



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA  
BIOLOGÍA MARINA

ESTUDIO DE LAS CONSECUENCIAS DE LA HERBIVORÍA POR  
TORTUGAS SOBRE LA RECUPERACIÓN Y EL ÉXITO REPRODUCTIVO  
DE LOS PASTOS MARINOS

**T E S I S**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
MAESTRO EN CIENCIAS

P R E S E N T A:

**LEÓN FELIPE GONZÁLEZ MORALES**

Tutor principal

Dra. Brigitta I. van Tussenbroek Ribbink

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Unidad Académica de Puerto Morelos

Miembros del Comité Tutorial

Dr. Alberto Abreu Grobois

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Unidad Académica de Mazatlán

Dr. Fausto Méndez de la cruz

Instituto de Biología

Dr. Antonio Lot Helgueras

Instituto de Biología

Dra. Karina Boege Pare

Instituto de Ecología



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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.



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología  
Universidad Nacional Autónoma de México



ESTUDIO DE LAS CONSECUENCIAS DE LA HERBIVORÍA POR  
TORTUGAS SOBRE LA RECUPERACIÓN Y EL ÉXITO  
REPRODUCTIVO DE LOS PASTOS MARINOS

**T E S I S**

que para obtener el grado académico de

**Maestro en Ciencias**

**Biología Marina**

p r e s e n t a

**LEÓN FELIPE GONZÁLEZ MORALES**

Directora de Tesis:

**DRA. BRIGITTA I. van TUSSENBROEK**

Comité Tutorial:

**DR. ALBERTO ABREU GROBOIS**

**DR. FAUSTO MÉNDEZ DE LA CRUZ**

**DR. ANTONIO LOT HELGUERAS**

**DRA. KARINA BOEGE PARE**

México, 2016

Esta tesis se realizó en el Laboratorio de Botánica Marina de la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales de Puerto Morelos, del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, de la Universidad Nacional Autónoma de México, bajo la dirección de la Dra. Brigitta Ine van Tussenbroek.

El Comité Tutorial y el Comité de Jurado de Examen de Grado estuvieron integrados por:

|                                  |            |
|----------------------------------|------------|
| Dr. Alberto Abreu Grobois        | Presidente |
| Dra. Brigitta I. van Tussenbroek | Secretario |
| Dr. Fausto Méndez de la Cruz     | Vocal      |
| Dr. Antonio Lot Helgueras        | Suplente   |
| Dra. Karina Boege Pare           | Suplente   |

*A mis papás Blanca y Germán*

*A mi hermana Dafne*

*A Fabiola*

## *Agradecimientos*

*A la Dra. Brigitta van Tussenbroek, jefa del Laboratorio de Botánica Marina de la Unidad Académica de Puerto Morelos, por darme la oportunidad de trabajar y aprender con ella en la realización de la tesis, así como por su guía y ejemplo durante este trabajo.*

*A la M. en C. Guadalupe Barba y a mis compañeras de laboratorio Ana y Hazel por su invaluable apoyo durante las horas de trabajo en campo y en el gabinete.*

*A Nora por el incansable esfuerzo que me brindó durante el trabajo de campo y de laboratorio, por su valiosa guía y apoyo para la realización de este trabajo.*

*A la Dra. Karina Boege por los consejos y su exhaustiva revisión de la revisión de este trabajo.*

*Al Dr. Alberto Abreu por su interés y dedicación en la realización de esta tesis.*

*Al Dr. Antonio Lot y al Dr. Fausto Méndez por sus comentarios y sugerencias.*

*A Fabiola por su cariño y apoyo en la edición de este trabajo.*

*A mis amigos de Puerto Morelos que me brindaron de buenos momentos y experiencias inolvidables, Luis, Pecas, Pepe, Ana, Adrien y Hazel.*

## Índice

|   |    |
|---|----|
| Resumen .....   | 9  |
| Introducción general.....   | 10 |
| Herbivoría .....  | 11 |
| ¿Control ascendente o descendente? .....                                      | 12 |
| Resistencia a la herbivoría.....  | 12 |
| Herbivoría por tortugas marinas .....   | 14 |
| ¿Qué sabemos de las defensas contra la herbivoría en los pastos marinos?..... | 15 |
| Justificación .....   | 16 |
| Área de estudio.....  | 17 |
| Pastos marinos bajo estudio.....  | 19 |
| <i>Thalassia testudinum</i> Banks ex König.....                               | 19 |
| <i>Halodule wrightii</i> Ascherson.....                                       | 19 |
| <i>Syringodium filiforme</i> Kützing.....                                     | 20 |
| Objetivos Generales .....   | 21 |
| Objetivos Particulares .....  | 21 |
| Hipótesis.....  | 21 |
| Capítulo 1.- Herbivoría y floración.....                                      | 22 |
| Introducción.....   | 22 |
| Florivoría .....  | 22 |
| Métodos .....   | 24 |
| I.-Herbivoría simulada .....  | 24 |
| II.- Herbivoría y modificaciones de la morfología floral .....                | 27 |
| Resultados .....  | 29 |
| I.- Reproducción sexual y herbivoría simulada .....                           | 29 |
| II.- Efectos de la herbivoría simulada en la frecuencia de floración .....    | 33 |
| III.- Herbivoría y modificaciones de la morfología floral.....                | 39 |
| Discusión .....   | 43 |
| Herbivoría natural.....   | 44 |

|  |    |
|--|----|
| Capítulo 2 Recuperación de la pradera .....          | 46 |
| Introducción.....                                    | 46 |
| Modelo local de forrajeo.....                        | 48 |
| Antecedentes.....                                    | 49 |
| Métodos .....  | 50 |
| Las jaulas de exclusión .....                        | 50 |
| I. Morfometría de los pastos marinos.....            | 51 |
| II. Crecimiento de los pastos marinos .....          | 53 |
| III. Desarrollo de la pradera.....                   | 55 |
| Resultados .....                                     | 56 |
| I. Morfometría de los pastos marinos.....            | 56 |
| II. Crecimiento de <i>Thalassia testudinum</i> ..... | 67 |
| III. Desarrollo de la pradera.....                   | 69 |
| Discusión .....                                      | 73 |
| Conclusiones Generales.....                          | 76 |
| Bibliografía .....                                   | 77 |



## Índice de Figuras

|  |    |
|--|----|
| Figura 0-1 Mapa que indica las areas de estudio .....  | 18 |
| Figura 1-0-1 Estructuras de <i>Thalassia testudinum</i> .....  | 27 |
| Figura 1-0-2 Dimensiones foliares de los haces de <i>Thalassia testudinum</i> en las parcelas del sitio (F1) .....   | 29 |
| Figura 1-0-3 Dimensiones foliares de los haces de <i>Thalassia testudinum</i> en las parcelas del sitio (F2) .....   | 30 |
| Figura 1-0-4 Peso seco de los haces de <i>Thalassia testudinum</i> en las parcelas del sitio (F1) ...  | 31 |
| Figura 1-0-5 Peso seco de los haces de <i>Thalassia testudinum</i> en las parcelas del sitio (F2) ...  | 32 |
| Figura 1-0-6 Densidad floral de <i>Thalassia testudinum</i> en las parcelas en el sitio (F1).....  | 33 |
| Figura 1-0-7 Densidad floral de <i>Thalassia testudinum</i> en las parcelas del sitio (F2).....  | 34 |
| Figura 1-0-8 Cociente de los frutos abortados y normales divididos por el número total de Frutos totales en el sitio (F1) .....  | 35 |
| Figura 1-0-9 Cociente de los frutos abortados y normales divididos por el número total de Frutos totales en el sitio (F2) .....  | 36 |
| Figura 1-0-10 Proporción de semillas abortadas sobre las totales de <i>Thalassia testudinum</i> en el sitio (F1). .....  | 37 |
| Figura 1-0-11 Proporción de semillas abortadas sobre las totales de <i>Thalassia testudinum</i> en el sitio (F2). .....  | 38 |
| Figura 1-0-12 Longitud de la vaina en flores masculinas y femeninas de <i>T. testudinum</i> bajo herbivoría comparadas con flores en parches sin herbivoría . .....                | 39 |
| Figura 1-0-13 Largo del pedicelo de las flores femeninas y masculinas de <i>T. testudinum</i> comparadas con las flores de los parches sin herbivoría .....                        | 40 |
| Figura 1-0-14 Longitud de la bráctea y el estilo en las flores masculinas y femeninas de <i>T. testudinum</i> sobre las flores de los parches con herbivoría y sin herbivoría..... | 41 |
| Figura 1-0-15. Correlaciones de las medidas en milímetros de las flores de <i>Thalassia testudinum</i> .....   | 42 |
| Figura 2-0-1 Área de tratamiento .....   | 51 |
| Figura 2-0-2. Cuadrante de acero de 10 x 20cm utilizado para medir la densidad y el crecimiento. ....  | 55 |
| Figura 2-0-3 Efecto de la inhibición de la herbivoría por tortugas sobre el área de las hojas de <i>Thalassia testudinum</i> .....   | 56 |
| Figura 2-0-4 Efecto de la inhibición de la herbivoría por tortugas sobre el ancho de las hojas de <i>Thalassia testudinum</i> .....  | 58 |
| Figura 2-0-5 Efecto de la inhibición de la herbivoría natural por tortugas sobre <i>Thalassia testudinum</i> en el área verde por haz.....   | 59 |

|   |    |
|---|----|
| Figura 2-0-6 Peso seco de las estructuras de los haces de <i>Thalassia testudinum</i> extraídos de las muestras núcleo del experimento de recuperación de la pradera..... | 61 |
| Figura 2-0-7 Efecto de la inhibición de la herbivoría en el diámetro de las hojas de <i>Syringodium filiforme</i> .....   | 62 |
| Figura 2-0-8 Efecto de la inhibición de la herbivoría en el área de las hojas de <i>Syringodium filiforme</i> .....   | 63 |
| Figura 2-0-9 Efecto de la inhibición de la herbivoría en el área de las hojas por haz en <i>Syringodium filiforme</i> .....   | 64 |
| Figura 2-0-10 Peso seco de las estructuras de los haces de <i>Syringodium filiforme</i> extraídos de las muestras núcleo del experimento recuperación de la pradera.....  | 66 |
| Figura 2-0-11 Efecto de la inhibición de la herbivoría sobre el crecimiento del área nueva por hoja de <i>T. testudinum</i> .....   | 67 |
| Figura 2-0-12 Efecto de la inhibición de la herbivoría sobre el crecimiento del área nueva por haz de <i>T. testudinum</i> .....  | 68 |
| Figura 2-0-13 Densidad de haces por metro cuadrado de <i>Thalassia testudinum</i> bajo el efecto de la inhibición de la herbivoría natural por tortugas.....              | 69 |
| Figura 2-0-14 Efecto de la inhibición de la herbivoría sobre la altura del dosel de <i>T. testudinum</i> .....  | 70 |
| Figura 2-0-15 Densidad de haces por metro cuadrado de <i>Syringodium filiforme</i> bajo el efecto de la inhibición de la herbivoría natural por tortugas.....             | 71 |
| Figura 2-0-16 Efecto de la inhibición de la herbivoría sobre la altura del dosel de <i>S. filiforme</i> .....   | 72 |
| Figura 2-0-17 Efecto de sombra de la jaula sobre la pradera.....  | 74 |

## Resumen

La herbivoría puede ser descrita como una relación ecológica entre un animal herbívoro y una planta. Se estima que la herbivoría en los sistemas acuáticos es tres veces mayor que en los sistemas terrestres. En el caso de los pastos marinos, una gran variedad de organismos se alimentan directamente de éstos y consumen grandes cantidades de biomasa. A pesar de esto, sabemos muy poco acerca de los mecanismos que regulan las interacciones de los pastos marinos con sus herbívoros. La tortuga verde *Chelonia mydas* es la única especie de tortuga marina que en la etapa adulta se alimenta principalmente de pastos marinos. Actualmente las poblaciones de *Chelonia mydas* que habitan en el Océano Atlántico se están recuperando rápidamente debido a los esfuerzos de conservación. En el presente trabajo se estudió los efectos de la herbivoría por tortugas en el éxito reproductivo de *Thalassia testudinum*, y la recuperación de la comunidad de pastos marinos después de un periodo de ramoneo intensivo. Esta relación se estudió mediante varios procedimientos: la simulación de la herbivoría en dos sitios de la Laguna Arrecifal de Puerto Morelos de diciembre del 2012 a junio del 2013; la medición de diversas estructuras reproductoras dentro y fuera de parches con herbivoría natural, y la colocación de jaulas de exclusión de tortugas desde junio del 2012 hasta julio del 2013 para determinar el estado de recuperación de la pradera.

No encontramos diferencias entre la cantidad de estructuras reproductoras tras la simulación de la herbivoría. Las estructuras reproductoras que encontramos dentro de los parches con herbivoría mostraron diferencias en el tamaño. La comunidad de pastos marinos no mostró una recuperación total después de un año de protección contra la herbivoría de tortugas marinas.

## Introducción general

Los pastos marinos son angiospermas acuáticas restringidas al ambiente marino. Las angiospermas acuáticas representan sólo el 17% del total de las familias de angiospermas. Menos del 2% del total de las especies de angiospermas son acuáticas (Cook 1990). Según Arber (1920, en Kuo & den Hartog, 2000) una angiosperma se clasifica como pasto marino sólo si cumple con las siguientes cuatro características básicas: 1) adaptación al medio salino, 2) capacidad para desarrollarse estando completamente sumergida, 3) poseer un sistema de anclaje adecuado y 4) polinización hidrófila. Posteriormente den Hartog (1970) introdujo un quinto requisito, 5) la necesidad de dispersarse en el contexto marino. Los pastos marinos son plantas que forman un grupo ecológico y no taxonómico, lo que implica que las familias que lo conforman no necesariamente tienen una relación filogenética cercana (Cook, 1990; Ackerman, 2006) y que su origen evolutivo no es monofilético y se puede ubicar en cuando menos tres clados distintos (Waycott & Les 2000). Todos los pastos marinos están dentro del superorden Alismatiflorae y la subclase Alismatidae. Este grupo ecológico se encuentra conformado por 72 especies agrupadas en cuatro familias Zosteraceae, Cymodoceaceae, Posidoniaceae e Hydrocharitaceae (Valentine & Heck 1999). Otros autores (Green & Short, 2003; den Hartog & Kuo, 2006) también incluyen algunas de las especies de las familias Ruppiaceae y Zanichelliaceae.

En nuestro país podemos encontrar a cuatro familias (Zosteraceae, Cymodoceaceae, Hydrocharitaceae, Ruppiaceae), siete géneros (*Zostera*, *Phyllospadix*, *Thalassia*, *Halodule*, *Syringodium*, *Halophila*, *Ruppia*) y diez especies (*Zostera marina*, *Phyllospadix scouleri*, *Phyllospadix torreyi*, *Thalassia testudinum*, *Halodule wrightii*, *Halodule beaudettei*, *Syringodium filiforme*, *Halophila decipiens*, *Halophila engelmanni*, *Ruppia maritima*). En México los pastos marinos se distribuyen en estuarios, marismas, lagunas costeras y en zonas someras de la costa (Lot *et al.* 2013).

Las comunidades de pastos marinos proveen diversos servicios ecosistémicos. Filtran sedimentos y materia orgánica de la columna de agua, mitigan la eutrofización de las costas,

estabilizan el sustrato con las raíces y rizomas y retienen el sedimento aún en condiciones de tormenta o huracanes, las hojas y estructuras que sobresalen del sustrato aminoran las corrientes y las olas. La acumulación de hojas muertas sobre la costa propicia la formación de las dunas costeras y ayuda a prevenir la erosión de las playas (Williams & Heck 2001). También funcionan como áreas de crianza para una gran cantidad de estadios juveniles de peces, crustáceos y moluscos comercialmente importantes (Heck *et al.* 2003).

### **Herbivoría**

La herbivoría es la relación ecológica que se suscita cuando un animal (herbívoro) se alimenta de una planta, los efectos sobre la planta por lo general son negativos y de dimensiones variables (Begon *et al.* 2006). Los herbívoros son factores importantes en la determinación de la estructura y productividad de la mayoría de las cadenas alimenticias (Lubchenco & Gaines 1981) ya que modifican la biomasa, la productividad y la comunidad de productores primarios; además son cruciales para transferir la energía de los productores primarios a los niveles superiores de las cadenas tróficas (Valentine & Duffy 2006a).

Muchas de las especies que habitan las praderas de pastos marinos son herbívoros, desde pequeños invertebrados hasta grandes vertebrados, que pueden ser ramoneadores muy intensos (Valentine & Heck 1999). Los pastos marinos interactúan con una gran variedad de herbívoros incluyendo peces (Prado & Heck 2011), crustáceos (Siska *et al.* 2002), equinodermos (Verges *et al.* 2007), gasterópodos (Silliman & Zieman 2001), reptiles (Christianen & Herman 2014), mamíferos (Lefebvre *et al.* 2000) y aves (Nacken & Reise 2000). Los herbívoros en los pastizales marinos se pueden clasificar en dos grandes grupos dependiendo del tipo de material que consumen. Los herbívoros directos consumen las hojas; mientras que los meso herbívoros se alimentan de las algas epífitas que crecen en el pasto marino. Dentro de los herbívoros directos, los más comunes son peces, tortugas, sirénidos y algunas aves acuáticas; los erizos de mar son el grupo más común dentro de los invertebrados. Los meso herbívoros más comunes son invertebrados, principalmente crustáceos y gasterópodos (Williams & Heck 2001).

### ¿Control ascendente o descendente?

La biomasa y productividad de un ecosistema puede estar determinada por la cantidad de nutrientes o por los niveles tróficos superiores. Se llama control ascendente cuando los recursos (abióticos) disponibles limitan la cantidad de productores primarios. La abundancia de éstos a su vez determina la abundancia de otros niveles tróficos como herbívoros o carnívoros. Por el contrario, si los niveles tróficos superiores controlan la productividad y abundancia de los niveles inferiores, incluyendo los productores primarios, se denomina control descendente.

La forma de control trófico que opera en las comunidades de pastos marinos no ha sido definida de forma consensuada. Las praderas pueden estar sujetas a un control ascendente, mientras que otros concluyen que los grandes depredadores controlan las praderas. Por ejemplo, Allgeier *et al.* (2013) concluyen que las praderas de *Thalassia testudinum* y *Halodule wrightii* en las Bahamas están sujetas a un control ascendente, puesto que el aporte nutricional (nitrógeno y fósforo) que brindan las heces de los peces determina la producción primaria. Por otro lado en las praderas de Shark Bay, Australia, uno de los pocos sitios del mundo donde los grandes herbívoros tienen depredadores tope, el control descendente determina la dinámica del ecosistema (Burkholder *et al.* 2013). En las praderas de pastos marinos, los depredadores tope (tiburones) tienen una gran influencia ya que pueden modificar tanto la cantidad de herbívoros como los patrones de forrajeo (Heithaus *et al.* 2012). La pérdida de los depredadores tope puede ocasionar el incremento desmedido de herbívoros voraces que modifican severamente el ecosistema. Un ejemplo clásico de ello es el caso de las nutrias en los bosques de Kelp: al reducir las poblaciones de estos mamíferos marinos aumentó la cantidad de erizos que acabaron con gran parte de los bosques de Kelp (Estes *et al.* 1998).

### Resistencia a la herbivoría

Las plantas pueden estar expuestas a diferentes niveles de herbivoría dependiendo de su nivel ontogenético (semilla, plántula, juvenil o maduro). Como resultado del nivel de herbivoría que presenten los herbívoros, la planta podría desarrollar cierto nivel de

resistencia promoviendo cambios en la cantidad y tipo de caracteres de resistencia (Tiffin 2002). La resistencia a la herbivoría en las plantas se refiere a los factores que incrementan la habilidad de las plantas para reducir los impactos de los herbívoros (Painter 1958; Tiffin 2002). Tales cambios también se alterarán de acuerdo a las prioridades demográficas de las plantas (establecimiento, crecimiento o reproducción) y la repartición de nutrientes en las diferentes estructuras de la planta o funciones metabólicas de la planta que se encuentren disponibles (Weiner 2004; Boege & Marquis 2005). En las plantas se han descrito tres mecanismos principales de resistencia a la herbivoría (escape, defensa y tolerancia). Las plantas pueden reducir los niveles de herbivoría escapando del ataque de los herbívoros, expresando caracteres defensivos directos que afectan la calidad de la planta como fuente de alimento para el herbívoro (metabolitos secundarios, tricomas, espinas, ligninas o sustancias que dificulten la palatabilidad) o que a través de la interacción con un tercer nivel trófico (defensas indirectas que influyen la efectividad de depredadores o enemigos naturales de los herbívoros). Si el daño ya ocurrió, los impactos negativos de la herbivoría pueden aminorarse con la tolerancia (Boege & Marquis 2005). La tolerancia se refiere a la capacidad de soportar daño o remoción de tejido, expresando poco o ningún decremento en la adecuación de la planta (Stowe *et al.* 2000).

La herbivoría en los sistemas acuáticos se estima que es tres veces mayor que en los sistemas terrestres (Cyr & Face 1993). En el caso de los pastos marinos una gran variedad de organismos se alimentan directamente de estos, y consumen grandes cantidades de la biomasa superior de algunas especies de pastos marinos (Valentine & Duffy 2006a). A pesar de esto sabemos muy poco acerca de los mecanismos que regulan las interacciones de los pastos marinos con sus herbívoros (Vergés *et al.* 2008). La presencia de niveles altos de herbivoría tanto en el presente como en el pasado así como la expresión de caracteres compensatorios para la pérdida de biomasa, sugieren que la tolerancia es un mecanismo importante en la defensa de los pastos marinos (Vergés *et al.* 2008).

La tolerancia se determina como las propiedades emergentes de un grupo de individuos de una especie, estas características o propiedades de tolerancia nos permitirán medir la

adecuación de los individuos de este grupo, que han experimentado diferentes niveles de daño y finalmente con estos niveles de daño se hace un análisis estadístico y se estima la tolerancia de este grupo (Stowe *et al.* 2000). A pesar de que este protocolo parezca tan simple, existen muchos pormenores involucrados en la estimación de la tolerancia. Existe un gran debate en cuanto a si la tolerancia, se debe estudiar a partir de experimentos con herbivoría natural o artificial (Stowe *et al.* 2000). Según Tiffin and Inouye (2000) la manipulación experimental de la herbivoría es preferible a la natural cuando se intenta establecer una estimación real de la tolerancia; En comparación con la herbivoría natural la herbivoría simulada ofrece ventajas como (1) la posibilidad de estimar la tolerancia y resistencia en el mismo conjunto de plantas, (2) los experimentos son más fáciles de implementar y (3) en algunos casos se tiene la posibilidad de detectar la variación genética de la tolerancia.

#### Herbivoría por tortugas marinas

La tortuga verde *Chelonia mydas* es la única especie de tortuga marina que en la etapa adulta se alimenta principalmente de pastos marinos (André *et al.* 2005). Las tortugas verdes en el caribe crean parches de herbivoría a los cuales regresan, posiblemente las tortugas vuelven a los parches porque la cantidad de nutrientes en los parches se incrementa con el ramoneo. Diversos estudios han encontrado que las hojas nuevas de *Thalassia testudinum* que crecen después de haber sido cortadas contienen una mayor cantidad de nitrógeno que las hojas viejas (Dawes *et al.* 1979; Bjorndal 1980; Thayer *et al.* 1984; Zieman *et al.* 1984a). Así las tortugas pueden mantener un parche ramoneado para obtener la máxima cantidad de nitrógeno en las hojas (Bjorndal 1980). Este patrón de forrajeo fue nombrado pastoreo de cultivo (Preen 1995). Después de que los pastos han sufrido herbivoría por un periodo prolongado, las reservas de carbohidratos almacenadas en los rizomas de los pastos disminuyen y esto provoca que el crecimiento de las estructuras fotosintéticas disminuya (Moran & Bjorndal 2005a; Fourqurean *et al.* 2010b). Esto probablemente ocasiona que las tortugas busquen nuevos parches para comenzar el ciclo nuevamente (Zieman *et al.* 1984a). Recientemente se sabe que la rotación de los parches o el pastoreo de cultivo en Puerto Morelos tiene repercusiones sobre la comunidad. La biomasa superior de la comunidad disminuye pero la diversidad se incrementa. Las áreas con forrajeo tienen las hojas más



cortas. Las áreas con pastoreo tienen una mayor densidad de especies de rápido crecimiento como *H. wrightii* y algas rizofíticas (Hernández & van Tussenbroek 2014).

### ¿Qué sabemos de las defensas contra la herbivoría en los pastos marinos?

Las defensas físicas y químicas de los pastos marinos están pobremente estudiadas (Kelly & Kenneth 2013), lo cual contrasta con el gran auge que este tema ha tenido para las plantas terrestres. Sin embargo se han encontrado 25 diferentes compuestos fenólicos en *Posidonia oceanica* (Agostini *et al.* 1998) y en *Thalassia testudinum* se encontraron sulfatos fenólicos que actúan como agentes disuasivos (Zapata & McMillan 1979; McMillan *et al.* 1980; Thayer *et al.* 1984). También se ha descrito que hay un incremento en la producción de taninos como una defensa inducida ante la herbivoría por peces (Thomas *et al.* 2008). Por otro lado Kelly y Kenneth (2013) realizaron experimentos de palatabilidad en erizos y peces que se alimentan de *T. testudinum* y encontraron que la cantidad de fenoles no reduce la preferencia de estos herbívoros por los pastos, por lo que sugieren que este tipo de defensas puede estar dirigidas a herbívoros más grandes, como manatíes o tortugas. Se ha registrado que *T. testudinum* presenta defensas químicas (taninos) y físicas (druseras) en los frutos (Jiménez-Durán 2004). Estudiar las defensas contra la herbivoría de los pastos marinos, nos permitiría entender mejor las dinámicas comunitarias.

## Justificación

Aunque se han descrito con detalle los diferentes tipos de herbívoros de los pastos marinos y su biología, sabemos muy poco sobre los efectos cuantitativos en la dinámica del ecosistema y su importancia en la comunidad. Existen varias razones por las cuáles desconocemos la magnitud e importancia ecológica y a continuación describiré algunas de las más sobresalientes. La demografía de las poblaciones y la fisiología de los individuos de las praderas son complejas. Buena parte de los estudios realizados se han enfocado en problemas antropogénicos como la eutrofización, dejando de lado el impacto de los herbívoros sobre la comunidad (Valentine & Duffy 2006a). La ausencia casi total de grandes herbívoros es otro factor que favorece su exclusión, aunque históricamente éstos hayan sido mucho más abundantes, que como los conocemos hoy día.

