morelos está principalmente asociada a la variación de la tasa de crecimiento foliar (LER) y no a la tasa de formación de hojas nuevas en el meristemo apical del rizoma vertical ($1/PI$). Esto, es consistente, también con los resultados encontrados en el análisis de la morfología, de que la variación que esta más implicada en la regulación del tamaño del haz es la longitud máxima de la hoja. Además, las mayores tasas de crecimiento foliar se observaron también en las praderas con los haces de mayor tamaño, **Tanchacté** y **P. Caracol**, y los

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

menores valores estimados fueron para los pastos de las localidades **Arrecife UNAM** y **Costa UNAM** y corresponden a las praderas con los haces de menor tamaño. La producción foliar de *T. testudinum* en la laguna de Puerto Morelos, también mostró una asociación positiva, significativa y lineal con la densidad de biomasa foliar ($r = 0.82$, $P < 0.05$; Fig. 30b) de forma que un aumento de la densidad de biomasa foliar esta asociado a un aumento proporcional de la producción foliar.

Esta relación la describe la siguiente función:

$$\text{Producción foliar (g PS m}^{-2} \text{ día}^{-1}) = 0.026 \pm 0.009 * \text{Densidad de biomasa foliar. (g PS m}^{-2})$$

$$r = 0.82, r^2 = 0.58; P < 0.05; n = 6; \text{S. E.} = 0.75$$

Para examinar con más detalle la relación entre la productividad foliar, LER y la densidad de biomasa foliar, y evaluar el efecto de la colinearidad entre los parámetros considerados variables independientes sobre sus respectivas asociaciones de variación, se hizo un análisis de pasos (Williams *et al.* 1990) para discriminar entre los efectos directos e indirectos del crecimiento (LER) y de la densidad de biomasa foliar sobre la variación de la producción foliar. El análisis mostró que los dos descriptores (crecimiento y biomasa) tienen una asociación independiente con la productividad foliar. Sus efectos directos representan, el 73% y el 67%, respectivamente, de cada uno de sus coeficientes de correlación. Un ajuste a un modelo lineal de regresión múltiple mostró un efecto significativo para cada parámetro (t-test, $P < 0.01$), resultando un modelo capaz de describir el 98 % de la variación observada, según la ecuación:

$$\text{Producción foliar (g PS m}^{-2} \text{ día}^{-1}) = 1.28 \pm 0.16 \text{ LER (cm día}^{-1})$$

$$+ 0.018 \pm 0.0025 \text{ Densidad de biomasa foliar (g PS m}^{-2})$$

$$r^2 = 0.98; P < 0.05; n = 6; \text{S. E.} = 0.18$$

de acuerdo con este modelo descriptivo, la productividad foliar en la laguna arrecifal de Puerto Morelos esta modulada por la tasa de duplicación del meristemo foliar y por la densidad de biomasa foliar, de forma que praderas con una alta tasa de elongación foliar pueden ser muy productivas (p. ej. **Tanchacté**, Fig. 30a) pero a la vez praderas con baja tasa de crecimiento foliar pueden alcanzar una mayor productividad foliar, aumentando su biomasa foliar por unidad de superficie (p. ej. **Costa Ceiba**, Fig. 30b).

La existencia de una asociación directa entre densidad de biomasa y productividad primaria ha sido a menudo descrita en comunidades terrestres. Recientemente, también ha sido reportada una relación similar para un grupo diverso de pastos marinos (Duarte & Chiscano 1999), y específicamente para *T. testudinum* (Gacia 1999), indicada ya unos años antes por Duarte (1989). El estudio comparativo de Duarte & Chiscano (1999), fue realizado sobre una base de datos que incluía 30 especies, la densidad de biomasa foliar está asociada no linealmente a la productividad foliar y era capaz de explicar hasta el 51% de

la variación examinada. Para profundizar en el estudio de la relación entre biomasa y productividad foliar en *T. testudinum*, se hizo una búsqueda bibliográfica con la intención de recopilar el máximo rango de variación registrado en la literatura para *T. testudinum* en productividad y biomasa foliar. Se examinaron 15 trabajos que resultaron en 49 determinaciones conjuntas de ambos parámetros, para distintas praderas de *T. testudinum*, situadas en el continente americano entre los 27.8° y 16.8° latitud norte. La base de datos permitió una comparación de 5 órdenes de magnitud para la productividad foliar y 4 ordenes de magnitud para la densidad de biomasa foliar (Fig. 31). A esta base de datos obtenida de la literatura se añadieron, las determinaciones realizadas en este estudio (Fig. 31, puntos oscuros). El análisis comparativo permitió confirmar de nuevo para *T. testudinum* la existencia de una fuerte asociación, significativa y no lineal, entre la densidad de biomasa foliar y la productividad foliar, capaz de explicar el 83% de la variación recopilada:

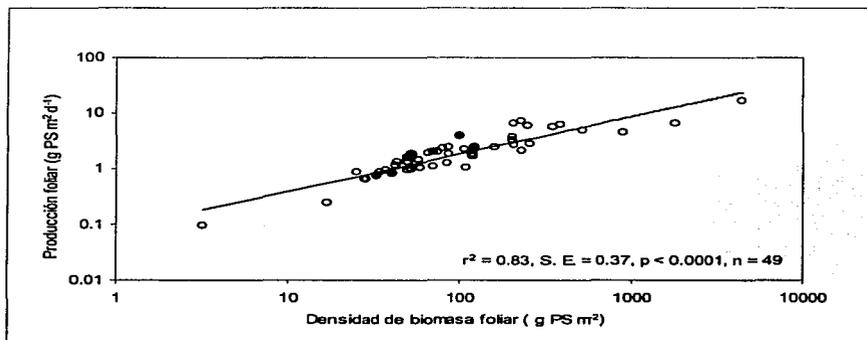


Figura 31. Relación entre la Productividad y la densidad de biomasa foliar de *T. testudinum*, los datos recopilados de la bibliografía (○) y añadiendo los resultados de este estudio (●), se observa que la relación entre ambos descriptores no es lineal y la ecuación que explica la asociación, se encuentra en el texto. Todas las referencias de los valores, se encuentran en el anexo 2.

$$\text{Producción foliar (g PS m}^{-2} \text{ día}^{-1}) = 10^{-0.86 \pm 0.017} \cdot \text{Densidad biomasa foliar}^{(0.67 \pm 0.044)} \text{ (g PS m}^{-2})$$

$$r^2 = 0.83; P < 0.0001; n = 49; S. E. = 0.37$$

Esta comparación reveló la alta variabilidad que *T. testudinum* presenta en el Golfo de México y el Caribe en cuanto a la biomasa presente, como se señaló con anterioridad, pero también con respecto a su productividad foliar, con valores que varían desde 0.096 g PS m⁻² d⁻¹ hasta 16.5 g PS m⁻² d⁻¹ registrados en las mismas localidades que los valores

mínimos y máximos de la biomasa, Islas Vírgenes y Bermuda respectivamente. Así mismo, también se pudo apreciar que *T. testudinum* puede desarrollar poblaciones altamente productivas en las costas oligotróficas del Caribe (Anexo 2). En este análisis comparativo los resultados obtenidos para la laguna arrecifal de Puerto Morelos se ubicaron en la parte intermedia de la línea de tendencia, semejantes a valores descritos para Florida, Texas y Belice (Fig. 31). Estos resultados apoyan argumentos descritos por algunos autores (Duarte 1989, Durako 1994, Duarte & Chiscano 1999), que la importancia del papel estructural de los pastos marinos en los ecosistemas costeros, como hábitat o refugio para una gran diversidad de organismos es determinado por la capacidad de acumular biomasa de los pastos marinos y representa el balance entre la acumulación de la productividad primaria y las pérdidas por mortalidad (e.g. Kenworthy *et al.* 1988, Jernakoff & Nielsen 1998). Este papel estructural también está relacionado con la relevancia que adquieren los ecosistemas costeros, cuyo valor agregado en servicios se ha estimado para 1994 en 19 dólares por Ha por año (Costanza *et al.* 1997).