Actualmente las poblaciones de la tortuga marina *Chelonia mydas* que habitan en el Océano Atlántico se están recuperando rápidamente debido a los esfuerzos de conservación que se han llevado a cabo a lo largo de las últimas décadas (Chaloupka *et al.* 2008a) y la Laguna Arrecifal de Puerto Morelos (LAPM) no es la excepción. Debido al incremento en las poblaciones de tortugas marinas en la LAPM, algunas áreas de las praderas son un mosaico de parches con herbivoría (donde las tortugas se alimentan regularmente) y parches sin herbivoría de tortuga. Este escenario conforma un modelo natural para el estudio de los efectos de herbivoría por las tortugas sobre la biología, fisiología y morfología de los pastos marinos.

Con la intención de contestar las siguientes preguntas; 1.- ¿Cuáles son los efectos de la simulación de la herbivoría sobre la reproducción sexual y la morfología de *Thalassia testudinum*? 2.- ¿Cuáles son los efectos de la herbivoría natural por tortugas sobre la morfología floral de *Thalassia testudinum*? 3.- ¿La pradera puede recuperarse a su nivel inicial mediante la inhibición de la herbivoría con jaulas de exclusión de tortugas? Se realizaron tres experimentos: 1.- Herbivoría simulada (Capítulo 1), 2.- Herbivoría y modificaciones de la morfología floral (Capítulo 1), 3.- Recuperación de la pradera (Capítulo 2).

## Área de estudio

La Laguna Arrecifal de Puerto Morelos, Quintana Roo forma parte del Área Natural Protegida Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos, localizada en el Caribe Mexicano, sobre la costa noreste de la Península de Yucatán (Figura 0-1). El clima en esta zona es cálido sub-húmedo, principalmente influenciado por los vientos alisios cuya dirección predominante es SE (Merino & Otero 1991). En el invierno la zona se ve afectada por masas de aire polar, localmente conocidos como “nortes”. La Península está ubicada en una zona de alta frecuencia de huracanes entre junio y noviembre (Ruíz-Rentería *et al.*, 1998). La laguna está delimitada por un arrecife barrera bordeante paralelo a la línea de costa, situado a una distancia variable desde 350m hasta 1600m partiendo de la línea de costa. La profundidad en la laguna oscila entre 2-6 m y su fondo está cubierto por arena calcárea colonizada por una comunidad de pastos marinos (*Syringodium filiforme*, *Halodule wrightii* y *Thalassia testudinum*) y algas rizofíticas, en la cual domina *T. testudinum* (Rodríguez-Martínez *et al.* 2010). Dentro de la laguna se designaron tres sitios de estudio (Figura 0-1): T, F1 y F2. El primero (T) presenta parches de herbivoría por tortuga alternados con parches sin herbivoría. Se encuentra en la parte sur-este de la laguna a 1 km de la línea de costa y la profundidad va de 2-4 m. El sitio tiene forma de un polígono rectangular y está alineado con el arrecife, las coordenadas de las cuatro aristas son las siguientes: 1) N20°50'30.0" W86°52'21.0" 2) N20°50'25.8" W86°52'23.5" 3) N20°50'28.7" W86°52'26.2" 4) N20°50'30.4" W86°52'24.7". Los otros dos sitios (F1 y F2) se escogieron por tener una alta y moderada frecuencia de floración respectivamente (com. pers. van Tussenbroek) y se localizan cerca del arrecife. F1 se ubica a 1.2 km de la costa entre las coordenadas N20°51'29.7" W86°51'43.8"; F2 se ubica a 1 km de la costa entre las coordenadas N20°52'17.9" W86°51'27.1".

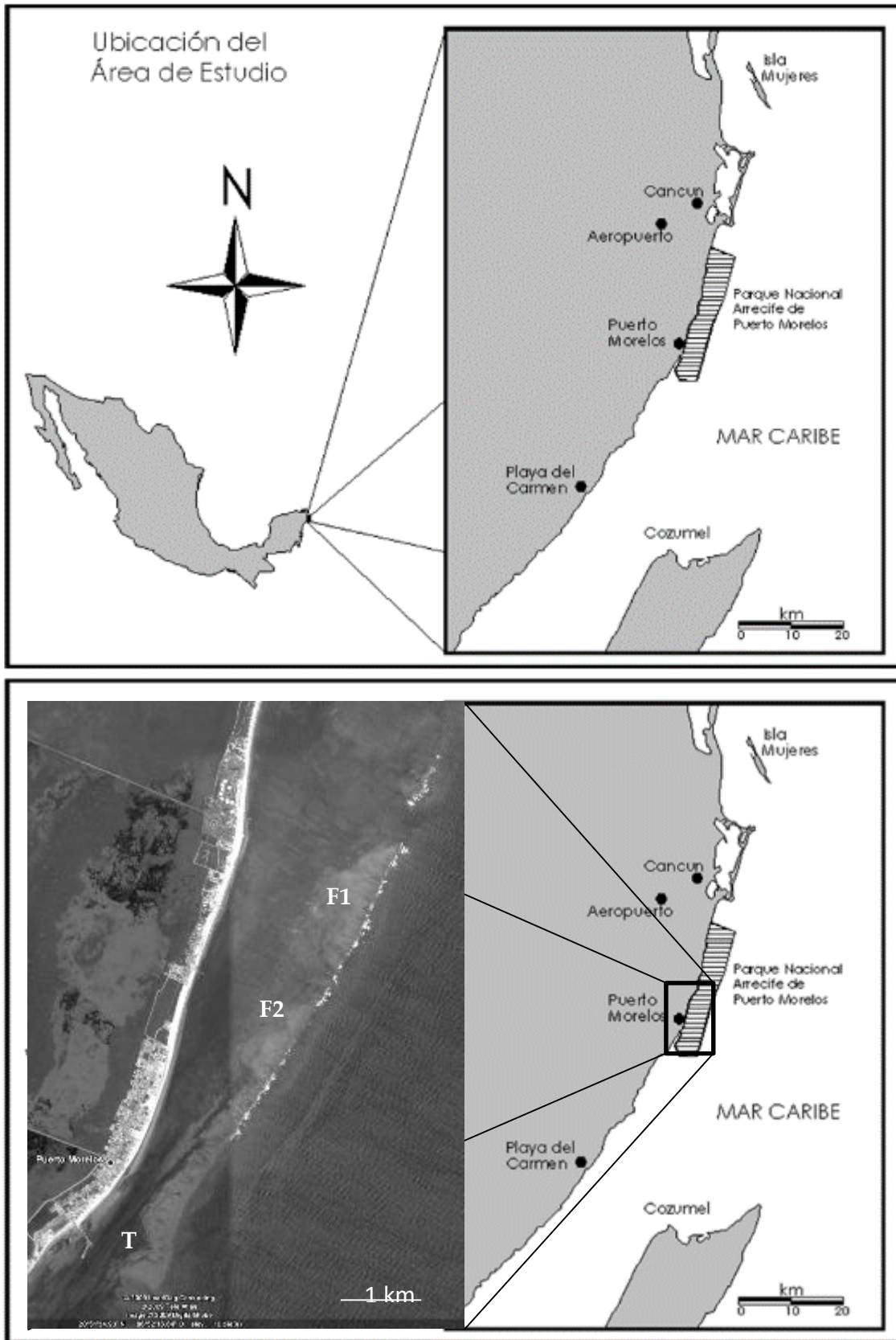


Figura 0-1 Mapa que indica las areas de estudio

## Pastos marinos bajo estudio

### *Thalassia testudinum* Banks ex König

Es la especie de pasto marino más robusta del Gran Caribe, se encuentra desde la zona submareal superior hasta una profundidad de 15-20 m, puede crecer en lagunas, estuarios y marismas costeras. Es una especie totalmente marina y no tolera la exposición a aguas dulces por largos periodos. Los haces foliares emergen de rizomas horizontales, las hojas de estos haces tienen forma de listón y son de color verde claro. Las hojas tienen un largo entre 10 y 80 cm y un ancho entre 0.5 y 2cm, el ápice de las hojas maduras es redondeado y tienen borde aserrado. Los rizomas son gruesos, lignificados con múltiples escamas que terminan en un ápice agudo. Las raíces son gruesas de color blanco a gris, pilosas y sin ramificaciones. Los individuos son dioicos y las flores masculinas y femeninas crecen en diferentes individuos. Las flores crecen justo por encima del sedimento y pueden ser localmente abundantes. Las flores masculinas pueden crecer en conjuntos de tres, las flores femeninas generalmente crecen individualmente. En la zona de estudio, la floración ocurre de marzo a mayo y los frutos se forman de junio a septiembre (van Tussenbroek *et al.* 2010).

### *Halodule wrightii* Ascherson

Es una especie de pasto marino tolerante a amplias variaciones ambientales. Se presenta en franjas costeras cercanas a la línea de costa. Se encuentra desde la zona intermareal a submareal somera hasta una profundidad de 30 m, crece en lagunas arrecifales y estuarios protegidos, puede crecer sola o en conjunto con otros pastos. Los haces foliares tienen entre dos y cuatro hojas. Las hojas tienen forma de listón con un largo de entre 3 y 30 cm y con un ancho entre 2 y 3mm. Los rizomas son delgados, blancos o ligeramente pardos. Las raíces son blancas o grisáceas. Es una especie dioica; la flor masculina está compuesta por dos anteras fusionadas y la flor femenina es bicarpelar con un estigma largo (van Tussenbroek *et al.* 2010).

### *Syringodium filiforme* Kützing

Generalmente crece en conjunto con *Thalassia testudinum* y a veces con *Halodule wrightii*. Se encuentra en la zona submareal hasta los 30 m de profundidad. Crece en lagunas arrecifales pero no crece en aguas salobres ni extremadamente protegidas del oleaje. Los haces sólo tienen de una a dos hojas. La hoja es cilíndrica con forma de tubo y crece de 5 a 50 cm en longitud y tiene un diámetro entre 1 y 3 mm. Los rizomas son delgados blancos y lisos. Las raíces son blancas o rosadas y ramificadas. Las flores crecen en inflorescencias y son dioicas. Los frutos al igual que las flores son pequeños y de color verde (van Tussenbroek *et al.* 2010).

## Objetivos Generales

- 1.- Estudiar los efectos de la herbivoría por tortugas marinas sobre el éxito reproductivo de los pastos marinos
- 2.- Estudiar la resiliencia de los pastos marinos después de un periodo de herbivoría intensiva

## Objetivos Particulares

- Estudiar el efecto del ramoneo simulado de tortuga marina, sobre el éxito reproductivo de *Thalassia testudinum* (Capítulo I).
- Estudiar la estructura, y composición específica de una pradera de pastos marinos antes y después de inhibición del ramoneo por medio de jaulas de exclusión de tortugas marinas por un periodo de 1 año (Capítulo II).

## Hipótesis

1. El ramoneo intensivo de las tortugas marinas afecta el éxito reproductivo de *Thalassia testudinum* (Capítulo I).
2. Al inhibir el ramoneo de las tortugas mediante jaulas de exclusión, se espera la recuperación de los pastos marinos que se verá reflejado en el incremento de sus dimensiones, densidad y crecimiento (Capítulo II).

## Capítulo 1.- Herbivoría y floración

### Introducción

Las consecuencias de la herbivoría terrestre en hojas y tallos están bien estudiadas pero las implicaciones de florivoría no están muy estudiadas (McCall & Irwin 2006). Un número creciente de estudios reconoce que la florivoría es un fenómeno común en los sistemas naturales y que en algunos casos supera la magnitud e impacto de la herbivoría foliar.

### Florivoría

La florivoría se refiere a cualquier tipo de daño por consumo a las estructuras florales de los botones o flores maduras antes del desarrollo de la cubierta seminal e incluye el daño a las brácteas, sépalos, estambres y pistilos así como también a los granos de polen y los óvulos (Burgess 1991). La florivoría tiene efectos combinados; por una parte el daño a las flores o a los tejidos reproductivos afecta la producción o maduración de los gametos y por otra parte puede provocar cambios en los servicios de polinización (Krupnick et al. 1999). El daño a semillas maduras puede ser más costoso para la planta en términos de adecuación que la florivoría. Los óvulos fertilizados se supone tienen un mayor valor en términos de energía utilizada para producirlos, a diferencia de los óvulos no fertilizados que se encuentran en las flores jóvenes (McCall & Irwin 2006). La cuantificación de la florivoría no es una tarea tan directa como la medición de la herbivoría foliar por varias razones; primero las flores son estructuras efímeras que se producen únicamente en los periodos de floración y no permanecen durante el ciclo de vida completo de la planta. Estimar la florivoría en el campo puede ser difícil a menos que los muestreos se realicen en intervalos frecuentes durante el periodo de floración (Breadmore & Kirk 1998).

La herbivoría foliar también puede tener efecto sobre la reproducción sexual de las plantas, sugiriendo que existe una relación indirecta muy común en la naturaleza (Strauss & Irwin 2004). La herbivoría del tejido fotosintético, ocasiona un desbalance entre la energía que utiliza la planta para el crecimiento, la reproducción y la defensa, lo cual puede disminuir la adecuación de las plantas (Marquis 1992). En el medio terrestre se han realizado algunos estudios referentes al efecto indirecto de la herbivoría foliar sobre el tamaño de las



estructuras reproductoras y la proporción entre los sexos (Parra-Tabla et al. 2004; Arceo-Gómez et al. 2009; Lal et al. 2010). Hasta el momento no se han registrado estudios similares en ninguna de las especies de pasto marino.

Por mucho tiempo, la reproducción sexual de los pastos marinos fue considerada de poca importancia debido a que se estimaba que la mayor parte de su reproducción ocurría de forma asexual por clonación (Philbrick & Les 1996). En tan sólo una década y con la ayuda de marcadores genéticos altamente polimórficos se descubrió que, al contrario de lo que se pensaba, las poblaciones de pastos marinos tienen una gran variabilidad genética con una gran tasa de entrecruza (Ackerman 2006). De esta forma la reproducción sexual es esencial para mantener la variabilidad genética de las poblaciones y también para la recolonización de sitios donde ha habido disturbios como huracanes o una gran presión de herbivoría. No sería raro pensar que los pastos marinos, en especial especies como *Thalassia testudinum*, que son consumidas por herbívoros tan voraces como las tortugas marinas, hayan evolucionado estrategias de tolerancia o resistencia para minimizar los efectos de la herbivoría sobre sus estructuras reproductoras. Las consecuencias de la herbivoría por tortugas en las estructuras reproductoras de los pastos marinos pueden ocurrir en diferentes niveles. La pérdida del tejido foliar puede resultar en una disminución de recursos para el desarrollo de las estructuras reproductoras, el crecimiento o las defensas de la planta (Mothershead & Marquís 2000). El daño a las estructuras reproductoras puede ocurrir en diferentes etapas. Cuando la estructura es un botón o flor, y cuando ya ha sido fertilizada y es un fruto con o sin el desarrollo de las semillas. Ambos procesos afectan el éxito reproductivo de la planta y por lo tanto su adecuación. Los informes sobre la herbivoría foliar de los pastos marinos son extensos, pero existen pocos registros sobre las dimensiones de este fenómeno o el impacto en las estructuras reproductoras (flores o frutos). Debido a que las estructuras reproductoras de los pastos marinos son efímeras, poco visibles y en el caso particular de *T. testudinum* las flores se encuentran cubiertas por el sedimento la mayor parte del tiempo, el avistamiento de la herbivoría floral es muy complicado. Dentro de estos registros se ha observado que los florívoros más comunes son peces; Las inflorescencias del pasto mediterráneo *Posidonia oceanica* son comidas por el pez *Sarpa salpa* (Piazzi et al. 2000). En el

Mar Caribe en la Península de Yucatán las flores masculinas de *Thalassia testudinum* son consumidas por los peces loro (Scaridae) (Muhila 2011).

Al iniciar las salidas prospectivas para este estudio, observamos en los parches ramoneados por las tortugas que la cantidad de flores observables en los parches era muy alta. Además observamos que dentro de los parches las flores parecían ser un poco más pequeñas de lo normal. En este trabajo esperamos registrar si los pastos marinos han desarrollado algún tipo de resistencia o tolerancia a la herbivoría por tortugas en función de sus estructuras reproductoras. El trabajo consiste en dos estudios independientes: En el primer estudio de herbivoría simulada se determinó si el ramoneo por las tortugas afecta el éxito reproductor de *T. testudinum*. La segunda parte incluyó una colecta de flores y frutos de áreas con y sin ramoneo para evaluar diferencias en las estructuras reproductoras de *T. testudinum* como respuesta al ramoneo por las tortugas.

## Métodos

### I.-Herbivoría simulada

Para estimar si la herbivoría de tortuga afecta la reproducción sexual de *Thalassia testudinum* se diseñó un experimento simulando el ramoneo en dos sitios de estudio dentro de la LAPM. La simulación de herbivoría consistió en cortar el pasto con tijeras de acero inoxidable de forma paralela al sustrato aproximadamente a 2 o 3 cm por encima del mismo.

En el primer sitio (F1) se colocaron 15 parcelas, con cinco réplicas para cada uno de los tres tratamientos; 1) Experimental, con parcelas de 1 m<sup>2</sup> a las cuales se les sometió a herbivoría artificial por lo menos una vez cada dos semanas y se cortaron los rizomas hasta una profundidad de 20 cm a lo largo del perímetro para evitar la translocación de nutrientes. 2) Control de procedimiento, parcelas de 1m<sup>2</sup> a las cuales no se sometieron a herbivoría artificial pero se les cortan los rizomas a 20 cm de profundidad a lo largo del perímetro para evitar la translocación de nutrientes. 3) Control, con parcelas de 1 m<sup>2</sup> a las cuales no se les cortan los rizomas ni se someten a herbivoría artificial.

Los tratamientos se asignaron mediante la generación de números al azar que correspondían a cada uno de los tratamientos.

En el sitio (F1) la poda comenzó el 13 de diciembre del 2012, antes del inicio de la temporada reproductora con el objetivo de empezar la presión por herbivoría al inicio de la producción de botones florales. A partir de enero del 2013, se podaron las parcelas sometidas a herbivoría artificial al menos una vez cada dos semanas hasta el fin de la época reproductora. Durante la tercer semana de enero del 2013 se colectaron diez haces en la periferia de todas las parcelas control y control de procedimiento. Los haces se transportaron al laboratorio, y en cada uno se contaron el número de hojas y se midió su longitud con una regla de aluminio y el ancho con un vernier. Se calculó el área foliar por haz multiplicando el largo por el ancho de las hojas y se sumó el área foliar/haz. Utilizando una prueba estadística de *t de Student* no se encontraron diferencias significativas en el ancho de las hoja ( $F_{(1,64)} = 0.729, p = 0.39$ ) y el área foliar/haz ( $F_{(1,64)} = 0.964, p = 0.32$ ) entre las parcelas control y control de procedimientos. Ante la evidencia de que el corte de los rizomas no tuvo un efecto significativo sobre las variables estudiadas, las parcelas de control de procedimientos se podaron a partir de la tercera semana de febrero del 2013, tras haber iniciado la inducción de botones, convirtiendo estas parcelas en otro tratamiento de herbivoría simulada (tratamiento T1).

Todas las parcelas (experimentales, controles y controles de procedimientos) se monitorean de marzo a junio en intervalos de 1-2 semanas. Durante estos monitoreos se registró y se marcó los haces femeninos con botones, flores y frutos. Se registró, el número de haces masculinos con botones únicamente o flores. Los frutos recolectados durante todo el experimento se contabilizaron al finalizar y se disectaron para determinar el número de semillas. La viabilidad de las semillas se determinó mediante una inspección visual. Se registraron los frutos sin semillas viables y se consideraron como abortivos.

En el segundo sitio se colocaron diez parcelas de 1m<sup>2</sup> (cinco experimentales y cinco controles) que se podaron y monitorearon en intervalos de 1-2 semanas, siguiendo el procedimiento antes descrito, a partir de la tercera semana de febrero del 2013.

En la segunda semana de Junio se recolectaron todos los frutos de cada uno de los tratamientos en los dos sitios, se dejaron pasar dos semanas sin poda para permitir el

crecimiento de las dos hojas más jóvenes. Se tomó una muestra núcleo de 11.4 cm de diámetro y 10 haces al azar dentro de cada una de las parcelas en los dos sitios. Cada una de las muestras núcleo se colocaron en una bolsa de plástico con cierre y se transportaron al laboratorio en menos de media hora, donde se mantuvieron en refrigeración para evitar la desecación y la descomposición. Posteriormente se separaron las hojas, rizomas verticales y rizomas horizontales. Se limpiaron cuidadosamente las dos primeras hojas, se eliminó el tejido muerto mediante una inspección visual y se descartaron los tejidos que aparentaban un deterioro evidente, y se usó una prueba de flotabilidad para descartar el tejido muerto sin deterioro evidente. Los tejidos se secaron en la estufa durante 36 horas a 60°C y posteriormente se pesaron los rizomas y las hojas por separado.

#### *Análisis de Datos*

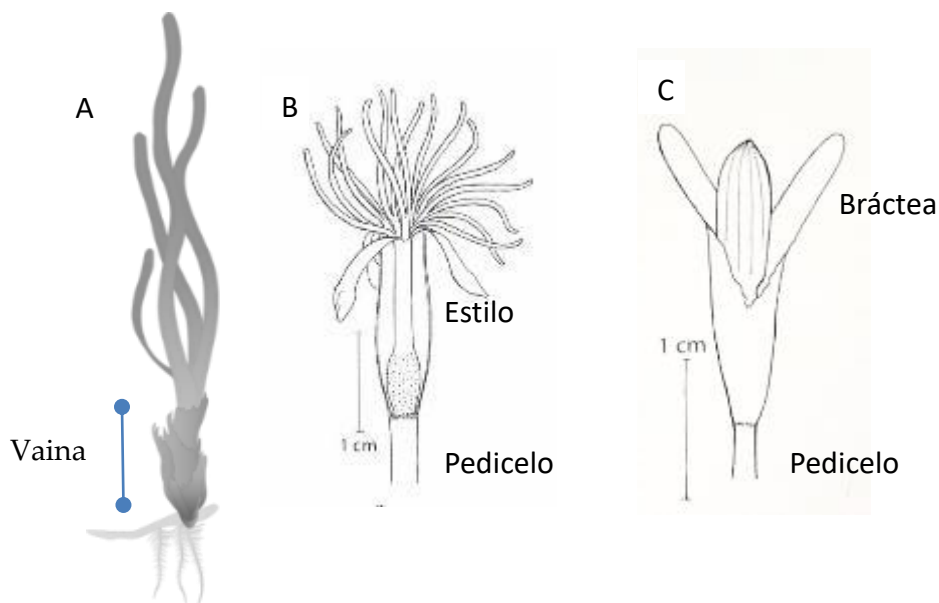
Para conocer el efecto de la herbivoría simulada sobre las dimensiones foliares de *Thalassia testudinum*, en el sitio F1 se aplicó un ANDEVA para cada medida (ancho, largo y área foliar, utilizamos la segunda hoja de cada haz, tomando como número uno la hoja más joven que sobresale de la vaina, siendo la segunda, la hoja que envuelve a la primera), mientras que los datos del sitio F2 se analizaron mediante pruebas de *t* de Student.

Para evaluar la magnitud del efecto de la herbivoría simulada sobre la biomasa (peso seco de rizomas y hojas) se utilizaron pruebas de ANDEVA en el caso del sitio F1 y pruebas de *t* de Student para el sitio F2. En todos los casos la distribución normal de los datos se verificó mediante una prueba de bondad de ajuste Shapiro-Wilk.

Para determinar el efecto de la herbivoría simulada sobre el esfuerzo reproductivo (número de flores) y éxito reproductivo (en relación fruto/flores y la relación semillas/óvulos) se determinó mediante un análisis de proporción frutos/flores femeninas y semillas/óvulos versus la densidad de flores por el tiempo de muestreo por tratamiento. Para determinar si había diferencias significativas entre las parcelas control y experimentales se realizó una prueba de Kruskal Wallis para el sitio F1 y Wilcoxon/ Mann Whitney para el sitio F2.

## II.- Herbivoría y modificaciones de la morfología floral

Para determinar si existen modificaciones morfológicas en las estructuras reproductoras de *Thalassia testudinum*, se colectaron 170 haces con flores en el sitio acotado por las coordenadas N20°53'07'' W86°51'28'' durante la primera semana de mayo del 2013. El sitio contaba con dos parches con herbivoría (donde se encontraron hojas naturalmente cortadas por tortugas de entre 1 y 3 cm por encima del sustrato). Las áreas aledañas a los parches sin signos de ramoneo por tortugas (donde se encontraron hojas largas con ápices y epífitas) se utilizaron también para la colecta. Los haces con flores se transportaron al laboratorio en menos de media hora y se colocaron en refrigeración para evitar la desecación y la descomposición. Se midió con una regla el largo de la vaina (tomando en cuenta que la vaina comienza desde donde se insertan las hojas muertas hasta la parte en la que recubren a las vivas). De los haces masculinos se contó el número de flores y se midió la longitud del pedicelo y de las brácteas de cada flor con un vernier. En el caso de los haces femeninos, se midió la longitud del pedicelo y del estilo, en lugar de la longitud de las brácteas, también con un vernier Figura 1-0-1.



**Figura 1-0-1** Estructuras de *Thalassia testudinum* A) Haz B) Flor femenina C) Botón masculino.

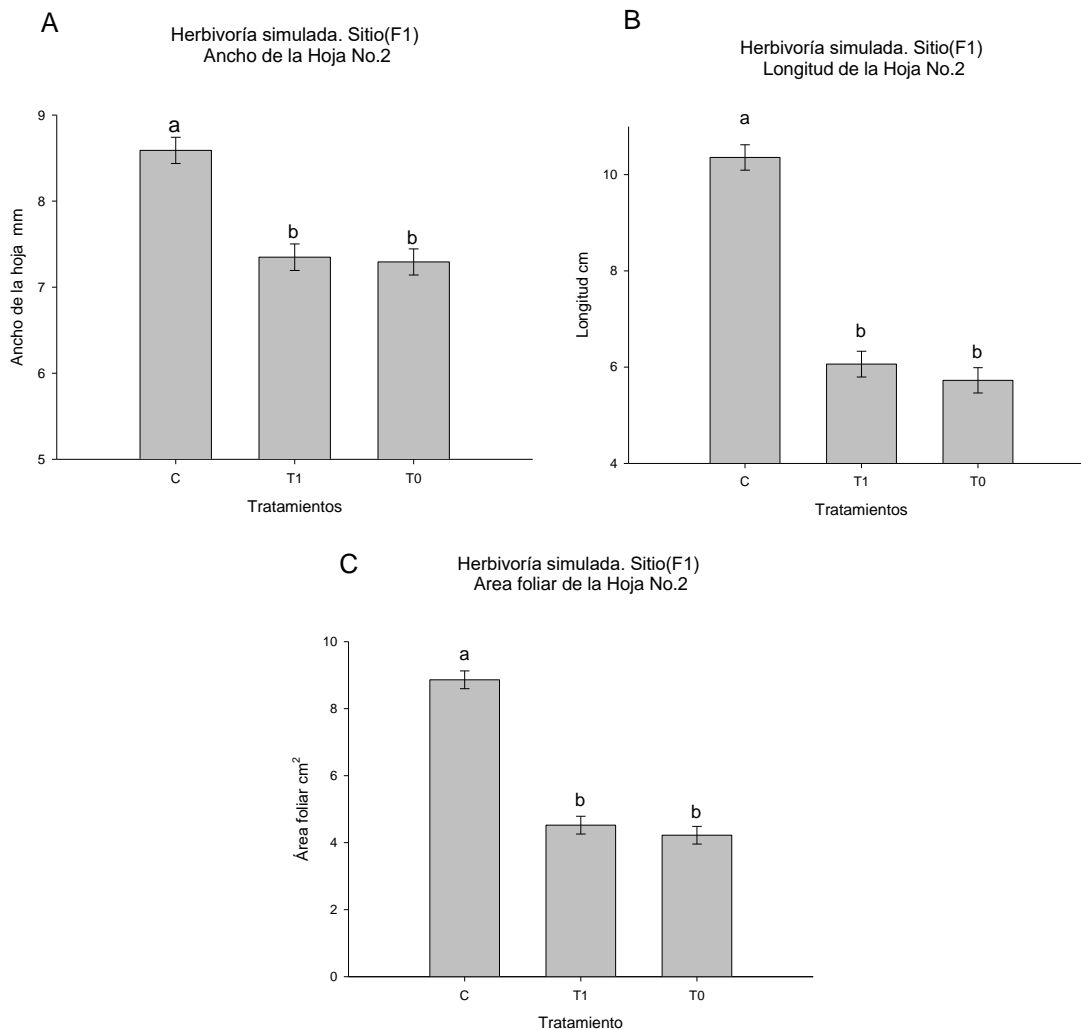
### *Análisis de datos*

Para conocer si hubo modificaciones morfológicas en las estructuras reproductoras de *Thalassia testudinum* entre tratamientos, se aplicó una ANDEVA para cada medida (largo de la vaina, largo del pedicelo y largo de la bráctea para las flores masculinas y el largo del estilo para las flores femeninas). Para comprobar si las dimensiones de las diferentes estructuras de las flores varían de forma proporcional, se realizaron correlaciones y regresiones lineales entre el largo de la vaina con respecto al largo del pedicelo y de la bráctea o pedicelo, así como el largo del pedicelo con respecto al largo de la bráctea y el estilo.

## Resultados

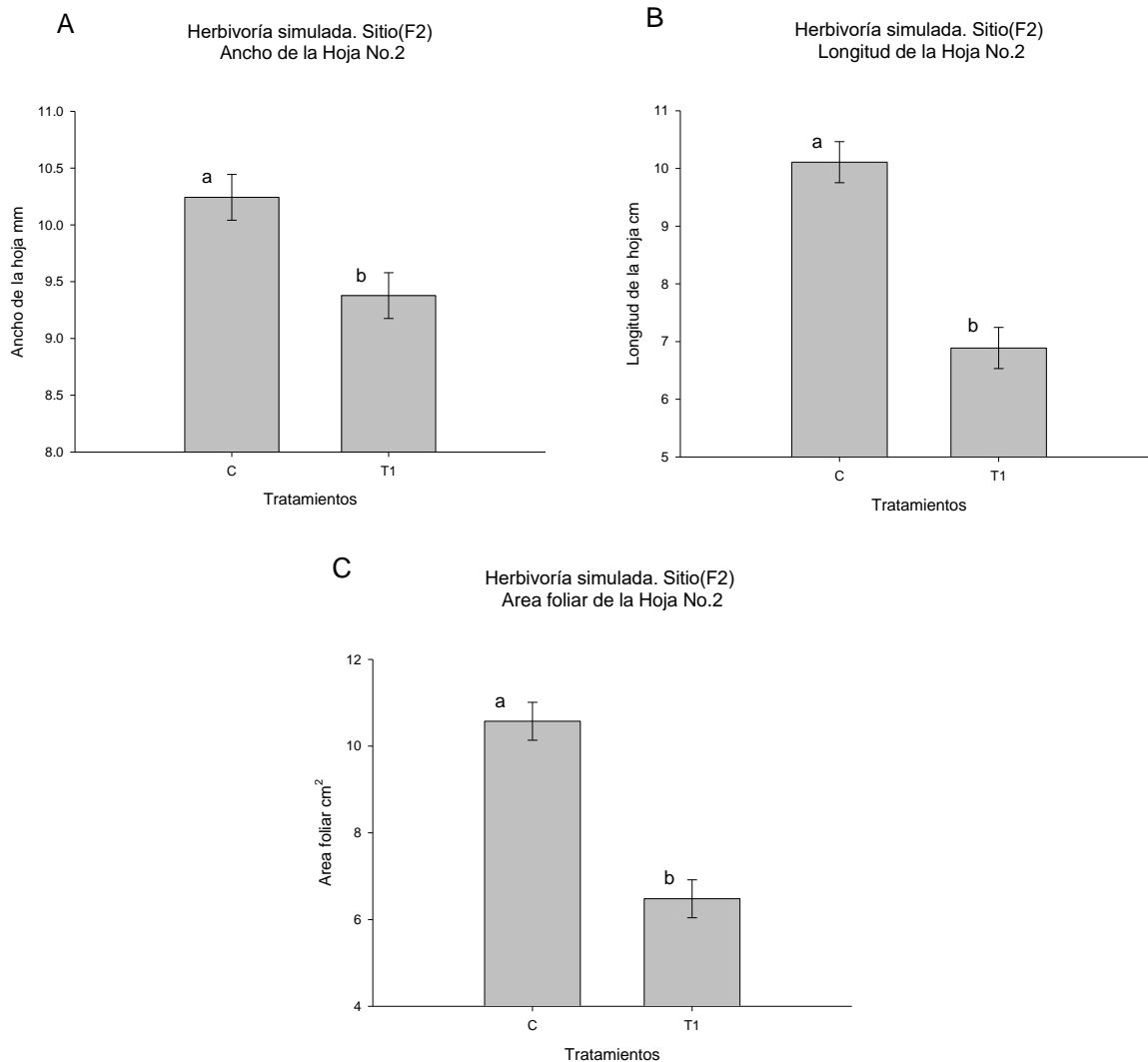
### I.- Reproducción sexual y herbivoría simulada

La herbivoría simulada redujo significativamente las dimensiones de las hojas nuevas generadas 15 días después de haber suspendido la poda. En las parcelas del sitio (F1), el ancho de las hojas se redujo en 15.3% ( $F_{(14,224)} = 47.9663$ ,  $P < 0.0001$ , Figura 1-0-2A), la longitud decreció en 44.6% ( $F_{(14,224)} = 169.5044$ ,  $P < 0.0001$ , Figura 1-0-2B) y el área foliar disminuyó 52.2% ( $F_{(14,223)} = 194.378$ ,  $P < 0.0001$ , Figura 1-0-2C) comparado con las parcelas control, que no recibieron podas.



**Figura 1-0-2** Dimensiones foliares de los haces de *Thalassia testudinum* en las parcelas del sitio (F1). A) El ancho de la hoja B) La longitud de la hoja C) El área foliar Las barras grises indican las medias en todas las gráficas,  $\pm$ SE. C: control; T1: Herbivoría simulada iniciada en febrero del 2013; T0: Herbivoría simulada iniciada en diciembre del 2012.

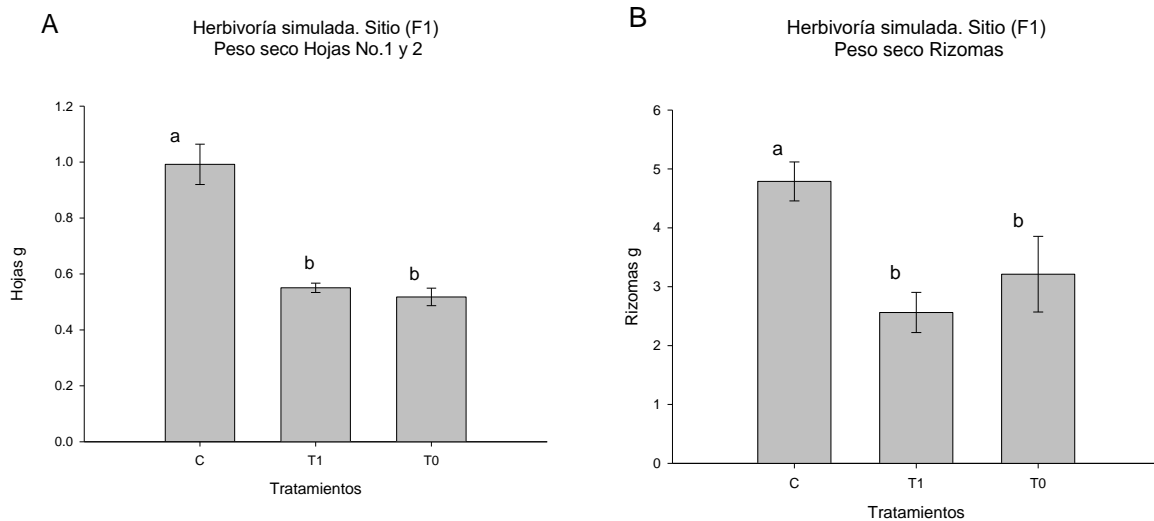
En el sitio (F2) la herbivoría simulada también tuvo un efecto significativo sobre las dimensiones de las hojas, el ancho disminuyó en 8.82% ( $F_{(9,156)} = 9.3242$ ,  $P < 0.0027$ , Figura 1-0-3A), la longitud decreció en 32.67% ( $F_{(9,156)} = 41.1957$ ,  $P < 0.0001$ , Figura 1-0-3B), el área foliar se redujo en 39.04% ( $F_{(9,156)} = 46.2158$ ,  $P < 0.0001$ , Figura 1-0-3C) comparadas con las hojas de las parcelas control, que no recibieron podas.



**Figura 1-0-3** Dimensiones foliares de los haces de *Thalassia testudinum* en las parcelas del sitio (F2). A) El ancho de la hoja B) La longitud de la hoja C) El área foliar Las barras grises indican las medias en todas las gráficas,  $\pm$ SE. C: control; T1: Herbivoría simulada iniciada en febrero del 2013; T0: Herbivoría simulada iniciada en diciembre del 2012. Las barras grises indican las medias en todas las gráficas,  $\pm$ SE. C: control; T1: Herbivoría simulada iniciada en febrero del 2013; T0: Herbivoría simulada iniciada en diciembre del 2012.

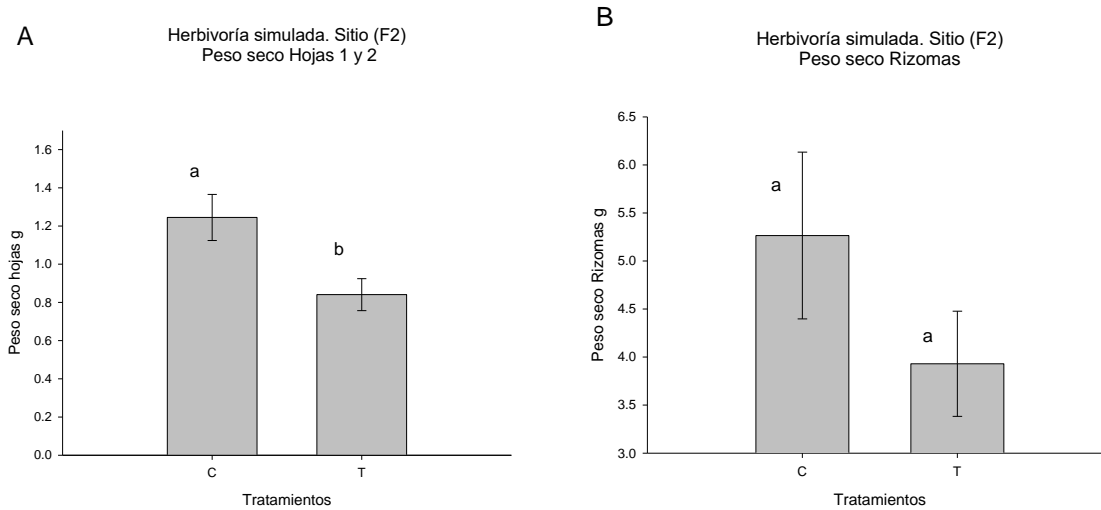


La herbivoría simulada tuvo un efecto significativo sobre el peso seco de las hojas y los rizomas. En el sitio F1 el peso de las hojas se redujo en 47.47% ( $F_{(2,14)} = 32.5590$ ,  $P < 0.0001$ , Figura 1-0-4A) y el peso de los rizomas disminuyó en 46.44% ( $F_{(2,14)} = 6.1396$ ,  $P < 0.0146$ , Figura 1-0-4B) comparados con el control, que no recibió podas.



**Figura 1-0-4** Peso seco de los haces de *Thalassia testudinum* en las parcelas del sitio (F1). A) Hojas B) Rizomas. Las barras grises indican las medias en todas las gráficas,  $\pm$ SE. C: control; T1: Herbivoría simulada iniciada en febrero del 2013; T0: Herbivoría simulada iniciada en diciembre del 2012.

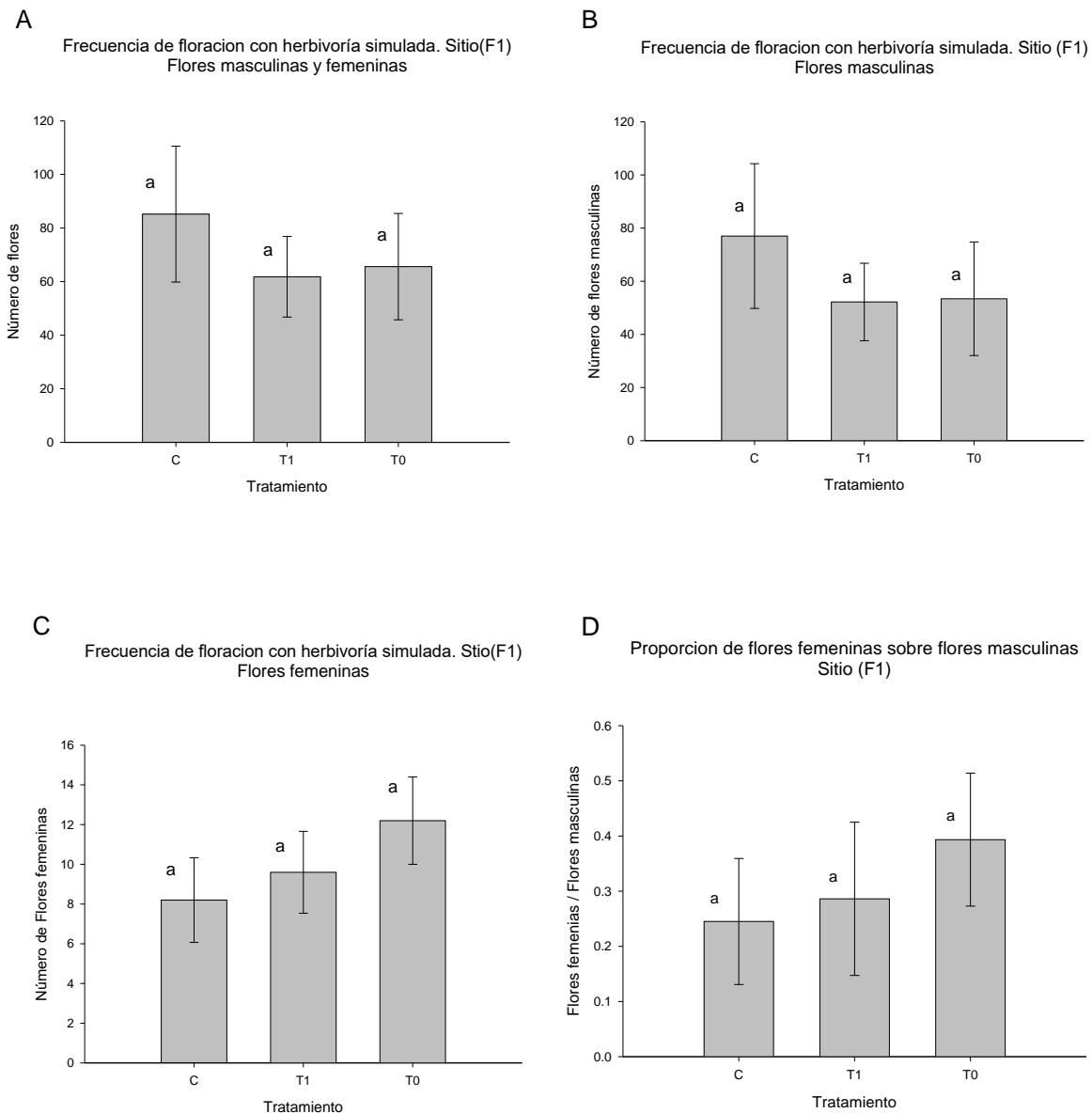
En el sitio F2 la herbivoría simulada sólo tuvo un efecto significativo en el peso seco de las hojas, reduciéndolo en 32.45% ( $F_{(1,164)} = 7.5460$ ,  $P < 0.0252$ , Figura 1-0-5A). Aunque la herbivoría no tuvo efecto significativo sobre el peso seco de los rizomas ( $F_{(2,10)} = 1.6917$ ,  $P < 0.2296$ , Figura 1-0-5B), se observó una tendencia de decremento del 25.35% con respecto a las parcelas control.



**Figura 1-0-5** Peso seco de los haces de *Thalassia testudinum* en las parcelas del sitio (F2). A) Hojas B) Rizomas. Las barras grises indican las medias en todas las gráficas,  $\pm$ SE. C: control; T1: Herbivoría simulada iniciada en febrero del 2013.

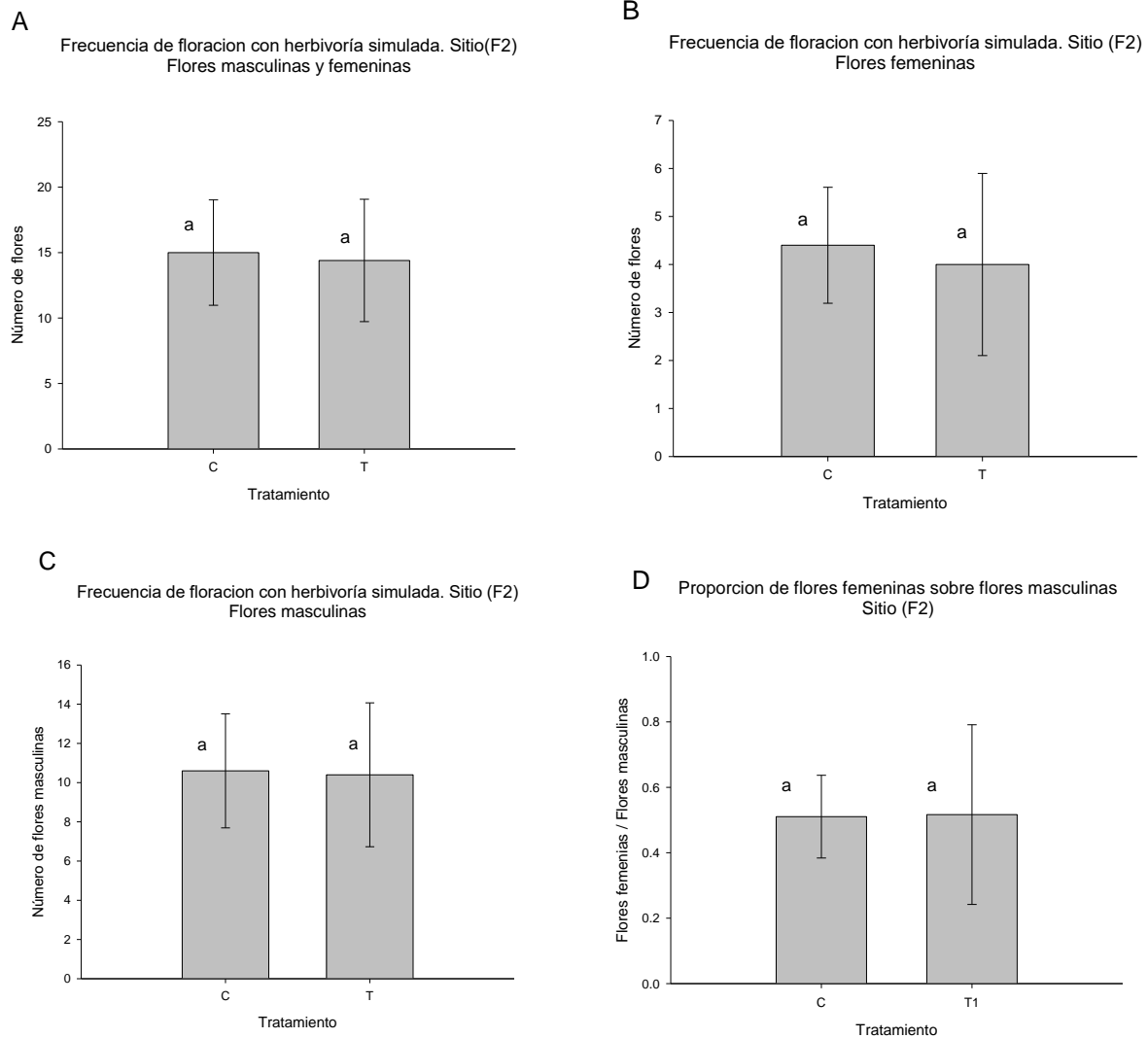
## II.- Efectos de la herbivoría simulada en la frecuencia de floración

La herbivoría simulada en las parcelas experimentales no tuvo un efecto significativo sobre la frecuencia de floración en el sitio F1. El decremento observado en el número de flores totales (masculinas + femeninas) no es significativo ( $X^2_{(2, N=15)} = 0.42, P = 0.8106$ , Figura 1-0-6A), tampoco el observado en las flores masculinas ( $X^2_{(2, N=15)} = 0.4558, P = 0.7962$ , Figura 1-0-6B). El número de flores femeninas no se incrementó de forma significativa ( $X^2_{(2, N=15)} = 1.8788, P = 0.3909$ , Figura 1-0-6C). La proporción de las flores femeninas sobre las masculinas en el sitio F1 no tuvo efectos significativos ( $X^2_{(N=15)} = 1.0400, P = 0.5945$ , Figura 1-0-6D).



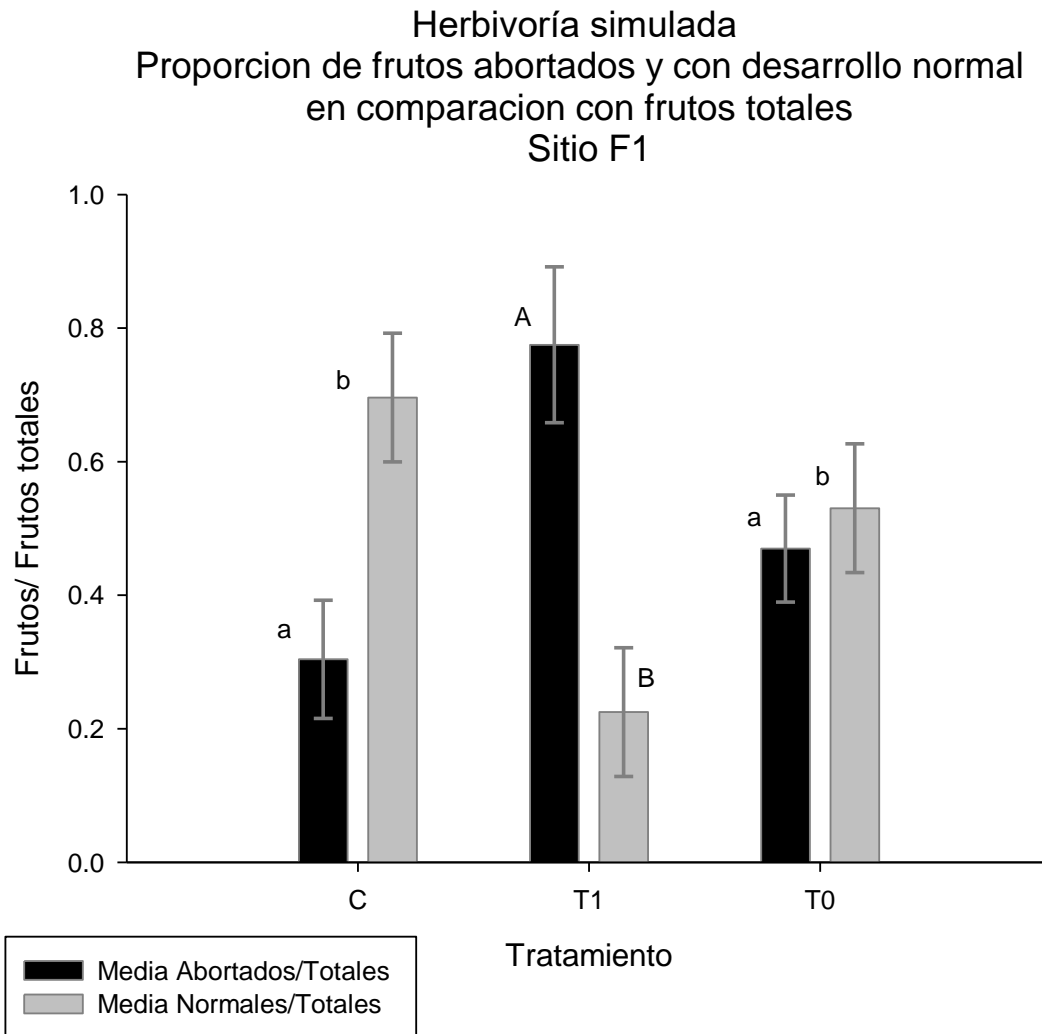
**Figura 1-0-6** Densidad floral de *Thalassia testudinum* en las parcelas en el sitio (F1). A) Número de flores masculinas y femeninas en las parcelas de 1m<sup>2</sup> B) Número de flores masculinas. C) Número de flores femeninas D) Proporción de flores femeninas sobre las masculinas. Las barras grises indican las medias en todas las gráficas,  $\pm$ SE. C: control; T1: Herbivoría simulada iniciada en febrero del 2013; T0: Herbivoría simulada iniciada en diciembre del 2012

La herbivoría simulada no tuvo efecto significativo sobre la frecuencia de floración en el sitio F2. Tampoco se observaron tendencias de incremento ni decremento en el número de flores totales ( $X^2_{(N=10)} = 0.0000$ ,  $P = 1.0000$ , Figura 1-0-7A), en el número de flores femeninas ( $X^2_{(N=10)} = 0.0113$ ,  $P = 0.9155$ , Figura 1-0-7B), ni flores masculinas ( $X^2_{(N=10)} = 0.0988$ ,  $P = 0.7533$ , Figura 1-0-7C). La proporción de las flores femeninas no cambio de forma significativa ( $X^2_{(N=10)} = 0.3975$ ,  $P = 0.5284$ , Figura 1-0-7D).