8.4. Variabilidad del campo lumínico

Las diferencias observadas entre las seis praderas examinadas de la laguna arrecifal de Puerto Morelos con respecto a la disponibilidad de luz, son primeramente dependientes de la atenuación de luz en la columna de agua. El K_d promedio para la laguna arrecifal de Puerto Morelos estimado en este trabajo en un día claro sin nubes y con mínimo oleaje, fue de 0.194 m^{-1} , que indica una atenuación de casi el 18 % de la luz en el primer metro de profundidad y del 44% a 3 m, la profundidad promedio de la laguna. Aunque, el valor estimado del K_d para la laguna arrecifal de Puerto Morelos es un orden de magnitud mayor que el reportado para aguas tropicales oligotróficas oceánicas como el Mar de los Sargazos (0.03 m^{-1} , Kirk 1994, Contreras-Espinosa 1991). No obstante, el carácter oligotrófico de esta laguna fue señalado por Merino & Otero (1991) y corroborado en este estudio por la ausencia de fitoplancton durante la mayor parte del año (Fig. 14). De acuerdo con la concentración de clorofila a detectada para la columna de agua en **Tanchacté** estaba igual que el resto de la laguna de Puerto Morelos, por debajo del límite de detección (Fig. 14), podemos concluir que el componente más importante de la atenuación de luz en la columna de agua de esta laguna costera es la dispersión de la luz provocada, principalmente, por el sedimento resuspendido de carbonato cálcico. La variabilidad temporal del coeficiente de atenuación de luz de la columna de agua en este tipo de lagunas costeras, someras y con abundante sedimento suelto es muy alta (Kirk 1994), pero este examen permitió observar también diferencias significativas espaciales dentro de la laguna con respecto a la atenuación de luz (Fig. 13). El K_d se incrementó casi al doble del valor promedio hacia la franja costera (**Costa Ceiba** y **Costa UNAM**), probablemente por la mayor resuspensión de sedimento en la zona en la que rompen las olas, y también se encontraron valores hasta de un 20% significativamente más altos en las proximidades al arrecife posterior (**Arrecife UNAM**) y en la zona norte de la laguna (**Tanchacté**). En esta última pradera se observó pequeños crecimientos de fitoplancton en el mes de Noviembre del 2000 y se detectó en agosto del 2001 ($0.5 \text{ mg Chl } a \text{ m}^{-3}$), justo después de fuertes lluvias, lo que llegó a incrementar el K_d hasta valores similares a los estimados para las primeras dos praderas (Fig. 13), como consecuencia del aumento del componente de absorción de luz en la atenuación, debido a: (1) la presencia de fitoplancton (no superior a $0.5 \text{ mg Chl } a \text{ m}^{-3}$) y también, (2) a la materia orgánica disuelta procedente del manglar (Gelbstoff, Kirk 1994). En la zona norte de la laguna, el manglar está más próximo a la línea de costa por un menor espesor de la duna costera (Fig. 1). Al final de la estación de lluvias que normalmente coincide con fuertes inundaciones en el manglar, afloran pequeños arroyos que conectan la parte inundada del manglar con la laguna, como descarga del manglar después de fuertes tormentas. Estos pequeños episodios de descarga enriquecen el agua de esta parte de la laguna en materia orgánica disuelta procedente del manglar (Foto 2).



Foto 2. Localidad de Punta Tanchacté, después de una lluvia en donde se observa la inundación y comunicación entre el manglar y la laguna arrecifal (7 de noviembre de 2001).

Como resultado de esta variación y dado que las praderas seleccionadas están situadas a lo largo de todo el rango de variación posible de profundidad dentro de la laguna, desde 0.49 m (**Costa Ceiba**) hasta casi 4 m de profundidad (**P. Caracol**), se estimó una variación entre un máximo del 83.4% de la irradiancia superficial (**Es**) para **Costa Ceiba** y un mínimo del 48.9% para **Arrecife UNAM** (Fig. 15). Por lo tanto, las praderas, diferían entre ellas en un factor de 2 en cuanto a la disponibilidad de luz a la altura del dosel. Examinando la variabilidad de la irradiancia en un ciclo diurno a la altura del dosel de la pradera (Fig. 15 y 16), se observó que todas las praderas de *T. testudinum* seleccionadas están la mayor parte del día expuestas en su dosel a luz supersaturante, de acuerdo a la irradiancia de saturación ($E_k = 136 \mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) estimada para *T. testudinum* por Enríquez *et al.* (2002). Este resultado aparentemente confirma la hipótesis general, apoyada por algunos resultados experimentales (Powell *et al.* 1989, Short *et al.* 1990, 1993, Fourqurean *et al.* 1992, Duarte *et al.* 1995, Agawin *et al.* 1996), de que en ambientes tropicales oligotróficos los pastos marinos están más probablemente limitados por la disponibilidad de nutrientes que por la luz. Empero, la alta disponibilidad de luz a la altura del dosel no necesariamente indica la energía disponible para la pradera para ser fijada en fotosíntesis, y al encontrarse estas praderas a una exposición prolongada a luz supersaturante puede resultar en (1) fotoinhibición, reduciéndose considerablemente la tasa máxima fotosintética y (2) en el aumento de los costos de mantenimiento para la recuperación del fotodaño (Horton *et al.* 1996), sin embargo el campo lumínico dentro del dosel puede ser muy diferente al de la columna de agua (Enríquez *et al.* 2002).

Los valores estimados en este estudio del coeficiente de atenuación de luz en el interior del dosel ($K_{d_{\text{dosel}}}$) de *T. testudinum*, son un orden de magnitud mayores que los estimados sólo para la columna de agua (Fig. 17). Ésto significa una atenuación entre un mínimo del 10% (**Laguna UNAM**) y un máximo del 30% (**Costa Ceiba**) de la luz tan sólo en los primeros 5 cm del dosel, las diferencias entre la punta y la base de las hojas, representan entre el 28% (**Costa UNAM**) y el 65% (**Tanchacté**) de la luz disponible (Fig. 18). Pocos estudios hasta la fecha han considerado la atenuación de luz dentro del dosel en praderas de pastos marinos (e. g. Dalla-Via *et al.* 1998, Plus *et al.* 2001, Enríquez *et al.* 2002, Olesen *et al.* 2002), sólo dos de ellos lo han cuantificado (e. g. Dalla-Via *et al.* 1998, Enríquez *et al.* 2002) y también analizando las diferencias en la respuesta fotoaclimática a lo largo de la hoja (Dalla-Via *et al.* 1998, Enríquez *et al.* 2002). Este estudio, además de describir nuevamente, cuantitativamente el efecto de autosombra del dosel sobre la disponibilidad de luz en las hojas de *T. testudinum*, en diferentes praderas, se cuantificó también la reducción que resulta de la exposición diurna de luz. Así, la reducción de la disponibilidad de luz en las hojas al estimarse con el valor máximo observado a la altura del dosel, considerándola como una exposición constante a lo largo de la hoja, resultó entre un 12% (**Costa UNAM**) y un 31% (**Tanchacté**) (Fig.19b).

8.5 Relación entre la morfología de la pradera y la variación del coeficiente de atenuación de luz del dosel y del error en la estima de la luz disponible

Comparando la variación del K_d del dosel y la variación de la densidad de biomasa foliar en la colecta durante el verano del 2000 entre las 6 praderas examinadas, se observaron dos asociaciones significativas, positivas y lineales del K_d del dosel, (1) con la densidad de biomasa foliar ($r = 0.67$, $P < 0.05$) y (2) la densidad de haces ($r = 0.85$, $P < 0.05$). De las dos asociaciones, la variación de la densidad de haces es la que mejor explica los cambios observados en la atenuación de luz en el interior del dosel y al ajustar con ambas colectas en la densidad de haces aumenta considerablemente la explicación de la variabilidad en la atenuación de la luz en el interior del dosel ($r^2 = 0.91$, S.E. = 0.57, $p < 0.05$, fig. 32). Otro resultado importante de este estudio comparativo es ofrecer por primera vez una evaluación del porcentaje de error que resultaría en la estima de la disponibilidad en luz sobre las hojas de *T. testudinum*, por no considerar el efecto de autosombra del dosel (Fig 27b). No se encontró en este trabajo una asociación significativa entre el aumento de dicha sobreestimación y el incremento de la atenuación de luz dentro del dosel, pero sí se observó una fuerte y significativa asociación entre el porcentaje de sobreestimación y el tamaño del ramet ($r = 0.94$, $P < 0.05$, Fig. 33). Éste resultado indica que al aumentar el tamaño del ramet, aumenta proporcionalmente el error en la sobreestimación de la luz incidente sobre las hojas de *T. testudinum* (pendiente = 0.1531 ± 0.03 , t-test, $P < 0.05$, Fig. 33).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

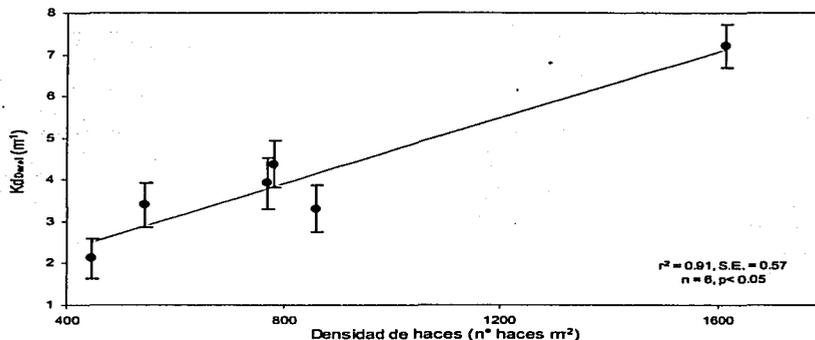


Figura 32. Relación entre la morfología de la pradera de *T. testudinum*, la densidad de haces con el coeficiente de atenuación del dosel determinado en cada pradera. Los puntos son los valores promediados y el error estándar de la variable dependiente.

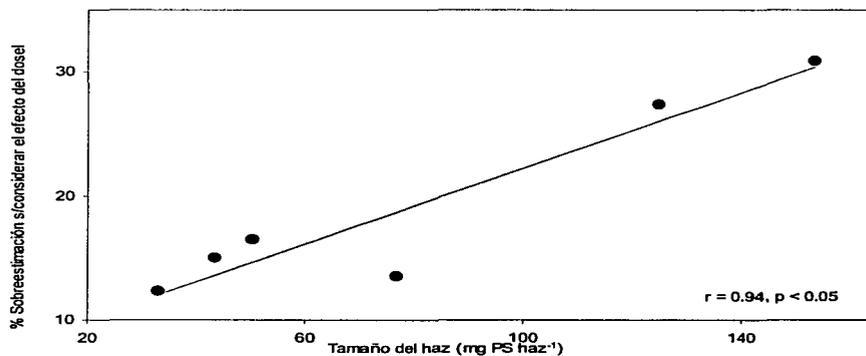


Figura 33. Relación entre la morfología de *T. testudinum*, el tamaño del haz con el % de sobreestimación de la Exposición diurna estimada para cada pradera, en la laguna arrecifal de Puerto Morelos.