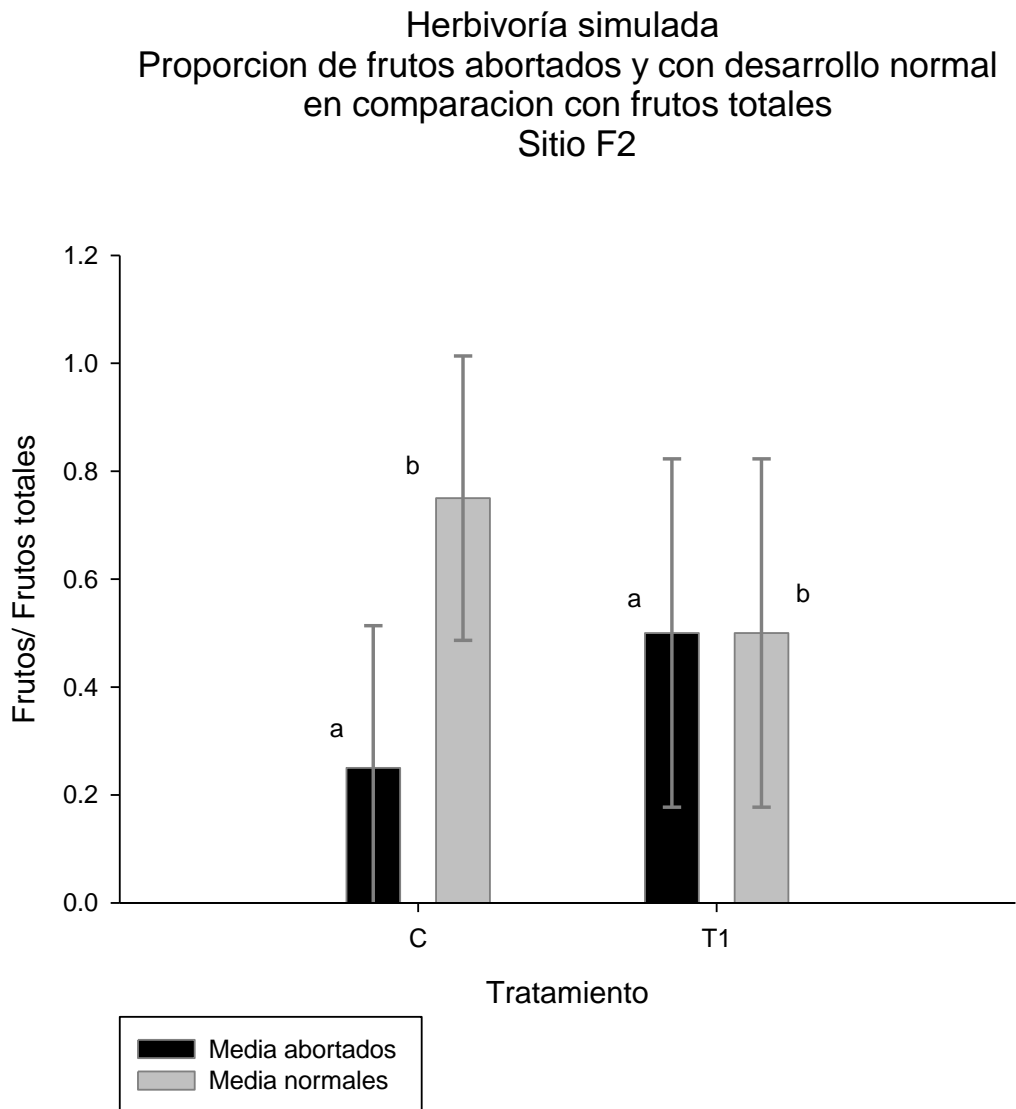
**Figura 1-0-7** Densidad floral de *Thalassia testudinum* en las parcelas del sitio (F2). A) Número de flores masculinas y femeninas en las parcelas de 1m<sup>2</sup> B) Número de flores femeninas. C) Número de flores masculinas D) Proporción de flores femeninas sobre las masculinas. Las barras grises indican las medias en todas las gráficas,  $\pm$ SE. C: control; T1: Herbivoría simulada iniciada en febrero del 2013.

La herbivoría simulada provocó diferencias significativas en la proporción del número de frutos abortados sobre el número de frutos totales y en la proporción de los frutos con desarrollo normal sobre los frutos totales, en el sitio F1. El cociente de los abortados aumentó en el tratamiento T1 en 155% ( $X^2_{(N=15)} = 6.0308, P = 0.0490$ , Figura 1-0-8) y disminuyó en una proporción inversa para el número de frutos con desarrollo normal, comparados con las parcelas control. El tratamiento T0 no tuvo efectos significativos.



**Figura 1-0-8** Cociente de los frutos abortados y normales divididos por el número total de Frutos totales en el sitio (F1). Las barras negras indican los cocientes de los abortados sobre los totales y las barras grises los cocientes de los normales sobre los totales,  $\pm$ SD C: Control; T0: Herbivoría simulada; T1 Herbivoría simulada.

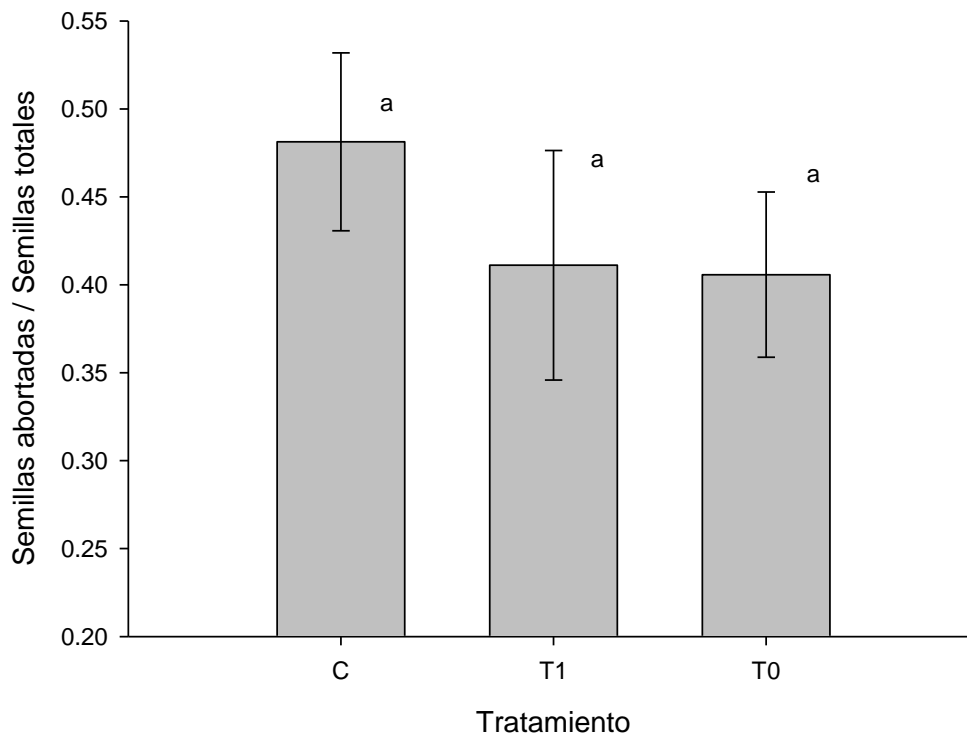
La herbivoría simulada no tuvo efectos significativos en el cociente del número de frutos abortados sobre el número de frutos totales, así como tampoco en el cociente de los frutos con desarrollo normal, en el sitio F2. Sin embargo, el cociente de los frutos abortados aumentó en 51.32% ( $X^2_{(N=5)} = 0.0877$ ,  $P = 0.7671$ , Figura 1-0-9) en el tratamiento de herbivoría simulada.



**Figura 1-0-9** Cociente de los frutos abortados y normales divididos por el número total de Frutos totales en el sitio (F2). Las barras negras indican los cocientes de los abortados sobre los totales y las barras grises los cocientes de los normales sobre los totales,  $\pm$ SD. C: Control; T1 Herbivoría simulada.

La herbivoría simulada no tuvo un efecto significativo sobre la proporción de semillas abortadas comparadas con el número de semillas totales en el sitio F1 ( $X^2_{(N=68)} = 1.9254$ ,  $P = 0.3819$ , Figura 1-0-10 ).

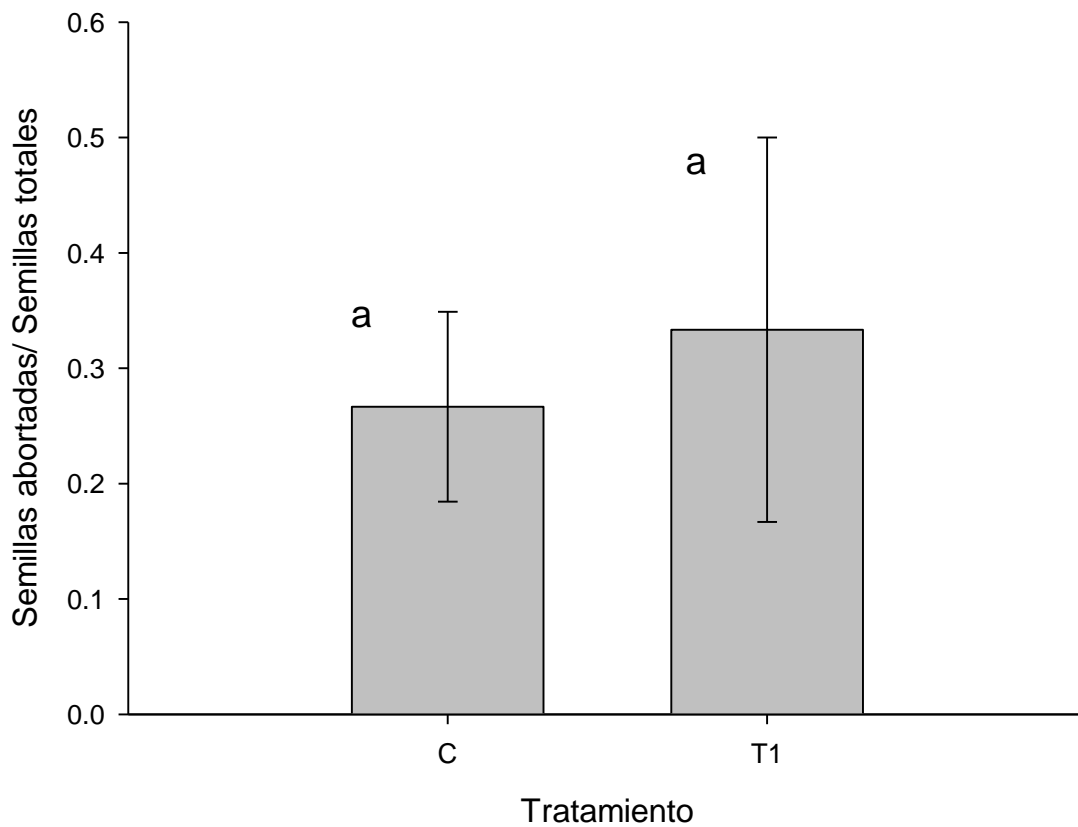
Herbivoría simulada  
Proporción de semillas abortadas en comparación con las semillas totales  
Sitio F1



**Figura 1-0-10** Proporción de semillas abortadas sobre las totales de *Thalassia testudinum* en el sitio (F1). Las barras grises indican las medias  $\pm$ SE. C: control; T1: Herbivoría simulada iniciada en febrero del 2013; T0: Herbivoría simulada iniciada en diciembre del 2012.

La herbivoría simulada tampoco tuvo un efecto significativo sobre la proporción de semillas abortadas comparadas con el número de semillas totales en el sitio F2 ( $X^2_{(N=9)} = 0.0872$ ,  $P = 0.7678$ , Figura 1-0-11).

**Herbivoría simulada**  
**Proporción de semillas abortadas en comparación con las semillas totales**  
**Sitio F2**

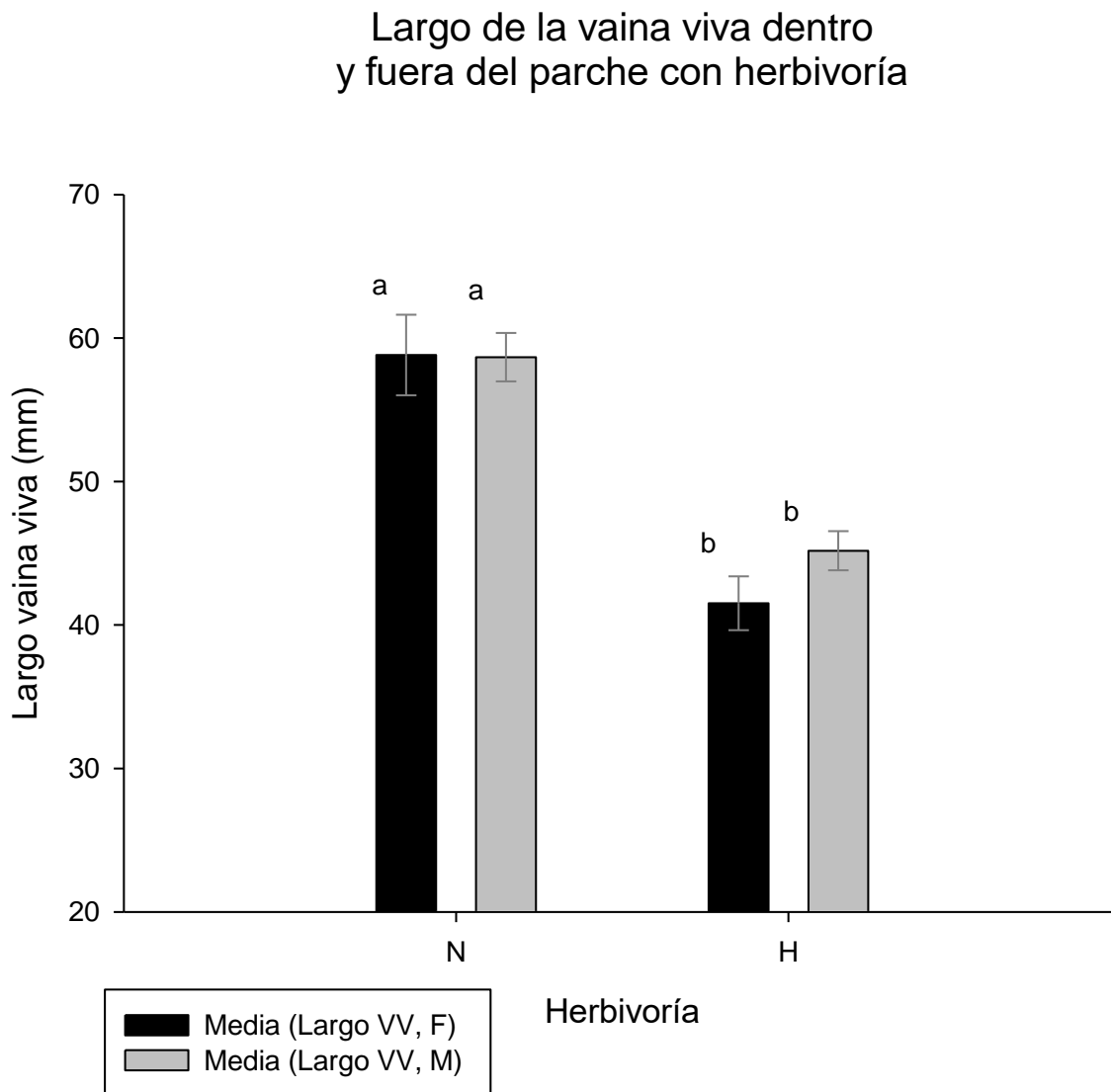


**Figura 1-0-11** Proporción de semillas abortadas sobre las totales de *Thalassia testudinum* en el sitio (F2). Las barras grises indican las medias  $\pm$ SE. C: control; T1: Herbivoría simulada iniciada en febrero del 2013.



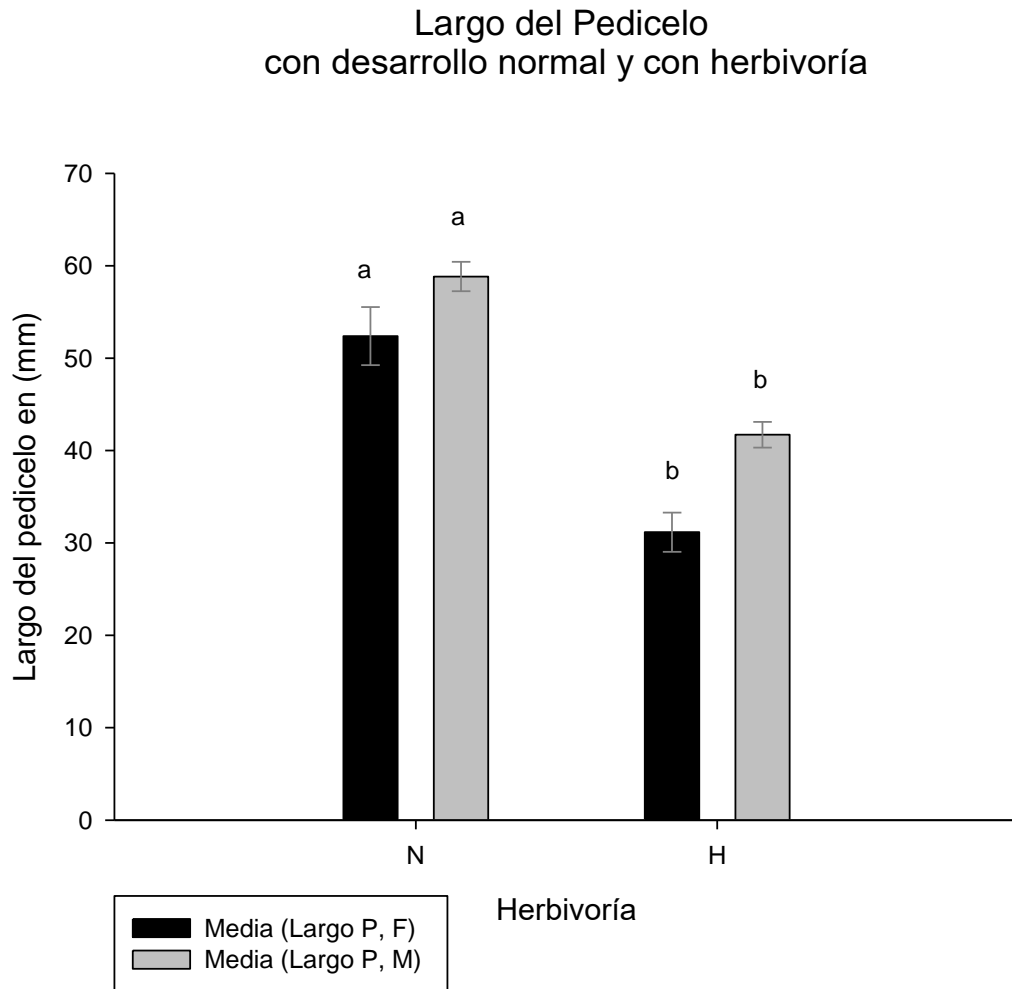
### III.- Herbivoría y modificaciones de la morfología floral

El largo de la vaina de las flores féminas y masculinas con herbivoría natural por tortugas fue significativamente afectada por el tratamiento de herbivoría. El largo de la vaina en las flores femeninas fue 32% menor ( $F_{(3,47)} = 12.2283$ ,  $P < 0.0010$ , Figura 1-0-12), y en las flores masculinas fue 22% menor ( $F_{(3,94)} = 52.3782$ ,  $P < 0.0001$ , Figura 1-0-12) que en las flores de los parches sin herbivoría.



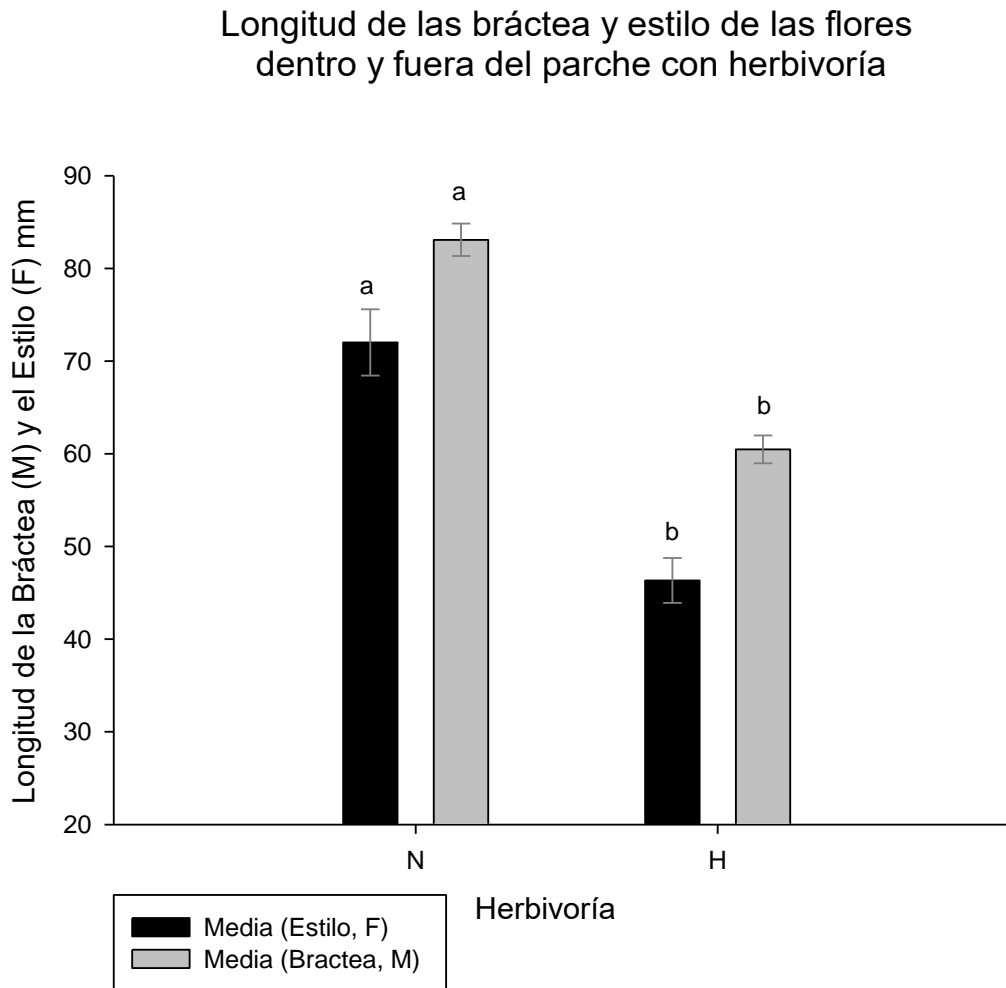
**Figura 1-0-12** Longitud de la vaina en flores masculinas y femeninas de *T. testudinum* bajo herbivoría (H) comparadas con flores en parches sin herbivoría (N). Las barras negras representan la media de las flores femeninas y las barras grises representan la media de las masculinas  $\pm$ SD.

El largo de los pedicelos cambió de forma significativa en las parcelas con herbivoría. En las flores femeninas fue 44% menor ( $F_{(3,48)} = 16.4783$ ,  $P < 0.0002$ , Figura 1-0-13) y en las flores masculinas fue 29% menor ( $F_{(3,107)}=74.4098$ ,  $P < 0.0001$ , Figura 1-0-13) comparándolas con las flores de los parches sin herbivoría.



**Figura 1-0-13** Largo del pedicelo de las flores femeninas (F) y masculinas (M) de *T. testudinum* comparadas con las flores de los parches sin herbivoría (N). Las barras grises (M) y las negras (F) indican las medias  $\pm$ SD.

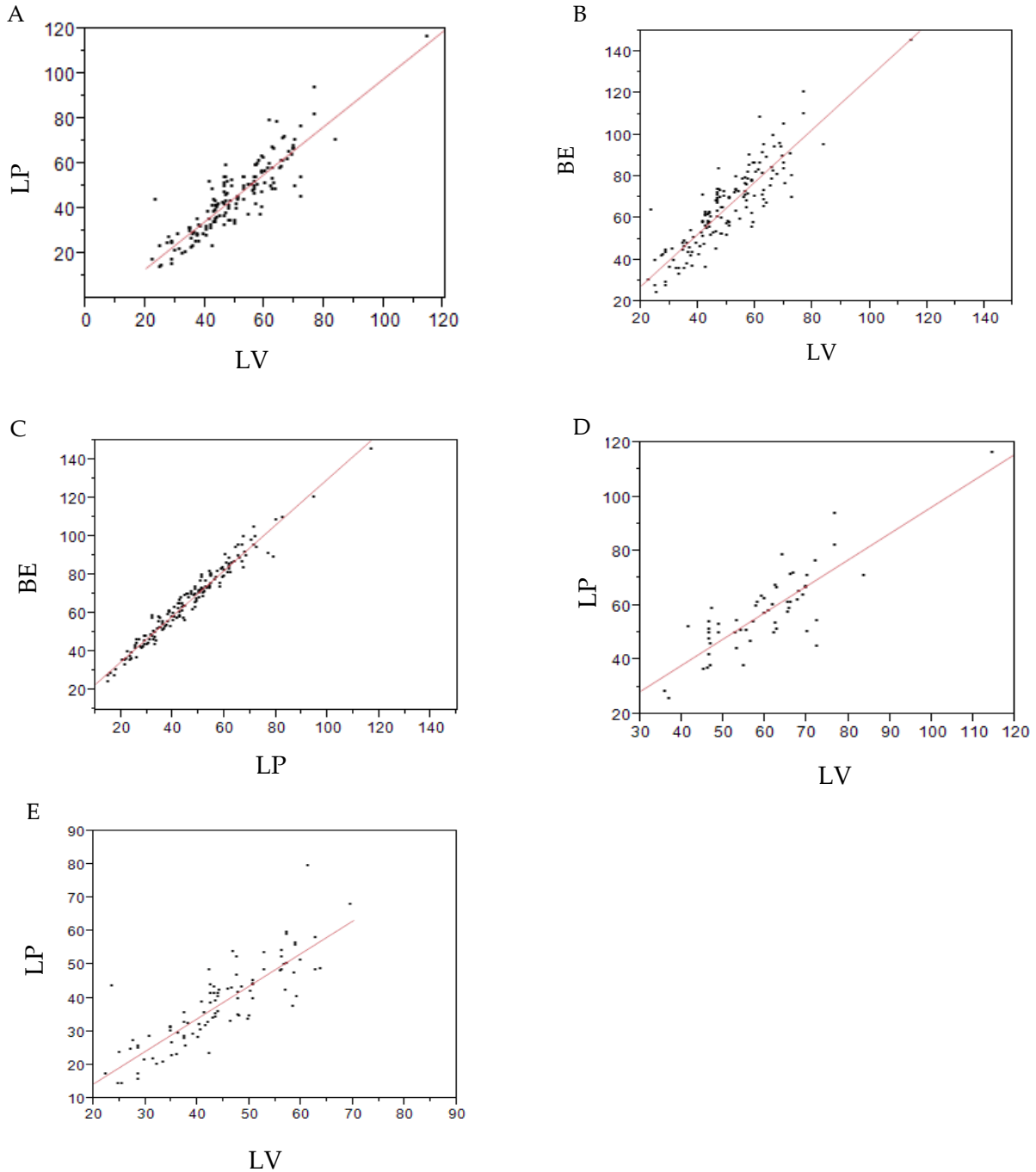
El largo del estilo fue significativamente afectado en los parches con herbivoría. En las flores féminas fue 39% menor ( $F_{(3,48)} = 21.6922, P < 0.0001$ , Figura 1-0-14), en las brácteas de la flores masculinas también fue 26% menor ( $F_{(3,104)} = 96.0061, P < 0.0001$ , Figura 1-0-14) comparados con las flores de los parches sin herbivoría.



**Figura 1-0-14** Longitud de la bráctea y el estilo en las flores masculinas (M) y femeninas (F) de *T. testudinum* sobre las flores de los parches con herbivoría (H) y sin herbivoría (N). Las barras grises (M) y las negras (F) indican las medias  $\pm$ SD

### Correlaciones y regresiones lineales

Todas las correlaciones de las diferentes medidas de las flores de *Thalassia testudinum* fueron significativas sin importar si estuvieron dentro y/o fuera de los parches con herbivoría Figura 1-0-15.



**Figura 1-0-15.** Correlaciones de las medidas en milímetros de las flores de *Thalassia testudinum*: (LP) largo del pedicelo. (LV) largo de la vaina. (BE) largo de la bráctea o estilo.

A.-Correlación del (LV) y (LP) con y sin herbivoría ( $r^2 = 0.7922$ ,  $P < 0.0001$ ,  $N = 150$ ). B.- Correlación del (LV) y (BE) con y sin herbivoría ( $r^2 = 0.7785$ ,  $P < 0.0001$ ,  $N = 150$ ). C.- Correlación del (BE) y (LP) con y sin herbivoría ( $r^2 = 0.9616$ ,  $P < 0.0001$ ,  $N = 161$ ). D.- Correlación del (LP) y (LV) sin herbivoría ( $r^2 = 0.6876$ ,  $P < 0.0001$ ,  $N = 56$ ). E.- Correlación del (LP) y (LV) con herbivoría ( $r^2 = 0.7160$ ,  $P < 0.0001$ ,  $N = 94$ ).

## Discusión

La herbivoría simulada fue suficiente para promover cambios en la morfología de las hojas de *Thalassia testudinum* los cuales probablemente indicaron estrés. Sin embargo, el daño no fue suficiente para causar reducciones significativas en el número de estructuras reproductoras (flores y frutos), sugiriendo que las plantas de *T. testudinum* tienen la capacidad de tolerar el daño ocasionado por tortugas y reproducirse de manera similar que las plantas no dañadas.

Observamos al igual que varios autores (Zieman *et al.* 1984a; Williams 1988b; Lee & Dunton 1997; Cebrián *et al.* 1998; Moran & Bjorndal 2005a; Fourqurean *et al.* 2010b) que *T. testudinum* cuenta con mecanismos de resistencia. En estudios previos se ha mostrado que *Thalassia testudinum* tiene una respuesta de tolerancia a periodos breves de herbivoría simulada al incrementar la cantidad de nutrientes en las hojas nuevas (Hernández & van Tussenbroek 2014). Pero después de un periodo prolongado de herbivoría simulada se ha observado que disminuyen las reservas de carbohidratos en los rizomas de las plantas (Fourqurean *et al.* 2010b). Sería interesante estudiar si estas plantas presentan mecanismos de defensa directa asociada a la rotación de parches mediante la producción de sustancias químicas o bióticas en estructuras vegetativas específicas para las tortugas marinas. se han observado defensas directas en los frutos ya que presentan defensas químicas (taninos) y físicas (druseras) (Jiménez-Durán 2004).

En los pastos marinos, los rizomas son las estructuras de reserva de carbohidratos (Dawes *et al.* 1979) y la herbivoría simulada no sólo redujo la cantidad de tejido fotosintético en *Thalassia testudinum*, sino también la biomasa de los rizomas, similar a lo registrado por Fourqurean *et al.* (2010b). Esto es consistente con estudios previos (Zieman *et al.* 1984a; Moran & Bjorndal 2005a) que comparan los efectos de la herbivoría en la biomasa de los rizomas a largo plazo. Sin embargo este estudio es el primero en mostrar que la herbivoría artificial constante, simulando el patrón de forrajeo de las tortugas, es suficiente para inducir cambios en el tamaño y biomasa de las estructuras vegetativas de *T. testudinum* en un corto plazo (cinco meses diciembre 2012 – mayo 2013).

No se encontraron diferencias significativas en la densidad de flores o frutos en ninguno de los dos sitios. La historia evolutiva de los pastos marinos ha estado estrechamente vinculada a los grandes herbívoros marinos, los pastos marinos y los sirénidos comparten por lo menos 50 millones de años de evolución (Domning 2001). Así que no es atrevido pensar que los pastos marinos son capaces de continuar con sus niveles de reproducción a pesar de sufrir daños por herbivoría. Quizá sea necesario incrementar el periodo de podas para observar cambios en el número de flores de *T. testudinum*. También existe la posibilidad de que la intensidad de herbivoría que se requiere para afectar el número de estructuras reproductoras sea mayor. Por lo tanto, sugerimos en estudios posteriores reducir el tiempo entre podas y comenzar antes la simulación de la herbivoría.

### Herbivoría natural

La reducción en la longitud de las estructuras reproductoras (pedicelo, estilo, brácteas) y vegetativas (vaina) de *Thalassia testudinum* en los parches con herbivoría natural podría ser un efecto directo de la herbivoría. Estudios previos en plantas terrestres han encontrado que los herbívoros modifican las estructuras reproductoras y afectan la adecuación (Juenger & Bergelson 1997, 2000). La herbivoría foliar reduce diversos atributos del despliegue floral como el tamaño de las flores (pétalos y corolas) y número de flores abiertas (Mothershead & Marquís 2000). Esto puede deberse a una reducción en la cantidad de nutrientes disponibles debido a la pérdida de área fotosintética (Zamora *et al.* 1999).

Este trabajo demuestra que el tamaño de las distintas partes de la flor (pedicelo, bráctea y estilo) y la vaina están correlacionados entre sí. Por consiguiente, podemos predecir que las flores con pedicelos cortos, tendrán también brácteas (flores masculinas) o estilos (flores femeninas) cortos y vainas cortas.

Dado que las flores halladas en parches con herbivoría eran más cortas, nos podemos preguntar ¿la herbivoría disminuye la longitud de las flores?, aunque se mantiene la proporción de las distintas estructuras. Esto es muy interesante ya que en otras especies los herbívoros foliares modifican el tamaño de las flores, pero también alteran la proporción de las medidas de las estructuras florales, como los pétalos y pedicelos (Caruso 2000).

La variación en el tamaño de las vainas entre los parches con y sin herbivoría también podría estar explicado por la dinámica de forrajeo. Las tortugas prefieren consumir las hojas tiernas o las partes con mayor valor energético, que por lo general se encuentran muy cercanas al suelo 2-3cm, provocando erosión e impidiendo la sedimentación de partículas (Bjorndal & Jackson 2003). Las vainas de los haces de *T. testudinum* están formadas por hojas viejas que forman una cubierta protectora. Usualmente las olas y las corrientes desprenden las hojas viejas al nivel del sedimento. Por lo tanto, la longitud de la vaina depende de la profundidad del sedimento y la posición de los rizomas verticales. En este caso la remoción de la cubierta vegetal a causa de la herbivoría, al causar erosión, podría tener repercusiones en la longitud de las vainas y las estructuras reproductoras. Sin embargo, la longitud de las flores podría deberse a algún otro factor del parche, que también se correlaciona con la preferencia de las tortugas. Por otro lado también sería prudente preguntarse si la variación en el tamaño de las distintas estructuras podría ser una estrategia para evitar la herbivoría de los frutos.

## Capítulo 2 Recuperación de la pradera

### Introducción

Durante 50 millones de años las comunidades de pastos marinos han soportado una fuerte presión de herbivoría (Domning 2001). Desde principios del siglo XIX esta presión disminuyó drásticamente a consecuencia de los colapsos en las abundancias de los grandes herbívoros como tortugas y manatíes, ocasionados por su explotación antropocéntrica. Los grandes herbívoros tenían un papel determinante sobre la estructura de las comunidades de pastos marinos. Los herbívoros directos pueden disminuir drásticamente la biomasa y modificar la proporción de biomasa acumulada en estructuras por encima o por debajo del sustrato (Fourqurean *et al.* 2010a). La herbivoría prolongada puede provocar una disminución de la biomasa subterránea, donde los pastos generalmente almacenan las reservas de carbohidratos y nutrientes (Christianen & Herman 2014). En Indonesia se ha observado que la herbivoría prolongada disminuye la calidad nutricional de las hojas. En respuesta a esto, los grandes herbívoros comienzan a buscar nutrientes en los rizomas, provocando daños más severos y aumentando la erosión del sustrato. Algunos autores piensan que una vez de alcanzarse dicho nivel de deterioro, la pradera requiere de una suspensión total de herbivoría para comenzar a recuperarse (Christianen & Herman 2014).

Los herbívoros tienen una gran capacidad de desplazamiento, lo cual afecta el ciclo de nutrientes y la exportación de biomasa. Aquellos herbívoros con un desplazamiento reducido (erizos) tienden a incrementar el secuestro de carbono, pues los restos de las hojas consumidas y defecadas no son transportados a través de grandes distancias (Valentine *et al.* 2004). Por el contrario, cuando los pastos marinos sufren herbivoría por organismos capaces de desplazarse grandes distancias, como las tortugas u otros megaherbívoros, los restos de las hojas y las heces son removidos del sitio y depositados en lugares lejanos. Por lo tanto, los grandes herbívoros tienen efectos más severos en el paisaje marino (Kelkar *et al.* 2013).

A mediados del siglo XX existían pocos registros sobre la herbivoría por tortugas marinas en los pastos marinos; debido a esto se consideraba que los mega herbívoros jugaban un



papel de poca importancia en cuanto al flujo de energía en estos ecosistemas (Heck & Valentine 2007). Recientemente el paradigma está cambiando, ahora se ve a los grandes herbívoros como de suma importancia, particularmente a las tortugas marinas (*Chelonia mydas*), al mantener las praderas intensamente pastadas pero sanas. Mucho se ha argumentado a favor de que las tortugas marinas y los pastos marinos evolucionaron de forma conjunta; por lo cual se estima que la densidad natural de las tortugas podría ayudar a reducir los efectos de la eutrofización de las praderas mediante un consumo alto de nutrientes a través de la herbivoría intensiva (Bourque et al. 2001; Christianen et al. 2012). A pesar de que las tortugas en muchos lugares del mundo están seriamente amenazadas, los esfuerzos para su conservación, como la protección de nidos en las playas y la reducción en la pesca de tortugas, han sido muy efectivos. Las poblaciones de tortuga verde han incrementado a una tasa de entre 4% y 14% al año durante las últimas dos décadas a nivel mundial (Chaloupka et al. 2008b). Sin embargo, no se sabe si dichos incrementos en el número de tortugas marinas es sostenible por las praderas. Los factores que controlan el número de organismos juveniles y adultos bajo circunstancias naturales no están bien estudiados (Heithaus et al. 2014).

Debido a que los grandes depredadores naturales de las tortugas marinas son los tiburones (Heithaus 2013) y sus poblaciones se han reducido precipitadamente alrededor del mundo (Ferretti et al. 2010), comprender si el incremento en las poblaciones de tortugas marinas dará como resultado ecosistemas de pastos marinos más saludables es de suma importancia para el manejo y la conservación de los mismos (Heithaus et al. 2014). En el medio terrestre se ha observado que cuando se reintroducen herbívoros libres de depredadores, éstos pueden alterar la estructura y función de los productores primarios (Estes et al. 2011).

La investigación sobre las comunidades de pastos marinos y su dinámica con otros herbívoros comenzó hace apenas unas décadas y por lo tanto desconocemos por completo la duración total de su dinámica de forrajeo. Es posible que las tortugas forrajeen un mismo sitio durante varios años y después lo abandonen (com. pers. van Tussenbroek), pero casi todos los estudios cubren periodos cortos. Un estudio realizado en la Laguna arrecifal de

Puerto Morelos registró la dinámica de parches a lo largo de 18 meses y se encontró que los parches creados por las tortugas que ya no tienen herbivoría desarrollan cambios en la comunidad (Hernández & van Tussenbroek 2014).

#### Modelo local de forrajeo

En la región tropical oeste del Océano Atlántico y en el Mar Caribe se ha observado que las tortugas verdes adultas se alimentan principalmente de hojas nuevas recién crecidas de *Thalassia testudinum* (Bjorndal 1997). Las tortugas verdes cortan las hojas de pasto marino aproximadamente 1cm por encima del sustrato y dejan que las hojas removidas floten o sean arrastradas por la corriente. Después de algunos días regresan a alimentarse de las hojas recién emergidas que están libres de algas epífitas y que contienen más nutrientes que las hojas viejas. Esta conducta de forrajeo periódico modifica la altura y densidad del follaje de las especies dominantes en la pradera, alterando la estructura de dicha comunidad así como la capacidad de retener sedimentos (Bjorndal 1980). Por ende los herbívoros tienen un gran impacto en los patrones de crecimiento y desarrollo de las praderas (Valentine & Duffy 2006b).

## Antecedentes

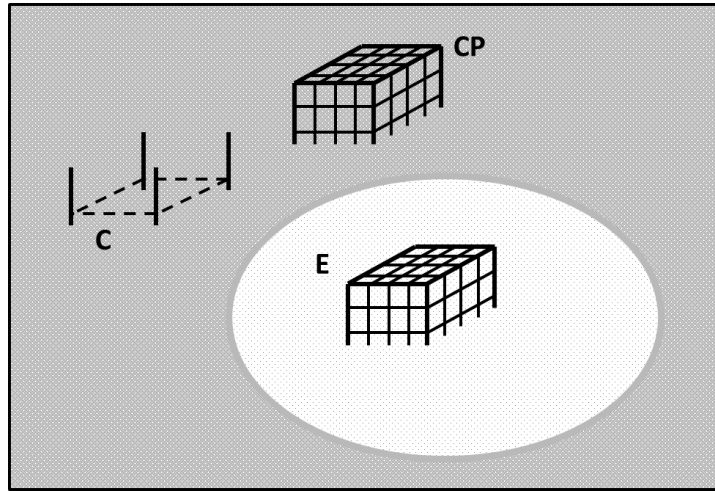
Existen evidencias de que un forrajeo prolongado sobre una pradera estresa al pasto (*Thalassia testudinum*) y éste responde reduciendo el ancho de las hojas, la densidad de haces foliares, la producción de hojas nuevas y además se detiene el reciclamiento de nutrientes a través del ciclo local de detritos (Zieman *et al.* 1984b).

La dinámica natural de ramoneo de las tortugas marinas, según Bjorndal (1980), consiste en una rotación de parches que permite la regeneración de las praderas. Las tortugas prefieren consumir las hojas tiernas pues éstas tienen mayor valor energético. En el corto plazo los pastos marinos que son forrajeados por las tortugas contienen una mayor proporción de nitrógeno en las hojas tiernas. Sin embargo, a largo plazo, el pasto pierde sus reservas de carbohidratos y nitrógeno, y el crecimiento puede inhibirse (Zieman *et al.* 1984b). En las Bahamas, Moran y Bjorndal (2005) observaron que las tortugas se alimentan durante nueve horas diarias y estimaron que la capacidad de carga de una pradera es de 1567-3748 kg de tortugas por ha<sup>2</sup>, en un periodo de 16 meses. A pesar de esta elevada capacidad de carga, existen informes que documentan que la alta presión de herbivoría, aunada a otros factores, puede provocar la pérdida de grandes áreas de pasto marino (Williams 1988b). En Bermuda, Fourqurean y colaboradores (2010) colocaron tres jaulas de exclusión de herbivoría de tortugas junto a un parche de herbivoría durante un año y no observaron cambios significativos en la densidad de haces o el contenido de nutrientes (N y P) en las hojas de los pastos protegidos por las jaulas.

## Métodos

### Las jaulas de exclusión

Diseño experimental: Se seleccionaron tres áreas de tratamiento dentro del sitio "T" en la LAPM. Cada una de estas áreas de tratamiento presentaba parches con presencia y ausencia de forrajeo por tortugas desde, al menos 10 meses antes (Molina-Hernández, 2013). En cada área se implementó un experimento para inhibir el ramoneo de tortugas mediante jaulas metálicas de exclusión de 170 x 170 x 60 cm construidas con varillas de acero de 1.3 cm y una malla de acero con apertura de 20 cm en las cinco caras de la jaula. La malla permite el acceso a pequeños peces y otros animales de menor tamaño pero evita el acceso a las tortugas. No obstante, para evitar que alguna tortuga lograra ramonear dentro de la jaula, afectando el experimento, se decidió trabajar con 1 m<sup>2</sup> central en cada parcela. En consecuencia, se eligieron parcelas de 170 cm por lado para tener una zona de amortiguamiento formada por los 35 cm periféricos, misma que sería excluida, quedando al centro 1 m<sup>2</sup> central en el que se realizarían todas las mediciones. La altura de las jaulas excede la altura del dosel, evitando así que interfiera con el crecimiento y asegurando que las hojas siempre estén protegidas. Para evitar la translocación de nutrientes entre rizomas del mismo individuo ubicados fuera de las parcelas, se cortaron los rizomas a 30 cm de profundidad en todo el perímetro de las jaulas. A continuación se describen los tres tratamientos utilizados a partir del 21 de junio del 2012 en las parcelas de este experimento; 1) Experimental, en un parche ramoneado por tortugas se coloca una jaula de exclusión. 2) Control de procedimiento, un parche sin ramoneo por tortugas se coloca una jaula de exclusión. La finalidad de este tratamiento es evaluar el efecto de la jaula sobre el desempeño del pasto sin daño foliar previo. 3) Control, en un parche sin ramoneo se colocan cuatro varillas formando un cuadrado de 170 cm por lado, sin jaula de exclusión. En esta parcela no se recortaron los rizomas (Figura 2-0-1).



**Figura 2-0-1** Área de tratamiento: Dentro del parche con herbivoría se encuentra la parcela experimental (E) con una jaula de exclusión. En un parche aledaño sin ramoneo se ubican la parcela control (C) delimitada por cuatro varillas y la parcela control de procedimientos (CP) con una jaula.

## I. Morfometría de los pastos marinos

### *Extracción y procesamiento de núcleos*

Una semana después de colocar los tratamientos experimentales se colectaron dos muestras (núcleos) con un nucleador de 11.2 cm de diámetro en cada parcela, obteniendo un total de 18 núcleos. Cada una de las muestras se colocó en una bolsa de plástico con cierre y se transportó al laboratorio en menos de media hora, donde se mantuvo en refrigeración para evitar la desecación y la descomposición. Se separó el material biológico de los núcleos, únicamente pastos marinos, clasificándolo por especies (*Halodule wrightii*, *Syringodium filiforme* y *Thalassia testudinum*). Posteriormente se separó las hojas, vainas, flores/frutos, rizomas verticales, rizomas horizontales y raíces de cada especie. Las hojas de *T. testudinum* se limpiaron cuidadosamente con una navaja de afeitar para remover las algas epífitas. Se eliminó el tejido muerto de cada especie mediante una inspección visual, descartando los tejidos que aparentaban un deterioro evidente, y se realizó una prueba de flotabilidad para

descartar el tejido muerto sin deterioro evidente. Los tejidos se secaron en la estufa durante 36 horas a 60°C y posteriormente se pesaron.

Con las muestras núcleo se determinó el índice de área foliar (IAF) dividiendo el área foliar entre el área del nucleador. El área foliar para *H. wrightii*, y *T. testudinum* se calculó multiplicando el largo por el ancho, en el caso de *S. filiforme* se calculó multiplicando el largo por el diámetro dividido entre dos. Para determinar el IAF se midió la sección fotosintética de cada hoja: la longitud de las hojas con una regla de aluminio y el ancho (diámetro para *S. filiforme*) con un vernier. Además, se midió con una regla la longitud de los rizomas horizontales y se registró la presencia o ausencia de meristemo apical. .

La proporción de la biomasa por encima y por debajo del sustrato se obtuvo al sumar los pesos secos de las estructuras superiores (hojas, flores/frutos) y compararlos con los pesos de las inferiores (vainas, rizomas y raíces).

Después de 1 año (julio del 2013), se repitieron las mediciones previamente descritas y se compararon con las mediciones iniciales para determinar el nivel de recuperación de la pradera.

#### *Análisis de datos*

Para el análisis de los datos obtenidos en el laboratorio mediante la medición de las hojas provenientes de las muestras núcleo, se utilizó un análisis de varianza para cada característica (ancho de las hojas, diámetro de las hojas en el caso de *S. filiforme*, área verde de las hojas y por último el área verde de las hojas entre cada haz). Además se realizaron pruebas de contraste entre las parcelas control (C), control de procedimiento (CP) y experimentales (E) para medir las diferencias que podrían tener las parcelas entre un año y otro, así como el efecto de las jaulas sobre las parcelas y el efecto de recuperación.

## II. Crecimiento de los pastos marinos

Con el fin de conocer la tasa de crecimiento foliar dentro de cada parcela se colocaron dos cuadrantes de 20 x 10 cm a 2-3 cm por encima del sustrato y se podaron las hojas de *H. wrightii* y *S. filiforme* a la misma altura que los cuadrantes. Las hojas de *T. testudinum* se marcaron con dos perforaciones hechas con agujas hipodérmicas a la altura de los cuadrantes. Los cuadrantes se dejaron fijos en las parcelas. Ocho días después se podó nuevamente las hojas de *H. wrightii* y *S. filiforme* a la altura del cuadrante y se colectó el material. Las hojas de *T. testudinum* nuevamente se marcaron con perforaciones a la altura del cuadrante y se colectaron los haces completos con ayuda de un cuchillo. Las hojas y haces se llevaron al laboratorio en bolsas de plástico con cierre en menos de media hora y se mantuvo en refrigeración. Se midió con una regla el largo y con un vernier el ancho/diámetro de las hojas de *H. wrightii* y *S. filiforme* y se registró la presencia o ausencia de ápice. En los haces de *T. testudinum* se contó el número de hojas y a cada una se le mide con un vernier el ancho y la distancia entre las perforaciones, también se registró la presencia o ausencia de ápice.

Para calcular el crecimiento se obtuvo el área foliar de *H. wrightii* y *S. filiforme* de la misma forma anteriormente descrita y se dividió entre el área de los cuadrantes y entre el número de días. Para calcular el crecimiento de *T. testudinum* se obtuvo el área foliar multiplicando la distancia entre las marcas de cada hoja por el ancho de cada hoja dividido entre el número de días. Después de 1 año (julio del 2013), se repitieron las mediciones previamente descritas y se compararon con las mediciones iniciales para determinar el nivel de recuperación de la pradera.