Éstos resultados indican que un aumento de la densidad de biomasa foliar como consecuencia del aumento de la densidad de la población de haces es lo que conduce a un mayor efecto de autosombra dentro del dosel *T. testudinum*, pero si la densidad de biomasa foliar aumenta como consecuencia de un incremento del tamaño del haz, la disminución de la atenuación de luz en el interior del dosel no es tan fuerte.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA

Enríquez *et al.* (2002) estimaron por primera vez el coeficiente de atenuación dentro del dosel de una pradera de *T. testudinum* en esta misma laguna arrecifal, con una densidad de haces 1.4 veces mayor que la máxima registrada en este estudio. Éstos autores reportaron un valor de $K_{d\text{dosel}}$, casi 5 veces más alto que el máximo estimado en este trabajo. Incluyendo en esta comparación el valor del K_d reportado por Enríquez *et al.* (2002), se observa una pérdida de linealidad en la relación entre la densidad de haces y la atenuación de luz dentro del dosel, y un mejor ajuste a una función exponencial ($r^2 = 0.76$, $n = 7$, $P < 0.05$). Este cambio en la asociación de variación puede ser perfectamente explicable por el hecho de que a altas densidades de haces la probabilidad de que una hoja se encuentre en la trayectoria de un haz de luz aumenta de forma exponencial, al alcanzar un determinado valor la densidad de hojas por m^2 , lo que producirá un aumento similar de la atenuación de luz dentro del dosel. La comparación de las estimas del K_d del dosel de este estudio, con los resultados de Enríquez *et al.* (2002) no aporta un modelo predictivo de la atenuación de luz en el dosel en función de la variación de la densidad de haces, pero permite advertir el cambio de la linealidad en la asociación de la variación para densidades de haces mayores a las examinadas en este trabajo. Probablemente, las diferencias encontradas en este estudio con la determinación por Enríquez *et al.* (2002) pueden obedecer a la dificultad de comparar valores estimados bajo diferentes condiciones de turbulencia y oleaje, pero quizás también puedan ser, en parte, explicadas por la ausencia de colinearidad en la relación entre atenuación y la densidad de biomasa foliar.

8.6. Examen de la respuesta foto-aclimatativa de las hojas de *T. testudinum* a la variación del campo lumínico.

Del análisis de la variación del contenido en pigmentos a lo largo de la hoja 2 de *T. testudinum* se puede concluir que la distribución de los pigmentos no es uniforme, confirmando lo ya reportado por Dalla-Via *et al.* (1998) y Enríquez *et al.* (2002). El patrón de variación encontrado, similar para las hojas de las seis praderas examinadas, mostró una reducción significativa del contenido en pigmentos por unidad de área, desde un valor máximo observado a pocos centímetros del sedimento hasta la punta de la hoja (Fig. 20). La reducción del contenido en pigmentos hacia la punta de la hoja es primero progresiva pero, cerca de la punta, se produce un brusco descenso. También se observan valores bajos de la densidad de pigmentos en las bases (Fig. 21) que se relaciona con el crecimiento y la maduración de las hojas. La reducción del contenido en pigmentos hacia la punta de la hoja es explicable como respuesta foto-aclimatativa de la hoja de *T. testudinum* al gradiente lumínico existente en el interior del dosel. La respuesta foto-aclimatativa (definida como el conjunto de ajustes o variaciones fenotípicas que se

producen en respuesta a la variación ambiental, ver Iglesias-Prieto & Trench 1994, y Falkowski & La Roche 1991), está típicamente manifestada por una reducción en el contenido de pigmentos de las hojas en respuesta al incremento de la irradiancia (Drew 1978, 1979, Björkman 1981, Dennison & Alberte 1982, 1985). Ésto también involucra cambios en la concentración de los pigmentos accesorios. Teniendo en cuenta que *T. testudinum* a la altura máxima del dosel está expuesta, la mayor parte del día a luz supersaturante (Fig. 15), una reducción del contenido en pigmentos puede ser la respuesta más adecuada del aparato fotosintético, a medida que el segmento de la hoja va alcanzando un ambiente en el que la luz está en exceso. Éstos cambios en el contenido en pigmentos tienen además consecuencias significativas en la reducción de la colecta de luz, para hojas con densidades de clorofila $a + b$ inferiores a 125 mg m^{-2} (Fig. 23).

El análisis de la respuesta foto-aclimatativa de la hoja de *T. testudinum* en la laguna arrecifal de Puerto Morelos permitió describir dos relaciones fotoaclimatativas significativas de la hoja con respecto a la variación de la densidad total de pigmentos, de la hoja. Una exponencial positiva con la profundidad y otra negativa con la exposición relativa a la altura del dosel (Fig. 24). No se observó relación alguna de la absorptancia promedio de las hojas con la profundidad, ni con la exposición a la altura del dosel ($P > 0.05$), pero sí al comparar los valores máximos promedio de la absorptancia de las hojas con la profundidad y con la exposición diurna promedio (Fig. 25). También se pudo observar una relación general significativa y negativa entre la absorptancia y la exposición a cada centímetro de la hoja, excluyendo de la comparación también las caídas bruscas de la absorptancia en la punta ($r^2 = 0.53$, $P < 0.005$, $n = 31$).

La ausencia de una respuesta fotoaclimatativa en la fisiología de las hojas de pastos marinos ha sido reportada frecuentemente en el pasado (Pirc 1986, Masini *et al.* 1995, Dawes 1998, Olesen *et al.* 2002). Olesen *et al.* (2002) explican la moderada respuesta fisiológica observada en un gradiente de profundidad, por la interacción de respuestas fotoaclimatativas entre diferentes niveles de organización. Estos autores postulan que las respuestas fotoaclimatativas primero se observan en la morfología de la pradera y que el efecto de la morfología de la pradera sobre el campo lumínico, es lo que condicionaría la respuesta fotoaclimatativa de la hoja. La principal respuesta fotoaclimatativa de la pradera asociada a la profundidad, es una reducción de la densidad de haces (Dennison & Alberte 1986, Dennison 1987, Dawes 1998, Olesen *et al.* 2002), de acuerdo a los resultados de este trabajo, resultaría en una disminución del efecto de autosombra dentro del dosel. La moderada respuesta fotoaclimatativa fisiológica podría ser explicada por un aumento de la atenuación de luz dentro del dosel al aumentar la densidad de biomasa en las praderas menos profundas, lo que resultaría en un moderado incremento de la exposición de luz dentro del dosel, a pesar del incremento exponencial de la irradiancia en la columna de agua. La heterogeneidad del campo lumínico dentro del dosel de *T.*

Testudinum, observado en este estudio y expresado en la variabilidad del contenido en pigmentos y la absorptancia a lo largo de la hoja 2 y en las praderas (Fig. 21 y 22), apoyan las conclusiones de Enríquez *et al.* (2002), que advierten de la imposibilidad de describir el campo lumínico dentro del dosel de los pastos marinos a partir, de solo las estimas de la atenuación de luz en la columna de agua y señalan también la importancia del papel regulador del dosel de las praderas de pastos marinos en el control del campo lumínico.

8.7. Variación de la absorptancia vs. densidad de pigmentos

La variabilidad descrita en este estudio para la densidad de clorofila de las hojas, es mucho mayor que la observada para la absorptancia. Ésto es debido a que la absorción de luz por los pigmentos fotosintéticos no sigue una relación lineal, sino que se satura a un valor máximo según ha sido descrito ya con anterioridad para otras especies (cf. Gabrielsen 1948, Enríquez *et al.* 1994; Evans 1996, Enríquez & Sand-Jensen 2003). Un patrón similar fue observado en este estudio al comparar la variación de la absorptancia promedio en el PAR en función de los cambios en la densidad de pigmentos ($\text{mg chl}_a + \text{b m}^{-2}$; Fig. 23). Se observó un incremento inicial exponencial para valores inferiores a $125 \text{ mg clorofila m}^{-2}$, para luego estabilizarse en un valor máximo promedio de $69.5\% \pm 0.7$ de absorción de la luz incidente (Fig. 23). Esta pérdida de eficiencia de los pigmentos al aumentar fuertemente su densidad es debida al *empaquetamiento* de los mismos dentro de las hojas (Enríquez *et al.* 1994, Enríquez & Sand-Jensen 2003). *T. testudinum* sufre una mayor pérdida de eficiencia en absorber luz debido a las características de su anatomía foliar, adaptada a la vida sumergida, que consiste en que el tejido fotosintético se reduce a la epidermis de la hoja (Cummings & Zimmerman 2003). El empaquetamiento de los pigmentos fotosintéticos dentro de la epidermis de *T. testudinum* reduce fuertemente su eficiencia para absorber luz comparado, por ejemplo, con una macrófita de agua dulce *Mentha aquatica* L. que tiene una anatomía foliar diferenciado en parénquima de empalizada y mesófilo esponjoso. *M. aquatica* de desarrolla hojas con la capacidad de absorber más del 70% de la luz incidente con concentraciones de pigmentos inferiores a 100 mg m^{-2} (Enríquez & Sand-Jensen 2003).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

8.8. Relación entre la Dosis estimada y la productividad foliar de *T. testudinum*

La descripción detallada de la variación del campo lumínico foliar realizada en este estudio, en función de la densidad de biomasa foliar/haces y la respuesta fotoaclimativa registrada a lo largo de la hoja 2 de *T. testudinum*, permitió obtener una mejor estima de la variación de la Dosis de luz absorbida por la superficie foliar dentro del dosel en un día modelo, sin cobertura de nubes, con mínimo oleaje, y con el fotoperíodo correspondiente a la estación de verano. Corrigiendo posteriormente por la biomasa foliar presente en cada pradera en dicho período, se pudo obtener una estima de la Dosis de luz diurna absorbida por cada una de las seis praderas examinadas. Los resultados obtenidos mostraron un variación de un factor de 2 para la Dosis promedio absorbida por las hojas, desde un mínimo de 6.1 mol cuanta $m^{-2} d^{-1}$ observado en la pradera situada a mayor profundidad, **P. Caracol**, hasta un máximo de 10.5 mol cuanta $m^{-2} d^{-1}$ observado en la pradera más somera, **Costa Ceiba** (Fig. 27a). Sin embargo, corrigiendo por el área de la biomasa foliar de cada pradera, la Dosis absorbida por unidad de superficie de pradera (en mol cuanta $m^{-2} d^{-1}$, referido en este caso, al área de cobertura de la pradera) la variación aumentó a un factor de casi 5, desde un mínimo de 5.1 mol cuanta $m_{pradera}^{-2} d^{-1}$ estimado en este caso para **Laguna UNAM**, hasta un máximo de 22.6 mol cuanta $m_{pradera}^{-2} d^{-1}$ estimado de nuevo para **Costa Ceiba** (Fig. 28).

Para cubrir el objetivo principal de este trabajo, que era cuantificar el efecto de la luz en la regulación de la productividad primaria de *T. testudinum* en la laguna arrecifal de Puerto Morelos, se examinó la relación entre la Dosis de luz absorbida por la pradera y la producción foliar. Este análisis permitió describir una relación significativa, lineal y positiva ($r = 0.73$, $P < 0.05$, Fig. 34) entre la Dosis absorbida por cada una de las 6 praderas examinadas, y su productividad foliar. La relación anteriormente descrita fue capaz de explicar hasta el 54% de la variación observada en la productividad foliar de *T. testudinum* en la laguna arrecifal de Puerto Morelos ($r^2 = 0.53$ $n = 6$, $P < 0.05$, S.E. = 0.87, Fig. 34). Al cuantificar de una forma más exhaustiva el campo lumínico dentro de las hojas, considerando la atenuación dentro del dosel, y al estimar la dosis de la hoja (corrigiendo por la absorptancia) y la dosis total de la pradera (corrigiendo por el área foliar expuesta), podemos concluir en este estudio que **la luz es el factor más importante en la regulación de la productividad foliar de *T. testudinum* de la laguna arrecifal de Puerto Morelos, pues más del 50% de dicha variación fue explicada por este factor.**

La luz ha sido considerada como el principal factor ambiental capaz de explicar cambios en la abundancia y en la productividad primaria de los pastos marinos (Zieman & Wetzel 1980, Dennison 1987, Duarte 1991, Zimmerman *et al.* 1995, Herzka & Dunton 1997). Sin embargo, también se han aportado evidencias experimentales de posibles limitaciones por

nutrientes en las praderas de pastos marinos de los mares tropicales (e. g. Powell *et al.* 1989, Short *et al.* 1990, 1993, Fourqurean *et al.* 1992, Duarte *et al.* 1995, Agawin *et al.* 1996).

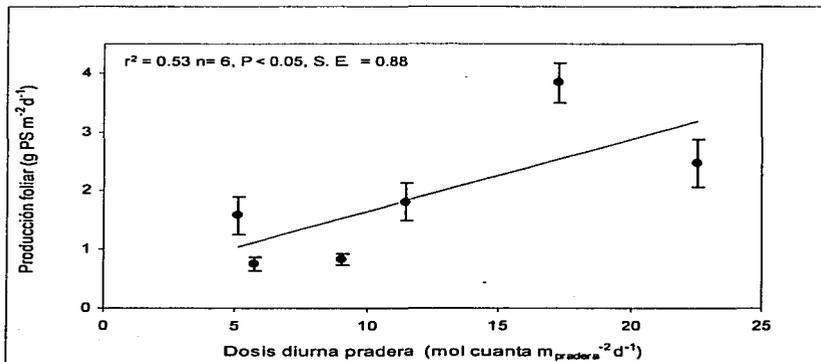


Figura 34. Relación entre de la Dosis diaria de luz de la pradera con la producción foliar en *T. testudinum*, las barras son los S. E. de la variable dependiente y la asociación es lineal y significativa.

Considerando las características específicas de la laguna arrecifal de Puerto Morelos, que es un sistema somero, de aguas oligotróficas con fuerte penetración de la luz a lo largo del año, caracterizado también por un sedimento blanco de arenas carbonatadas, en donde el fósforo y el hierro están frecuentemente atrapados en una forma no disponible para la planta (Morse & Mackenzie 1990), los resultados del estudio presente confirman el papel dominante de la luz en la regulación de la productividad primaria de *T. testudinum* en este ecosistema costero tropical, como motor fundamental de la fijación de carbono orgánico por medio de la fotosíntesis. Esta conclusión no contradice la hipótesis de la posible existencia de limitaciones por nutrientes en los pastos marinos de los ambientes costeros tropicales (e. g. Powell *et al.* 1989, Short *et al.* 1990, 1993, Fourqurean *et al.* 1992, Duarte *et al.* 1995, Agawin *et al.* 1996), pues los resultados de este estudio también indican que la luz no es el único factor implicado en la regulación de la productividad foliar de *T. testudinum* en la laguna de Puerto Morelos. Es probable que esta especie sufra en este ambiente oligotrófico y fuertemente iluminado, de la acción combinada de alta exposición y baja disponibilidad de nutrientes como resultado de una fotoinhibición crónica de la fotosíntesis, con consecuencias potencialmente negativas para su crecimiento (Enríquez *et al.* 2002). Los factores ambientales que, quizás, se hace necesario explorar en futuros trabajos son: (1) la variación ambiental en la disponibilidad de nutrientes, dado el carácter oligotrófico de la laguna; (2) el efecto de la limitación de

carbono sobre la fotosíntesis de *T. testudinum*, considerando la baja disponibilidad de CO₂ disuelto en el agua de mar y su lenta difusividad, junto con la alta demanda fotosintética de carbono a luz supersaturante; (3) el posible efecto dañino de la radiación ultravioleta y (4) posibles efectos de perturbaciones estacionales que incrementen significativamente la mortalidad en alguna pradera, afectando su productividad.

8.9 Análisis comparativo del efecto de la morfología de la pradera sobre la relación Dosis vs. productividad foliar

Este trabajo ha confirmado el papel modulador fundamental de la morfología sobre la *Dosis efectiva de luz* absorbida por la pradera. La morfología de la pradera a su vez refleja una respuesta aclimatativa al ambiente, expresando el efecto de la presión ambiental sobre el crecimiento de los pastos marinos (Dennison & Alberte 1982, 1985, Zimmerman *et al.* 1989, 1991, Fourqurean & Zieman 1991, Lee & Dunton 1997). Para poder determinar un posible efecto de la morfología de la pradera sobre la productividad foliar de *T. testudinum*, independiente de su asociación con la Dosis, se buscó alguna posible asociación independiente de los descriptores morfológicos utilizados en este estudio comparativo, con la variabilidad de la productividad foliar no explicada por la luz. Para separar la posible relación de este/os descriptor/es con otros factores ambientales, de su contribución a la determinación de la dosis, y, por lo tanto, de su colinearidad con la luz, se utilizó un modelo de regresión lineal múltiple por pasos que elimina los factores o interacciones redundantes, aceptando los independientes. Este análisis permitió identificar al **tamaño del ramet**, descrito no como biomasa sino como área foliar por haz, como un descriptor de la morfología de la pradera capaz de ofrecer información también del efecto de otros factores ambientales distintos a la luz sobre la variabilidad de la productividad foliar de *T. testudinum* en la laguna de Puerto Morelos. La incorporación del tamaño del ramet al modelo descrito anteriormente, permitió explicar el 90% de la variación observada en este estudio. En el análisis se determinó que la contribución del tamaño del haz al modelo consistía en la modificación de la pendiente de la relación Dosis vs. Producción foliar (t-test, $P < 0.005$, Fig. 35):

Producción foliar (g PS m⁻² d⁻¹) = 0.77 ± 0.23

+ 0.0041 ± 0.0006 · **Dosis de la pradera** (mol cuanta m⁻² d⁻¹)

- **Tamaño del haz** (cm² haz⁻¹)

$r^2 = 0.90$; $P < 0.005$; $n = 6$; S.E. = 0.45

de acuerdo con este nuevo modelo, un aumento en la Dosis de luz absorbida por la pradera está asociado a un aumento de la productividad foliar de *T. testudinum*, pero esta relación está modificada por el tamaño del ramet de la pradera, de modo que, praderas

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

con mayores tamaños del ramet consiguen mayores producciones foliares para el mismo aumento de la Dosis absorbida, que praderas con menores tamaños del ramet (Fig. 35).