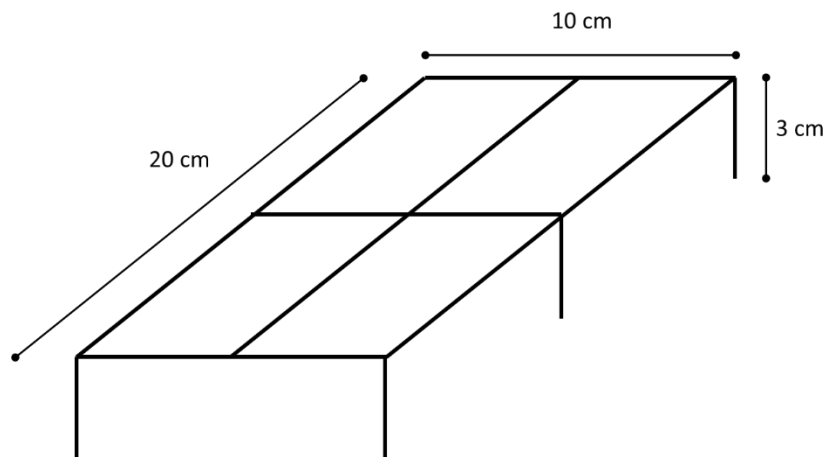
### *Análisis de datos*

Para analizar los datos del crecimiento de las hojas de *T. testudinum* se utilizó un análisis de varianza para cada característica (área verde por hoja y área verde por haz) además se realizaron pruebas de contraste entre las mediciones iniciales y finales de las parcelas control (C), control de procedimiento (CP) y experimentales (E). Debido a que los datos provenientes de las muestras de *S. filiforme* y *H. wrightii* no eran consistentes con patrones de distribuciones normales no se analizaron.



### III. Desarrollo de la pradera

Para conocer los cambios en la estructura de la comunidad, se determinó la densidad y la altura del dosel en las parcelas. Para medir la densidad, se colocó de forma aleatoria un cuadrante de 10 x 20 cm dividido en cuatro rectángulos de 5 x 10 cm (Figura 2-0-2) dentro de los tratamientos. Se contó el número de haces de *Thalassia testudinum* en todo el cuadrante y el número de haces de *Syringodium filiforme* y *Halodule wrightii* en uno de los rectángulos de 5 x 10 cm del cuadrante. Este procedimiento se repitió cinco veces dentro de cada parcela. La altura del dosel se determinó midiendo la altura de diez hojas de cada especie elegidas al azar en cada una de las parcelas. Las mediciones de altura del dosel, densidad y abundancia relativa se realizó cada dos o tres meses desde el inicio del experimento Figura 2-0-2.



**Figura 2-0-2.** Cuadrante de acero de 10 x 20cm utilizado para medir la densidad y el crecimiento.

#### *Análisis de datos*

Para analizar los datos de la densidad de haces de *T. testudinum* y *S. filiforme* se utilizó una prueba de Kruskal Wallis. En el caso de los datos provenientes de la altura del dosel se utilizó una ANDEVA, tomando como variable la altura de las hojas de las parcelas experimentales comparadas con las de las parcelas control, para *T. testudinum* y *S. filiforme*. Debido a que las muestras de las parcelas no contenían haces de *H. wrightii* al finalizar el experimento no se analizaron.

## Resultados

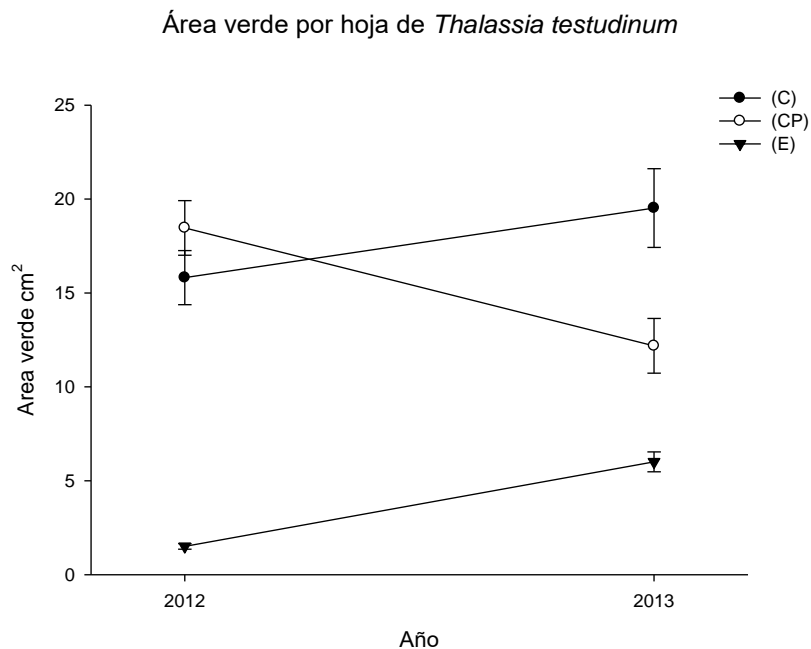
### I. Morfometría de los pastos marinos

#### *Thalassia testudinum*

El área verde de las hojas de *T. testudinum* mostró diferencias significativas en los tratamientos así como la interacción en el tiempo (Tabla 2-1, Figura 2-0-3).

| Fuente de la variación  | G. L. | F     | P        |
|-------------------------|-------|-------|----------|
| A) Parcelas             | 7,279 | 1.06  | 0.3470   |
| B) Tratamiento          | 2,286 | 67.43 | <0.0001* |
| C) Tiempo               | 1,287 | 0.38  | 0.5341   |
| D) Tiempo x Tratamiento | 2,286 | 8.90  | 0.0002*  |

**Tabla 2-1** Variación en el área fotosintética de las hojas de *T. testudinum* tras inhibir la herbivoría durante un año julio del 2012 a julio del 2013.



**Figura 2-0-3** Efecto de la inhibición de la herbivoría por tortugas sobre el área de las hojas de *Thalassia testudinum* sobre las parcelas control (C), controles de procedimiento (CP) y experimentales (E), durante el transcurso de un año julio del 2012 a julio del 2013.

El área verde de las hojas de *Thalassia testudinum* en la prueba de Tukey para los tratamientos por año encontramos diferencias significativas entre las parcelas control del 2013 y las parcelas control de procedimientos del 2013 ( $F_{(1,286)} = 7.4005$ ,  $P < 0.0220$ ) así como entre las mismas parcelas control de procedimientos entre el 2012 y el 2013 ( $F_{(1,286)} = 7.4005$ ,  $P < 0.0408$ ) (Tabla 2-2).

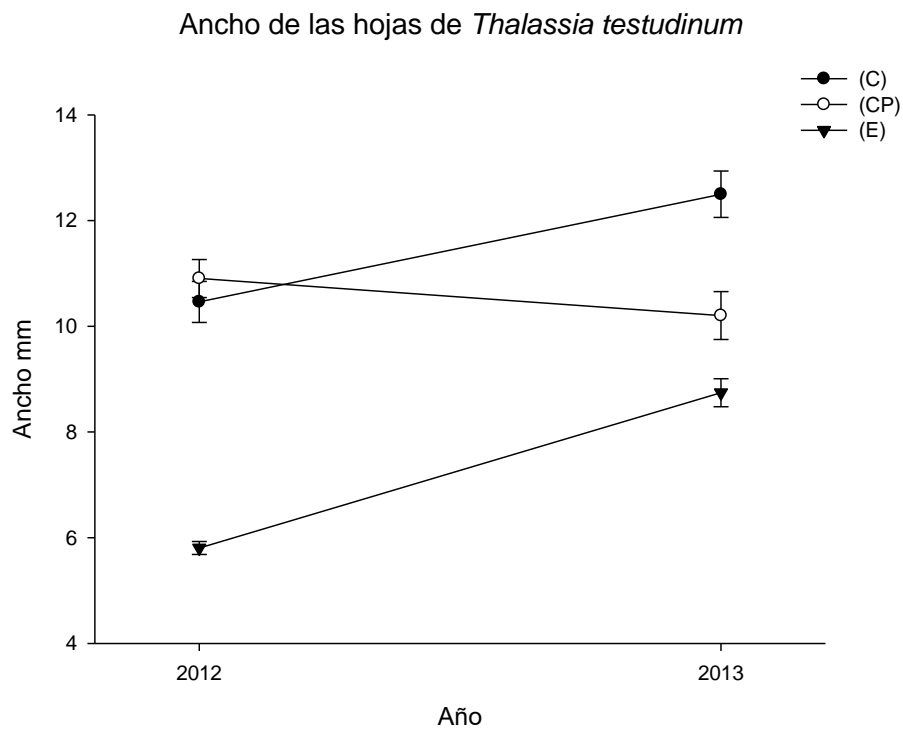
| Tratamiento |   |   |   |   | Mínimos cuadrados |
|-------------|---|---|---|---|-------------------|
| C,2012      | A |   |   |   | 15.79             |
| C,2013      | A |   |   |   | 19.58             |
| CP,2012     | A |   |   |   | 18.36             |
| CP,2013     |   | B | C |   | 12.18             |
| E,2012      |   |   |   | D | 1.38              |
| E,2013      |   |   | C | D | 5.87              |

**Tabla 2-2** Prueba de Tukey de mínimos cuadrados para el área fotosintética de *T. testudinum*. Los tratamientos que no están conectados con la misma letra tienen diferencias significativas. C) Control, CP) Control de procedimientos, E) Experimentales.

El ancho de las hojas de *Thalassia testudinum* mostró diferencias significativas tanto en los tratamientos como entre las parcelas así como el tiempo y su interacción con los tratamientos (Tabla 2-3, Figura 2-0-4).

| Fuente de la variación  | G. L. | F     | P        |
|-------------------------|-------|-------|----------|
| A) Parcelas             | 7,279 | 5.88  | 0.0031*  |
| B) Tratamientos         | 2,286 | 89.01 | <0.0001* |
| C) Tiempo               | 1,287 | 24.67 | <0.0001* |
| D) Tiempo x Tratamiento | 2,286 | 13.12 | <0.0001* |

**Tabla 2-3** Variación del ancho de las hojas de *T. testudinum* tras inhibir la herbivoría durante un año julio del 2012 a julio del 2013.

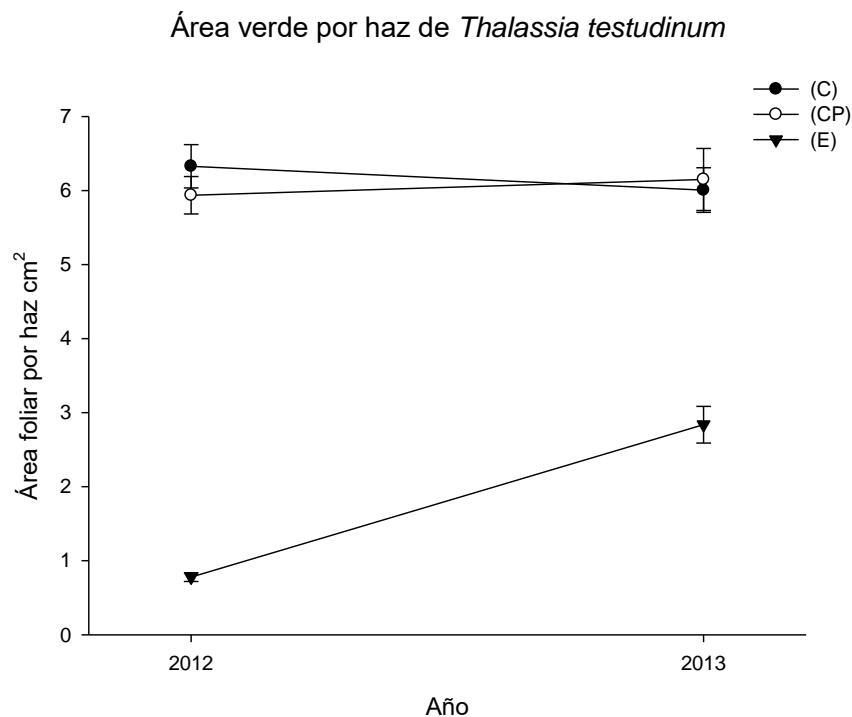


**Figura 2-0-4** Efecto de la inhibición de la herbivoría por tortugas sobre el ancho de las hojas de *Thalassia testudinum* sobre las parcelas control (C), controles de procedimiento (CP) y experimentales (E), durante el transcurso de un año julio del 2012 a julio del 2013.

El área verde por haz en *T. testudinum* presentó diferencias significativas entre los tratamientos y entre la relación de los tratamientos y su interacción con el tiempo. El tratamiento experimental aumentó el área foliar a más del doble a lo largo de un año. Los tratamientos control de procedimientos y control no sufrieron cambios significativos a través de un año (Tabla 2-4, Figura 2-0-5).

| Fuente de la variación  | G. L. | F     | P        |
|-------------------------|-------|-------|----------|
| A) Parcelas             | 7,129 | 0.25  | 0.7722   |
| B) Tratamiento          | 2,136 | 26.07 | <0.0001* |
| C) Tiempo               | 1,137 | 0.01  | 0.9850   |
| A) Tiempo x Tratamiento | 2,136 | 3.84  | 0.0237*  |

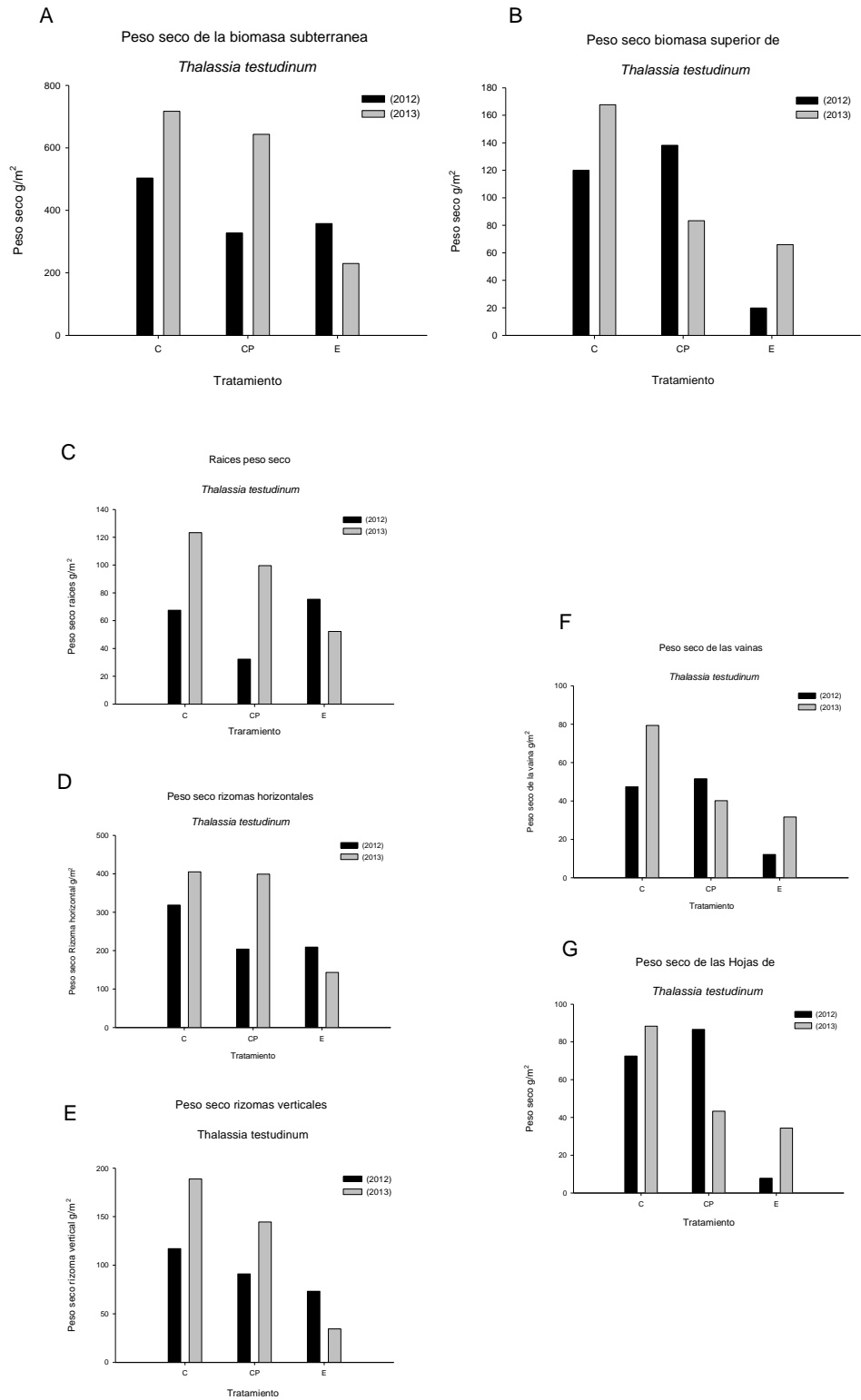
**Tabla 2-4** Variación del área fotosintética por haz de *T. testudinum* tras inhibir la herbivoría durante un año.



**Figura 2-0-5** Efecto de la inhibición de la herbivoría natural por tortugas sobre *Thalassia testudinum* en el área verde por haz sobre las parcelas control (C), controles de procedimiento (CP) y experimentales (E), durante el transcurso de un año julio del 2012 a julio del 2013.

El peso de las estructuras de *Thalassia testudinum* que se encuentran por bajo el sedimento (raíces, rizomas horizontales y verticales) en las parcelas con los tratamientos (C) y (CP) mostraron incrementos del 42.46% y 96.58% respectivamente al terminar el experimento, contrario a lo que se observó en las parcelas experimentales donde disminuyó 35.72% (Figura 2-0-6-A). El peso seco de las raíces de las parcelas (C) y (CP) aumentó un 82.62% y 208.18% respectivamente y disminuyó 30.61% en las parcelas experimentales (Figura 2-0-6-C). De forma similar, el peso seco de los rizomas horizontales aumentó en las parcelas (C) y (CP) en 27.07% y 95.71% respectivamente y se redujo 31.54% en las parcelas (E) (Figura 2-0-6-D). El peso seco de los rizomas verticales de las parcelas (C) y (CP) también aumentó un 61.21% y 58.9% respectivamente y disminuyó 52.94% en las parcelas experimentales (Figura 2-0-6-E).

El peso seco de las estructuras sobre el sedimento (vainas y hojas) en las parcelas bajo los tratamientos (C) y (E) registraron un incremento de 39.86% y 231.48%, a diferencia de las estructuras bajo el tratamientos (CP) que disminuyeron 39.64% (Figura 2-0-6-B). El peso seco de las vainas aumentó en las parcelas bajo los tratamientos (C) y (E) en 67.47% y 161.39% respectivamente y en las parcelas (CP) disminuyó 22.19% (Figura 2-0-6-F). El peso seco de las hojas también aumentó en 21.82% y 340.48% para el (C) y el (E) a diferencia de las parcelas (CP) en que disminuyó 50% (Figura 2-0-6-G).



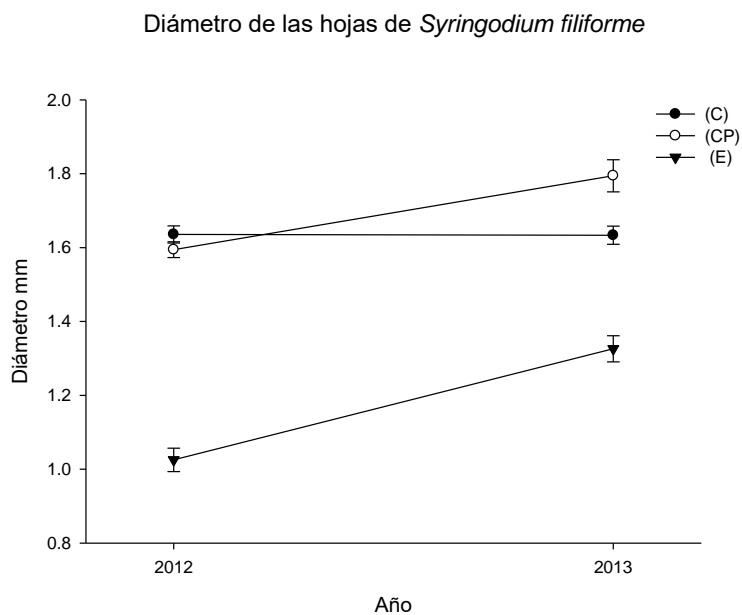
**Figura 2-0-6** Peso seco de las estructuras de los haces de *Thalassia testudinum* extraídos de las muestras núcleo del experimento de recuperación de la pradera. A) Peso seco de las estructuras por debajo del sedimento. B) Peso seco de las estructuras sobre el sedimento. C) Peso seco de las raíces. D) Peso seco de los rizomas horizontales. E) Peso seco de los rizomas verticales. F) Peso seco de las vainas. G) Peso seco de las hojas vivas.

## *Syringodium filiforme*

El diámetro de las hojas de *S. filiforme* mostró diferencias significativas entre los tratamientos, las parcelas, el tiempo y los tratamientos con la interacción del tiempo (Tabla 2-5, Figura 2-0-7).

| Fuente de la variación  | G. L. | F     | P        |
|-------------------------|-------|-------|----------|
| A) Parcelas             | 7,748 | 19.83 | <0.0001* |
| B) Tratamiento          | 2,753 | 87.45 | <0.0001* |
| C) Tiempo               | 1,754 | 60.48 | <0.0001* |
| D) Tratamiento x Tiempo | 2,753 | 11.44 | <0.0001* |

**Tabla 2-5** Variación del diámetro de las hojas de *S. filiforme* después de la inhibición de la herbivoría por un año.



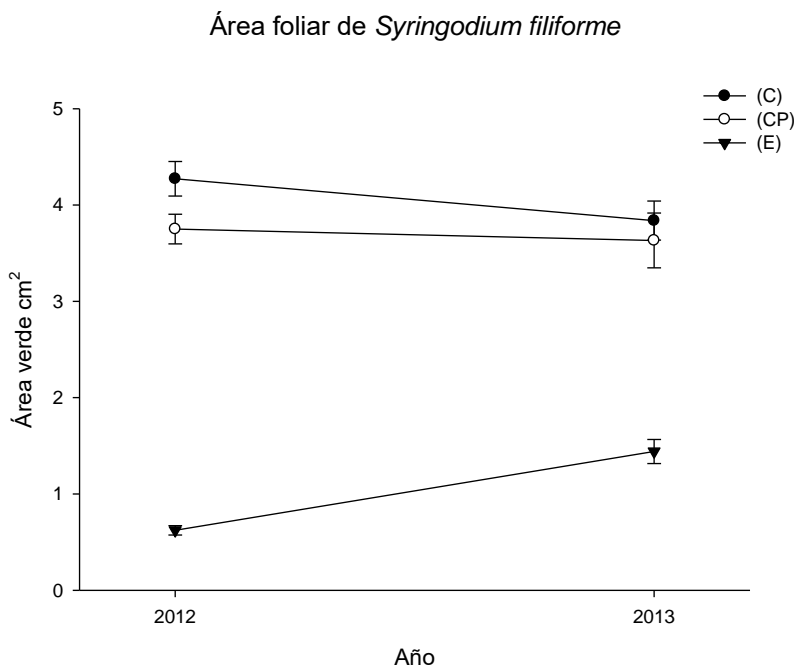
**Figura 2-0-7** Efecto de la inhibición de la herbivoría en el diámetro de las hojas de *Syringodium filiforme*. Sobre las parcelas control (C), controles de procedimiento (CP) y experimentales (E), durante el transcurso de un año julio del 2012 a julio del 2013. Los marcadores representan las medias del diámetro de las hojas de *Syringodium filiforme*  $\pm$ SD.



El área verde de las hojas de *Syringodium filiforme* mostró diferencias significativas entre los tratamientos, las parcelas y el tiempo con la interacción del tratamiento. Las parcelas experimentales mostraron incrementos en el área verde de las hojas mientras que los tratamientos control y control de procedimientos respectivamente se mostraron sin cambios significativos (Tabla 2-6, Figura 2-0-8).

| Fuente de la variación  | G. L. | F     | P        |
|-------------------------|-------|-------|----------|
| A) Parcelas             | 7,748 | 16.58 | <0.0001* |
| B) Tratamiento          | 2,753 | 49.01 | <0.0001* |
| C) Tiempo               | 1,754 | 3.52  | 0.0608   |
| D) Tiempo x Tratamiento | 2,753 | 4.28  | 0.0141*  |

**Tabla 2-6** Variación en el área fotosintética de las hojas de *S. filiforme* tras inhibir la herbivoría durante un año

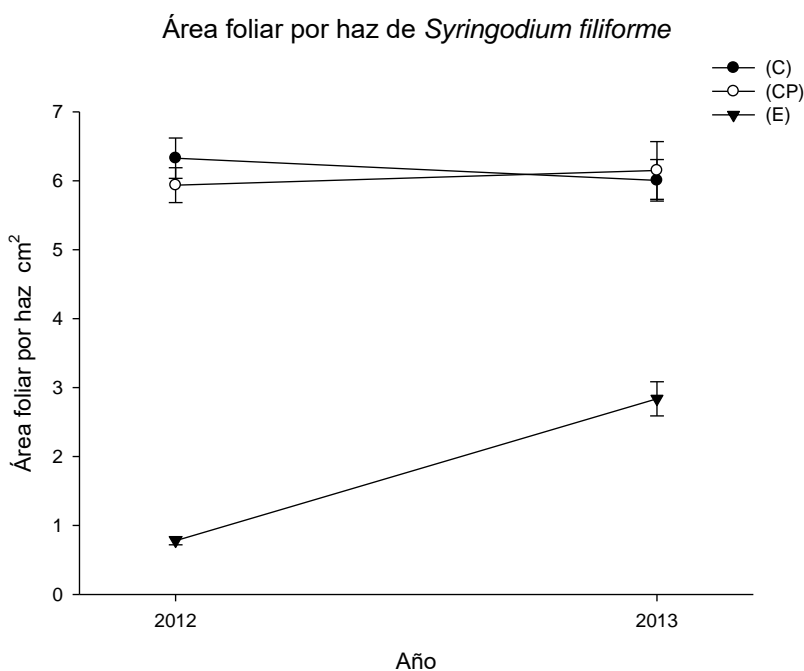


**Figura 2-0-8** Efecto de la inhibición de la herbivoría en el área de las hojas de *Syringodium filiforme*. Sobre las parcelas control (C), controles de procedimiento (CP) y experimentales (E), durante el transcurso de un año julio del 2012 a julio del 2013. Los marcadores representan las medias del área verde de las hojas de *Syringodium filiforme*  $\pm$ SD.