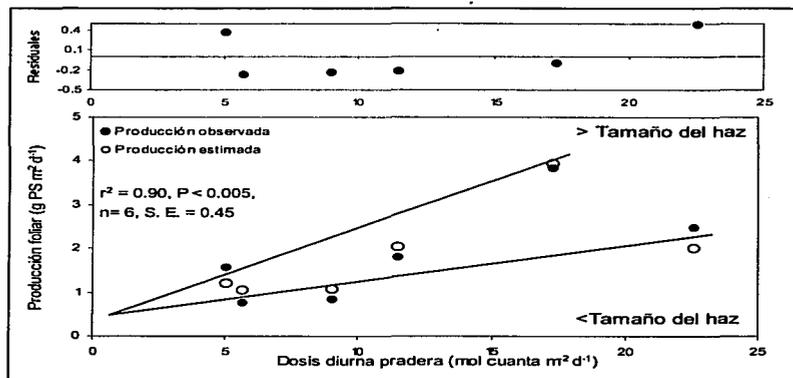


Figura 35. Relación entre la Dosis diaria de la pradera con la Producción foliar y la contribución del Tamaño del haz (área del haz), para explicar la variabilidad restante encontrada entre la producción foliar en *T. testudinum* la variabilidad del campo de lumínico.

El tamaño del ramet aparece como una respuesta fotoaclimativa de *T. testudinum* a la presión ambiental, con una importante capacidad de modular su productividad foliar. El control ambiental de este descriptor morfológico de la pradera por otros factores ambientales distintos a la luz, como, por ejemplo, la disponibilidad de nutrientes, está también afectando a la eficiencia con la que la luz absorbida por la pradera de *T. testudinum* se utiliza en crecimiento de la biomasa no enterrada en el sedimento (hojas).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

9. Conclusiones

Las conclusiones más importantes de este estudio comparativo son las siguientes:

1. Se confirma la hipótesis inicial del trabajo de que la luz es el factor dominante en la regulación de la productividad foliar de *Thalassia testudinum* en la laguna arrecifal de Puerto Morelos.
2. Este estudio también confirma el papel modulador de la morfología de la pradera, y más concretamente de la densidad de la población de haces, sobre el efecto dominante de la luz, a través del control que ejerce sobre el campo lumínico foliar en el interior del dosel.
3. La regulación de la *Dosis efectiva de luz* por la morfología de la pradera se realiza a través de: (1) el control de la atenuación de luz en el interior del dosel y (2) el grado de expansión del área foliar de colecta de luz de la pradera.
4. La respuesta fotoaclimatativa de la hoja de *T. testudinum* está condicionada por el gradiente de variación del campo lumínico en el interior del dosel.
5. El papel de la morfología de la pradera no se limita a la regulación de la entrada de energía lumínica o *Dosis*, sino que también modifica la eficiencia con la que este recurso se refleja en crecimiento y productividad.
6. El descriptor morfológico de la pradera que mejor explica este efecto y que más plásticamente responde a la presión ambiental es el tamaño del haz.
7. Para la misma *Dosis* de luz absorbida, praderas de *T. testudinum* con mayores tamaños del haz son más productivas que praderas con menores tamaños del haz.

10. Bibliografía

- Agawin N.S.R., Duarte C.M., Fortes M.D. (1996) Nutrient limitation of Philippine seagrasses (Cape Bolinao, NW Philippines): *in situ* experimental evidence. Mar. Ecol. Prog. Ser. 138: 233-243.
- Alcoverro T., Duarte C.M., Romero J. (1995). Annual growth dynamics of *Posidonia oceanica*: contribution of large-scale versus local factors to seasonality. Mar. Ecol. Prog. Ser. 120: 203-210.
- Bendel R.B., Afifi A.A. (1977). Comparison of stopping roles in forward "stepwise" regression. Journal of the American Statistical Association. 72: 46-53.
- Bittaker H.F., Iverson R.L. (1996). *Thalassia testudinum* productivity: a field comparison of measurement methods. Mar. Biol. 37: 39-46. In: Duarte C.M. (1989). Temporal biomass variability and production/ biomass relationships of seagrass communities. Mar. Ecol. Prog. Ser. 51: 269-276.
- Björkman O. (1981). Responses to different quantum flux densities. Encyclopedia of plant physiology. Vol. 12A. A. Pirson, M.H. Zimmerman. Physiological plant ecology I. Responses to the physical environment. O. L. Lange, P.S. Nobel C. B. Osmond, H. Ziegler. Pp: 57- 107.
- Braxton C.D., Fourqurean J.W. (2001). Competition between the tropical alga, *Halimeda incrustata* and the seagrass, *Thalassia testudinum*. Aquat. Bot. 71: 217-232.
- Bricaud A., Stramski D. (1990). Spectral absorption coefficients of living phytoplankton and nonalgal biogenous matter: A comparison between the Peru upwelling area and the Sargasso Sea. Limnol. Oceanogr. 35: 562-582.
- Buesa R.J. (1974). Population and biological data on turtle grass (*Thalassia testudinum* in König, 1985) on the North western Cuban shelf. Aquaculture. 4: 207-226. In: Gacia E. (1999). Leaf Dynamics and shoot production of the seagrass *Thalassia testudinum* in the Indian river lagoon (Florida). Bot. Mar. 42(1): 97-102.
- Contreras-Espinosa F. (1991). Clasificación trófica de lagunas costeras. Ciencia. 42, 227-231.
- Costanza R., D'Arge R., de Groot R., Farber S., Grasso M., Hannon B., Limburg K., Naeem S., O'Neil R.V., Paruelo J., Raskin R.G., Sutton P., Belt M. van den. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. Nature. 387: 253-260.
- Cummings M.E., Zimmerman R.C. (2003). Light harvesting and the package effect in the seagrasses *Thalassia testudinum* Banks ex König and *Zostera marina* L.: optical constraints on photoacclimation. Aquat. Bot. 75: 261-274.
- Dalla-Via J., Sturmbauer C.H., Schönweger G., Sötz E., Mathekowitsch S., Stifter M., Rieger R. (1998). Light gradients and meadow structure in *Posidonia oceanica*: ecomorphological and functional correlates. Mar. Ecol. Prog. Ser. 163: 267-278.
- Dawes C.J. 1998. Biomass and photosynthetic responses to irradiance by a shallow and deep water population of *Thalassia testudinum* on the west coast of Florida. Bull. Mar. Sci. 62(1): 89-96.
- Dawes C.J., Lawrence J.M. (1980). Seasonal changes in the proximate composition of the seagrass *Thalassia testudinum*, *Halodule wrightii* and *Syringodium filiforme*. Aquat. Bot. 8: 371-380.

Day J.W., Day R.H., Barreiro M.T., Ley-Lou F., Madden C.J. (1982). Primary production in the laguna de terminos a tropical estuary in the Southern Gulf of México. *Oceanol. Act.*, No. Sp., Actes Symposium International sur les lagunas cotieres, JCOR/IHBO/UNESCO, Bordeaux, pp. 269-276. In: Gallegos M.E., Merino M., Marbà N., Duarte C.M. (1993) Biomass and dynamics of *Thalassia testudinum* in the Mexican Caribbean: elucidating rhizome growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 95: 185-192.

De La Lanza G., Tovilla C. (1986). Una Revisión sobre la Taxonomía y Distribución de Pastos Marinos. *Universidad y Ciencia.* 3(6):17-37.

Dennison W.C. (1987). Effects of light on seagrass photosynthesis, growth and depth distribution. *Aquat. Bot.* 27: 15-26.

Dennison W. C. (1990). Chlorophyll content. In: Phillips R.C. McRoy (ed.) *Seagrass Research Methods.* Unesco, Paris. Pp.: 83-85.

Dennison W.C., Alberte R.S. (1982). Photosynthetic responses of *Zostera marina* L. (eelgrass) to *in situ* manipulations of light intensity. *Oecology.* 55: 137-144.

Dennison W.C., Alberte R.S. (1985). Role of daily light period in the depth distribution of *Zostera marina* L. (eelgrass). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 25: 51-61.

Dennison W.C., Alberte R.S. (1986). Photoadaptation and growth of *Zostera marina* L. (eelgrass) transplants along a depth gradient. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 98: 265-282.

Dennison W.J., Orth R.J., Moore K.A., Stevenson J.C., Carter V., Kollar S., Bergstrom P.W., Batiuk A. (1993). Assesing water quality with submersed aquatic vegetation. *BioScience.* 43(2): 86-94.

Dixon L.K., Leverone J.R. (1995). Irradiance requirement of the *Thalassia testudinum* in Tampa Bay, Florida. Final report surface water improvement and management program, South west, Florida. Water management program district, Tampa Fl. Mote Marine Laboratory Tech. Rep 45. In: Kaldy J.E., Dunton K.H. (2000). Above-ground and below-ground production, biomass and reproductive ecology of *Thalassia testudinum* (turtle grass) in a subtropical coastal lagoon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 193: 271-283.

Draper N.R., Smith H. (1966) *Applied Regression Analysis.* John Wiley & Sons, Chichester.

Drew E.A. (1978). Factors affecting photosynthesis and its seasonal variations in the seagrass *Cymodocea nodosa* (Ucria) Aschers. and *Posidonea oceanica* (L.) Deille, in the Mediterranean. *J. Exp. Mar Biol. Ecol.* 31: 173-194.

Drew E.A. (1979). Physiological aspects of primary production in seagrasses. *Aquat. Bot.* 7: 139-150.

Duarte C.M. (1989). Temporal biomass variability and production/ biomass relationships of seagrass communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 51: 269-276.

Duarte C.M. (1991). Seagrass depth limited. *Aquat Bot.* 40: 363-377.

Duarte C., Marbà N., Agawin N., Cebrián J., Enríquez S., Fortes M. D., Gallegos M., Merino M., Olesen B., Sand-Jensen K., Uri J., Varmaat J. (1994). Reconstruction of seagrass dynamics: age determinations and associated tools for the seagrass ecologist. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 107: 195-209.

Duarte C.M., Merino M., Gallegos M. (1995) Evidence of iron deficiency in seagrass growing above carbonate sediments. *Limnol. Oceanogr.* 40: 1153-1158.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Duarte C., Cebrían J. (1996). The fate of marine autotrophic production. *Limnol. Oceanogr.* 41: 1758-1766.

Duarte C.M., Merino M., Agawin N.S.R., Uri J., Fortes M.D., Gallegos M.E. Marbà N., Hemminga M.A. (1998). Root production and belowground seagrass biomass. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 171: 97-108.

Duarte C.M., Chiscano C.L. (1999). Seagrass biomass and production: a reassessment. *Aquat. Bot.* 65: 159-174.

Dunton K.H., Tomasko D.A. (1994). *In situ* photosynthesis in the seagrass *Halodule wrightii* in a hypersaline subtropical lagoon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 107: 281-293.

Durako M.J. (1994). Indicators of seagrass ecological condition: an assessment based on spatial and temporal changes. In: *Changes in Fluxes in Estuaries*. (Ed.) K.R. Dyer & R.J. Orth. International Symposium Series. Pp: 261-266. Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark.

Duysens L.M.N. (1956) The flattening effect of the absorption spectra of suspensions as compared to that of solutions. *Biochem. Biophys. Acta* 19: 1-12

Enríquez S., Agustí S., Duarte C.M. (1994). Light absorption by marine macrophytes. *Oecologia*. 98: 121-129.

Enríquez S., Duarte C.M., Sand-Jensen K. (1995). Patterns in the photosynthetic metabolism of Mediterranean macrophytes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 119: 243-252.

Enríquez S., Duarte C.M., Sand-Jensen K., Nielsen S.L. (1996). Broad-scale comparison of photosynthetic rates across phototrophic organisms. *Oecologia*. 108: 197-206.

Enríquez S., Marbà N., Duarte C.M., van Tussenbroek B.I., Reyes-Zavala G. (2000). Effects of seagrass (*Thalassia testudinum*) on sediment redox. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 219: 149-158.

Enríquez S., Merino M., Iglesias-Prieto R. (2002). Variations of photosynthetic performance along the leaves of the tropical seagrass *Thalassia testudinum* Banks ex König. *Mar. Biol.* 140: 891-900.

Enríquez S., Sand-Jensen K. (2003). Variation in light absorption properties of *Mentha aquatica* L. as a function of leaf form: implications for plant growth. *Int. J. Plant Sci.* 164(1): 125-136.

Erickson R.O., Michelini F.J. (1957). The plastochron index. In: Duarte C.M., Marbà N., Agawin N.S.R., Cebrían J., Enríquez S., Fortes M.D., Gallegos M., Merino M., Olesen B., Sand-Jensen K., Uri J., Varmaat J. (1994). Reconstruction of seagrass dynamics: age determinations and associated tools for the seagrass ecologist. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 107: 195-209.

Evans J.R. (1996). Developmental constraints on photosynthesis: effects of light and nutrition. In: Baker N.R. (ed) *Photosynthesis and the environment*. pp 281-304. Kluwer Academic Publishers. (Dordrecht).

Falkowski P.G., La Roche J. (1991). Acclimation to spectral irradiance in algae. *J. Phycol.* 27: 8-14. In: MacIntyre H.I., Kana T.M., Anning T., Geider R. (2002). Photoacclimation of photosynthesis irradiance response curves and photosynthetic pigments in microalgae and cyanobacteria. *J. Physiol.* 38: 17-38.

Falkowski P.G., Raven J.A. (1997). *Aquatic photosynthesis*. Blackwell Science. Malden, Massachusetts. Pp: 375.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

- Fitzpatrick J., Kirkman H. (1995). Effects of prolonged shading stress on growth and survival of seagrass *Posidonia australis* in Jervis Bay, New South Wales, Australia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 127: 279-289.
- Fourqurean J.W., Zieman J.C. (1991). Photosynthesis, respiration and whole plant budget of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 69: 161-170.
- Fourqurean J.W., Zieman J.C., Powell G.V.N. (1992). Phosphorus limitation of primary production in Florida bay; evidence from C:N:P ratios of the dominant seagrass *Thalassia testudinum*. *Limnol. Oceanogr.* 37: 162-171.
- Franco-López J., de la Cruz-Agüero G., Cruz-Gómez A., Rocha-Ramírez A., Navarrete-Salgado N., Flores-Martínez G., Kato-Miranda E., Sánchez-Colón S., Abarca-Arenas L.G., Bedía-Sánchez C.M. (1985). *Manual de Ecología*. Edif Trillas. Pp: 128-131.
- Gabrielsen E.K. (1948). Effects of different chlorophyll concentrations on photosynthesis in foliage leaves. *Physiol. Plantarum.* 1: 5-37.
- Gacia E. (1999). Leaf Dynamics and shoot production of the seagrass *Thalassia testudinum* in the Indian river lagoon (Florida). *Bot. Mar.* 42(1): 97-102.
- Gallegos M.E., Merino M., Marbà N., Duarte C.M. (1993). Biomass and dynamics of *Thalassia testudinum* in the Mexican Caribbean: elucidating rhizome growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 95: 185-192.
- Herzka S.Z., Dunton K.H. (1997). Seasonal photosynthetic patterns of the seagrass *Thalassia testudinum* in the western Gulf of México. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 152: 103-117.
- Horton P., Ruban A.V., Walters R.G. (1996). Regulation of light harvesting in green plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 47: 655-684.
- Ibarra-Obando S., Ríos R. (1993). Ecosistemas de Fanerógamas Marinas. In: Salazar-Vallejo S.I., González N. E. *Biodiversidad Marina y Costera de México*. Com. Nal. Biodiversidad y CIGRO, México. Pp: 54-65.
- Iglesias-Prieto R., Trench R.K. (1994). Acclimation and adaptation to irradiance in symbiotic dinoflagellates. I. Responses of the photosynthetic unit to changes in photon flux density. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 113: 163-175.
- INE-SEMARNAP. (2000). Programa de Manejo, Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos. México. Pp: 19-35.
- Jeffrey S.W., Humphrey G.F. (1975). New spectrophotometric equations for determining chlorophyll *a*, *b*, *c*₁ and *c*₂ in higher plants, algae, and natural phytoplankton. *Biochem. Physiol. Plant.* 167: 191-194.
- Jernakoff P., Nielsen J. (1998). Plant-animal associations in two species of seagrasses in Western Australia. *Aquat. Bot.* 60: 359-376.
- Jones H.G. (1992). *Plants and microclimate, a quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge University Press, 2da. ed. Cambridge. Pp: 33-45.
- Kaldy J.E., Dunton K.H. (2000). Above-ground and below-ground production, biomass and reproductive ecology of *Thalassia testudinum* (turtle grass) in a subtropical coastal lagoon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 193: 271-283.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Kenworthy W.J., Thayer G.W., Fonseca M.S. (1988). The utilization of seagrass meadows by fishery organisms. In: Hook D.D., McKee W.H.Jr., Smith H.K., Gregory J., Burrell V.G.Jr., DeVoe M.R., Sojka R.E., Gilbert S., Banks R., Stolz L.H., Brooks C., Matthews T.D., Shear T.H. (eds). The ecology and management of wetlands. Vol I. Timber Press, Oregon. Pp: 548-560.

Kirk J.T.O. (1981). Monte Carlo Procedures for simulating the penetration of light into natural waters. CSIRO Aust. Div. Plant Ind. Tech. Pap. No. 36: 1-6.

Kirk J.T.O. (1984). Dependence of relationship between inherent and apparent optical properties of water on solar altitude. *Limnol. Oceanogr.* 29: 350-356.

Kirk, J.T.O. (1994). Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge University Press. Gran Bretaña. 2da. ed. 112-151 pp.

Krebs C.J. (1985). Ecología y estudio de la distribución y la abundancia, 2da. Edit. Harla, S.A. de C.V. pag. 495-533.

Lapointe B.E., Tomasko D.A., Matzie W.R. (1994). Eutrophication and trophic state classification of seagrass communities in the Florida keys. *Bull. Mar. Sci.* 54(3): 696-717.

Lee K-S., Dunton K.H. (1996). Production and reserve dynamics of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 143: 201-210.