El área verde por haz de *Syringodium filiforme* mostró diferencias significativas entre los tratamientos, las parcelas, el tiempo y el efecto del tiempo aunado al tratamiento. Las parcelas experimentales aumentaron casi tres veces el área foliar por haz, mientras que las parcelas control y control de procedimientos se mantuvieron sin cambios significativos respectivamente durante un año (Tabla 2-7, Figura 2-0-9).

| Fuente de la variación  | G. L. | F     | P        |
|-------------------------|-------|-------|----------|
| A) Tratamientos         | 2,488 | 6.64  | 0.0014*  |
| B) Parcelas             | 8,482 | 52.42 | <0.0001* |
| C) Tiempo               | 1,489 | 11.75 | 0.0007*  |
| D) Tiempo x Tratamiento | 2,488 | 7.48  | 0.0006*  |

**Tabla 2-7** Variación en el área fotosintética por haz de *S. filiforme* tras inhibir la herbivoría durante un año



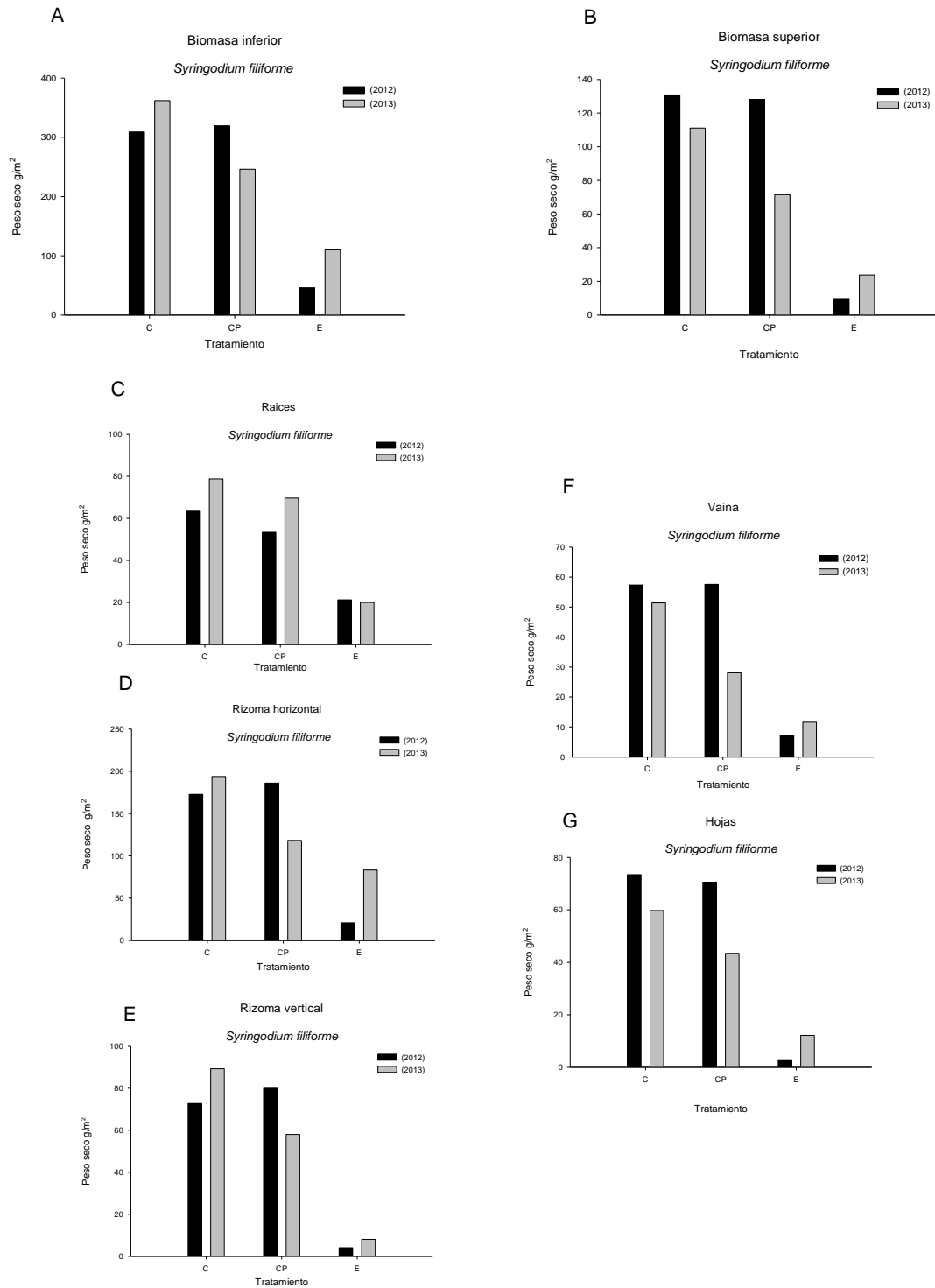
**Figura 2-0-9** Efecto de la inhibición de la herbivoría en el área de las hojas por haz en *Syringodium filiforme*. Sobre las parcelas control (C), controles de procedimiento (CP) y experimentales (E), durante el transcurso de un año julio del 2012 a julio del 2013. Los marcadores representan las medias del área foliar por haz de *Syringodium filiforme*  $\pm$ SD.

Las estructuras de *S. filiforme* que se encuentran bajo el sedimento (raíces, rizomas horizontales y verticales) en las parcelas con los tratamientos (C) y (E) mostraron incrementos del 17.1% y 141.4% respectivamente al terminar el experimento, contrario a lo que se observó en las parcelas (CP) donde disminuyó 23% (Figura 2-0-10-A). El peso seco de las raíces de las parcelas (C) y (CP) aumento un 24.14% y 30.5% respectivamente y disminuyó 5.8% en las parcelas experimentales (Figura 2-0-10-C). En cuanto a los rizomas horizontales el peso seco aumento en las parcelas (C) y (E) en 12.19% y 300% respectivamente y se redujo 36.4% en las parcelas (CP) (Figura 2-0-10-D). Para el peso seco de los rizomas verticales de las parcelas (C) y (E) aumento un 22.6% y 99.5% respectivamente y disminuyó 27.5% en las parcelas (CP) (Figura 2-0-10-E).

El peso seco de las estructuras sobre el sedimento (vainas y hojas) en las parcelas bajo los tratamientos (C) y (CP) registraron un decremento de 15% y 44.2%, a diferencia de las estructuras bajo el tratamientos (E) que aumentaron 142% (Figura 2-0-10-B). De acuerdo a lo obtenido el peso seco de las vainas disminuyó en las parcelas bajo los tratamientos (C) y (CP) en 10.4% y 51.3% respectivamente y en las parcelas (E) aumentó 59.1% (Figura 2-0-10-F). Para el peso seco de las hojas en el (C) y el (CP) disminuyó en 18.6% y 38.4% respectivamente, a diferencia de las parcelas (E) en que aumentó 380% (Figura 2-0-10-G).

### *Halodule wrightii*

No fue posible realizar pruebas estadísticas para los valores del ancho de las hojas o el área verde por haz debido a que los tamaños de muestra eran demasiado pequeños. Tampoco fue posible hacer una caracterización de los pesos secos ya que sólo se registró *H. wrightii* en dos parcelas.



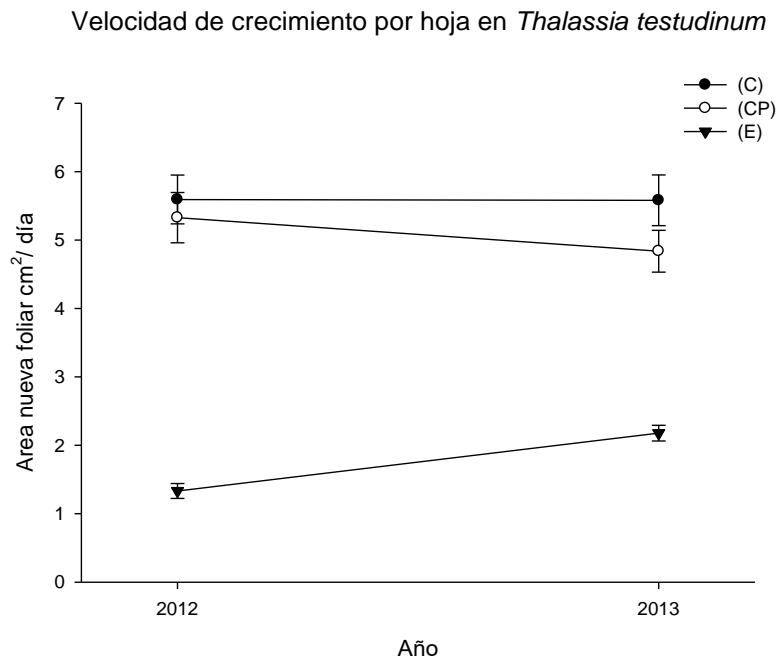
**Figura 2-0-10** Peso seco de las estructuras de los haces de *Syringodium filiforme* extraídos de las muestras núcleo del experimento recuperación de la pradera. A) Peso seco de las estructuras por debajo del sedimento. B) Peso seco de las estructuras sobre el sedimento. C) Peso seco de las raíces. D) Peso seco de los rizomas horizontales. E) Peso seco de los rizomas verticales. F) Peso seco de las vainas. G) Peso seco de las hojas vivas.

## II. Crecimiento de *Thalassia testudinum*

La tasa de crecimiento del área nueva por hoja de *T. testudinum* mostró diferencias significativas entre los tratamientos (Tabla 2-8, Figura 2-0-11). Para las parcelas experimentales la tasa de crecimiento aumentó 45%.

| Fuente de la variación  | G. L. | F     | P        |
|-------------------------|-------|-------|----------|
| A) Parcelas             | 6,530 | 0.95  | 0.4522   |
| B) Tratamiento          | 2,534 | 64.56 | <0.0001* |
| C) Tiempo               | 1,535 | 0.10  | 0.7505   |
| A) Tiempo x Tratamiento | 2,534 | 2.22  | 0.1091   |

**Tabla 2-8** Variación de la velocidad de crecimiento del área fotosintética por hoja de *T. testudinum* después de la inhibición de la herbivoría por un año.



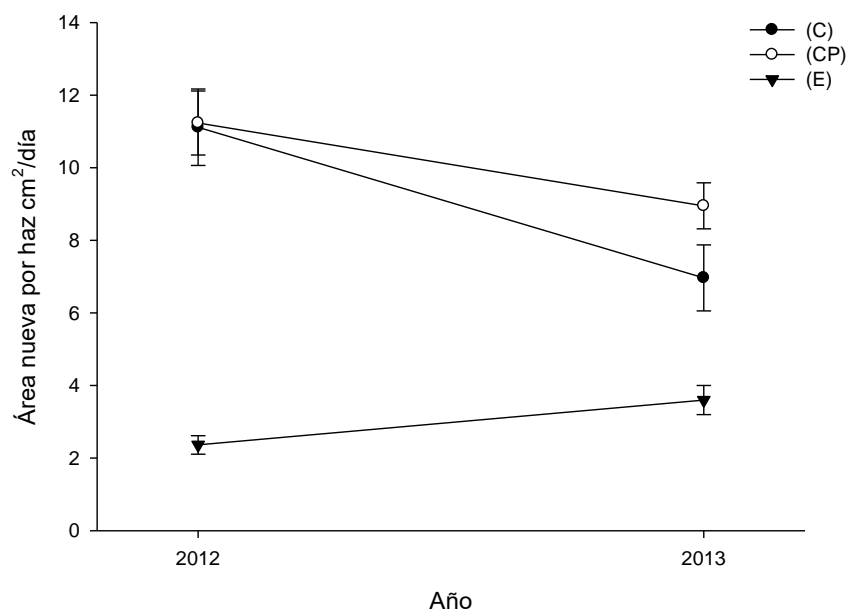
**Figura 2-0-11** Efecto de la inhibición de la herbivoría sobre el crecimiento del área nueva por hoja de *T. testudinum* en las parcelas control (C), controles de procedimiento (CP) y experimentales (E), durante el transcurso de un año julio del 2012 a julio del 2013. Los marcadores representan las medias del área nueva foliar por día de *T. testudinum*  $\pm$ SD.

La velocidad de crecimiento del área nueva por haz de *Thalassia testudinum* mostró diferencias significativas entre los tratamientos el tiempo y los tratamientos y su interacción con el tiempo (Tabla 2-9, Figura 2-0-12). La velocidad de tratamiento en las parcelas experimentales aumentó. Para las parcelas control disminuyó en el transcurso de un año.

| Fuente de la variación  | G. L. | F     | P        |
|-------------------------|-------|-------|----------|
| A) Parcelas             | 6,209 | 0.41  | 0.8681   |
| B) Tratamiento          | 2,213 | 29.10 | <0.0001* |
| C) Tiempo               | 1,214 | 5.34  | 0.0217*  |
| D) Tiempo x Tratamiento | 2,213 | 3.69  | 0.0264*  |

**Tabla 2-9** Variación de la velocidad de crecimiento del área fotosintética por haz de *T. testudinum* después de la inhibición de la herbivoría por un año

Velocidad de crecimiento de área por haz en *Thalassia testudinum*

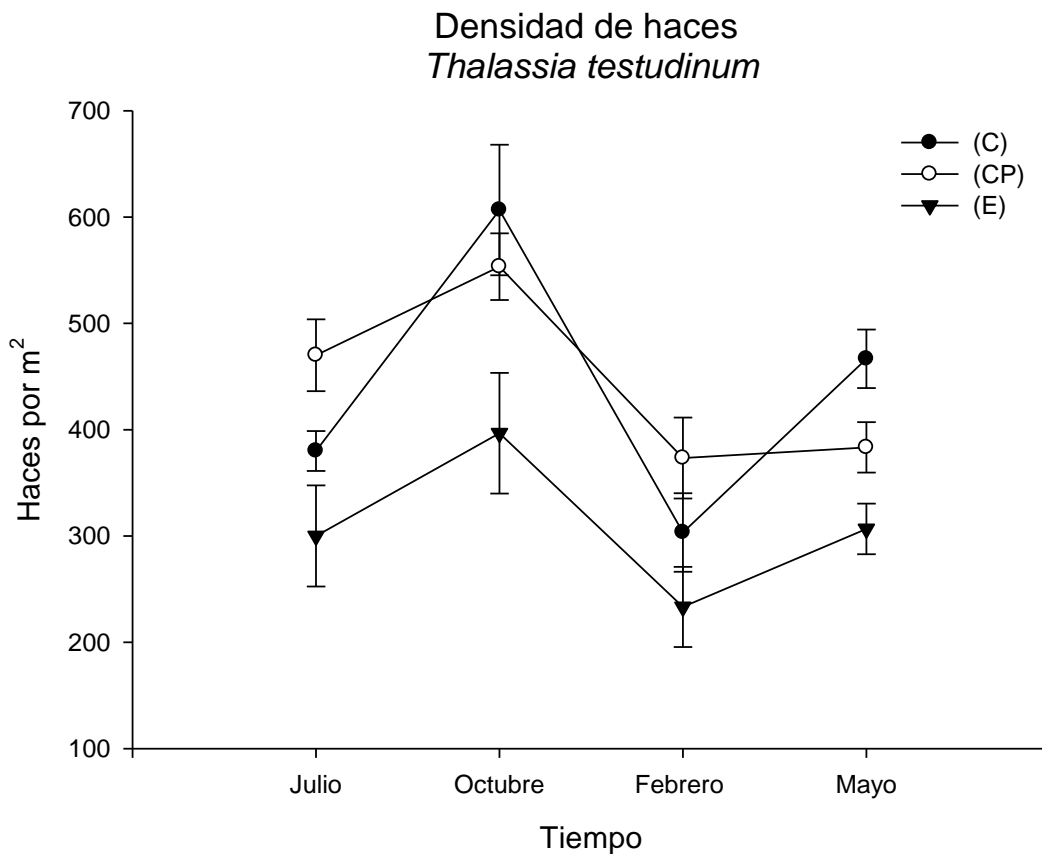


**Figura 2-0-12** Efecto de la inhibición de la herbivoría sobre el crecimiento del área nueva por haz de *T. testudinum* en las parcelas control (C), controles de procedimiento (CP) y experimentales (E), durante el transcurso de un año julio del 2012 a julio del 2013. Los marcadores representan las medias de la velocidad de crecimiento del área nueva por haz  $\pm$ SD.

### III. Desarrollo de la pradera

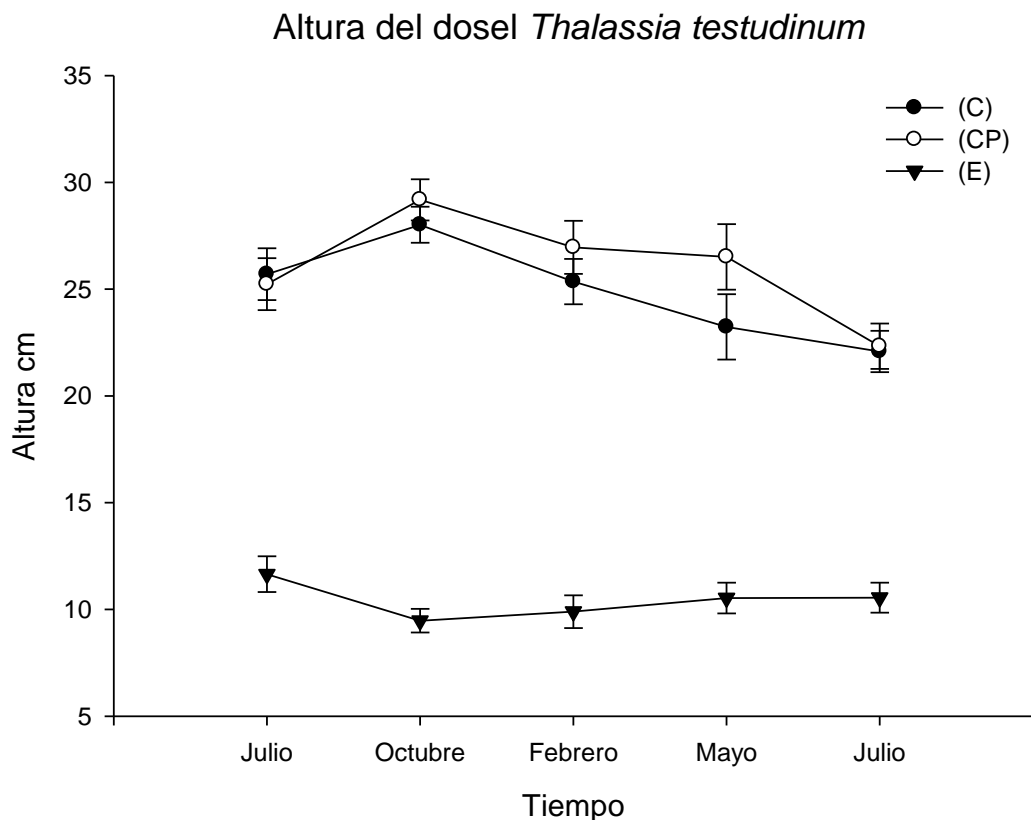
#### *Thalassia testudinum*

La densidad de haces de *T. testudinum* en las parcelas control al finalizar el experimento fue significativamente diferente ( $X^2_{(3, N=15)} = 18.4399, P = 0.0004$ , Figura 2-0-13) y mostró un incremento del 22.8%. En las parcelas (CP) la densidad fue significativamente diferente disminuyendo un 18.4% ( $X^2_{(3, N=15)} = 16.0157, P = 0.0011$ , Figura 2-0-13). Las parcelas bajo el tratamiento experimental no mostró diferencias significativas ( $X^2_{(3, N=15)} = 6.5656, P = 0.0871$ , Figura 2-0-13) en la densidad de haces por metro cuadrado.



**Figura 2-0-13** Densidad de haces por metro cuadrado de *Thalassia testudinum* bajo el efecto de la inhibición de la herbivoría natural por tortugas. El experimento se realizó entre el verano del 2012 y el verano del 2013 en las parcelas control (C), controles de procedimiento (CP) y experimentales (E). Los marcadores representan las medias por fecha del número de haces por metro cuadrado  $\pm$ SD.

La altura del dosel de *T. testudinum* entre las parcelas control al inicio y al final del experimento fue significativamente diferente ya que disminuyó en 14% ( $F_{(14,434)} = 5.9285$ ,  $P < 0.0153$ , Figura 2-0-14). La altura del dosel no tuvo diferencias significativas entre las parcelas (CP) al inicio y al final del experimento ( $F_{(14,434)} = 3.8223$ ,  $P < 0.0512$ , Figura 2-0-14). No hay diferencias significativas entre los tratamientos experimentales al inicio y final del experimento ( $F_{(14,434)} = 0.5474$ ,  $P < 0.4598$ , Figura 2-0-14).

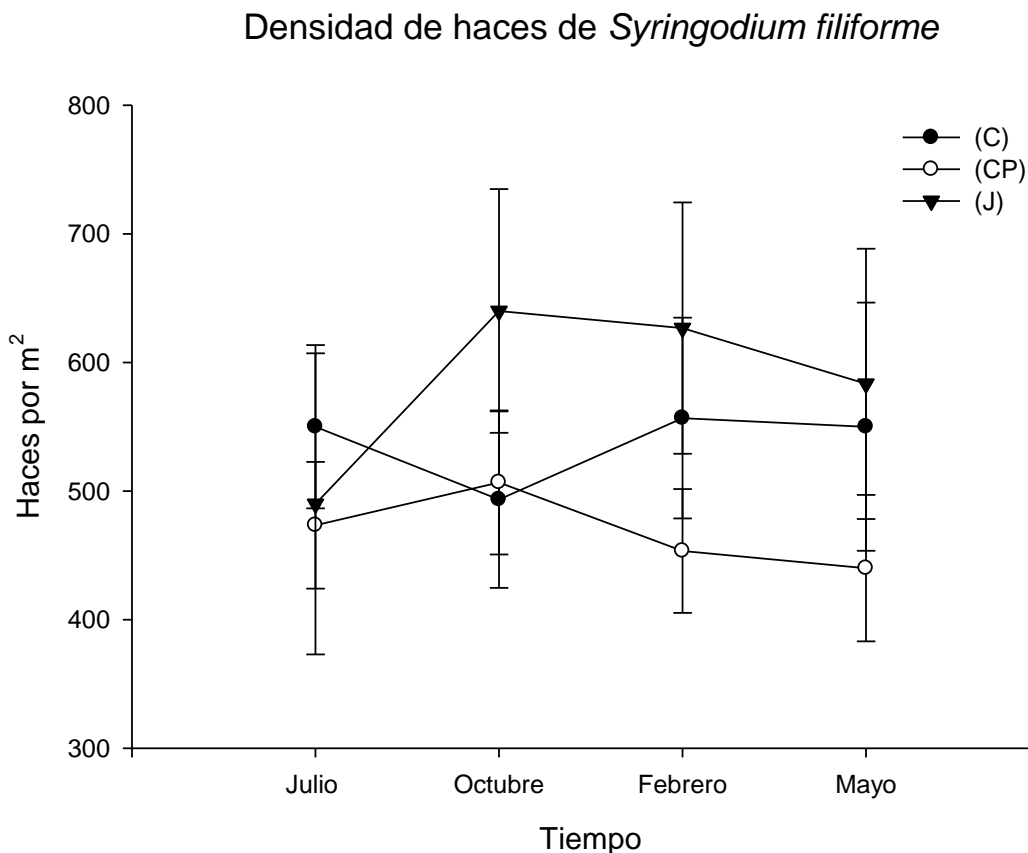


**Figura 2-0-14** Efecto de la inhibición de la herbivoría sobre la altura del dosel de *T. testudinum* en las parcelas control (C), controles de procedimiento (CP) y experimentales (E), durante el transcurso de un año julio del 2012 a julio del 2013. Los marcadores representan las medias de la altura de las hojas de *T. testudinum* por fecha  $\pm$ SD.



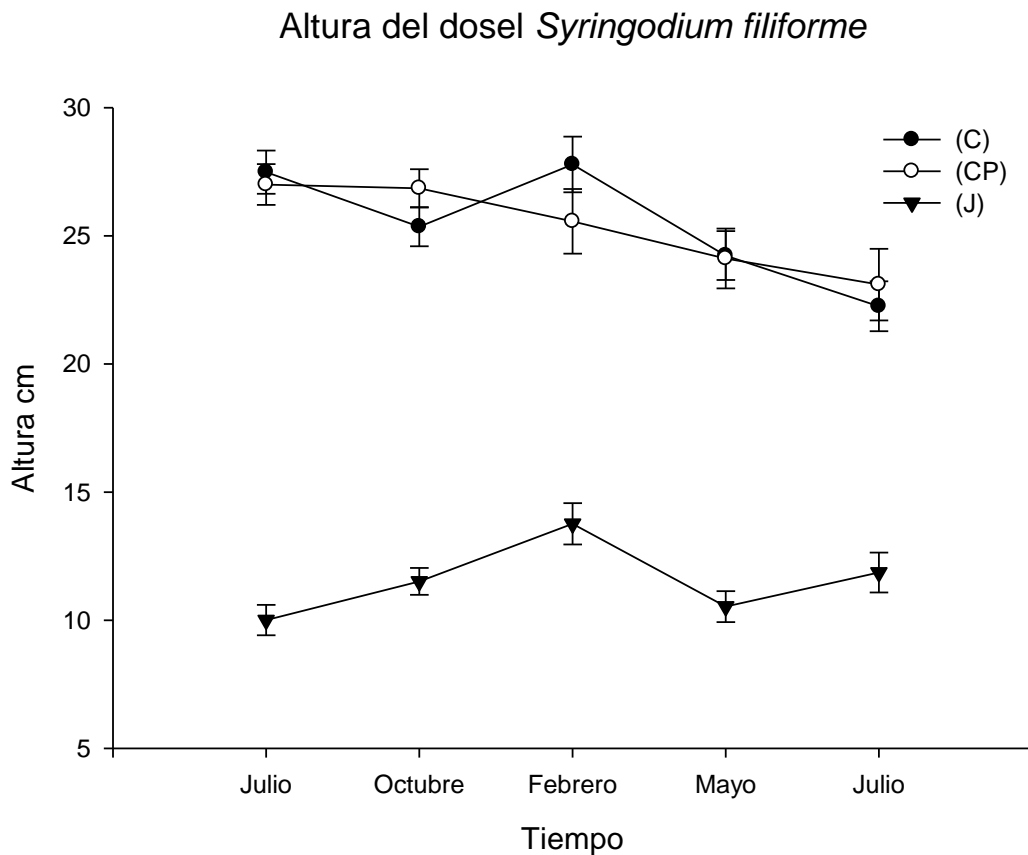
### *Syringodium filiforme*

La densidad de haces de *S. filiforme* en las parcelas control al finalizar el experimento no presentan diferencias significativas ( $X^2_{(3, N=15)} = 0.3839, P = 0.9436$ , Figura 2-0-15). En las parcelas (CP) la densidad de haces no tuvo diferencias significativas ( $X^2_{(3, N=15)} = 1.0547, P = 0.7880$ , Figura 2-0-15). Las parcelas bajo el tratamiento experimental no mostró diferencias significativas ( $X^2_{(3, N=15)} = 2.2082, P = 0.5303$ , Figura 2-0-15) en la densidad de haces por metro cuadrado.



**Figura 2-0-15** Densidad de haces por metro cuadrado de *Syringodium filiforme* bajo el efecto de la inhibición de la herbivoría natural por tortugas. El experimento se realizó entre el verano del 2012 y el verano del 2013 en las parcelas control (C), controles de procedimiento (CP) y experimentales (E). Los marcadores representan las medias de la densidad de haces por metro cuadrado  $\pm$ SD

La altura del dosel de *S. filiforme* entre las parcelas control al inicio y al final del experimento presentan diferencias significativas ( $F_{(14,435)} = 16.1798$ ,  $P < 0.0001$ , Figura 2-0-16). La altura del dosel tiene diferencias significativas entre las parcelas (CP) al inicio y al final del experimento ( $F_{(14,435)} = 9.0163$ ,  $P < 0.0028$ , Figura 2-0-16). No hay diferencias significativas entre los tratamientos experimentales al inicio y final del experimento ( $F_{(14,435)} = 2.0438$ ,  $P < 0.1535$ , Figura 2-0-16).



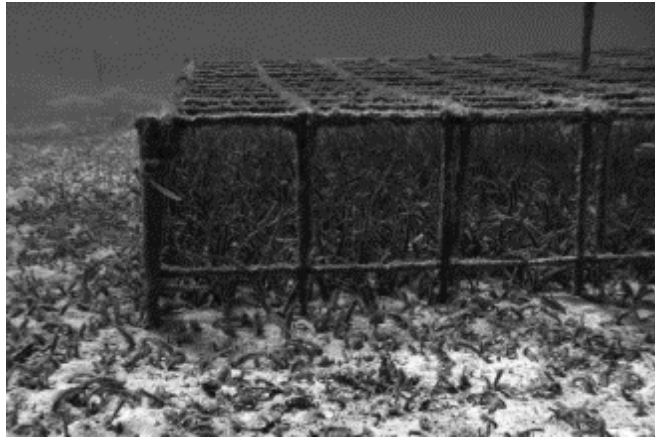
**Figura 2-0-16** Efecto de la inhibición de la herbivoría sobre la altura del dosel de *S. filiforme* en las parcelas control (C), controles de procedimiento (CP) y experimentales (E), durante el transcurso de un año julio del 2012 a julio del 2013. Los marcadores representan las medias de la altura de las hojas  $\pm$ SD.

## Discusión

Las parcelas experimentales mostraron signos de recuperación, como el incremento en el ancho y la superficie de las hojas de *Thalassia testudinum* y *Syringodium filiforme* confirmando nuestra hipótesis de que el cambio en el ancho de las hojas por estrés es reversible, adquiriendo un ancho similar al de las hojas de sus alrededores que se encuentran libre de estrés (Williams 1988a).

La recuperación de la pradera se puede observar en los resultados de peso seco de *T. testudinum*. También se observó el incremento en la biomasa sobre el sedimento (vainas y hojas) que concuerda con los resultados obtenidos por (Fourqurean *et al.* 2010b). El incremento de la biomasa inferior (raíces y rizomas) en las parcelas control y control de procedimiento se puede explicar cómo almacenamiento de reservas y expansión del área de absorción. El aumento más drástico se da en el peso seco de las raíces. La disminución de la biomasa inferior en las parcelas experimentales nos habla de una inversión de reservas en material fotosintético. Los carbohidratos solubles son utilizados en el crecimiento y regeneración de los tejidos fotosintéticos durante los periodos de baja producción fotosintética (Dawes & Lawrence 1980). La recuperación en *S. filiforme* se pudo observar en el incremento del área fotosintética, lo cual no había sido descrito en experimentos previos.

A diferencia del estudio realizado por Fourqurean *et al.* (2010b), en nuestro estudio tomamos como factor el efecto de sombra que crean las jaulas sobre la pradera. Las jaulas son de acero y este material es propenso para que diversos organismos (algas, moluscos, bacterias) lo colonicen y reduzcan la apertura de la malla. Al colocar las jaulas sobre la pradera provocan un efecto de sombra (Figura 2-0-17) lo cual puede afectar el crecimiento. Durante el transcurso del experimento limpiamos las jaulas por lo menos una vez cada dos meses pero no logramos evitar este efecto sobre la pradera tal como lo reflejan los resultados del área nueva por haz y por hoja en *T. testudinum*. En consecuencia recomendamos limpiar las jaulas con un menor tiempo de diferencia o tomar en cuenta este efecto negativo sobre el crecimiento.



**Figura 2-0-17** Efecto de sombra de la jaula sobre la pradera. Tomado de (Fourqurean *et al.* 2010a).

La ausencia de efectos negativos por la sombra de las jaulas en *S. filiforme* se puede atribuir a que esta especie es más tolerante a los cambios de luz durante las diferentes estaciones del año (Dawes & Lawrence 1980).

La desaparición de *H. wrightii* de las parcelas durante el experimento, puede deberse a la competencia interespecífica ya que al finalizar el experimento solamente estaba presente en las parcelas experimentales y control pero no en las parcelas control de procedimiento, por lo que podemos concluir que su desaparición no se debe a un efecto directo de la sombra provocado por la jaula.

Las hojas de *T. testudinum* en las parcelas experimentales mostraron un incremento significativo en la tasa de crecimiento. Al terminar el experimento, las parcelas experimentales presentan valores dos y media veces menores a los de las parcelas control o control de procedimiento. En el 2005 Moran y Bjorndal realizaron un experimento de poda simulada en las Bahamas donde realizaron podas manuales cada dos meses durante un año y medio. Al finalizar el experimento no registraron cambios significativos en la tasa de crecimiento.

A pesar de utilizar la técnica recomendada por Kowalski *et al.* (2009) para el muestreo del crecimiento de *H. wrightii* y *S. filiforme* no pudimos obtener datos confiables para ser analizados. Recomendamos utilizar otros métodos debido a que es sumamente difícil llevar a cabo esta metodología con éxito utilizando equipo SCUBA si las condiciones climáticas no

son ideales. Las técnicas descritas por Kowalski *et al.* (2009) indican que las hojas de *S. filiforme* y *H. wrightii* sean podadas a una altura determinada y posteriormente se corten de nuevo, recuperando el fragmento de las hojas que creció durante este intervalo (siete días en nuestro experimento). El problema radica en el momento de la recolección de las hojas por varios motivos; las hojas son muy pequeñas y esto dificulta su visibilidad bajo el agua, sobre todo si el mar está turbio, al ser tan pequeñas resulta difícil cortarlas y guardarlas adecuadamente sin perder ninguna, las hojas vivas de las dos especies pero sobre todo las de *S. filiforme* tiene flotabilidad positiva, lo cual aumenta el riesgo de perderlas de vista rápidamente si no se toman con sumo cuidado. Si agregamos a esto que el mar está en constante movimiento es casi seguro que la recolección de las hojas de estas dos especies no se realice de forma correcta.

En nuestro trabajo no encontramos incrementos significativos en el número de haces por unidad de área en los tratamientos experimentales, lo que contradice lo encontrado por Fourqurean *et al.* (2010b) en Bermuda donde el número de haces se incrementa en las parcelas bajo el tratamiento de recuperación.

La altura del dosel de la pradera después de un año de la inhibición de la herbivoría por tortugas no mostró diferencias significativas en *T. testudinum* o *S. filiforme*. En el caso particular de *T. testudinum* la altura del dosel al finalizar el experimento es dos veces más alta en los controles que en las parcelas experimentales por lo que la recuperación completa de la pradera está lejos de cumplirse en este periodo.

A la luz de la recuperación y manejo de las praderas bajo herbivoría por tortugas, sabemos que un año de la inhibición de la herbivoría es insuficiente para que la pradera se recupere. Para resolver la pregunta de ¿cuánto tiempo es necesario para la recuperación total de la pradera? sería deseable continuar con las mediciones no destructivas para alcanzar el punto en el cual las reservas de los rizomas no estén en decremento y poder estimar mejor el tiempo. Hasta Abril del 2016 se siguen monitoreando las jaulas y todavía no hay una recuperación completa (com. pers. Isis Martínez).

## Conclusiones Generales

A continuación se presentan las conclusiones organizadas en capítulos, así como nuevas aportaciones que pueden abonar a próximas investigaciones.

Como se describe en el capítulo 1, se encontró que la simulación de herbivoría por medio de la poda con tijeras tiene el mismo impacto sobre las dimensiones foliares del pasto marino *Thalassia testudinum* que el ramoneo natural de tortugas marinas. Si bien esta técnica fue útil para esta especie, no se recomienda utilizarla para especie de menores dimensiones, como *Halodule wrightii* y *Syringodium filiforme*, pues la dificultad técnica que implica recolectar las muestras provoca errores en el muestreo.

Además, la simulación de herbivoría no afectó la densidad de las flores ni el éxito reproductivo de *Thalassia testudinum*; lo que confirma que la interacción entre las tortugas y los pastos marinos es muy estrecha.

Por otro lado, se encontró que el tamaño de las flores de *Thalassia testudinum* bajo herbivoría por tortugas es menor. Esto puede deberse a un efecto directo de la herbivoría o a la erosión producto de ésta. La diferencia en dimensiones florales en parcelas sin y con ramoneo probablemente evita el consumo de las flores y frutos por las tortugas marinas.

Del capítulo 2 se concluye que la recuperación de una pradera después de haber sido ramoneada por las tortugas tardará más de 1 año, que fue el periodo de este estudio.

Aunque el estudio de la ecología de los pastos marinos es extenso y existen muchos trabajos al respecto, el estudio de las interacciones, sobre todo de los herbívoros y los pastos marinos, es menor. Esta investigación pretende abonar conocimiento a esta última vertiente de la ecología.

## Bibliografía

- Ackerman J.D. (2006). Sexual Reproduction of Seagrasses: Pollination in the Marine Context. In: A. W. D. Larkum et al. (eds.), *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer, pp. 89-109.
- Agostini S., Desjobert J. & Pergent G. (1998). Distribution of phenolic compounds in the seagrass *Posidonia oceanica*. *Phytochemistry*.
- Allgeier J., Yeager L. & Layman C. (2013). Consumers regulate nutrient limitation regimes and primary production in seagrass ecosystems. *Ecology*.
- André J., Gyuris E. & Lawler I.R. (2005). Comparison of the diets of sympatric dugongs and green turtles on the Orman Reefs, Torres Strait, Australia. *Wildlife Research*, 32, 53-62.
- Arceo-Gómez G., Parra-Tabla V. & Navarro J. (2009). Changes in Sexual Expression as Result of Defoliation and Environment in a Monoecious Shrub in Mexico: Implications for Pollination. *Biotropica*, 41, 435-441.
- Begon M., Townsend C. & Harper J. (2006). *Ecology. From individuals to ecosystems*. 4 edn. Blackwell Publishing.
- Bjorndal K. (1997). Foraging ecology and nutrition of sea turtles. In: *The biology of sea turtles* (eds. Lutz P, Musick J & Wyneken J). CRC Press Boca Ratón Florida, pp. 200-230.
- Bjorndal K.A. (1980). Nutrition and grazing of the green turtle *Chelonia mydas*. *Mar. Biol.*, 56, 147-154
- Bjorndal K.A. & Jackson J.B.C. (2003). Roles of sea turtles in marine ecosystems: reconstructing the past. In: *Biology of sea turtles* (eds. Lutz P, Musick J & Wyneken J). Biology of sea turtles Boca Ratón Florida.
- Boege K. & Marquis R.J. (2005). Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 441-448.
- Bourque B.J., Berger W.H., Peterson C.H., Botsford L.W., Kirby M.X., Estes J.A., Cooke R., Lange C.B., Kidwell S. & Jackson J.B. (2001). Historical Overfishing and the Recent Collapse of Coastal Ecosystems. In: American Association for the Advancement of Science.
- Breadmore K.N. & Kirk W.D.J. (1998). Factors affecting floral herbivory in a limestone grassland. *Acta Oecol*, 19, 501-506.
- Burgess K.H. (1991). Florivory: the ecology of flower feeding insects and their host plants. In: Harvard University.
- Burkholder D., Heithaus M., Fourqurean J., Wirsing A. & Dill L. (2013). Patterns of top-down control in a seagrass ecosystem: could a roving apex predator induce a behaviour-mediated trophic cascade? *The Journal of animal ecology*, 82, 1192-1202.
- Caruso C.M. (2000). Competition for pollination influences selection on floral traits of *Ipomopsis aggregata*. *Evolution*, 54, 1546-1557.
- Cebrián J., Duarte C. & R N. (1998). Leaf growth response to simulated herbivory: a comparison among seagrass species. *Journal of Experimental ...*
- Cook C.K. (1990). *Aquatic plant book*. SPB Academic Publishers, The Hague, The Netherlands.
- Cyr H. & Face M.L. (1993). Magnitude and patterns of herbivory in aquatic and terrestrial ecosystems.
- Chaloupka M., Bjorndal K.A., Balazs G.H. & Bolten A.B. (2008a). Encouraging outlook for recovery of a once severely exploited marine megaherbivore. *Glob Ecol Biogeogr*, 17, 297-304.

- Chaloupka M., Bjorndal K.A., Balazs G.H., Bolten A.B., Ehrhart L.M., Limpus C.J., Sukanuma H., Trøng S. & Yamaguchi M. (2008b). Encouraging outlook for recovery of a once severely exploited marine megaherbivore. *Global Ecology and Biogeography*, 17, 297-304.
- Christianen M. & Herman P. (2014). Habitat collapse due to overgrazing threatens turtle conservation in marine protected areas. ... *of the Royal ...*
- Christianen M.J., Govers L.L., Bouma T.J., Kiswara W., Roelofs J.G., Lamers L.P. & van Katwijk M.M. (2012). Marine megaherbivore grazing may increase seagrass tolerance to high nutrient loads. *Journal of Ecology*, 100, 546-560.
- Dawes C., Bird K., Durako M., Goddard R. & Hoffman... W. (1979). Chemical fluctuations due to seasonal and cropping effects on an algal-seagrass community. *Aquatic Botany*.
- Dawes C. & Lawrence J. (1980). Seasonal changes in the proximate constituents of the seagrasses <i>Thalassia testudinum</i>, <i>Halodule wrightii</i>. and <i>Syringodium filiforme</i>. *Aquatic Botany*.
- Domning D. (2001). Sirenians, seagrasses, and Cenozoic ecological change in the Caribbean. *Palaeogeography*.
- Estes J.A., Terborgh J., Brashares J.S., Power M.E., Berger J., Bond W.J., Carpenter S.R., Essington T.E., Holt R.D. & Jackson J.B. (2011). Trophic downgrading of planet Earth. *science*, 333, 301-306.
- Ferretti F., Worm B., Britten G.L., Heithaus M.R. & Lotze H.K. (2010). Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean. *Ecology letters*, 13, 1055-1071.
- Fourqurean J.W., Manuel S., Coates K.A., Kenworthy W.J. & Smith S.R. (2010a). Effects of excluding sea turtle herbivores from a seagrass bed: Overgrazing may have led to loss of seagrass meadows in Bermuda. *Mar Ecol Prog Ser*, 419, 223-232.
- Fourqurean J.W., Manuel S., Coates K.A., Kenworthy W.J. & Smith S.R. (2010b). Effects of excluding sea turtle herbivores from a seagrass bed: Overgrazing may have led to loss of seagrass meadows in Bermuda. *Marine Ecology Progress Series*, 419.
- Heck K.L., Hays G. & Orth R.J. (2003). Critical evaluation of the nursery role hypothesis for seagrass meadows *Marine Ecology Progress Series*, 253, 123-136.
- Heck K.L. & Valentine J.F. (2007). The primacy of top-down effects in shallow benthic ecosystems. *Estuaries and Coasts*, 30, 371-381.
- Heithaus M.R. (2013). Predators, prey, and ecological roles of sea turtles. In: *The biology of sea turtles* (eds. Wyneken J, Lohmann KJ & Musick JA). CRC Press Boca Ratón FL, pp. 249-285.
- Heithaus M.R., Alcoverro T., Arthur R., Burkholder D.A., Coates K.A., Christianen M.J.A., Kelkar N., Manuel S.A., Wirsing A.J., Kenworthy W.J. & Fourqurean J.W. (2014). Seagrasses in the age of sea turtle conservation and shark overfishing. *Frontiers in Marine Science*, 1.
- Heithaus M.R., Wirsing A.J. & Dill L.M. (2012). The ecological importance of intact top-predator populations: a synthesis of 15 years of research in a seagrass ecosystem. *Marine and Freshwater Research*, 63.
- Hernández A.L.M. & van Tussenbroek B.I. (2014). Patch dynamics and species shifts in seagrass communities under moderate and high grazing pressure by green sea turtles. *MEPS*, 517, 143-157.
- Jiménez-Durán K. (2004). *Desarrollo y dispersión de frutos y semillas de Thalassia testudinum Banks ex konig (Hydrocharitaceae)*. UNAM, Posgrado en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, México.
- Juenger T. & Bergelson J. (1997). Pollen resource limitation of compensation to herbivory in Scarlet Gilia, *Ipomopsis aggregata*. *Ecology*, 78.
- Juenger T. & Bergelson J. (2000). Does early season browsing influence the effect of self-pollination in Scarlet Gilia? *Ecology*, 81.



- Kelkar N., Arthur R., Marba N. & Alcoverro T. (2013). Green turtle herbivory dominates the fate of seagrass primary production in the Lakshadweep islands (Indian Ocean). *Marine Ecology Progress Series*, 485.
- Kelly M.D. & Kenneth L.H. (2013). Species-specific effects of prior grazing on the palatability of turtlegrass. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 440.
- Kowalski J., DeYoe H. & Krull... C. (2009). Comparison of leaf-clipping and leaf-piercing techniques as applied to the seagrass *Syringodium filiforme*. *Bulletin of Marine ...*
- Krupnick G.A., Weis A.E. & Campbell D.R. (1999). THE CONSEQUENCES OF FLORAL HERBIVORY FOR POLLINATOR SERVICE TO ISOMERIS ARBOREA. *Ecology*, 80, 125-134.
- Lal A., Arthur R., Marbà N., Lill A.W.T. & Alcoverro T. (2010). Implications of conserving an ecosystem modifier: Increasing green turtle (*Chelonia mydas*) densities substantially alters seagrass meadows. *Biological Conservation*, 143, 2730-2738.
- Lee K. & Dunton K. (1997). Effect of *in situ* light reduction on the maintenance, growth and partitioning of carbon resources in *Thalassia testudinum* banks ex König. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*.
- Lefebvre L.W., Reid J.P., Kenworthy W. & Powell J. (2000). Characterizing Manatee Habitat Use and Seagrass Grazing in Florida and Puerto Rico: Implications for Conservation and Management. *Pacific Conservation Biology*, 5, 289-298.
- Lot A., Medina R. & Chiang F. (2013). *Plantas acuáticas mexicanas una contribución a la Flora de México*. UNAM, Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, C.P: 04510 México, Distrito Federal.
- Lubchenco J. & Gaines S. (1981). A unified approach to marine plant-herbivore interactions. I. Populations and communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*.
- Marquis R. (1992). The selective impact of herbivores. In: *Plant resistance to herbivores and pathogens: ecology, evolution, and genetics* (eds. Fritz RS & Simms EL). University of Chicago Press, pp. 301-325.
- McCall A.C. & Irwin R.E. (2006). Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology Letters*, 9, 1351-1365.
- McMillan C., Zapata O. & Escobar L. (1980). Sulphated phenolic compounds in seagrasses. *Aquatic Botany*.
- Merino M.I. & Otero D.L. (1991). *Atlas Ambiental costero. Puerto Morelos Quintana Roo*. ICMYL, UNAM, México.
- Moran K. & Bjorndal K. (2005a). Simulated green turtle grazing affects structure and productivity of seagrass pastures. *Marine Ecology Progress Series*.
- Moran K.L. & Bjorndal K.A. (2005b). Simulated green turtle grazing affects structure and productivity of seagrass pastures. *Mar Ecol Prog Ser*, 305, 235 - 247.
- Mothershead K. & Marquís R. (2000). Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant-pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. *Ecology*, 81.
- Muhila M. (2011). La herbivoría de las flores masculinas de tres especies de pastos marinos en la laguna arrecifal de Puerto Morelos In: *Ciencias del Mar y Limnología*. Universidad Nacional Autónoma de México México, p. 138.
- Nacken M. & Reise K. (2000). Effects of herbivorous birds on intertidal seagrass beds in the northern Wadden Sea. *Helgoland Marine Research*, 54, 87-94.
- Painter R.H. (1958). Resistance of plants to insects. *Annual review of entomology*, 3, 267-290.
- Parra-Tabla V., Rico-Gray V. & Carbajal M. (2004). Effect of defoliation on leaf growth, sexual expression and reproductive success of *Cnidoscopus aconitifolius* (Euphorbiaceae). *Plant Ecology*, 173, 153-160.

- Philbrick C.T. & Les D.H. (1996). Evolution of Aquatic Angiosperm Reproductive Systems What is the balance between sexual and asexual reproduction in aquatic angiosperms? *Bioscience*, 46, 813-826.
- Piazzini L., Balestri E. & Cinelli F. (2000). Grazing of Inflorescences of the Seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *Botanica Marina*, 43.
- Prado P. & Heck K.L. (2011). Seagrass selection by omnivorous and herbivorous consumers: determining factors. *Mar Ecol Prog Ser*, 429, 45-55.
- Preen A. (1995). Impacts of dugong foraging on seagrass habitats: observational and experimental evidence for cultivation grazing. *Marine Ecology Progress Series*, 124, 201-213.
- Rodríguez-Martínez R.E., Ruíz-Rentería F., van Tussenbroek B., Barba-Santos G., Escalante-Mancera E., Jordán-Garza G. & Jordán-Dahlgren E. (2010). Environmental state and tendencies of the Puerto Morelos CARICOMP site, Mexico. *Revista de biología tropical*, 58, 23-43.
- Silliman B.R. & Zieman J. (2001). Top-down control of *Spartina alterniflora* production by periwinkle grazing in a Virginia saltmarsh. *Ecology*, 82, 2830-2845.
- Siska E.L., Pennings S.C., Buck T.L. & Haniska M.D. (2002). Latitudinal variation in palatability of salt-marsh plants: which traits are responsible? *Ecology*, 83, 3369-3381.
- Stowe K.A., Marquis R.J., Hochwender C.G. & Simms E.L. (2000). The evolutionary ecology of tolerance to consumer damage. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 565-595.
- Strauss S.Y. & Irwin R.E. (2004). Ecological and evolutionary consequences of multispecies plant-animal interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 435-466.
- Thayer G.W., Bjorndal K.A., Ogden J.C., Williams S.L. & Zieman J.C. (1984). Role of Larger Herbivores in Seagrass Communities. *Estuaries*, 7, 351-376.
- Thomas M.A., Christopher E.T., Michelle R. & Jessica B. (2008). Wound-induced accumulations of condensed tannins in turtlegrass, *Thalassia testudinum*. *Aquatic Botany*, 89.
- Tiffin P. (2002). Competition and time of damage affect the pattern of selection acting on plant defense against herbivores. *Ecology*, 83, 1981-1990.
- Tiffin P. & Inouye B.D. (2000). Measuring tolerance to herbivory: accuracy and precision of estimates made using natural versus imposed damage. *Evolution*, 54, 1024-1029.
- Valentine J., Fennel E. & Madhavan... S. (2004). Effects of simulated herbivory on nitrogen enzyme levels, assimilation and allocation in *Thalassia testudinum*. *Aquatic Botany*.
- Valentine J. & Heck K. (1999). Seagrass herbivory: evidence for the continued grazing of marine grasses. *Marine Ecology Progress ...*
- Valentine J.F. & Duffy J.E. (2006a). The Central Role of GRazing in Seagrass Ecology In: *Seagrasses: biology, ecology, and conservation* (eds. Larkum A, Orth R & Duarte C).
- Valentine J.F. & Duffy J.E. (2006b). The central role of grazing in seagrass ecology. In: *Seagrasses: Biology, ecology and conservation* (ed. Larkum AWDO, Robert J.; Duarte, Carlos). Springer Netherlands, pp. 463-501
- van Tussenbroek B.I., Santos M.G.B., Wong J.G.R., Dijk J.K.v. & Waycott M. (2010). *Guía de los pastos marinos del Atlántico oeste A guide to The tropical seagrasses of the Western Atlantic*. UNAM, México.
- Verges A., Becerro M.A., Alcoverro T. & Romero J. (2007). Experimental evidence of chemical deterrence against multiple herbivores in the seagrass *Posidonia oceanica*. *Mar Ecol Prog Ser*, 343, 107-114.
- Vergés A., Pérez M., Alcoverro T. & Romero J. (2008). Compensation and resistance to herbivory in seagrasses: induced responses to simulated consumption by fish. *Oecologia*, 155, 751-760.
- Waycott M. & Les H.D. (2000). Current perspectives on marine angiosperm evolution. *Biol. Mar. Medit*, 7, 160-163.

- Weiner J. (2004). Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6, 207-215.
- Williams S. (1988a). *Thalassia testudinum* productivity and grazing by green turtles in a highly disturbed seagrass bed. *Marine Biology*.
- Williams S. & Heck K. (2001). Seagrass community ecology. *Marine community ecology*.
- Williams S.L. (1988b). *Thalassia testudinum* productivity and grazing by green turtles in a highly disturbed seagrass bed. *Marine Biology*, 98.
- Zamora R., Hódar J. & Gómez J. (1999). *Plant-herbivore interaction: beyond a binary vision*. Marcel Dekker Inc, New York.
- Zapata O. & McMillan C. (1979). Phenolic acids in seagrasses. *Aquatic Botany*.
- Zieman J., Iverson R. & Ogden J. (1984a). Herbivory effects on *Thalassia testudinum* leaf growth and nitrogen content. *Marine ecology. Progress series*.
- Zieman J.C., Iverson R.L. & Ogden J.C. (1984b). Herbivory effects on *Thalassia testudinum* leaf growth and nitrogen content. *Marine Ecology*, 15, 151-158.