Lee K-S., Dunton K.H. (1997). Effects of in situ light reduction on the maintenance, growth and partitioning of carbon resources in *Thalassia testudinum* Banks ex König. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 210: 53-73.

Lee K-S., Dunton K.H. (2000). Effect of nitrogen enrichment on biomass allocation growth and leaf morphology of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Ecology Progress Series*. Vol 196: 39- 48.

Lichtenthaler H.K., Wellburn (1983). Determination of total carotenoids and Chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochem. Soc. Transac.* 60(3): 591-592.

Littler D.S., Littler M.M., Bucher K.E., Norris J.N. (1989). Marine plants of the Caribbean, a field guide from Florida to Brazil. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

Littler D.S., Littler M.M. (2000). Caribbean reef plants. Offshore Graphics, Inc. Washington, D. C.

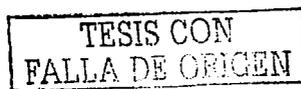
Longstaff B.J., Loneragan N.R., O'Donohue M.J., Dennison W.C. (1999). Effects of light deprivation of the survival and recovery of the seagrass *Halophila ovalis* (RBr.) Hook., *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 234: 1-27.

Marbà N., Gallegos M.E., Merino M., Duarte C.M. (1994). Vertical growth of *Thalassia testudinum*: seasonal and interannual variability. *Aquat. Bot.* 47: 1-11.

Masini R.J., Cary J.L., Simpson C.J., McComb A.J. (1995). Effects of light and temperature on the photosynthesis of temperate meadow-forming seagrasses in Western Australia. *Aquat. Bot.* 49: 239-254.

McRoy C.P., Helfferich C. (1977). Seagrass ecosystems. A scientific perspective Marcel Dekker, Inc., New York. Pp.

Merino M., Otero L. (1991). *Atlas ambiental costero*, Puerto Morelos-Quintana Roo. Ferrándiz S.A., México, D. F. 80 pp.



Morse J.W., Mackenzie F.T. (1990). *Geochemistry of sedimentary carbonates*. Elsevier, Amsterdam.

Nolasco-Montero E., Carranza-Edwards A. (1988). Estudio sedimentológico regional de las playas de Yucatán y Quintana Roo, México. *An. Inst. Cienc. Mar. Limnol. UNAM, México*, 15(2): 49-66.

Patriquin D. (1973). Estimation of growth rate, production König, *Caribb. J. Sci.* 13: 111-123. In: Gallegos M.E., Merino M., Marbà N., Duarte C.M. (1993) Biomass and dynamics of *Thalassia testudinum* in the Mexican Caribbean: elucidating rhizome growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 95: 185-192.

Olesen B., Enríquez S., Duarte C.M., Sand-Jensen K. (2002). Depth-acclimation of photosynthesis, morphology and demography of *Posidonia oceanica* and *Cymodocea nodosa* in the Spanish Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 236: 89-97.

Peralta G., Pérez-Lloréns J.L., Hernández I., Vergara J.J. (2002). Effects of light availability on growth, architecture and nutrient content of seagrass *Zostera noltii* Hornem. *J. Exp. Mar. Ecol.* 269: 9-26.

Pirc H. (1985). Growth dynamics in *Posidonia oceanica* (L.) Delile. I. Seasonal changes of soluble carbohydrates, starch, free amino acids, nitrogen and organic anions in different parts of the plant. *PSZN I: Mar. Ecol.* 6: 141- 165.

Pirc H. (1986). Seasonal aspects of photosynthesis in *Posidonia oceanica*: Influence of depth, temperature and light intensity. *Aquat. Bot.* 26: 203-212.

Plus M., Deslous-Paoli J-M., Auby I., Dagault F. (2001). Factors influencing primary production of seagrass beds (*Zostera noltii* Hornem) in the Thau lagoon (French Mediterranean coast). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 259: 63-84.

Powell G.V.N., Kenworthy W.J., Fourqurean J.M. (1989). Experimental evidence for nutrient limitation of seagrass growth in a tropical estuary with restricted circulation. *Bull. Mar. Sci.* 44(1): 324-240.

Ralph P.J., Burchett M.D., Pulkownik A. (1992). Distribution of extractable carbohydrate reserves within the rhizome of the seagrass *Posidonia australis* Hook. f. *Aquat. Bot.* 42: 385-392.

Reyes-Zavala G. (1998). Monitoreo de las macrófitas bénticas de la laguna arrecifal de P. Morelos, Q. Roo. Tesis de Licenciatura en Biología. UNAM.

Rose C.D., Dawes C.J. (1999). Effects of community structure on the seagrass *Thalassia testudinum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 184: 83-95.

Ruiz-Rentería F., van Tussenbroek B.I., Jordán-Dahlgren E. (1998). Kjerfve B. (Ed). CARICOMP-Caribbean Coral Reef, Seagrass and Mangrove Sites. UNESCO, PARIS. 57-66.

Secretaría de la Presidencia (1970). Carta de Climas Cozumel 16 Q-IV. Comisión de estudios del territorio nacional, Dirección de Planeación de la Secretaría de la Presidencia e Instituto de Geografía de la Universidad Nacional de Autónomo de México. In: Ruiz-Rentería F., van Tussenbroek B.I., Jordán-Dahlgren E. (1998). Kjerfve B. (Ed). CARICOMP-Caribbean Coral Reef, Seagrass and Mangrove Sites. UNESCO, PARIS. 57-66.

Shibata K. (1959). Spectrophotometry of translucence biological material-opal glass transmission method. *Meth. Biochem. Anal.* 7: 77-109.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

- Short F.T., Dennison W.C., Capone D.G. (1990). Phosphorus-limited growth of the tropical seagrass *Syringodium filliforme* in carbonate sediment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 62: 169-174.
- Short F.T., Montgomery J., Zimmerman C.F., Short C.A. (1993). Production and nutrient dynamics of a *Syringodium filliforme* Kutz. Seagrass bed in Indian river lagoon, Florida. *Estuaries*. 16: 323-334.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. (1981). *Biometry*. Freeman y Co. 2da. ed. U.S.A. 859 pp.
- Tomasko D.A. (1992). Variation in growth form of shoal grass (*Halodule wrightii*) due to changes in the spectral composition of light below a canopy of Turtle grass (*Thalassia testudinum*). *Estuaries*. 15 (2): 214-217.
- Tomasko D.A., Dawes C.J. (1988). Depth distribution of *Thalassia testudinum* in two meadows on the west coast of Florida; difference in effect of light availability. *P.Z.N.J.: Mar. Ecol.* 9: 123-130. In: Durako M.J. (1994). Indicators of seagrass ecological condition: an assessment based on spatial and temporal changes. *Changes in Fluxes in Estuaries*. (Ed) K.R. Dyer & R.J. Orth. International Symposium Series. Olsen & Olsen, Fredensborg, Denmark. Pp: 261-266.
- Tomasko D.A., Dawes C.J. (1990). Influences of season and water depth on the clonal biology of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Mar. Biol.* 105 (2): 345-351.
- Tomasko D.A., Lapointe B.E. (1991). Productivity and biomass of *Thalassia testudinum* as related to water column nutrient availability and epiphyte levels: field observations and experimental studies. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 75: 9-17.
- Tomasko D.A., Dawes C.J., Hall M.O. (1996). The effects of anthropogenic nutrient enrichment on turtle grass, (*Thalassia testudinum*) in Sarasota Bay Florida. *Estuaries* 19(2B): 448-456.
- Tomlinson P.B., Vargo G.A. (1966). On the morphology and anatomy of turtle grass, *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae). 1: Vegetative morphology. *Bull. Mar. Sci.* 16: 748-761.
- van Tussenbroek B.I. (1994). Aspects of the reproductive ecology of *Thalassia testudinum* in Puerto Morelos reef lagoon, México. *Bot. Mar.* 37: 413-419.
- van Tussenbroek B.I. (1995). *Thalassia testudinum* leaf dynamics in a Mexican Caribbean reef lagoon. *Mar. Biol.* 122: 33-40.
- van Tussenbroek B.I. (1996). Leaf dimensions of transplants of *Thalassia testudinum* in a Mexican Caribbean reef lagoon. *Aquat. Bot.* 55: 133-138.
- van Tussenbroek B.I. (1998). Above-and below-ground biomass and production by *Thalassia testudinum* in a tropical reef lagoon. *Aquat. Bot.* 61: 69-82.
- van Tussenbroek B.I. & Brearly A. (1998). Isopod burrowing in leaves of turtle grass, *Thalassia testudinum* in a mexican Caribbean reef lagoon. *Mar. Freshwat. Res.* Vol 49, no. 6: 526-531.
- Virnstein R.W., Howard R.K. (1987). Motile epifauna of marine macrophytes in the Indian River Lagoon, Florida. I. Comparisons among three species of seagrasses from adjacent beds. II. Comparisons between drift algae and three species of seagrasses. *Bull. Mar. Sci.* 41 (1): 13-26.
- Watson D.J. (1947). Comparative physiological studies on the growth of field crops. I. Variations in net assimilation rate and leaf area between species and varieties and within and between years. *Ann. Bot. N. S.* 11: 41-76.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Wetzel R.L., Penhale P.A. (1983). Production ecology of seagrass communities in the lower Chesapeake Bay. *Mar. Technol. Soc. J.* 17: 22-31.

Williams S.L. (1987). Competition between the seagrass *Thalassia testudinum* and *Syringodium filiforme* in a Caribbean lagoon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 35:91-98. In: Gacia E. (1999). Leaf Dynamics and shoot production of the seagrass *Thalassia testudinum* in the Indian river lagoon (Florida). *Bot. Mar.* 42(1): 97-102.

Williams W.A., Jones M.B., Demment M.W. (1990). A concise table for path analysis statistics. *Agron. J.* 82: 1022-1024.

Zieman J.C. (1974a). Quantitative and dynamic aspects of the ecology of turtle grass *Thalassia testudinum*. In: Cronin L.E. Recent Advance in Estuarine Research, vol 1. Academic Press, New York: 541-562.

Zieman J.C. (1974b) Methods for the study of the growth and production of the turtle grass, *Thalassia testudinum* König. *Aquaculture* 4: 139-143.

Zieman J.C. (1975). Seasonal variation of turtle grass, *Thalassia testudinum* König, with reference to temperature and salinity effects. *Aquat. Bot.* 1:107-123. In: Gallegos M.E., Merino M., Marbà N., Duarte C.M. (1993). Biomass and dynamics of *Thalassia testudinum* in the Mexican Caribbean: elucidating rhizome growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 95: 185-192.

Zieman J.C. (1982). The ecology of the seagrasses of south Florida : A community profile. U.S. Fish and Wildlife Services, Office of Biological Services, Washington, D. C. FWS/ OBS-82/25, 158 pp.

Zieman J.C., Wetzel R.G. (1980). Productivity in seagrasses: methods and rates. In: Phillips RC, McRoy CP (eds.) Handbook of seagrass biology: an ecosystem perspective. Gardland STPM Press, New York, pag. 87-116.

Zimmerman R.C., Smith R.D., Alberte R.S. (1989). Thermal acclimation and whole-plant carbon balance in *Zostera marina* L. (eelgrass). *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 130: 93-109.

Zimmerman R.C., Reguzzoni J.L., Wyllie-Echeverria S., Josselyn M. (1991). Assessment of environmental suitability for growth of *Zostera marina* L. (eelgrass) in San Francisco Bay. *Aquat. Bot.* 39: 353-366.

Zimmerman R.C., Cabello-Pasini A., Alberte R.S. (1994). Modeling daily production of aquatic macrophytes from irradiance measurements: a comparative analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 114: 185-195.

Zimmerman R.C., Reguzzoni J.L., Alberte R. S. (1995). Eelgrass (*Zostera marina* L.) transplants in San Francisco bay: Role of light availability on metabolism, growth and survival. *Aquat. Bot.* 51: 67-86.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

11. Anexos:

Anexo 1. Listado de especies identificadas en las localidades de este estudio e integradas las especies de las localidades adicionales (Enríquez *et. al.* 2000), para el análisis de la comunidad de macrófitas bentónicas asociadas a *T. testudinum*.

GRUPO	ESPECIE
Pastos Marinos	<i>Thalassia testudinum</i> Banks ex König <i>Syringodium filiforme</i> Kuetzing <i>Halodule wrightii</i> Aschers
Macroalgas Carnosas	<i>Avrainvillea longicaulis</i> (Kuetzing) Murray and Boodle <i>Avrainvillea nigricans</i> Decaisne <i>Avrainvillea</i> sp <i>Caulerpa cupressoides</i> J. Agardh <i>Caulerpa lanuginosa</i> J. Agardh <i>Caulerpa prolifera</i> (Forsskal) Lamouroux <i>Cladocephalus luteofuscus</i> (P. and H. Crouan) Boergesen <i>Dictyota</i> sp. <i>Laurencia intricata</i> Lamouroux <i>Lobophora variegata</i> (Lamouroux) Womersley
Macroalgas Calcáreas	<i>Halimeda incrassata</i> (Ellis) Lamouroux <i>Halimeda monile</i> (Ellis and Solander) Lamouroux <i>Penicillus capitatus</i> Lamarck <i>Penicillus lamourouxii</i> Decaisne 1842 <i>Penicillus pyriformis</i> A. and E. S. Gepp <i>Rhipocephalus phoenix</i> (Ellis and Solander) Kuetzing <i>Udotea caribaea</i> D.J. Littler & M.M. Littler 1990 <i>Udotea conglutinata</i> (J. Ellis & Solander) J.V. Lamouroux 1816 <i>Udotea flabellum</i> (Ellis and Solander) Lamouroux <i>Udotea occidentalis</i> A. and E. S. Gepp <i>Udotea spinulosa</i> M. Howe 1909 <i>Udotea</i> sp.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Anexo 2. Listado de las citas y referencias de la recopilación de valores reportados de la densidad de biomasa y producción foliar de *Thalassia testudinum*, utilizados para la comparación de ambos parámetros (*En las referencias encontradas no se especifican los sitios en el que se realizó el trabajo, solo el estado y/o el país).

REFERENCIA	LOCALIDAD	LATITUD (°)
Lee & Dunton (1996)	Corpus Christi Bay, Texas (U. S. A.)	27.8
Lee & Dunton (1997)	Corpus Christi Bay, Texas (U. S. A.)	27.8
Lee & Dunton (2000)	Corpus Christi Bay, Texas (U. S. A.)	27.8
Gacia (1999)	Florida (U. S. A.)	27.5
Kaldy & Dunton, (2000)	Laguna Madre, Texas (U. S. A.)	26.8
Lee & Dunton (2000)	Laguna Madre, Texas (U. S. A.)	26.1
Dixon & Leverone (1995)*	Florida (U. S. A.)	25.5
Dixon & Leverone (1995)*	Florida (U. S. A.)	25.5
Zieman (1974 a)	Sur de Florida, (U. S. A.)	25.5
Zieman (1975)	Florida, (U. S. A.)	25.5
Bittaker & Iverson (1976)	Florida, (U. S. A.)	25.5
Zieman (1989)	Bahía, Florida (U. S. A.)	25.5
Braxton & Fourqurean (2001)	5 km al N. Key Largo, Keys Florida (U. S. A.)	25.17
Durako (1994)	Bahía, Florida (U. S. A.)	25
Powell <i>et al.</i> (1989)	Cross Banks, Bahía Florida (U. S. A.)	25
Tomasko <i>et al.</i> (1996)	Siesta, Sarasota Bay Florida (U. S. A.)	25
Tomasko <i>et al.</i> (1996)	Bacón, Sarasota Bay Florida (U. S. A.)	25
Tomasko <i>et al.</i> (1996)	Leffis, Sarasota Bay Florida (U. S. A.)	25
Tomasko <i>et al.</i> (1996)	Perico, Sarasota Bay Florida (U. S. A.)	25
Lapointe <i>et al.</i> (1994)	Key Oeste, Florida (U. S. A.)	24.55
Lapointe <i>et al.</i> (1994)	Big Pine key, Florida (U. S. A.)	24.55
Lapointe <i>et al.</i> (1994)	Long key, Florida (U. S. A.)	24.55
Tomasko & Lapointe (1991)*	Florida (U. S. A.)	24.7
Tomasko & Lapointe (1991)*	Florida (U. S. A.)	24.7

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

REFERENCIA	LOCALIDAD	LATITUD (°)
Day <i>et al.</i> (1982)	Laguna de Terminos (Méx.)	
Gallegos <i>et al.</i> (1993)	Cancún (Méx.)	21
Van Tussenbroek <i>et al.</i> (1996)	Cuenca Norte, Nichupté (Méx.)	21
Van Tussenbroek <i>et al.</i> (1996)	Bojorquez, Nichupté (Méx.)	21
Van Tussenbroek (1995)	Laguna media, Puerto Morelos (Méx.)	20.9
Van Tussenbroek (1995)	Costa, Puerto Morelos, (Méx.)	20.9
Van Tussenbroek (1995)	Arrecife Posterior, Puerto Morelos (Méx.)	20.9
Van Tussenbroek (1998)	Laguna media, Puerto Morelos (Méx.)	20.9
Van Tussenbroek (1998)	Costa, Puerto Morelos (Méx.)	20.9
van Tussenbroek (1998)	Arrecife, Puerto Morelos (Méx.)	20.9
Este estudio	Costa Ceiba, Puerto Morelos (Méx.)	20.9
Este estudio	Costa UNAM, Puerto Morelos (Méx.)	20.9
Este estudio	Tanchacté, Puerto Morelos (Méx.)	20.9
Este estudio	Arrecife UNAM, Puerto Morelos (Méx.)	20.9
Este estudio	Laguna UNAM, Puerto Morelos (Méx.)	20.9
Este estudio	Punta Caracol, Puerto Morelos (Méx.)	20.9
Buesa (1974)	Playa Habana (Cuba)	
Patriquin (1973)	Bermuda	
Capone <i>et al.</i> (1979)	Bahamas	
Greenway (1976)	Jamaica	18
Patriquin (1973)	Barbados	
Williams (1987)*	Islas Vírgenes	17.8
Williams (1987)*	Islas Vírgenes	17.8
Tomasko & Lapointe (1991)*	Belice	16.8
Tomasko & Lapointe (1991)*	Belice	16.8

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



PARTE DE LA LAGUNA ARREDO AL PUEBLO DE ESPIRITOMAN, CALIFORNIA



PARTE DE LA LAGUNA ARREDO AL PUEBLO DE ESPIRITOMAN, CALIFORNIA

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN