



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

**CAMBIOS EN LA PRADERA SUBMARINA ARRECIFAL EN RESPUESTA
AL ENRIQUECIMIENTO DE NUTRIENTES. IDENTIFICACIÓN DE
BIOINDICADORES EN DIFERENTES FASES DEL PROCESO DE
TRANSFORMACIÓN DEL HÁBITAT, INCLUYENDO BIOINDICADORES
TEMPRANOS DE DETERIORO AMBIENTAL POR EUTROFIZACIÓN**

TESIS

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO ACADÉMICO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA MARINA)**

PRESENTA:

M. en C. ROBERTO VELÁZQUEZ OCHOA

TUTORA PRINCIPAL

DRA. SUSANA ENRÍQUEZ DOMÍNGUEZ

**(UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, INSTITUTO DE CIENCIAS DEL
MAR Y LIMNOLOGÍA, PUERTO MORELOS)**

COMITÉ TUTOR:

DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO

(FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM)

DR. LORENZO ÁLVAREZ FILIP

**(UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES,
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, PUERTO MORELOS)**

DRA. HILDA PATRICIA LEÓN TEJERA

(FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM)

DR. ERNESTO GARCÍA MENDOZA

**(CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR DE
ENSENADA, CICESE)**

MÉXICO, CD. MX., NOVIEMBRE DE 2023



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



**CAMBIOS EN LA PRADERA SUBMARINA ARRECIFAL EN RESPUESTA
AL ENRIQUECIMIENTO DE NUTRIENTES. IDENTIFICACIÓN DE BIO-
INDICADORES EN DIFERENTES FASES DEL PROCESO DE
TRANSFORMACIÓN DEL HÁBITAT, INCLUYENDO BIO-INDICADORES
TEMPRANOS DE DETERIORO AMBIENTAL POR EUTROFIZACIÓN**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:

M. en C. ROBERTO VELÁZQUEZ OCHOA

TUTORA PRINCIPAL

DRA. SUSANA ENRÍQUEZ DOMÍNGUEZ

(UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES, INSTITUTO DE CIENCIAS DEL
MAR Y LIMNOLOGÍA, PUERTO MORELOS)

COMITÉ TUTOR:

DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO

(FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM)

DR. LORENZO ÁLVAREZ FILIP

(UNIDAD ACADÉMICA DE SISTEMAS ARRECIFALES,
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, PUERTO MORELOS)

DRA. HILDA PATRICIA LEÓN TEJERA

(FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM)

DR. ERNESTO GARCÍA MENDOZA

(CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR DE
ENSENADA, CICESE)

MÉXICO, CD. MX., NOVIEMBRE DE 2023

Dedicatoria

A mi familia:

A Julia Ochoa, mi madre, la tierra firme y el faro.

A mis hermanos, los dos corsarios que siempre me acompañan.

A Karla Mejía, mi chaleco salvavidas y la brújula.

A la memoria de mi padre, el barco hundido.

A la memoria de mis tíos: José Ochoa y Esther Ramírez.

Agradecimientos

Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México (PCMyL-UNAM) por permitirme realizar mis estudios de posgrado en esta institución. También agradezco por el apoyo económico para la realización de una estancia nacional de investigación.

Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT) por la beca otorgada para realizar esta tesis doctoral (CVU: 491378).

Al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM a su personal académico, docente y administrativo.

Al proyecto FORCE, Future of Reefs in Changing Environments (PFP7-FORCE-244161) y al proyecto institucional del ICMYL-UNAM otorgados a la Dra. Susana Enríquez que financiaron el desarrollo de este trabajo.

A la Dra. Susana Enríquez, directora de esta investigación, por la confianza puesta en mí para realizar el proyecto, por la paciencia, por sus enseñanzas, por la valiosa y completa disposición para discutir cualquiera duda en cualquier momento, por haberme compartido sus ideas, y por ayudarme a desarrollar un pensamiento crítico. Siempre estaré agradecido.

A los miembros de mi comité tutorial: Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo, Dr. Lorenzo Álvarez Carillo, Dra. Hilda Patricia León Tejera y Dr. Ernesto García Mendoza, gracias por el tiempo dedicado, por el apoyo, por sus comentarios y sugerencias durante el desarrollo del proyecto.

Al Dr. Jorge Meave del Castillo por la revisión tan exhaustiva del manuscrito final que contribuyó a mejorar la redacción, así como por sus consejos.

A mis compañeros y amigos del grupo de fotobiología, Román, Wiebke, Tim, Luis, Salvador, Tati, Brandon, Fernanda, Montse, Isabel, Kelly, que contribuyeron en la realización del proyecto, tanto en el trabajo de campo como en el trabajo de laboratorio, muchas gracias.

Al Dr. Román M. Vásquez Elizondo por las enseñanzas, por el tiempo dedicado, por darme hospedaje cuando lo necesité, por haber desarrollado gran parte del proyecto codo a codo conmigo, por ser como un hermano mayor para mí. Siempre estaré agradecido.

Al personal académico y administrativo de la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales (UASA) en Puerto Morelos.

Al M. en C. Fernando Negrete Soto, al M. en C. Edgar Escalante Mancera y al M. en I. Miguel A. Gómez Reali por el curso de buceo, y ayuda en los trabajos de campo.

Al capitán Amauri Mendoza y al capitán Mario May también por la ayuda en las salidas de campo.

A Miguel A. Gómez Reali y a Gustavo Villareal por la ayuda en las videoconferencias y por la disponibilidad para revisar y reparar los equipos electrónicos.

A la M. en C. Laura Celis Gutiérrez, responsable de la biblioteca de la UASA, por proporcionarme material bibliográfico durante el desarrollo de la tesis y por la ayuda en la realización de trámites.

Al Dr. Martín F. Soto Jiménez por permitirme realizar una estancia de investigación en el laboratorio de isótopos estables del ICMYL-UNAM en la Unidad Académica Mazatlán, por el apoyo, asesoría y uso de laboratorio para la realización de los análisis de nutrientes.

A la Dra. Julia Ochoa Izaguirre por su ayuda en la identificación de las especies macroalgas y en los análisis de nutrientes.

A mi familia, especialmente a mi madre que sin su apoyo moral y económico, no hubiera podido terminar este proyecto.

A mis hermanos que nunca han dudado en apoyarme y siempre han estado al pendiente de mi vida.

A Karla Mejía, gracias por todo el amor, y por la infinita paciencia. Sin ti tampoco hubiera podido terminar este proyecto.

A mis compañeros y amigos de la UASA y de la vida, por la amistad y el apoyo moral.

Finalmente, agradezco que se logró materializar una obra que llevaba años soñando.

Índice

Resumen:	7
Abstract:	9
1. Capítulo 1: Marco teórico	12
1.1 Introducción	13
1.1.1 Características de las comunidades de macrófitas bentónicas	16
1.1.2 Respuestas diferenciales a la variación ambiental de la disponibilidad de nutrientes.....	18
1.1.3 Sucesión en la comunidad de especies dominantes e indicadores de fertilidad.....	19
1.1.4 Análisis comparativo morfofuncional (<i>trait-based approach</i>)	21
1.1.5 Ecosistema de estudio: la pradera marina arrecifal	22
1.2 Justificación e importancia	26
1.3 Antecedentes	28
1.3.1 Respuesta de las praderas marinas al enriquecimiento de nutrientes.....	29
1.3.2 Monitoreo de praderas marinas en el Caribe mexicano.....	30
1.3.3 Caracterizaciones de nutrientes en el Caribe mexicano	32
1.4 Hipótesis	34
1.5 Objetivos	35
1.5.1 Objetivo general	35
1.5.2 Objetivos específicos	36
1.6 Materiales y métodos	37
1.6.1 Descripción del área de estudio.....	37
1.6.2 Selección de sitios de muestreo	40
1.7 Esquema general de la tesis	42
1.8 Literatura citada	47
2. Capítulo 2: Caracterización ambiental del estado de las lagunas arrecifales del Caribe mexicano	65
Resumen	66
2.1. Introducción	66
2.2 Material y métodos	70
2.2.1 Área de estudio.....	70
2.2.2 Selección de sitios de muestreo	70
2.2.3 Caracterización ambiental de nutrientes y del contenido de materia orgánica.....	72
2.2.4 Caracterización de la composición elemental e isotópica del tejido de macrófitas	73
2.2.5 Revisión bibliográfica y recopilación de datos.....	74
2.2.6 Análisis estadístico.....	75
2.3 Resultados	76
2.3.1 Variabilidad ambiental de las condiciones tróficas de la costa del Caribe mexicano	76
2.3.2 Composición elemental e isotópica de las hojas de <i>T. testudinum</i>	82
2.3.3 Comparación de muestreos antes y durante una marea masiva de <i>Sargassum</i> en Huache	88

2.3.4	Comparación general de la variación ambiental del Caribe mexicano.....	89
2.4	Discusión.....	91
2.5.	Conclusiones.....	97
2.6	Literatura citada.....	99
3.	Capítulo 3: Caracterización de la variabilidad de la pradera marina de <i>Thalassia testudinum</i> en respuesta al enriquecimiento de nutrientes. Análisis de su potencial como bioindicador de deterioro ambiental.....	108
	Resumen.....	109
3.1	Introducción.....	110
3.2	Materiales y métodos.....	114
3.2.1	Área de estudio y localidades muestreadas.....	114
3.2.2	Caracterización de los atributos morfofuncionales de la comunidad de macrófitas bentónicas	115
3.2.3	Caracterización de la composición elemental e isotópica del tejido de macrófitas bentónicas	117
3.2.4	Determinaciones ópticas del tejido o talo de macrófitas bentónicas.....	120
3.2.5	Caracterización fisiológica de especies representativas de la comunidad de macrófitas bentónicas.....	120
3.2.6	Estimación de la eficiencia máxima cuántica de la fotosíntesis y los requerimientos mínimos cuánticos.....	122
3.2.7	Estado trófico de las praderas marinas del Caribe Mexicano.....	122
3.2.8	Búsqueda bibliográfica y recopilación de datos.....	122
3.2.9	Análisis estadístico.....	123
3.3.	Resultados.....	124
3.3.1	Variabilidad de la comunidad de macrófitos.....	124
3.3.2	Variabilidad del contenido elemental de nutrientes y la señal isotópica de N en la comunidad de macrófitas bentónicas.....	129
3.3.3	Variación de las propiedades ópticas de especies representativas de la comunidad de macrófitas.....	141
3.3.4	Variación de la fisiología fotosintética de especies representativas de la comunidad de macrófitas de la pradera de <i>Thalassia testudinum</i>	144
3.3.5	Variación de los requerimientos mínimos de luz.....	146
3.3.6	Variabilidad de la fisiología fotosintética en función de los cambios en la disponibilidad ambiental de nutrientes.....	147
3.3.7	Variabilidad del tamaño por área por peso y SLA de los organismos.....	154
3.3.8	Variabilidad estructural del constructor del hábitat <i>Thalassia testudinum</i>	157
3.3.9	Identificación de seis tipos de praderas marinas integrando los cambios tróficos en el hábitat y los cambios estructurales y funcionales observados en la comunidad de macrófitas.....	159
3.4	Discusión y conclusiones.....	166
3.5	Literatura citada.....	176
4.	Capítulo 4: Respuesta de la pradera marina de <i>Thalassia testudinum</i> al incremento de la fertilidad en el hábitat. Fases del proceso de eutrofización y bioindicadores ambientales.....	185
	Resumen:.....	186

4.1 Introducción	188
4.2 Material y método	192
4.3 Resultados y discusión.....	193
4.3.1 Variación del morfotipo de <i>Thalassia testudinum</i> a lo largo de un gradiente ambiental de eutrofización en el Caribe mexicano.....	193
4.3.2 Variabilidad de los tipos de praderas marinas identificadas a lo largo de un gradiente ambiental de enriquecimiento de nutrientes	200
4.3.3 Cambios de LAI con la profundidad	204
4.3.4 Implicaciones funcionales de los cambios estructurales de <i>Thalassia testudinum</i>	208
4.3.6 Modelo de transformación de la pradera marina inducido por el incremento de la fertilidad 216	
4.4 Conclusiones	219
4.5 Literatura citada.....	222
Conclusiones generales.....	228
Literatura citada	232
Anexos.....	233
Anexos del Capítulo 2	233
Anexo 1. Localidades y estaciones muestreadas sobre la costa en la región sur en el periodo 2016-2018.	233
Anexo 2. Resumen de los métodos utilizados para determinar las concentraciones de nutrientes en agua de mar y el contenido de materia orgánica en sedimentos.	233
Anexo 3. Localidades de media laguna y arrecife posterior muestreadas entre 1999 y 2002 incluidas en este estudio.....	235
Anexo 4. Localidades de costa muestreadas entre 1999 y 2002 incluidas en este estudio.....	236
Anexo 5. Comparativo de las concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto y fósforo inorgánico disuelto de la columna de agua y del agua intersticial de los sedimentos de acuerdo con el periodo y región de colecta. Se excluye la zona de costa.	237
Anexo 6. Promedio de las concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto y fósforo inorgánico disuelto en la columna de agua y en el agua intersticial de los sedimentos en distintas localidades del Caribe mexicano.....	238
En zona, la letra R se refiere al arrecife posterior, L se refiere a la media laguna y C la costa.	238
Anexo 7. Resultados de un ANOVA de dos vías entre regiones y zonas de diferentes localidades del Caribe Mexicano en el periodo 2016-2018, aplicado a las concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto y fósforo inorgánico disuelto en columna de agua y agua intersticial de los sedimentos.	239
Anexo 8. Asociación de variación entre las concentraciones de NH_4^+ y las concentraciones de NID. (A) Asociación de variación caracterizada en la columna de agua (μM). (B) Asociación de variación caracterizada en el agua intersticial (μM).....	240
En la figura (A) Se encontró una asociación lineal entre NH_4^+ y DIN, $Y = 2.83 + 0.96642x$, $R^2 = 0.95$, $p < 0.05$; mientras que en la figura (B) se observó una asociación lineal entre NH_4^+ y DIN, $Y = 5.3031 + 0.956706x$, $R^2 = 0.96$, $p < 0.05$	240
Anexo 9. Promedio de las diferentes especies del nitrógeno inorgánico agrupados por región y zona para la época 2016-2018.....	240
Anexo 10. (A). Asociación entre la concentración de NID en el agua en función de la variación del contenido de materia orgánica acumulada en los sedimentos. Anexo 10B. Asociación entre las concentraciones de NID en el agua de poro del sedimento en función del contenido de materia orgánica acumulada en sedimentos marinos. En la figura (A) la línea negra continua describe un ajuste de modelo no lineal ($R^2 = 45$, $p < 0.05$) aplicado únicamente para las muestras caracterizadas en el periodo 2016-18, mientras que en la figura (B) la línea negra continua describe un ajuste no lineal del	

modelo ($R^2 = 58$, $p < 0.05$). Se incluyen valores de costa para años anteriores para otras localidades del Mar Caribe.	241
Anexo 11. Comparativo de las concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto y fósforo inorgánico disuelto en Huache, antes (verano-2017) y durante (verano-2018) una llegada masiva de Sargazo pelágico.	242
Anexo 12. Compilado de las concentraciones de nutrientes en diferentes localidades del Caribe mexicano en diferentes épocas de colecta.	243
Anexo 13. Esquema de la trayectoria de la degradación de la materia orgánica y la interacción de las concentraciones de nutrientes en sedimentos anóxicos y óxicos. Esquema tomado de Rabalais (2002).	245
Anexos del Capítulo 3	246
Anexo 1. Estaciones de muestreo caracterizadas en este estudio en el periodo 2016-2018.	246
Anexo 2. Protocolo utilizado para la determinación de las propiedades ópticas de especies representativas de la comunidad de macrófitas bentónicas.	248
Anexo 3. Especies, localidades y fecha de colecta, y temperatura a las que se realizaron le determinaron distintos parámetros mediante curvas fotosíntesis-irradiancia en macrófitas bentónicas de las praderas de <i>T. testudinum</i> en el periodo 2016-2018.	252
El símbolo \checkmark confirma la determinación de los parámetros señalados.	252
Anexo 4. Metodología utilizada para la determinación de Curvas P-E en plantas acuáticas. Se describen a detalle los protocolos para la determinación de Curvas P-E descritos en Enríquez <i>et al.</i> (2002), Cayabyab y Enríquez (2007) y Enríquez <i>et al.</i> (2019) y ajustados para este estudio.	255
Anexo 5. Praderas marinas caracterizadas en Puerto Morelos Sur en 2013.	257
Anexo 6. Listado de especies de macrófitos bentónicos de las praderas marinas del Caribe mexicano identificadas en este estudio en diferentes localidades y épocas.	258
La x denota presencia mientras que el 0 denota ausencia de la especie en la localidad muestreada.	258
Anexo 7. (A) Número de especies identificadas de acuerdo a su grupo ecológico y taxonómico de las praderas marinas del Caribe mexicano. (B) Biomasa relativa de la comunidad de macrófitas de las praderas marinas del Caribe mexicano en diferentes épocas de colecta.	260
Anexo 8. Resultados de ANOVA de dos vías para probar las diferencias entre regiones y zonas en la diversidad de especies de la comunidad de macrófitas de las praderas marinas en el periodo 2016-2018.	260
Anexo 9. Resultados de la prueba de análisis de similitudes (ANOSIM) mediante comparaciones por pares de la composición y abundancia de especies de la comunidad de macrófitas de las praderas marinas entre los periodos de colecta, sin considerar factores como región y/o zonación.	261
Anexo 10. Resultados de la prueba de análisis de similitudes (ANOSIM) mediante comparaciones por pares de la composición y abundancia de especies de la comunidad de macrófitas de las praderas marinas entre los periodos de colecta, sin considerar factores como región y/o zonación.	261
Anexo 11. Porcentaje de la varianza total explicada por cada uno de los autovalores del análisis de componentes principales. En negritas se destacan las correlaciones más altas (carga $> \pm 0,1$) entre parámetros y componentes principales.	262
Anexo 12. Resultados del análisis SIMPER (porcentajes de similitud) mostrando únicamente las especies que contribuyeron mayormente a la similitud/ disimilitud entre periodos de colecta y que en su conjunto explican más del 70% de las diferencias.	263
Anexo 13. Resultados del análisis SIMPER (porcentajes de similitud) mostrando únicamente las especies que contribuyeron mayormente a la similitud/ disimilitud entre regiones y zonas de colecta en el periodo 2016-2018 y que en su conjunto explican más del 70% de las diferencias.	264
Anexo 14. Resultados de la ANCOVA para determinar diferencias entre los interceptos y pendientes de las asociaciones de variación entre el contenido de N en función del contenido de C almacenado en el tejido o talo de las macrófitas bentónicas.	267
Anexo 15. Parámetros (ecuación), coeficiente de determinación- R^2 y probabilidad asociada-p) describiendo la asociación lineal del contenido de N en función del contenido de C en el tejido de	

macrófitas bentónicas del Caribe mexicano caracterizadas en este estudio de acuerdo con su capacidad para almacenar N.....	268
Anexo 16. (A) Asociación de la variabilidad del contenido elemental de P en función del contenido de C en hojas de <i>T. testudinum</i> . (B) Asociación de la variabilidad del contenido elemental de P en función del contenido de N en hojas de <i>T. testudinum</i>	269
Anexo 17. Promedio de la absorptancia del talo (A_{PAR}) y de la absorptancia en el pico rojo de la clorofila <i>a</i> (Absorptancia, A_{675}).....	270
Anexo 18. Descriptores que describen la asociación fotosíntesis vs. Irradiancia (Curvas P-E) en especies de macrófitas bentónicas de las praderas marinas de <i>T. testudinum</i>	271
Anexo 19. Respuesta fotosintética a la luz (curvas P vs E por unidad de área) de tres especies representativas de la comunidad de macrófitas de bentónicas de las praderas marinas de <i>T. testudinum</i> colectadas en Puerto Morelos Norte (Limonos).	272
Anexo 20. Atributos que describen la asociación fotosíntesis vs. Irradiancia (Curvas P-E) en especies de macrófitas bentónicas de las praderas marinas de <i>T. testudinum</i> por localidad de colecta.	273
Anexo 21. Variabilidad de los parámetros estructurales de <i>T. testudinum</i> de acuerdo con la zona, región y época de colecta. Los gráficos A y B muestra la variabilidad de la biomasa por encima del sedimento y la densidad de haces, respectivamente. Los gráficos C y D muestran el tamaño del haza por unidad de peso y de área, respectivamente. Los gráficos E y F muestran la variabilidad de los parámetros LAI y LAR, respectivamente.	275
Anexo 22. Resultados de ANOVA de dos vías para comprobar las diferencias entre regiones y zonas en parámetros estructurales de <i>T. testudinum</i> para el periodo 2016-2018.	276
Anexo 23. Comparación de los rasgos fisiológicos y estructurales de la comunidad de praderas marinas; de la especie constructora de hábitat <i>T. testudinum</i> y de los géneros/especies dominantes para seis categorías de praderas marinas propuestas.	277
Anexos del Capítulo 4	283
Anexo 1. Resultados del ANOVA de dos vías para comprobar las diferencias entre las concentraciones de NID y PID en atributos estructurales de <i>T. testudinum</i>	283
En negro se resaltan las fuentes de variación con un efecto significativo ($p < 0.05$). Las fuentes de variación con un efecto significativo ($p < 0.05$) se señalan en negrita.....	285
Anexo 2. Referencias de la literatura utilizados en la asociación LAI de <i>T. testudinum</i> en función de la profundidad.	286
Anexo 3. Comparación del estado trófico de las praderas marinas de acuerdo con el nivel de colonización de <i>T. testudinum</i> basado en la relación LAI en función de la profundidad.	287
El modelo I representa la máxima colonización de <i>T. testidum</i> en ambientes oligotróficos descrito por Enríquez et al., (2019); el modelo II describe la máxima colonización de <i>T. testudinum</i> en ambientes sin limitación de nutrientes Diferentes letras indican diferencias significativas $p < 0.05$	287
Literatura citada en anexos del Capítulo 1.....	288

Resumen:

Las praderas marinas de *Thalassia testudinum* son el ecosistema dominante del bentos de las lagunas arrecifales someras y oligotróficas del Caribe mexicano y responden con rapidez al incremento de la disponibilidad de nutrientes. La sostenibilidad ecológica y económica de esta región y de sus ecosistemas costeros está actualmente en peligro por el desmedido crecimiento de la industria turística y la insuficiente atención al tratamiento de las aguas residuales que se generan diariamente en esta región. La llegada masiva de sargazo pelágico está también amenazando la salud y supervivencia de esta costa induciendo cambios muy importantes en sus comunidades y en la condición ambiental de estas lagunas, donde el arrecife de coral es el ecosistema más emblemático. La identificación de diferentes atributos de la comunidad y del constructor de hábitat de la pradera marina que respondan al incremento de la fertilidad, podrían ser de utilidad como bioindicadores del proceso de transformación del hábitat arrecifal. El objetivo de este estudio fue caracterizar el estado trófico actual de las lagunas arrecifales de Caribe mexicano y los cambios que ha experimentado la pradera marina de *T. testudinum* a lo largo de las últimas dos décadas, utilizando como referencia descripciones del pasado y el gradiente trófico ambiental generado por el contrastante desarrollo urbano y turístico entre el norte y sur del estado de Quintana Roo, y también por el gradiente trófico natural continente-arrecife de coral. Se caracterizaron 25 praderas durante el periodo 2016-2018 (11 en el norte y 14 en el sur) y se utilizaron descripciones previas publicadas en la literatura o que estaban en el acervo del laboratorio de la Dra. Susana Enríquez. La caracterización ambiental evidenció la condición general alarmante por eutrofización que padecen en la actualidad todas las lagunas arrecifales de la costa de Quintana Roo. Sin embargo, en la región norte la concentración de nitrógeno en la columna de agua fue significativamente superior al igual que el contenido de materia orgánica del sedimento. No se encontraron diferencias en la altísima concentración de fósforo total de toda la costa, con niveles totalmente inapropiados para el mantenimiento de la salud del sistema arrecifal. Se confirmó también el importante enriquecimiento de nutrientes y de materia orgánica que producen las llegadas masivas de sargazo pelágico, especialmente de fósforo, aunque niveles muy altos de nutrientes se habían ya detectado para la región norte mucho antes del impacto del sargazo. Los cambios en la pradera marina confirmaron el mayor avance del proceso de eutrofización en el norte del estado, utilizando como gradiente

ambiental dos indicadores de cambios tróficos: la concentración de nitrógeno inorgánico disuelto en la columna de agua y el contenido de materia orgánica de los sedimentos. El estudio identificó 6 tipos de praderas marinas (A-F) y 4 posibles fases (I-IV) en el avance de su transformación en respuesta al incremento de la fertilidad. En una primera fase (fase I) la pradera marina presenta los valores menores de biomasa y una menor presencia en el bentos de la laguna (grupo A), pero va ganando en extensión aumentando el área que alcanza su climax de colonización a cada profundidad para condiciones oligotróficas, según el modelo de Enríquez *et al.* (2019) (grupo B). El primer cambio de fase (fase II) lo determinaría el aumento de la dominancia de las algas calcificadoras sobre *T. testudinum* en dos posibles estados alternativos: en uno dominaría el género *Halimeda* y especialmente la especie *H. incrassata* (grupo C), y en el otro dominarían los rodolitos del género *Neogoniolithon* (grupo D). El segundo cambio de fase (fase III) se detectaría en fuertes incrementos del Leaf Area Index, LAI, de *T. testudinum* por encima del máximo (climax) estimado para ambientes oligotróficos. Esta fase la caracterizaría también una pradera sin rodolitos, aunque *Halimeda* spp. mantendría su dominancia en la comunidad (grupo E). Por último, un nuevo cambio de fase (fase IV) y que representa el estado más avanzado del proceso de eutrofización del hábitat durante el periodo 2016-2018 (grupo F), convertiría de nuevo a *T. testudinum* en la especie dominante de la comunidad, pero con reducciones importantes en su tamaño de haz y en LAI, además de en su biomasa subterránea, con respecto a las fases anteriores. Estos cambios en el morfotipo resultan en el aumento de otro atributo de *T. testudinum*: LAR (Leaf Area Ratio). Comparando el estado trófico de las praderas con los valores de LAI más altos registrados para la fase III (grupo E) con diferentes valores de la literatura, se pudo documentar un nuevo modelo cuantitativo para predecir la variación de LAI con la profundidad en condiciones de no limitación de nutrientes. Como conclusión, este estudio evidenció el fuerte impacto ambiental y el peligro que representa para la salud y supervivencia del arrecife de coral la falta de atención al tratamiento terciario de los residuos que produce la industria turística y el excesivo desarrollo urbano de la región norte del estado de Quintana Roo. Las llegadas masivas de sargazo pelágico a las costas mexicanas están acelerando un proceso ya en marcha y más avanzado en el norte, pero que afecta también a los ecosistemas del sur. Esto requiere atención urgente poniendo el foco en la reducción de las entradas de nutrientes y en la necesidad de preservar también los ecosistemas marinos del

sur, actualmente en mejor estado de conservación. En este sentido nuestro estudio ofrece nuevas herramientas para monitorear el avance del proceso de eutrofización donde la pradera marina, en conjunto con otras herramientas como la interpretación de imágenes satelitales adquieren un valor central ofreciendo indicadores sólidos desde sus fases más tempranas.

Palabras clave: Impacto antropogénico, eutrofización, pastos marinos, sargazo, arrecifes coralinos

Abstract:

Seagrass meadows structured by the habitat builder *Thalassia testudinum* are the dominant ecosystem in shallow, oligotrophic reef lagoons in the Mexican Caribbean and respond rapidly to increases in nutrient availability. The ecological and economic sustainability of this region is a subject of concern, mostly attributed to the rapid expansion of the tourism sector and the inadequate management of the large wastewater volumes produced daily by this industry. The recent massive influx of pelagic sargassum also threatens the survival and health of this coast, where the coral reef is the most emblematic ecosystem, inducing very important changes in the marine communities and in the environmental trophic condition of the reef lagoons. The identification of traits in the seagrass community and in the habitat builder that respond to increases in habitat fertility, could be used as bioindicators of habitat transformations. The aim of this study was the characterization of the current trophic state of the reef lagoons of the Mexican Caribbean, while examining the changes that *T. testudinum* seagrass meadows have experienced over the last two decades. We used as a reference of the possible trajectory of habitat transformations, the trophic north-south gradient generated by the contrasting urban and tourist development along the coast of Quintana Roo, and the natural land-back-reef trophic gradient documented for each lagoon. We characterized 25 seagrass meadows in the period 2016- 2018 (11 in the northern region and 14 in the southern), and we incorporated in the comparative analysis previous descriptions generated in the laboratory of Dr. Susana Enríquez. Our results evidenced the alarming current conditions of the whole Mexican Caribbean coast due to eutrophication. However, in the north the concentrations of dissolved inorganic nitrogen in the water column and organic matter in the sediment were substantially higher than in the south. High concentrations of dissolved

inorganic phosphorus were also found along the coast, with no differences between regions. Our study also confirmed significant enrichments of nutrients and organic matter during one massive beaching of pelagic sargassum (summer 2018), especially phosphorus. Remarkably, very high levels of nutrients were already detected for the northern region long before the sargassum crisis started. The largest transformations of seagrass meadows were also found in the north. Using two indicators for the trophic gradient, the concentration of dissolved inorganic nitrogen in the water column and the organic matter content of the sediments, we identified six types of seagrass meadows (A-F) and four possible phases (I-IV) of the advance of habitat transformations in response to increased fertility. In the initial phase (phase I) the seagrass community exhibited the lowest biomass and its presence in the benthos of the reef lagoon was also the smallest (group A). However, it was gaining in extension as well as the area that reached the climax of seagrass colonization at each depth, according to the model developed by Enríquez *et al.* (2019) for oligotrophic reef conditions (group B). The first phase shift in the seagrass community (phase II) was detected by significant increases in the dominance of calcifying algae over *T. testudinum* in two possible alternative scenarios: one, where the genus *Halimeda* and especially the species *H. incrassata* (group C) would dominate; and another, where this dominance was due to the rhodoliths of the genus *Neogoniolithon* (group D). The second phase shift in the seagrass community (phase III) was detected by increases in the Leaf Area Index, LAI, of *T. testudinum* above the maximum (climax) estimated for oligotrophic environments, and that resulted in significant declines of the rhodoliths, although *Halimeda* spp. still maintained its dominance in the community (group E). Finally, the last phase shift identified (phase IV) and that would represent the most advanced stated during the period 2016-2018 in the Mexican Caribbean, in the trajectory of seagrass meadows to eutrophication (group F), we observed the recovery of the dominance of *T. testudinum* in the community, although with significant reductions in shoot size, LAI and belowground biomass with respect to previous phases. These morphological changes led to the largest values of another important plant trait, the Leaf Area Ratio (LAR). Comparing the trophic condition of the seagrass meadows with the largest LAI values (group E and phase III) and data from the literature, our comparative analysis allowed developing a new quantitative model to predict the variation of LAI with depth under no nutrient limitation.

In summary, this study has highlighted the alarming environmental conditions of marine environments in the Mexican Caribbean, due to insufficient attention to treat appropriately (tertiary treatment) the large volumes of water waste produced daily by the tourist industry and the fast urban development of the north of the state of Quintana Roo. The massive arrivals of pelagic sargassum are accelerating a process already ongoing, explaining why it is more advanced in the north region, although it is also impacting severely coral reef ecosystems in the south. Urgent attention is also necessary for preserving marine ecosystems located in the south, currently under better conditions of conservation, focusing on minimizing nutrient inputs. In this sense, our research provides novel tools derived from a trait-based approach, for monitoring the advancement of eutrophication and improve the diagnosis of habitat condition, where seagrass meadows and remote sensing analyses can play a central role, offering confident bio-indicators of reef eutrophication at the earliest stages.

Keywords: Anthropogenic impact, Eutrophication, Seagrass, Sargassum, Coral reefs

1.Capítulo 1: Marco teórico

1. Capítulo 1: Marco teórico

1.1 Introducción

Las comunidades de macrófitas bentónicas de los ecosistemas costeros desempeñan un papel fundamental en los ciclos biogeoquímicos de elementos esenciales para los seres vivos como el carbono (C), el nitrógeno (N) y el fósforo (P) (Gattuso *et al.*, 2006; Human *et al.*, 2015). En ambientes marinos, estas comunidades vegetales están compuestas mayormente por macroalgas y fanerógamas marinas (Littler *et al.*, 1989). En presencia de luz solar y en condiciones ambientales óptimas, estos organismos fotosintéticos presentan diferentes capacidades para incorporar y transformar estos elementos vitales en carbono orgánico, y también para retenerlos en forma de biomasa (Kirk, 2011; Wikström *et al.*, 2016). Algunas especies presentan una gran producción fotosintética y, junto con otros grupos de productores primarios de menor tamaño como el fitoplancton, son la base de la cadena trófica que provee el alimento de los herbívoros, reiniciando la transferencia de materia y energía en las cadenas y redes tróficas de los ecosistemas acuáticos (Post, 2002; Page *et al.*, 2013). Otras especies son el componente estructural fundamental de los ambientes costeros, ya que además de ser una fuente de alimento, construyen el hábitat para el refugio, reproducción y/o alimentación de una gran diversidad de organismos de distintos grupos taxonómicos (Tews *et al.*, 2004; Thomaz *et al.*, 2008). El tipo de hábitat que forman depende de las características morfológicas (tamaño y forma) de las especies constructoras y de la tasa de renovación de su biomasa, lo que les permite formar estructuras con diferente grado de complejidad que van desde comunidades de macroalgas epífitas (*turf algae*) o de ambientes intermareales, a praderas marinas del hábitat submareal o comunidades de algas de gran tamaño, similares a bosques terrestres (*Laminarias* y *Macrocystis*), haciendo que los ecosistemas costeros contengan una gran heterogeneidad de hábitats (Graham *et al.*, 2007; Kovalenko *et al.*, 2012).

Aunque la cobertura global de las regiones costeras donde potencialmente se pueden desarrollar estas comunidades vegetales representan ~12% de la superficie del planeta y sólo un ~9 de la superficie marina (Costanza *et al.*, 1997; Crossland *et al.*, 2005), los ecosistemas costeros que mantienen destacan por su alta biodiversidad y productividad (Costanza *et al.*, 1997; Duarte *et al.*, 2010). Sin embargo, el estado ecológico de estos ecosistemas está siendo gravemente afectado en todo el planeta por la sobreexplotación de recursos, la invasión de

especies exóticas, la destrucción de los hábitats y la alteración de la calidad del agua (Crain *et al.*, 2009; Borges y Gypens, 2010). Los diversos impactos de origen antropogénico, ya sea de forma individual o combinada, desencadenan una serie de transformaciones negativas que afectan la salud y la estabilidad de estos ecosistemas (Flynn *et al.*, 2015; Gao *et al.*, 2020), poniendo en riesgo su supervivencia y los bienes y servicios que estos brindan a la sociedad (Barbier, 2017; Schuhmann y Mahon, 2015). Por ello, mantener la salud de los ecosistemas costeros y mejorar su gestión ambiental ha ido incrementando también el interés de otras disciplinas de ámbito social como la economía (Dodds *et al.*, 2009) y la salud pública (Khasnis y Nettleman, 2005).

El incremento de las emisiones de dióxido de carbono (CO₂) y de otros gases de efecto invernadero hacia la atmósfera ha resultado en el aumento de la temperatura en la superficie del planeta y de una amenaza global conocida como cambio climático que también afecta al océano y a los ecosistemas costeros. Estimaciones recientes señalan un aumento de ~1.09 °C entre el periodo 2011-2020 (IPCC, 2022), además de una fuerte perturbación de los patrones de distribución de nubes y precipitaciones en todo el planeta. Sin embargo, y dado que un porcentaje significativo de las emisiones principalmente de CO₂ son absorbidas y almacenadas por mares y océanos (~20-30 %), el calentamiento global asociado al cambio climático no es la única amenaza que afecta a los ecosistemas marinos, pues estos han estado también experimentando una reducción de 0.017–0.027 unidades de pH por década (Bindoff *et al.*, 2019; IPCC, 2022), lo que se conoce como “acidificación del océano”. Sin minimizar la importancia de estas dos amenazas globales, los mayores responsables de la degradación ambiental de los ecosistemas acuáticos del planeta y también de los ecosistemas costeros, son el abuso de fertilizantes agroquímicos y el fuerte crecimiento de las poblaciones humanas, especialmente las urbanas, y de los residuos que proceden de sus diferentes actividades: agrícolas, ganaderas, industriales, acuicultura y de servicios como el turismo (Galloway *et al.*, 2008; Teichberg *et al.*, 2010). La población humana sigue creciendo de forma alarmante en todo el planeta y especialmente en las zonas costeras (Crossland *et al.*, 2005; O’neill *et al.*, 2010), amenazando fuertemente su estado de salud si este crecimiento no va acompañado de un buen manejo ambiental. Entre los diferentes compuestos químicos con muy diverso grado de toxicidad que se vierten al ambiente y acaban acumulándose en los ecosistemas acuáticos destacan elementos que son vitales para el desarrollo de la vida vegetal como el

nitrógeno y el fósforo. Las concentraciones de estos elementos han alcanzado una disponibilidad ambiental por encima de la que correspondería con su ciclo natural (Capone *et al.*, 2008; Bauer *et al.*, 2013; Peñuelas *et al.*, 2020). Junto con el carbono, estos elementos tienden a acumularse y movilizarse mayormente entre la atmósfera y los ambientes acuáticos, por lo que los mayores impactos de su abundancia en el ambiente se observan en estos reservorios (Long *et al.*, 2004; Capone *et al.*, 2008). El mayor impacto de este aporte excesivo y acumulación de nutrientes y materia orgánica en los ecosistemas acuáticos es la eutrofización (Cloern, 2001; Malone y Newton, 2020). Los compuestos de nitrógeno inorgánico presentan más formas químicas en el ambiente que el fósforo y el carbono, y además sufren transformaciones reversibles dependiendo de las condiciones ambientales (Capone *et al.*, 2008). Por ello, el monitoreo de estos compuestos debe tener en cuenta todos estos cambios, además de las concentraciones totales de N, P y C.

Las aguas residuales que vierten las poblaciones humanas y sus actividades vienen enriquecidas de compuestos de N altamente reactivos, si se les compara con el nitrógeno diatómico (N_2), la forma predominante de nitrógeno en la naturaleza. Algunos compuestos inorgánicos de N como el amonio (NH_4^+) y especies oxidadas como los nitritos (NO_2^-) y los nitratos (NO_3^-) (Capone *et al.*, 2008) adquieren especial interés en los estudios ambientales por la rápida respuesta que inducen en las comunidades vegetales. Los compuestos derivados del fósforo solubles en agua y reactivos para el ambiente se reducen a los ortofosfatos (PO_4^{3-}), lo que simplifica su manejo. Dada la rápida respuesta que presentan las comunidades vegetales frente al enriquecimiento de nutrientes en las aguas circundantes (Rabalais, 2002; Harpole *et al.*, 2011), y teniendo en cuenta la importancia que estas representan en la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas costeros (Thomaz *et al.*, 2008), entender los cambios ambientales asociados a la eutrofización y el nivel de amenaza ecológica que representa para los ecosistemas costeros adquiere una especial relevancia en su manejo.

El deterioro ambiental que induce la eutrofización no solo afecta a la calidad del agua de estos ecosistemas, sino que también induce fuertes cambios en la composición y las abundancias relativas de las diferentes especies que forman su comunidad. La fertilidad del hábitat no beneficia de la misma forma a todas las especies presentes en la comunidad, debido a diferencias en las capacidades y eficiencias entre las especies para la adquisición y utilización de nutrientes, lo que resulta que algunas especies se beneficien con mayor rapidez

y otras se vean desfavorecidas. En ese sentido, la respuesta de las distintas especies de la comunidad frente a estos cambios ambientales les confiere una diferente utilidad para servir como bioindicadores ambientales, específicamente, durante el progreso de la eutrofización del hábitat (Roca *et al.*, 2016). Para entender estas diferencias será necesario considerar la diferente respuesta de las especies a los cambios ambientales asociados a la fertilización del hábitat, diferenciando entre las especialmente sensibles a estos cambios de las que resultarán favorecidas por ellos, además de considerar también la variabilidad funcional que explique por qué algunas especies están especialmente favorecidas por el aumento de la disponibilidad de nutrientes y otras tienen un mayor éxito ecológico en condiciones oligotróficas. Todas estas diferencias sugieren que a medida que va cambiando el estado trófico del hábitat en respuesta al incremento de la fertilidad, las comunidades biológicas podrían ir experimentando diferentes cambios que requieren reconocer diferentes fases y bioindicadores específicos para cada una de ellas a lo largo de la evolución del hábitat hacia su eutrofización.

1.1.1 Características de las comunidades de macrófitas bentónicas

Las macroalgas bentónicas y las fanerógamas marinas son dos grupos de organismos fotosintéticos que se distribuyen en las zonas costeras de todos los continentes (Lobban y Harrison, 1994; Short *et al.*, 2007), excepto en la Antártida, donde solo están presentes las macroalgas. Las fanerógamas marinas representan un grupo taxonómico mucho más evolucionado que las algas, pues son plantas superiores con flores, monocotiledóneas, y presentan tejidos especializados como rizomas horizontales y verticales, además de raíces y hojas con sus vainas (una adaptación del pedúnculo foliar) (Kuo y Den Hartog 2000; Larkum *et al.*, 2006). Las hojas también presentan una anatomía adaptada a condiciones sumergidas, pues no tienen estomas y la pigmentación se concentra casi exclusivamente en su epidermis, mientras que el aerénquima, un parénquima especializado, está muy poco pigmentado y presenta un gran volumen interno para facilitar la concentración e intercambio de gases y solutos (Tomlinson, 1982; Enríquez, 2005). Las macroalgas carecen de tejido vascular y de órganos especializados (Lobban y Harrison, 1994). Los tejidos de las macroalgas reciben el nombre de talo, por ser una estructura en la que no se diferencian sus componentes como sí

sucede en las plantas terrestres (Lobban y Harrison, 1994). No obstante, las macroalgas presentan una gran diversidad estructural y pigmentaria entre especies (~9,250 especies aceptadas; Appeltans *et al.*, 2012) que no tienen las fanerógamas marinas, entre las que se reconocen < 70 especies (aceptadas; Short *et al.*, 2007; Appeltans *et al.*, 2012) que se pueden agrupar en tres categorías según su forma y tamaño (Larkum *et al.*, 2006). La diversidad de morfologías se ha tipificado en algas filamentosas, incrustantes, laminares y ramificadas (Lobban y Harrison, 1994).

La conformación y la estructura de las comunidades de macrófitas están moduladas por las condiciones ambientales, su variabilidad diurna y estacional, y la tolerancia ambiental de las especies (Temperton *et al.*, 2004). Las condiciones del medio funcionan como filtros ecológicos que seleccionan a los grupos de especies u organismos que mejor se adaptan/aclimatan a ellas, no solo en relación con su capacidad de supervivencia a su variabilidad, sino también a sus diferencias en sus tasas de crecimiento, su tamaño, su capacidad y eficiencia en el uso de los recursos (luz y nutrientes), y su éxito reproductivo (Temperton *et al.*, 2004). Todas estas diferencias determinan las interacciones bióticas (e.g., competencia y mutualismo) y la diferente capacidad de responder a los disturbios o al estrés ambiental, o de sobrevivir a ellos. Todos estos cambios determinan el proceso de formación de la comunidad, su variabilidad estacional y a lo largo de gradientes ambientales, y también la dominancia de especies en la comunidad (Tilman, 1987; Nelson *et al.*, 20008; Hoffman *et al.*, 2012). En el medio marino, factores ambientales como la disponibilidad de luz y de nutrientes y en la temperatura del agua, son los que presentan mayor influencia en las diferencias que se observan en la diversidad, composición y abundancias relativas de la comunidad de macrófitas del bentos (Zaldívar *et al.*, 2009; Barrón *et al.*, 2014; Fong y Fong, 2018). En ese sentido, la luz es el factor modulador más importante de los cambios en la comunidad con la profundidad, dada su disminución exponencial en la columna de agua, pero también el deterioro en su transparencia. Diferencias en la disponibilidad de nutrientes como el nitrógeno y el fósforo en el ambiente, también pueden limitar el crecimiento de estas comunidades bentónicas (Viaroli *et al.*, 2005; Teichberg *et al.*, 2013) o dispararlo si aumentan de manera abrupta, resultando en proliferaciones masivas de especies oportunistas o *blooms*, que, por lo general, los producen un grupo reducido de especies, y cuyas consecuencias pueden implicar una disminución de la diversidad de especies de la

comunidad y diferencias importantes de su producción orgánica (Anderson *et al.*, 2008; Zhang *et al.*, 2019).

1.1.2 Respuestas diferenciales a la variación ambiental de la disponibilidad de nutrientes

La respuesta de la comunidad al incremento de las concentraciones de nutrientes en el ambiente está mediada por las características morfológicas, fisiológicas y/o fenológicas (atributos morfofuncionales) de las especies que la conforman, las cuales determinan el éxito ecológico de estas o su desaparición (Violle *et al.*, 2007). Por ejemplo, diferencias en los requerimientos nutricionales, en las habilidades para absorber y/o asimilar los nutrientes, y/o en la tolerancia a estresores ambientales (Zhang *et al.*, 2019) modulan la respuesta de la comunidad a los cambios en la disponibilidad ambiental de nutrientes. Las formas asimilables de N por las macrófitas bentónicas varían desde especies inorgánicas como nitrato y amonio hasta formas orgánicas como la urea y algunos aminoácidos como la glicina y la alanina (Tyler *et al.*, 2005; Li *et al.*, 2019). Estas últimas suelen ser asimiladas preferentemente en condiciones de limitación de N. Sin embargo, todavía no se ha podido esclarecer cuál es la forma preferencial de N para estas comunidades vegetales, pues se han reportado resultados contradictorios, incluso para una misma especie (Hughes *et al.*, 2009). Por ejemplo, se han caracterizado grupos de especies en macroalgas (Abreu *et al.*, 2011; Wang *et al.*, 2014; Li *et al.*, 2019) y en pastos marinos (Terrados y Williams, 1997; Sandoval-Gil *et al.*, 2019) con alta afinidad por el nitrato, pero también grupos que absorben preferentemente amonio, en algas (Smit, 2002; Lotze y Schramm, 2000) y en pastos marinos (Lee y Dunton, 1999; Cornelisen y Thomas, 2006; Alexandre *et al.*, 2014), lo que añade dificultad al estudio de la respuesta de las macrófitas bentónicas al enriquecimiento de nutrientes.

Asimismo, algunas especies responden muy rápidamente al mínimo incremento de las concentraciones de nutrientes, incluso con cambios del nitrógeno inorgánico disuelto (NID) muy pequeños: $< 1 \mu\text{M}$ de NID y $< 0.3 \mu\text{M}$ de fósforo inorgánico disuelto (PID) (Lapointe *et al.*, 2003; Harpole *et al.*, 2011; Lapointe *et al.*, 2019), mientras que otras tienen respuestas muy tardías y solo logran incrementar su actividad metabólica cuando las concentraciones de nutrientes son muy altas (Wang *et al.*, 2014; Young y Gobler, 2016). Las especies

identificadas como oportunistas responden rápidamente al incremento de la disponibilidad de nutrientes e incrementan su productividad y crecimiento. Estas especies son las primeras en incrementar sus biomásas relativas, aumentar su tamaño o aumentar su población, desplazando a otras especies de la comunidad (Krause-Jensen *et al.*, 2007; Alestra *et al.*, 2014). Las transformaciones que experimenta la comunidad asociada al enriquecimiento de nutrientes pueden ser lentas y apenas perceptibles, o muy rápidas, dependiendo del impacto de los nutrientes sobre el crecimiento y aumento de la abundancia de las especies más oportunistas y el impacto sobre la especie ingeniera del ecosistema, es decir el constructor de hábitat, lo que a veces puede inducir la pérdida de biodiversidad en la comunidad (Hautier *et al.*, 2009). Estos cambios también afectan al ambiente y pueden modificar la calidad del agua, inducir la degradación de los sedimentos por la acumulación de materia orgánica y aumentar los periodos de hipoxia/anoxia que pueden resultar en mortandades masivas de biota (Kemp *et al.*, 2009; Le Moal *et al.*, 2019).

Los cambios que las comunidades vegetales del bento marino experimentan debido al enriquecimiento de nutrientes suelen seguir dinámicas no lineales, ya que los primeros cambios pueden ser apenas perceptibles y prolongarse así por un tiempo, hasta que inesperadamente se producen cambios abruptos en el ecosistema (Andersen *et al.*, 2008). A este proceso se le ha denominado cambio de fase y se define como el remplazo de los componentes dominantes originales de la comunidad por nuevas especies. Este cambio puede ocurrir de manera abrupta o ser el resultado de un incremento progresivo de las nuevas especies dominantes. Estas nuevas especies no necesariamente tienen una “similitud funcional” con las anteriores especies dominantes, lo que puede implicar cambios importantes en los ecosistemas, estructurales y funcionales, con consecuencias relevantes para su supervivencia y la de los servicios ecosistémicos asociados (Done, 1992; Scheffer *et al.*, 2001; Dudgeon *et al.*, 2010).

1.1.3 Sucesión en la comunidad de especies dominantes e indicadores de fertilidad

La trayectoria sucesional de especies dominantes de una comunidad de macrófitas bentónicas como consecuencia del incremento de la fertilidad puede seguir distintas

trayectorias, no una única, de acuerdo con la teoría ecológica propuesta inicialmente por Lewontin (1969). Se podrían originar estados estables alternativos en el ecosistema, los cuales representarían diferentes estados de equilibrio de la comunidad, aunque con diferencias significativas en las especies que la conforman. Cada comunidad se desarrollaría en hábitats similares sometidos a las mismas condiciones ambientales, pero que representarían diferentes estados del proceso de deterioro ambiental. Estos cambios también dependerían del nivel de resistencia ecológica que el hábitat presente, o sea, de la capacidad para conservar sus propiedades (Dudgeon *et al.*, 2010).

Esta variabilidad dificulta nuestra capacidad de identificar bio-indicadores de cambios ambientales asociados al incremento de la fertilidad en la comunidad de macrófitas bentónicas (Zhou *et al.*, 2008; Cooper *et al.*, 2009; Chakraborty *et al.*, 2014; Orfanidis *et al.*, 2014). Sin embargo, al ser comunidades sésiles, adheridas al sustrato y estar expuestas a las mismas fuentes de contaminación por tiempos prolongados, y sobrevivir a las mismas perturbaciones ambientales, sus tejidos podrían reflejar todos estos cambios integrando la variabilidad ambiental. Por tanto, no solo la variación en la presencia o ausencia de algunas especies o también los cambios relativos en su abundancia dentro de la comunidad, sino la acumulación de diversos elementos químicos presentes en el ambiente en sus tejidos, podrían ser utilizados como indicadores del efecto neto de los cambios temporales que se han producido en el ambiente a lo largo de un cierto periodo de tiempo.

En ese sentido, la caracterización del contenido de carbono, nitrógeno y fósforo en el tejido de las macrófitas bentónicas, y el análisis de los cambios que experimentan en sus cocientes molares, podrían ser utilizados como indicadores del avance del proceso de eutrofización, bajo la premisa de que, a mayor disponibilidad ambiental de nutrientes, mayor será la concentración de nutrientes que almacenan estas especies en sus tejidos (González-de Zayas *et al.*, 2020; Pérez-Gómez *et al.*, 2020). Sin embargo, algunos estudios han advertido que, aun en condiciones oligotróficas, algunas especies y/o especímenes pueden almacenar y reflejar altos valores de nutrientes en sus tejidos y, por el contrario, incluso en condiciones de eutrofización algunas especies mantienen contenidos elementales bajos (Armitage *et al.*, 2005). El análisis de los cambios en la señal isotópica de N ($\delta^{15}\text{N}$) en el tejido es otro descriptor muy útil para detectar fuentes ambientales de N de origen antropogénico que podría complementar el análisis de los cambios en los contenidos elementales de nutrientes

de los tejidos asociados con el incremento ambiental de la disponibilidad de nutrientes y el avance del proceso de eutrofización del hábitat. Este descriptor del tejido ($\delta^{15}\text{N}$) permite trazar e identificar las diferentes fuentes de nitrógeno que entran en el ecosistema (Ochoa-Izaguirre y Soto-Jiménez, 2015).

1.1.4 Análisis comparativo morfofuncional (*trait-based approach*)

Los atributos morfológicos, estructurales y funcionales en los que se basa este análisis son los descriptores de las características morfológicas, fisiológicas, ópticas y fenológicas que determinan las diferencias o similitudes entre especies en su tolerancia ambiental y en su capacidad para colectar y utilizar los recursos disponibles en el ambiente, para crecer y competir por ellos con las otras especies de la comunidad, manteniendo su espacio en el ecosistema. Estas características de los organismos definen sus habilidades para enfrentar cambios en las condiciones ambientales y para lograr y mantener su éxito ecológico en la comunidad (Violle *et al.*, 2007). Se ha propuesto que la integración de múltiples atributos funcionales permite obtener una interpretación más completa de las características de los organismos, ya que se pueden escalar propiedades funcionales a nivel de hoja, por ejemplo, a niveles de organización superiores (Violle *et al.*, 2007). Para la selección de los atributos más adecuados también se ha propuesto identificar aquellos que mejor responden a la perturbación ambiental que es objeto de estudio (Viana *et al.*, 2020). Sin embargo, lo más complejo es definir descriptores cuantitativos y universales, capaces de ser utilizados en la caracterización de especies con morfologías y características muy diferentes, y que sean además capaces de cuantificar restricciones funcionales comunes a los organismos que se están examinando. Duarte *et al.* (1995a) proponen varios parámetros como descriptores de atributos fundamentales de las restricciones funcionales del metabolismo fotosintético como el grosor del tejido, su contenido de pigmentos y de nutrientes elementales (C, N y P), sus tasas metabólicas y sus eficiencias ópticas y fotosintéticas.

Este estudio, se basa en el análisis alométrico funcional que propone Duarte *et al.* (1995a) y desarrollado en la tesis doctoral de la Dra. Enríquez (Enríquez, 1993). El modelo se aplicó específicamente a entender el efecto diferencial que puede causar el enriquecimiento de nutrientes sobre la comunidad de macrófitas que forma la pradera marina de *Thalassia*

testudinum en ambientes arrecifales. Este estudio también integra caracterizaciones de la pradera marina realizadas por el laboratorio de la Dra. Enríquez y que han permitido describir su respuesta a la disminución de luz con la profundidad (Enríquez *et al.*, 2019); la regulación del campo lumínico dentro del dosel de la pradera (Enríquez y Pantoja-Reyes, 2005; Hedley y Enríquez 2010; Enríquez *et al.*, 2019); los límites y eficiencia de la respuesta fotosintética de las hojas de *T. testudinum* a la luz (Cayabyab y Enríquez 2007) y la capacidad y eficiencia de sus hojas tanto de absorción de luz (Enríquez, 2005) como de fotoprotección y reparación (Schubert *et al.*, 2011).

A este estudio también se han incorporado atributos conocidos y usados comúnmente en ecología vegetal terrestre y reconocidos por tener alto valor informativo en los análisis comparativos generales con muy diferentes comunidades vegetales (Díaz *et al.*, 2004; 2016). El estudio examina especialmente los cambios estructurales y funcionales del constructor de la pradera marina, el pasto marino *T. testudinum*, e incorpora al análisis también los cambios que se observan en las especies más representativas de la comunidad de macrófitas de la pradera (e.g. *Halimeda* spp. *Udotea* spp., *Avrainvillea* spp.) en relación con los cambios que también se describen en el estado trófico del ambiente de la laguna arrecifal, caracterizado mediante el análisis tradicional de la variación en las concentraciones de nutrientes de la columna de agua y del agua intersticial de los sedimentos, así como en el porcentaje de materia orgánica acumulado en los sedimentos. Se comparan dos tipos de praderas marinas, una situada en la media laguna y otra próxima al arrecife posterior (profundidad >2 m e inferior a 5 m), excluyendo las zonas más someras cercanas a la costa, donde el efecto de los cambios en la disponibilidad de luz reduce el valor informativo que se pretende analizar en los cambios ambientales inducidos por la disponibilidad de nutrientes. Para este análisis se compararon ambientes expuestos a muy diferente presión de origen antropogénico y, por consiguiente, se asume que a muy diferente disponibilidad de nutrientes derivada de los vertidos de aguas residuales de origen urbano y de la infraestructura hotelera.

1.1.5 Ecosistema de estudio: la pradera marina arrecifal

Los sistemas arrecifales constituyen uno de los ecosistemas costeros más diversos del planeta (Reaka-Kudla, 1996; Moberg y Folke, 1999). Son el hábitat de una alta diversidad de

especies pertenecientes a un gran número de grupos taxonómicos, e incluso sostienen el desarrollo de diversas pesquerías muy productivas (Mumby *et al.*, 2004; Cole *et al.*, 2008). Una de las principales características de estos ecosistemas es su carácter oligotrófico, pues se desarrollan en condiciones de extremadamente baja disponibilidad ambiental de nutrientes. Esta última característica les confiere un alto valor paisajístico para la industria turística, lo que ha aumentado considerablemente el impacto antropogénico en estas zonas y la amenaza ambiental de eutrofización (Hauxwell y Valiela, 2004; Burkholder *et al.*, 2007). Este es el caso del Caribe mexicano, donde los sistemas arrecifales son el ecosistema predominante, ya que el arrecife de coral se distribuye de manera discontinua o irregular a lo largo de la zona costera de Quintana Roo (Rioja-Nieto *et al.*, 2019). Estos ecosistemas costeros tropicales han sido fuertemente afectados por el desarrollo turístico masivo en la región norte del estado, con los polos turísticos más importantes del Caribe, Cancún y la Riviera Maya, y el fuerte incremento en los últimos treinta años de su población (Guimaraes *et al.*, 2021; Gómez *et al.*, 2022).

La pradera marina arrecifal es uno de los tres hábitats acuáticos que integran el sistema arrecifal, junto con el bosque de mangle, que forma el humedal costero, y la comunidad coralina que construye el arrecife de coral. La pradera submarina se desarrolla en la laguna arrecifal y se sitúa en zonas protegidas por la barrera coralina y en contacto directo (o vía flujos subterráneos de agua) con el humedal costero (Huxham *et al.*, 2018; Rioja-Nieto *et al.*, 2019). Los tres hábitats mantienen un intercambio constante de materia y energía, ya que los flujos de agua entre los tres ecosistemas acuáticos, y las importantes migraciones entre sus comunidades (Barrón *et al.*, 2014) mantienen un flujo constante de carbono y de nutrientes entre ellos (McLeod, *et al.*, 2011; Huxham *et al.*, 2018), por lo que el deterioro de la calidad ambiental de alguno de ellos afecta necesariamente al estado de los otros dos. El humedal costero acumula grandes cantidades de materia orgánica en su sedimento, lo que lo convierte en un importante reservorio de carbono azul (McLeod *et al.*, 2011). A las praderas marinas también se las considera reservorios de carbono azul (Lavery *et al.*, 2013; Duarte y Krause-Jensen, 2017), pero su contribución en las zonas arrecifales se ha empezado a cuestionar, dada la limitación de nutrientes de su producción y la fuerte reducción de su biomasa con la profundidad (Enríquez *et al.*, 2019). Sin embargo, la pradera marina también juega un papel activo en los cambios que experimenta el sedimento de la laguna arrecifal,

tanto en la producción de limo de carbonato (Frankovich y Zieman, 1994; Corlett y Jones, 2007; Enríquez y Schubert, 2014) como en el incremento y acumulación de materia orgánica en él, con el consecuente impacto sobre su estado de oxigenación (Enríquez *et al.*, 2001).

La capacidad de las praderas marinas de incorporar y retener nutrientes en su sedimento en forma de materia orgánica y biomasa vegetal les confiere la habilidad de actuar como “amortiguadores” o sumideros de nutrientes, mitigando el impacto del enriquecimiento de nutrientes y contrarrestando el avance del proceso de eutrofización de todo el sistema (De Boer, 2007).

Sin embargo, la constante entrada de aguas enriquecidas en nutrientes (Hernández-Terrones *et al.*, 2011; Null *et al.*, 2014) estimula la producción de la pradera, pudiendo saturar y sobrepasar su capacidad de retención de nutrientes y carbono. Una vez que esta capacidad es rebasada, el aumento de la fertilidad puede alterar su papel como sumidero de nutrientes y convertirla en una fuente de carbono orgánico, material particulado y nutrientes desde los sedimentos hacia la columna de agua (Barrón y Duarte, 2009; Moore, 2009), acelerando el proceso de eutrofización. Por tanto, la producción local de materia orgánica de la pradera marina que induce el incremento de la disponibilidad de nutrientes, explicaría también el progresivo deterioro del sedimento. Como consecuencia (1) se liberarían nutrientes al ambiente (columna de agua); (2) disminuiría la calidad del agua (e.g., transparencia) y (3) se acumularía fuertemente materia orgánica en el sedimento lo que podría conducir a periodos de hipoxia o anoxia (Dauer, 1993; van Tussenbroek *et al.*, 2017; Rodríguez-Martínez *et al.*, 2019). Cuando el área afectada por estas transformaciones aumente significativamente en la laguna arrecifal, el deterioro del sedimento de la pradera marina podría afectar a todo el hábitat al aumentar su capacidad de modificar las condiciones de la columna de agua.

Las praderas marinas son comunidades de macrófitas bentónicas donde las especies constructoras de hábitat pueden ser una o varias fanerógamas marinas. Además de la(s) constructora(s) de hábitat, otras especies de fanerógamas marinas de menor tamaño y también de macroalgas forman la comunidad. Por su tamaño y mayor longevidad, la principal constructora de hábitat de las praderas marinas en los sistemas arrecifales del mar Caribe es la especie *Thalassia testudinum* (Enríquez *et al.*, 2019; Enríquez, 2021). Esta especie puede estar acompañada o no en la comunidad por otras especies de pastos marinos de menor tamaño como *Syringodium filiforme* y *Halodule wrightii*, y por dos grupos de macroalgas,

según tengan o no la capacidad de precipitar carbonato de calcio en sus paredes celulares: algas calcáreas y algas carnosas (Littler *et al.*, 1989). Los pastos marinos de menor tamaño que *T. testudinum* pueden formar otro tipo de praderas marinas, más pequeñas e inestables, en áreas sometidas a mayores niveles de disturbio o donde la pradera clímax de *T. testudinum* ha sido erosionada y todavía no ha recolonizado el substrato. La gran plasticidad morfológica de *T. testudinum* le permite formar praderas muy diversas estructuralmente y además con muy diferente densidad foliar. Cambios en el Índice del Área Foliar (*Leaf Area Index*, LAI) y en la densidad de haces de la pradera resultan en cambios muy relevantes en la luz disponible dentro del dosel de la pradera (Enríquez y Pantoja-Reyes, 2005; Enríquez *et al.*, 2019) para las especies de macrófitas de la comunidad, todas ellas de menor tamaño que las hojas de *T. testudinum*, excepto las hojas de *S. filiforme* que son las únicas que pueden tener la misma altura que el dosel de la pradera. El dosel que forman *T. testudinum* y *S. filiforme* también determina diferencias muy relevantes en la hidrodinámica y la sedimentación de la laguna arrecifal (Paul y Gillis, 2015). En ambientes muy enriquecidos en nutrientes, y cuando los niveles de deterioro de la columna de agua y del sedimento rebasan los umbrales de tolerancia de *T. testudinum*, se inducen mortalidades masivas (*die-offs*) de estas especies (Hall *et al.*, 1999; 2016) y cambios abruptos (cambio de fase) en la pradera marina, ya que la especie dominante es sustituida por especies más pequeñas, ya sea de pastos marinos de menor tamaño o de algas, y finalmente por fitoplancton (Duarte, 1995; Grall y Chavaud, 2002; Burkholder *et al.*, 2007).

La identificación de los cambios progresivos que se van produciendo en el hábitat en respuesta a la fertilización, especialmente en sus constructores y en etapas tempranas del proceso de transformación, así como el reconocimiento de las especies que reaccionan con mayor rapidez al enriquecimiento de nutrientes, son fundamentales para detectar el inicio y la evolución de un posible problema ambiental (van Katwijk *et al.*, 2011). Si es posible detectar esta respuesta en las etapas tempranas del fenómeno, mucho antes de que las condiciones del hábitat muestren un grado avanzado de deterioro ambiental (incluso posiblemente ya irreversible), sería mucho más factible tomar medidas más efectivas para impedir su progreso. La aproximación morfofuncional ("*trait-based approach*") permite identificar atributos morfofuncionales en las especies con mayor valor explicativo de sus diferentes habilidades competitivas y tolerancia ambiental a la limitación de recursos. Con

base en estas diferencias se podrían explicar los cambios que se observan en la pradera marina al aumentar la disponibilidad de nutrientes en el ambiente (Duarte *et al.*, 1995a), e incluso proponer modelos explicativos de las diferentes fases por las que podría atravesar la pradera marina de *T. testudinum* en su proceso de transformación, de preferencia antes de que desaparezca la especie constructora y sea sustituida por otra.

1.2 Justificación e importancia

Como se ha indicado anteriormente los sistemas arrecifales y los hábitats que los conforman son ecosistemas adaptados a vivir con niveles extremadamente bajos de nutrientes (Lapointe *et al.*, 2003). Un incremento sostenido en las concentraciones de nutrientes en las aguas circundantes puede tener efectos muy negativos para la estabilidad e incluso la supervivencia de sus hábitats (Done, 1992; Silbiger *et al.*, 2018). Por tanto, se está poniendo en riesgo el altísimo valor ecológico y económico de estos ecosistemas y los bienes y servicios ecosistémicos que prestan a las comunidades humanas que viven en estas áreas costeras o que las visitan para su recreo como turistas (Moberg y Folke, 1999; Woodhead *et al.*, 2019). Aunque el arrecife de coral es el gran ecosistema emblemático y referente del Caribe (Hatcher, 1997), gran parte de los servicios ambientales que presta dependen directamente del buen funcionamiento de todos los ecosistemas que constituyen el sistema arrecifal, donde la pradera marina y el humedal costero de bosque de mangle también desempeñan un papel fundamental para mantener la salud y el funcionamiento correcto de todo el sistema (Wilkinson y Salvat, 2012; Himes-Cornell *et al.*, 2018).

En el Caribe mexicano, las praderas marinas actúan como un sumidero biológico temporal de nutrientes, incrementando su biomasa y amortiguando el impacto del incremento de la fertilidad sobre la comunidad coralina del arrecife de coral (De Boer, 2007). Se ha descrito una importante fluctuación estacional y espacial en la disponibilidad ambiental de nutrientes de estos sistemas costeros (Null *et al.*, 2014; Pérez-Gómez *et al.*, 2020). Sin embargo, el gran desarrollo turístico del norte del Caribe Mexicano, aunado a la alta concentración demográfica (INEGI, 2022) y al insuficiente tratamiento que reciben las aguas residuales que se vierten en la región, han provocado la entrada de grandes volúmenes de aguas residuales cargadas con altas concentraciones de nutrientes (CONAGUA, 2020) a los diferentes niveles de freático que finalmente vierten en el mar a través de las lagunas

arrecifales. Esta situación se ha prolongado ya por varias décadas y se desconoce el grado de afectación que ha causado en los ecosistemas costeros del norte de Quintana Roo. El nivel de nutrientes de la comunidad vegetal y los cambios inducidos en su comunidad y en el constructor de hábitat, podrían reflejar diferentes grados del progreso de transformación de la pradera marina inducidos por esta fertilización sostenida. Cambios en abundancias relativas de especies o grupos, o la desaparición de especies, además de cambios en el tamaño de los organismos (Lapointe *et al.*, 1992) podrían sugerir trayectorias específicas de la transformación del hábitat. Algunos de estos cambios podrían ser utilizados como indicadores tempranos del proceso de eutrofización, mucho antes de que se haya alcanzado un fuerte deterioro ambiental del hábitat arrecifal. Los cambios en etapas tempranas suelen ser difíciles de detectar (van Katwijk *et al.*, 2011), pero si son identificados a tiempo, podrían ser de enorme utilidad para frenar el proceso de eutrofización y evitar que afecte gravemente a la comunidad coralina, principal responsable del crecimiento y mantenimiento de la estructura primaria del arrecife de coral. Estos cambios no solo afectan a la capacidad de calcificar de los corales simbióticos sino también desplaza a las especies constructoras de hábitat por otras menos productivas (Álvarez-Filip *et al.*, 2013) y favorece a especies de algas oportunistas (e.g. especies de morfologías filamentosas) u otros microorganismos como las cianobacterias (Fong y Paul, 2011), perturbando el microbioma “saludable” de la comunidad coralina (van Oppen y Blackall, 2019) y favoreciendo la incidencia y severidad de enfermedades (Álvarez-Filip *et al.*, 2019; 2022).

A medida que avanza la fertilidad del hábitat, la pradera marina también contribuye al incremento de la carga orgánica del sistema, contribuyendo a modificar la química del agua y los flujos de carbono del sistema (Huxham *et al.*, 2018). Un aumento drástico de la carga orgánica en el hábitat por el incremento de la productividad de la pradera también afecta a la salud del sistema arrecifal y a la calidad del hábitat para el asentamiento y/o el reclutamiento de otras comunidades de organismos como esponjas, corales, peces, invertebrados y macroalgas, resultando posiblemente en una disminución de la biodiversidad del sistema arrecifal en su conjunto (Duffy, 2006; Thomaz *et al.*, 2008).

Ante esta situación, es necesario incrementar el conocimiento de las transformaciones que sufre la pradera marina en respuesta a la fertilización, pues es el sistema que más rápido reacciona y que mejor podría reflejar estos cambios. Identificar bio-indicadores de deterioro

ambiental entre los cambios que se pueden observar en la pradera marina tendría una utilidad importantísima en manejo ambiental, que todavía centra casi todo su esfuerzo de monitoreo en los cambios que se registran de la comunidad coralina del arrecife. La pradera marina puede ser monitoreada también a través del análisis de imágenes satelitales, con un valor informativo por el momento mayor que el que se puede registrar con el análisis de la comunidad arrecifal (Hedley *et al.*, 2021). Identificar estos cambios y poder establecer un modelo explicativo de su trayectoria permitirá un diagnóstico ambiental más sólido, y ofrecer herramientas nuevas para el monitoreo y seguimiento de los cambios que están experimentando estos sistemas costeros o entender cómo y a qué velocidad se han producido analizando imágenes satelitales que cubran un cierto periodo de tiempo. Esta información será fundamental para un mejor manejo de los recursos naturales pues permitirá detectar e implementar medidas efectivas para prevenir y frenar el progreso del deterioro ambiental, y antes de que sea irreversible. Evaluar el grado de impacto ambiental que ya se ha producido por el exceso de nutrientes es también muy necesario, ya que la supervivencia de uno de los motores económico del país (INEGI, 2022) depende del mantenimiento de la salud del sistema arrecifal de Quintana Roo. Por tanto, incorporar herramientas que ayuden a su sustentabilidad será de enorme utilidad para guiar en la toma de decisiones de las diferentes administraciones mexicanas, municipal, estatal y federal, para que los intereses privados no entren en conflicto con un bien público tan esencial como el derecho a un medio ambiente saludable y sostenible.

1.3 Antecedentes

Las praderas submarinas están experimentando fuertes reducciones de sus poblaciones a nivel global (Short *et al.*, 2007; Waycott *et al.*, 2009; Grech *et al.*, 2012). La pérdida de grandes extensiones de pastizales se cree está relacionada con el fuerte incremento de los estresores antropogénicos en todos los ecosistemas costeros del mundo (Carter *et al.*, 2011; Turschwell *et al.*, 2021; Green *et al.*, 2021). Algunas estimaciones sugieren que las praderas experimentan tasas de declive anual que oscilan entre el 2-9% de sus poblaciones (Waycott *et al.*, 2009; Wilkinson y Salvat, 2012). La especie dominante en las praderas marinas del Mar Caribe, *Thalassia testudinum* no es ajena a esta problemática global (Hall *et al.*, 1999), sobre todo en las zonas costeras con mayor desarrollo urbano y turístico (Hall *et al.*, 2016;

Lapointe *et al.*, 2020). Aunque los factores ambientales que contribuyen a reducir las poblaciones de pastos marinos son múltiples (Grech *et al.*, 2012; Wilkinson y Salvat, 2012; Turschwell *et al.*, 2021), la reducción de la calidad del agua como consecuencia del incremento de las concentraciones de nutrientes se considera como una de las principales amenazas. Estos problemas han surgido principalmente en zonas templadas y en las costas de países de mayor desarrollo económico, donde los problemas ambientales resultado de ese desarrollo han impulsado políticas (Olsen, 2003; Powell *et al.*, 2019) e implementado programas de restauración de estos ecosistemas (van Katwijk *et al.*, 2016; Thorhaug *et al.*, 2017), además de programas de monitoreo de la calidad del agua (Wang *et al.*, 1999; Carey *et al.*, 2011). En el Caribe también se han iniciado este tipo de programas en diversas localidades (Gavio *et al.*, 2010; van Tussenbroek *et al.*, 2014), aunque siguen siendo dominantes y llevan más tiempo en funcionamiento los programas de monitoreo y de restauración de las comunidades coralinas del arrecife de coral (Healthy Reefs for Healthy People Initiative: <https://www.healthyreefs.org/cms/>; Caribbean Coral Restoration: <https://loveforthesea.com/> and Nature Conservancy: <https://www.nature.org/en-us/about-us/where-we-work/caribbean/stories-in-caribbean/caribbean-a-revolution-in-coral-conservation/>).

1.3.1 Respuesta de las praderas marinas al enriquecimiento de nutrientes

Las praderas marinas de *Thalassia testudinum* que colonizan áreas arrecifales se consideran hábitats fuertemente limitados por la disponibilidad de nutrientes. Se han propuesto tanto el nitrógeno (Patriquin, 1972), el fósforo (Fourqurean *et al.*, 1992) o el hierro (Duarte *et al.*, 1995b), como los principales nutrientes limitantes del crecimiento y productividad de *T. testudinum*, aunque es el fósforo el que concita mayor acuerdo. Una revisión bibliográfica de estudios que evalúan el efecto del incremento de nutrientes en las praderas marinas, y que examina tanto estudios experimentales como observaciones de campo y la respuesta de diversos atributos estructurales y funcionales de *T. testudinum* y/o macroalgas asociadas, ha documentado mucha variabilidad en esta respuesta, aunque esta variabilidad también depende de la diversidad de aproximaciones experimentales y atributos examinados en los

diferentes estudios publicados en la literatura. Algunos de los factores que podrían explicar esta diversidad de respuestas están asociados: (1) al tiempo de duración del experimento, de corta duración (e.g. Ferdie y Fourqurean, 2004; Mutchler y Hoffman, 2017), o de más largo plazo (e.g. Fourqurean *et al.*, 1995; Peterson *et al.*, 2007; Darnell *et al.*, 2017); (2) al tipo de interacciones bióticas o competencia entre especies examinadas (e.g. Davis y Fourqurean, 2001; Armitage *et al.*, 2006; Alexandre *et al.*, 2021); (3) al nivel de las concentraciones de nutrientes a los que las macrófitas estuvieron expuestas (e.g. Lee y Dunton, 2000; Littler *et al.*, 2010; Mutchler y Hoffman, 2017), (4) a la evaluación del efecto de la herbívora (e.g. Oslen y Valiela, 2010; Martínez-López *et al.*, 2019), (5) a las características de la pradera examinada según su profundidad, su distancia a la costa y/o a una fuente de entrada de nutrientes (Fourqurean, y Ziemman, 2002; Ferdie y Fourqurean, 2004), entre otros. Toda esta variabilidad oscurece la posibilidad de integrar las diferentes respuestas en un modelo común que pueda explicar la respuesta de *Thalassia testudinum* y de su comunidad al enriquecimiento de nutrientes. Diferencias en el estado trófico de las praderas o especies examinadas experimentalmente, casi todas ellas alejadas de la condición oligotrófica prístina, la que no ha sufrido todavía ningún impacto antropogénico, también pueden afectar e interferir en la respuesta que se está intentando documentar. Todo ello pone de manifiesto la necesidad de encontrar un modelo común que integre una gran diversidad de atributos morfofuncionales y que minimice el efecto de otros factores ambientales como la luz, examinando praderas situadas en profundidades comparables (Enríquez *et al.*, 2019). La evaluación de un número importante de parámetros permitirá identificar entre ellos, las especies y atributos con mayor valor informativo para explicar la respuesta de la pradera marina al enriquecimiento de nutrientes. El objetivo es identificar tanto a las especies y atributos que se benefician, como a las/los que responden de forma adversa.

1.3.2 Monitoreo de praderas marinas en el Caribe mexicano

El norte de Quintana Roo es la región que presenta el mayor esfuerzo de monitoreo ambiental desde las décadas de 1980 y 1990, particularmente la laguna arrecifal de Puerto Morelos (Gallegos *et al.*, 1993; van Tussenbroek, 1995; 1996; 2011; Dreckman *et al.*, 1996; Espinoza-Dávalos, 1996; Collado-Vides *et al.*, 1998; Enríquez y Pantoja-Reyes, 2005; Rodríguez-

Martínez *et al.*, 2010). Las regiones centro y sur (e.g., Espinoza-Dávalos, 1996; Aguilar-Rosas *et al.*, 1998) y la región insular (e.g., Mendoza-González y Mateo-Cid, 1991; Mateo-Cid y Mendoza-González, 1991; Mendoza-González *et al.*, 2000) cuentan con un esfuerzo de monitoreo mucho menor.

La variabilidad estructural de *T. testudinum* en el Caribe mexicano se ha documentado ampliamente (van Tussenbroek, 1995, 1996, 1998; Enríquez y Pantoja-Reyes, 2005). Algunos estudios han caracterizado la variabilidad natural de las praderas marinas siguiendo un gradiente costa-arrecife posterior en la laguna arrecifal de Puerto Morelos a lo largo de ~12-15 años de monitoreo en el programa CARICOMP (*Caribbean Coastal Marine Productivity*; Rodríguez-Martínez *et al.*, 2010; y van Tussenbroek *et al.*, 2014), o en un momento específico en condiciones oligotróficas (Enríquez y Pantoja-Reyes, 2005). También se ha descrito la variación del crecimiento poblacional y biomasa subterránea de *T. testudinum* y otras especies de menor tamaño (Gallegos *et al.*, 1993, 1994; Marbá *et al.*, 1994), y de su estacionalidad y reproducción sexual (Gallegos *et al.*, 1992; van Tussenbroek, 2011).

Otros estudios con un mayor enfoque funcional a los procesos biológicos asociados a los cambios estructurales de la pradera marina, han descrito la variabilidad en el campo lumínico dentro del dosel (Enríquez *et al.*, 2002; Enríquez y Pantoja-Reyes, 2005; Hedley y Enríquez, 2010; Enríquez *et al.*, 2019); y la capacidad de *T. testudinum* de regular estos cambios en su respuesta a la profundidad (Enríquez *et al.*, 2019); así como la importancia de la morfología del dosel de la pradera en modular el tipo de comunidades de peces que la visitan o que la pueblan (Zarco-Perelló y Enríquez 2019); y la capacidad de la pradera de transformar las condiciones del sedimento (Enríquez *et al.*, 2001). Otras propiedades funcionales de *T. testudinum* que también se ha estudiado son: las propiedades ópticas de sus hojas (Enríquez, 2005), su fisiología fotosintética y capacidad de aclimatación a diferentes ambientes lumínicos (Enríquez *et al.*, 2002; Cayabyab y Enríquez, 2007); su capacidad de fotoprotección y de reparación de la maquinaria fotosintética a alta luz (Schubert *et al.*, 2015), así como se ha documentado por primera vez la habilidad de esta fanerógama marina de precipitar limo de carbonato en forma de cristales de aragonita (Enríquez y Schubert, 2014), y de contribuir también a la producción de limo de carbonato por medio de su comunidad de epífitas coralinas incrustantes, CCM (Land *et al.*, 1970; Corlett y Jones, 2007).

Por otro lado, hay avances en la caracterización del Índice de Área Foliar (LAI) de la pradera de *T. testudinum* a partir del análisis de imágenes satelitales (Hedley y Enríquez, 2010; Hedley *et al.*, 2017) y en la caracterización de los cambios asociados al impacto antropogénico (Hedley *et al.*, 2021). Enríquez *et al.* (2019) identificaron cuáles praderas pueden incrementar fuertemente su biomasa gracias a la luz, en profundidades más someras, que son las se sitúan por debajo de 2.5 m.

Con respecto a la comunidad de macrófitas, van Tussenbroek *et al.* (2014) documentaron una alta variabilidad en los componentes de la comunidad y en sus abundancias relativas a lo largo de 14 años de monitoreo, pero sin un patrón claro, ni temporal ni asociado a la distancia a la costa. Enríquez (2014) documenta incrementos significativos en la abundancia de macroalgas calcificadoras, al examinar las praderas de la laguna arrecifal de Puerto Morelos. Finalmente, estudios más recientes basados en el uso de imágenes satelitales han mostrado importantes cambios estructurales en las praderas de todo el Caribe mexicano, destacando los cambios en LAI (Hedley *et al.*, 2021; de Almeida *et al.*, 2022). Con datos obtenidos en este proyecto, los cambios en LAI que describen Hedley *et al.* (2021) están relacionados con un incremento en la disponibilidad de nitrógeno inorgánico disuelto (DIN) en el sedimento de las praderas.

1.3.3 Caracterizaciones de nutrientes en el Caribe mexicano

Lo reportes más antiguos de concentraciones de nutrientes en la columna de agua de estos ambientes marinos costeros del Caribe mexicano se documentaron en el Atlas Ambiental Costero, Puerto Morelos - Quintana Roo, de Merino-Ibarra y Otero-Dávalos (1991). Esta obra es una recopilación de datos con las caracterizaciones ambientales realizadas hasta esa fecha para la laguna arrecifal de Puerto Morelos. En dicho trabajo se compilan valores de nitrógeno inorgánico disuelto (DIN) y fósforo inorgánico disuelto (DIP) para los años 1975, 1977 y 1983; esta última caracterización llama la atención por presentar valores de DIN de $13.98 \pm 0.81 \mu\text{M}$, valores extremadamente altos para la zona y para la época.

En la década de 1990 se publicaron muchos menos reportes de nutrientes para la laguna arrecifal de Puerto Morelos. La mayoría de ellos caracterizaron localidades de la región norte, como el de Tran *et al.* (2002), quienes documentan valores para Holbox en el

periodo 1999-2000. El Laboratorio de Fotobiología del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México (ICMyL-UNAM) tiene documentados valores para la laguna de Puerto Morelos para el año 1999 para las praderas descritas en Pantoja-Reyes (2003), dentro del rango esperable para ambientes oligotróficos (valores no publicados).

En el periodo 2000 al 2010, los reportes de la concentración de nutrientes del agua de las lagunas costeras en la región incrementaron ligeramente. Por ejemplo, De la Lanza (2006) documenta valores para diversas localidades en Playa del Carmen en 2004-2005; Mutchler *et al.* (2007) para la bahía Akumal en el verano de 2005, y Hernández-Terrones *et al.* (2015) para 2008. Destacan también los monitoreos intensivos de la calidad de agua realizados por Carriquiry-Beltrán (2010) en 2006-2007 y Herrera-Silveira *et al.* (2008), en 2007-2008 para los parques nacionales de la región norte (e.g., Parque Nacional Costa Occidental de Isla Mujeres, Punta Cancún, Punta Nizúc; Parque Nacional Arrecifes de Cozumel; y Parque Nacional Arrecifes de Puerto Morelos). En el Laboratorio de Fotobiología del ICMyL-UNAM también se dispone de información para diferentes localidades de esta costa, como la laguna Nichupté, Puerto Morelos y Sian Ka'an, en 2002 (datos no publicados).

Hasta 2007-2008 se empezaron a registrar valores preocupantes de enriquecimientos de nitrógeno en el ambiente marino ($> 7.15 \mu\text{M}$ y $< 15.4 \mu\text{M}$) en algunas estaciones cercanas a la costa en Punta Nizuc y Punta Cancún. En este mismo periodo, Hernández-Terrones *et al.* (2011) reportaron que el flujo de nitrógeno y de fósforo en el interior de la laguna arrecifal de Puerto Morelos sigue un gradiente desde la costa (mayor concentración) hacia al arrecife (menor concentración). Las localidades de la región sur (e.g., Xcalak y Sian Ka'an) fueron caracterizadas por primera vez por Null *et al.* (2014) en 2009. En la última década (2010 en adelante), se ha incrementado el interés por monitorear la variación de las concentraciones de nutrientes a lo largo de las costas de Quintana Roo, aunque el mayor esfuerzo se sigue registrando en localidades del norte del estado. Destacan los estudios de Herrera-Silveira *et al.* (2015) para el periodo 2009-2014, de Carriquiry *et al.* (2017) en el periodo 2011-2014, y González-de Zaya *et al.* (2020) para el año 2014.

A partir del año 2015, las costas del Caribe mexicano empezaron a recibir de manera irregular la llegada masiva de sargazo pelágico (van Tussenbroek *et al.*, 2017), por lo que los estudios posteriores a esta fecha se incrementaron con el fin de evaluar el impacto de estos arribazones.

En ese sentido, destacan las contribuciones de Delgado-Pech (2016) y López-Peña (2016) en 2015; Pérez-Gómez *et al.* (2019) en 2018 y Cejudo *et al.* (2021) en 2018-2019 para localidades del norte, mientras que para la región sur los reportes son más limitados, entre los que destacan los de Camacho-Cruz *et al.* (2020, 2022).

1.4 Hipótesis

La hipótesis general de esta investigación es que el enriquecimiento de nutrientes sostenido de un ecosistema acuático induce un fuerte deterioro ambiental que se conoce como eutrofización. Este fenómeno ocurre también en el bento cuando se incrementa la productividad de sus comunidades vegetales y se acumula materia orgánica en el sedimento, afectando posteriormente a las condiciones tróficas de la columna de agua. Los cambios que se inducen afectan a la composición de especies, fisiología fotosintética y abundancias relativas de los grupos dominantes de la comunidad de macrófitas bentónicas de la pradera marina de *Thalassia testudinum*, así como en el morfotipo del constructor de hábitat. Las distintas respuestas al incremento de nutrientes se deben a diferencias en los requerimientos de nutrientes, así como en otros atributos morfofuncionales que les confieren diferentes habilidades competitivas, por lo que la comunidad de macrófitas de la pradera sufre cambios no lineales durante el proceso de fertilización/eutrofización que podrían ser caracterizados a lo largo del gradiente de impacto antropogénico norte-sur de las costas de Quintana Roo.

1. Se esperaba encontrar diferencias significativas en la condición ambiental de las praderas marinas de la región norte de Quintana Roo (mayor desarrollo urbano y turístico) con respecto a las de la región sur (menor desarrollo y menor presión antropogénica), utilizando como *proxies* ambientales los cambios en las concentraciones de nutrientes y en el contenido de materia orgánica de los sedimentos.
2. Se esperaba encontrar diferencias en el morfotipo de la especie constructora del hábitat, la fanerógama marina *Thalassia testudinum*, inducidos por una mayor

exposición al incremento de la disponibilidad de nutrientes en las praderas marinas afectadas por un mayor impacto antropogénico en la región norte.

3. Se esperaba encontrar cambios en las especies dominantes de la comunidad de macrófitas de la pradera marina y que podrían explicarse al comparar diferentes atributos funcionales relacionados con su habilidad para la adquisición y el uso de los recursos disponibles (luz y nutrientes).
4. Se esperaba poder reconocer y caracterizar la trayectoria de los cambios inducidos por el enriquecimiento de nutrientes, en los gradientes tróficos norte-sur y media laguna – arrecife posterior seleccionados, al poder quedar reflejados en diferentes estados tróficos del hábitat, gracias al carácter acumulativo del efecto de la fertilidad.
5. Se esperaba identificar diferentes fases y combinaciones de atributos de la comunidad y del morfotipo de la especie dominante *T. testudinum*, capaces de describir y diagnosticar la magnitud del impacto del enriquecimiento de nutrientes sobre el hábitat arrecifal costero del Caribe mexicano.
6. La llegada masiva de sargazo pelágico a las costas de Quintana Roo puede aportar fuertes entradas de nutrientes en estos ecosistemas costeros arrecifales, acelerando su proceso de eutrofización. Se espera cuantificar la magnitud de este enriquecimiento de nutrientes y también identificar los cambios debidos al impacto antropogénico, ya que su carácter acumulativo permite que se mantengan las diferencias entre el norte y el sur a pesar de la fuerte interferencia del sargazo.

1.5Objetivos

1.5.1 Objetivo general

Los objetivos de este estudio son la caracterización del estado ambiental del Caribe mexicano en la costa de Quintana Roo, examinando las concentraciones de nutrientes y de materia

orgánica en el ambiente, además de los cambios de la pradera marina arrecifal asociados al enriquecimiento de nutrientes. Se comparan localidades expuestas a distinto grado de impacto antropogénico, dado el mayor desarrollo urbano de la región norte.

1.5.2 Objetivos específicos

1. Caracterizar la variación de las concentraciones de nutrientes (e.g NO_2^- , NO_3^- , NH_4^+ y PO_4^{3-}) en la columna de agua y en el agua intersticial del sedimento de diferentes praderas marinas, así como el contenido de materia orgánica en los sedimentos.
2. Describir y cuantificar la variación de atributos morfofuncionales del constructor del hábitat, *Thalassia testudinum* de las praderas marinas seleccionadas.
3. Identificar el número de géneros y especies de las macrófitas bentónicas que integran la comunidad de la pradera submarina en los diferentes ambientes seleccionados.
4. Caracterizar los atributos morfofuncionales de los géneros y/o especies dominantes de la comunidad de macrófitas de la pradera marina.
5. Caracterizar los atributos fisiológicos de los géneros y/o especies dominantes de la comunidad de macrófitas de la pradera marina.
6. Identificar asociaciones de variación entre los descriptores morfofuncionales y las condiciones ambientales caracterizadas.
7. Determinar la magnitud del enriquecimiento de nutrientes y los cambios más significativos (a corto plazo) de la pradera marina durante la llegada masiva de sargazo pelágico.
8. Construir un modelo interpretativo de cambios de fase críticos en la pradera marina inducidos por el enriquecimiento de nutrientes que pueda explicar la progresión del proceso de eutrofización, e identificar bio-indicadores que puedan ser utilizados como diagnóstico ambiental del estado del sistema arrecifal.

1.6 Materiales y métodos

1.6.1 Descripción del área de estudio

El presente estudio se realizó en la franja costera del Caribe mexicano, la cual pertenece a la entidad federativa de Quintana Roo y se ubica geográficamente en el sureste de México, sobre la región oriental de la península de Yucatán. El Caribe mexicano tiene una longitud de ~400 km en la parte peninsular (Rioja-Nieto *et al.*, 2019) y está conformado por una plataforma muy porosa de rocas sedimentarias de carbonato de calcio, mayormente formadas por rocas tipo caliza y dolomita (Schmitter-Soto *et al.*, 2002). Dada la alta solubilidad de estas rocas y su fuerte permeabilidad al agua, la región carece de ríos superficiales, pero tiene un importante flujo de ríos subterráneos.

En el Caribe mexicano, como en cualquier región tropical, la fluctuación estacional no sigue el patrón climático de cuatro estaciones de las zonas templadas, sino que destacan tres estaciones, la de “secas frías” o temporada de “nortes”, que abarca los meses de noviembre a febrero; la temporada de “secas cálidas” que ocurre entre marzo y mayo, y finalmente, la época de lluvias que empieza en junio y termina en octubre (Schmitter-Soto *et al.*, 2002). La temporada de “secas frías” se caracteriza por la presencia de vientos de gran intensidad que proceden fundamentalmente del norte. La temporada de “secas cálidas”, la más corta, presenta temperaturas más altas y lluvias ocasionales, mientras que las mayores precipitaciones con la probable llegada de tormentas tropicales y huracanes ocurren en la temporada de lluvias. La tasa de precipitación es muy variable y puede oscilar anualmente de 21.1 ± 5.1 mm a 149 ± 25.4 mm, (Rodríguez-Martínez *et al.*, 2010). La variabilidad estacional de la irradiancia y la temperatura del mar es mucho más previsible y sigue el ciclo estacional esperable en los trópicos, con dos picos de exposición lumínica, uno en abril y otro en julio, y un desfase del incremento de la temperatura hasta un único pico máximo de alrededor de 30 °C que se alcanza en agosto, mientras que los mínimos anuales se presentan en enero-febrero de 24-25 °C (Scheufen *et al.*, 2017).

Los sistemas arrecifales son los ecosistemas predominantes en la franja costera del Caribe mexicano, los cuales están conformados por la comunidad coralina del arrecife de coral, las praderas marinas que se desarrollan en las lagunas arrecifales y el bosque de mangle en el

humedal costero (Rioja-Nieto *et al.*, 2019). Estos se desarrollan sobre una plataforma continental angosta < 5 km y se extienden de norte a sur de forma discontinua a lo largo de ~300 km. La parte mexicana representa el ~40% del Arrecife Mesoamericano (SAM), el sistema arrecifal más grande del hemisferio norte (Gress *et al.*, 2019; Rioja-Nieto y Álvarez-Filip, 2019). La distancia entre la barrera arrecifal paralela a la costa y la línea de costa es variable, oscilando entre 1 km en la parte más angosta, particularmente en localidades del sur, y hasta ~5 km en la laguna arrecifal más grande, situada al sur de la zona hotelera de Cancún, al sur de punta Nizuc (Ardisson *et al.*, 2011). Estas lagunas arrecifales que delimita la barrera coralina suelen ser poco profundas (Lankford, 1977) y son colonizadas por praderas de pastos marinos que pueden llegar a formar pequeños parches aislados y separados por sedimentos, hasta grandes praderas continuas que abarcan extensiones significativas en el bentos de las lagunas (Hedley *et al.*, 2021). Las praderas marinas cohabitan con otros organismos como gorgonias, esponjas y pequeños corales aislados (Baker *et al.*, 2015) y también con otras especies de pastos marinos de pequeño tamaño y diferentes algas bentónicas. Las dunas costeras separan físicamente los hábitats marinos de los humedales costeros como los manglares, aunque permanecen vinculados a través de flujos biogeoquímicos subterráneos y superficiales (Rioja-Nieto y Álvarez-Filip, 2019). Estos últimos han sido gravemente afectados por el cambio del uso del suelo y la conexión directa superficial entre el manglar y los ambientes marinos se ha cerrado en muchos lugares urbanizados o con presencia de hoteles. Al mismo tiempo, se han ido perdiendo grandes extensiones de dunas y manglar, especialmente en la región norte, con el fuerte desarrollo de la infraestructura hotelera y urbana (Brenner *et al.*, 2018). Este cambio del uso del suelo ha ocurrido a pesar de que la mayoría de los ecosistemas costeros del Caribe mexicano son áreas marinas protegidas desde hace décadas administradas por la CONANP, y desde 2016, toda la costa excepto la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an conforman la Reserva de la Biosfera del Caribe Mexicano (SEMARNAT, 2019).

Algunas caracterizaciones previas para diferentes parámetros hidrogueoquímicos reportan diferencias significativas entre regiones del Caribe mexicano y de la península de Yucatán (Schmitter-Soto *et al.*, 2002; Hernández-Terrones *et al.*, 2015, 2021). Se ha documentado también la presencia de distintos sistemas de flujo de agua subterránea que desembocan en las zonas costeras. Estos sistemas difieren entre las regiones norte, centro y

sur de Quintana Roo, tanto en sus volúmenes de agua y cargas de nutrientes, como en sus velocidades de descarga. Los flujos de agua subterránea, dulce y salobre vierten en las lagunas arrecifales o directamente en el arrecife (Perry *et al.*, 2002) vía manantiales o surgencias, las cuales se denominan “ojos de agua”. En algunas zonas ya se han podido identificar y mapear la localización de los ojos de agua, como en el caso del sistema arrecifal de Puerto Morelos donde se reconocen al menos diez de ellos (Carruthers *et al.*, 2005), pero en otras lagunas arrecifales, el número y localización de estas surgencias se desconocen. Finalmente, otras entradas importantes de agua subterránea hacia la laguna arrecifal procedente del humedal costero se producen en el frente de las playas, por medio de la difusión a través de los sedimentos (Null *et al.*, 2014).

Con respecto a la circulación costera, en la laguna arrecifal de Puerto Morelos se ha propuesto un modelo de circulación hidrológico costero que ha estimado un tiempo promedio de residencia del agua en condiciones normales de oleaje de aproximadamente 3 h (Coronado *et al.*, 2007). Este tiempo puede llegar a disminuir hasta 0.35 h en condiciones climatológicas extremas, como las que se presentaron durante el embate del huracán Wilma (Coronado *et al.*, 2007). El agua con la que se reemplaza el agua de la laguna arrecifal es agua oceánica procedente de la corriente de Yucatán (Coronado *et al.*, 2007). Este modelo de circulación es probablemente el que debe regir el patrón de circulación de otras lagunas arrecifales del Caribe mexicano con similares características y tamaño, ya que están bajo la misma influencia de la corriente de Yucatán, de los mismos patrones de vientos, y son lagunas de poca profundidad. Las lagunas de mayor tamaño deben experimentar mayores tiempos de residencia del agua a la del modelo hidrológico desarrollado por Coronado *et al.* (2007), pero también cuando la distancia entre el arrecife y la costa sea mayor, la influencia oceánica sobre el ambiente marino frente a la de tierra va a ser mayor.

La industria turística es la principal actividad económica en el estado de Quintana Roo, pero su desarrollo presenta grandes diferencias regionales. El mayor desarrollo turístico y urbano se concentra en la región norte, sobre el corredor turístico Cancún-Riviera Maya, que representa el ~80% de la oferta turística de todo el estado (INEGI, 2020). La apuesta por un modelo de desarrollo urbano y turístico vertical de alta densidad a través de grandes *resorts* (e.g., categoría cinco estrellas y/o diamante) ha conllevado un alto impacto ambiental, ya que la población visitante supera casi 10 veces la población residente. Casi el ~75% de los

visitantes se hospedaron en 2019 en estos grandes *resorts* (INEGI, 2020), y, sin embargo, hasta el año 2015 sólo el ~68% de la población estatal estaba conectada a un sistema de drenaje urbano (INEGI, 2017). El resto de la población residente utiliza fosas sépticas o letrinas de pozo como sistema de drenaje, que concentran y liberan volúmenes de agua enriquecidos en nitratos que se infiltran al acuífero y terminan siendo descargados al mar (Hernández-Terrones *et al.*, 2011). En los municipios de Othón P. Blanco y Felipe Carillo Puerto, ubicados en las regiones centro y sur, también se desarrollan actividades agrícolas como la siembra de caña de azúcar, frijol, maíz blanco, y ganaderas, aunque con el paso del tiempo estas actividades se han ido reduciendo (INEGI, 2007, 2017).

1.6.2 Selección de sitios de muestreo

Para el desarrollo de este estudio y la comparación del estado de las lagunas arrecifales según su grado de exposición al impacto antropogénico, se seleccionaron tres localidades representativas de la región norte y cuatro localidades representativas de las regiones centro-sur (**Figura 1**). Los muestreos se llevaron a cabo en el verano de 2016, el verano de 2017 y el verano del año 2018. Las descripciones de los sitios seleccionados se enlistan a continuación siguiendo el orden geográfico de norte a sur.

1) Punta Nizuc (N1.PN): localidad que está más cerca del mayor y más antiguo desarrollo turístico y urbano del estado. Esta localidad es parte de la zona hotelera de Cancún, y en sus playas de desarrollan actividades acuáticas recreativas. Mantiene una estrecha comunicación a través de un canal con el sistema lagunar Nichupté, que presenta síntomas de eutrofización desde la década de 1990 (Reyes y Merino, 1991; Van Tussenbroek *et al.*, 1996) y un estado actual muy avanzado de eutrofización (Carruthers *et al.*, 2005; Romero-Sierra *et al.*, 2018).

2) Puerto Morelos "Norte" (N2.PMN): localidad ubicada en la zona norte del Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos, a ~6 km al sur de Cancún y cerca del arrecife Limones. Esta localidad mantiene un desarrollo turístico moderado-alto, más antiguo que el desarrollo que presenta la parte sur del parque. Sobre la costa de esta localidad está el complejo hotelero Moon Palace Resort, que cuenta con 2,400 habitaciones y un campo de golf de 27 hoyos. Estos campos de golf son potenciales exportadores de nutrientes y de otros contaminantes (Bock y Easton, 2020), debido al constante uso de fertilizantes y pesticidas como parte de su

mantenimiento. Sin embargo, la comunidad coralina de esta región destaca por la presencia de una comunidad coralina de *Acropora palmata* con uno de los mejores estados de conservación del Caribe (Rodríguez-Martínez *et al.*, 2014).

3) Puerto Morelos “Sur” (N3.PMS): esta localidad se encuentra frente a las instalaciones del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM, a 2.5 km al norte del pueblo de Puerto Morelos. Esta zona tiene un desarrollo turístico menor que las localidades anteriores, pero también alto y más reciente, ya que en 1998 contaba con una oferta hotelera de 401 habitaciones y en el año 2016 esta oferta subió a 25 hoteles y 5,052 habitaciones, de las cuales el 95% pertenecen a hoteles de categoría cinco estrellas (INEGI, 2017). Esta localidad cuenta con el mayor número de caracterizaciones de praderas marinas desde la década de 1990.

4) Punta Herrero (S4.PH): esta localidad es una pequeña aldea de pescadores, semi aislada con desarrollo urbano mínimo. Está localizada a ~70 km al norte de Mahahual y forma parte de la Reserva de la Biosfera de Sian Ka’an. La mayor actividad humana en la zona se registra de julio a marzo durante la temporada de pesca de langosta.

5) Uvero (S5.U): localidad con desarrollo urbano mínimo que se ubica ~25 km al norte de Mahahual. Esta región está influenciada por un pequeño complejo lagunar casi continuo de cuatro humedales: Uvero, Placer, San Humberto y San Antonio (Avilés-Torres *et al.*, 2001). Sobre la costa se encuentra un club de playa que es visitado por grupos de turistas proveniente de cruceros que arriban al complejo turístico formado por la unión de Mahahual, Bacalar y Chetumal, la Grand Costa Maya. La oferta de alojamientos turísticos que predominan en la zona son bungalows rústicos.

6) Huache (S6.H): zona con desarrollo turístico y urbano bajo que se localiza a ~32 km al sur de Mahahual y queda enfrente del arrecife de Banco Chinchorro. Perteneció al complejo Grand Costa Maya. Esta localidad está influenciada por un humedal costero grande “Río Huache”.

7) Xcalak (S7.Xc): localidad cerca de la frontera con Belice, con bajo desarrollo turístico y urbano (población < 500 habitantes).

En cada localidad se seleccionó aleatoriamente al menos una pradera representativa de la laguna media y otra pradera representativa del arrecife posterior. Cuando fue posible se establecieron réplicas para cada zona. Los detalles sobre las localidades caracterizadas se muestran en el **Cuadro 1**. Con el objetivo de reducir la interferencia de la disponibilidad de

luz en el análisis del efecto de los nutrientes, se seleccionaron praderas en profundidades del rango de 2 a 4 m para que la variación de la biomasa y LAI de *Thalassia testudinum* se mantuviera en rangos comparables de acuerdo con el patrón de profundidad descrito por Enríquez *et al.* (2019). Para evaluar el impacto de las llegadas masivas de sargazo pelágico sobre el estado trófico de las praderas marinas, se realizó un muestreo en dos años consecutivos, 2017 y 2018, en praderas situadas en la localidad Huache (región sur). Las mareas de sargazo pelágico fueron mucho mayores en el verano de 2018 que en el de 2017 (Uribe-Martínez *et al.*, 2022). En ese año (2018) se estimaron arribazones de sargazo basadas en una cobertura promedio de $7.2 \times 10^3 \text{ kg m}^{-2}$ en la región norte del estado, con un rango de variación de 1.1 a $36.4 \times 10^3 \text{ kg m}^{-2}$, mientras que las estimaciones basadas en la biomasa extraída de las playas oscilaron entre 5.9 y $168.3 \times 10^3 \text{ m}^{-2} \text{ km}^{-1}$ (Salter *et al.*, 2020). La localidad de Xcalak (S7.Xc) también fue muestreada en el verano de 2018, pero se seleccionó una pradera de una zona libre de sargazo ubicada 2 km al norte del canal de Zaragoza ($18^{\circ}12'N$, $87^{\circ}50'O$). Asimismo, se seleccionó en la laguna arrecifal de Puerto Morelos (localidad Puerto Morelos Sur) una pradera marina situada cerca de un ojo de agua.

En cada pradera marina se tomaron muestras del agua de la columna y del agua intersticial del sedimento, y también muestras de sedimentos para estimar su contenido de materia orgánica. Estas muestras fueron extraídas con ayuda de un nucleador delgado de 10 cm de diámetro y 7.3 cm de diámetro interno. En estas localidades también se tomaron muestras de la comunidad de macrófitas bentónicas. En cada capítulo se detallan los métodos de colecta, los cuidados de preservación empleados según el tipo de muestra y los análisis estadísticos empleados.

1.7 Esquema general de la tesis

En el **Capítulo 2** se caracterizó el estado ambiental actual de las lagunas arrecifales del Caribe mexicano en el periodo 2016-2018, así como un metaanálisis del progreso de las concentraciones de nutrientes en estos ambientes, cubriendo un periodo de 20 años. En este capítulo también se explora la variabilidad del contenido elemental de N, P y C, además de los cocientes molares C:N, C:P y los cambios en la señal isotópica del nitrógeno ($\delta^{15}N$), en hojas de *T. testudinum*, así como de otras macrófitas dominantes de la comunidad. Por último,

en este capítulo se examinó el impacto del enriquecimiento de nutrientes de las llegadas masivas de sargazo, determinando los cambios en las concentraciones de nitrógeno (DIN) y fósforo (DIP) en el ambiente en una misma localidad antes (verano de 2017) y durante la llegada masiva de sargazo (verano de 2018).

En el **Capítulo 3** se analizaron los cambios en la comunidad de macrófitas en términos de diversidad y abundancia, y en diferentes descriptores de atributos funcionales de las especies dominantes, y se asociaron estos cambios a la variación del enriquecimiento de nutrientes descrita en el **Capítulo 2**. En este análisis se pudieron identificar seis tipos de praderas marinas con diferente estado trófico y con indicadores específicos para cada tipo.

En el **Capítulo 4** se analizaron los cambios en el morfotipo de *Thalassia testudinum*, y se integran los resultados de los **Capítulos 2 y 3**; específicamente, se analiza si la variación de los diferentes tipos de praderas descritas en el **Capítulo 3** representa la evolución o el progreso de los cambios que sufre la pradera marina al aumentar la disponibilidad de nutrientes en el ambiente. Se utilizan como descriptores de gradientes ambientales de enriquecimiento de nutrientes los dos que se identificaron en el **Capítulo 2**: la variación de DIN en la columna de agua y la variación del contenido de materia orgánica del sedimento (%OM). El análisis permitió desarrollar un modelo para explicar los cambios que experimenta la pradera marina en respuesta al enriquecimiento de nutrientes y se ofrecen indicadores ambientales y biológicos para identificar las fases más relevantes, tanto tempranas como más avanzadas, del proceso de eutrofización del hábitat.

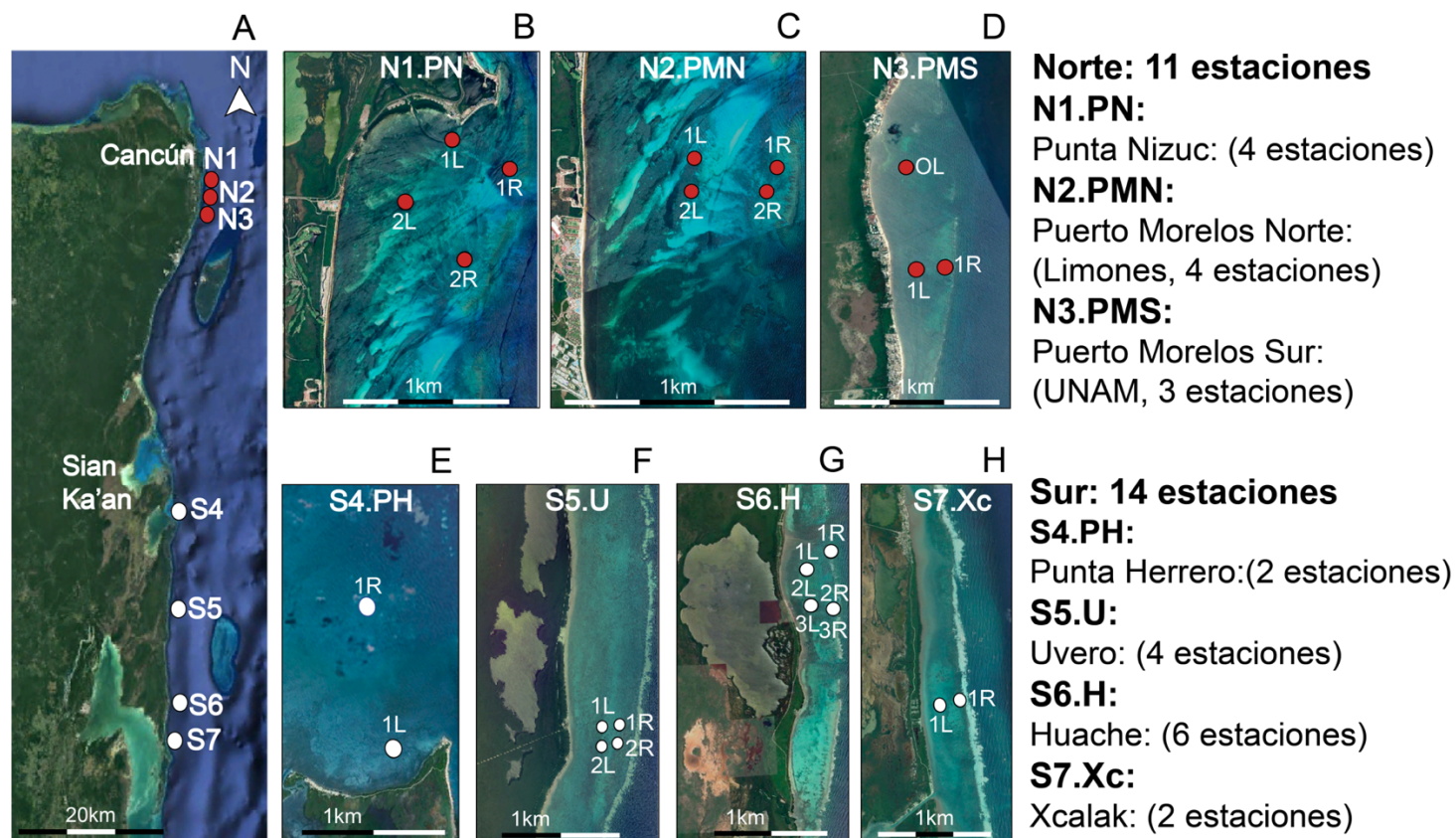


Figura 1. (A) Mapa del Caribe mexicano y ubicación de las estaciones de colecta de este estudio. (B) Punta Nizuc (N1.PM); (C) Puerto Morelos Norte (N2.PMN); (D) Puerto Morelos Sur (N3.PMS), (E) Punta Herrero (S4.PH); (F) Uvero (S5.U); (G) Huache (S5.U); (H) Xcalak (S6.Xc).

Cuadro 1. Detalle de las localidades y estaciones de muestro de este estudio.

Etiqueta	Región	Localidad	Nombre de estación	Zona	No. estación	Fecha colecta	Profundidad (m)
N.PN.1R	Norte	Punta Nizuc (PN)	Nizuc	Arrecife posterior	R1	Feb-17	3.0
N.PN.2R	Norte	Punta Nizuc (PN)	Nizuc	Arrecife posterior	R2	May-17	3.0
N.PN.1L	Norte	Punta Nizuc (PN)	Nizuc	Media laguna	L1	Feb-17	2.5
N.PN.2L	Norte	Punta Nizuc (PN)	Nizuc	Media laguna	L2	May-17	3.0
N.PMN.1R	Norte	Puerto Morelos Norte (PMN)	Limones	Arrecife posterior	R1	May-17	2.5
N.PMN.2R	Norte	Puerto Morelos Norte (PMN)	Limones	Arrecife posterior	R2	May-17	3.0
N.PMN.1L	Norte	Puerto Morelos Norte (PMN)	Limones	Media laguna	L1	May-17	3.0
N.PMN.2L	Norte	Puerto Morelos Norte (PMN)	Limones	Media laguna	L2	May-17	3.0
N.PMS.1R	Norte	Puerto Morelos Sur (PMS)	UNAM	Arrecife posterior	R1	Oct-16	3.0
N.PMS.1L	Norte	Puerto Morelos Sur (PMS)	UNAM	Media laguna	L1	Oct-16	3.0
				Ojo en Media laguna	L-O		
N.PMS.OL	Norte	Puerto Morelos Sur (PMS)	Ojo	laguna		Oct-16	4.0
S.PH-1R	Sur	Punta Herrero (PH)	PH	Arrecife posterior	R1	Sep-17	3
S.PH-1L	Sur	Punta Herrero (PH)	PH	Media laguna	L1	Sep-17	2.5
S.U-1R	Sur	Uvero (U)	Uvero	Arrecife posterior	R1	Aug-17	3
S.U-2R	Sur	Uvero (U)	Uvero	Arrecife posterior	R2	Aug-17	3
S.U-1L	Sur	Uvero (U)	Uvero	Media laguna	L1	Aug-17	3
S.U-2L	Sur	Uvero (U)	Uvero	Media laguna	L2	Aug-17	3
S.H-1R	Sur	Huache (H)	Huache	Arrecife posterior	R1	July-17	2.5

S.H-2R	Sur	Huache (H)	Huache	Arrecife posterior	R2	July-17	2
S.H.3R	Sur	Huache (H)	Huache	Arrecife posterior	R3	July-18	2.5
S.H.1L	Sur	Huache (H)	Huache	Media laguna	L1	July-17	1.8
S.H.2L	Sur	Huache (H)	Huache	Media laguna	L2	July-17	2.5
S.H.3L	Sur	Huache (H)	Huache	Media laguna	L3	July-18	2.5
S.Xc.1R	Sur	Xcalak (Xc)	Xcalak	Arrecife posterior	R1	July-18	2.8
S.Xc.1L	Sur	Xcalak (Xc)	Xcalak	Media laguna	L1	July-18	3

1.8 Literatura citada

- Abreu, M. H., Pereira, R., Buschmann, A. H., Sousa-Pinto, I., y Yarish, C. (2011). Nitrogen uptake responses of *Gracilaria vermiculophylla* (Ohmi) Papenfuss under combined and single addition of nitrate and ammonium. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 407(2), 190-199. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.06.034>.
- Aguilar-Rosas, M. A. A., Rosas, L. E. A., y Rosas, R. A. (1998). Algas marinas de la región central de Quintana Roo, México. *Polibotánica*, (7), 15-32.
- Alestra, T., Tait, L. W., y Schiel, D. R. (2014). Effects of algal turfs and sediment accumulation on replenishment and primary productivity of furoid assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 511, 59-70. <https://doi.org/10.3354/meps10932>.
- Alexandre, A., Georgiou, D., y Santos, R. (2014). Inorganic nitrogen acquisition by the tropical seagrass *Halophila stipulacea*. *Marine Ecology*, 35(3), 387-394. <https://doi.org/10.1111/maec.12128>.
- Alexandre, A., Collado-Vides, L., y Santos, R. (2021). The takeover of *Thalassia testudinum* by *Anadyomene* sp. at Biscayne Bay, USA, cannot be simply explained by competition for nitrogen and phosphorous. *Marine Pollution Bulletin*, 167, 112326.
- Álvarez-Filip, L., Carricart-Ganivet, J. P., Horta-Puga, G., y Iglesias-Prieto, R. (2013). Shifts in coral-assemblage composition do not ensure persistence of reef functionality. *Scientific Reports*, 3: 3486. <https://doi.org/10.1038/srep03486>.
- Álvarez-Filip, L., Estrada-Saldívar, N., Pérez-Cervantes, E., Molina-Hernández, A., y González-Barrios, F. J. (2019). A rapid spread of the stony coral tissue loss disease outbreak in the Mexican Caribbean. *PeerJ*, 7, e8069. <https://doi.org/10.7717/peerj.8069>.
- Álvarez-Filip, L., González-Barrios, F. J., Pérez-Cervantes, E., Molina-Hernández, A., y Estrada-Saldívar, N. (2022). Stony coral tissue loss disease decimated Caribbean coral populations and reshaped reef functionality. *Communications Biology*, 5(1), 1–10. <https://doi.org/10.1038/s42003-022-03398-6>.
- Anderson, D. M., Burkholder, J. M., Cochlan, W. P., Glibert, P. M., Gobler, C. J., Heil, C. A., Kudela, R. M., Parsons, M. L., Jack Rensel, J. E., Townsend, D. W., Trainer, V. L., y Vargo, G. A. (2008). Harmful algal blooms and eutrophication: examining linkages from selected coastal regions of the United States. *Harmful algae*, 8(1), 39-53. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2008.08.017>.
- Appeltans, W., Ah Yong, S. T., Anderson, G., Angel, M. V., Artois, T., Bailly, N., Bamber, R., Bamber, A., Bartsch, I., Berta, A., Błażewicz-Paszkowycz, M., Bock, P., Boxshall, G., Boyko, C. B., Brandão, S. N., Bray, R. A., Bruce, N. K., Carins, S. D., Chan, T., Cheng, L., y Costello, M. J. (2012). The magnitude of global marine species diversity. *Current Biology*, 22(23), 2189-2202. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.09.036>.
- Ardisson, P. L., May-Kú, M. A., Herrera-Dorantes, M. T., y Arellano-Guillermo, A. (2011). El sistema arrecifal mesoamericano-México: Consideraciones para su designación como zona marítima especialmente sensible. *Hidrobiológica*, 21(3), 261-280.
- Armitage, A. R., Frankovich, T. A., Heck, K. L., y Fourqurean, J. W., (2005). Experimental nutrient enrichment causes complex changes in seagrass, microalgae, and macroalgae community structure in Florida Bay. *Estuaries*, 28(3), 422–434. <https://doi.org/10.1007/BF02693924>.

- Armitage, A. R., Frankovich, T. A., y Fourqurean, J. W. (2006). Variable responses within epiphytic and benthic microalgal communities to nutrient enrichment. *Hydrobiologia*, 569, 423-435. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0146-8>.
- Avilés-Torres, S., Schmitter-Soto, J. J., y Barrientos-Medina, R. C. (2001). Patrones espaciales de la riqueza de peces en lagunas del sur de Quintana Roo, México. *Hidrobiológica*, 11(2), 141-148.
- Baker, D. M., Freeman, C. J., Knowlton, N., Thacker, R. W., Kim, K., y Fogel, M. L. (2015). Productivity links morphology, symbiont specificity and bleaching in the evolution of Caribbean octocoral symbioses. *The ISME Journal*, 9(12), 2620-2629. <https://doi.org/10.1038/ismej.2015.71>.
- Barbier, E. B. (2017). Marine ecosystem services. *Current Biology*, 27(11), R507-R510. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.03.020>.
- Barrón, C. y Duarte, C. M. (2009). Dissolved organic matter release in a *Posidonia oceanica* meadow. *Marine Ecology Progress Series*, 374, 75-84. <https://doi.org/10.3354/meps07715>.
- Barrón, C., Apostolaki, E. T., y Duarte, C. M. (2014). Dissolved organic carbon fluxes by seagrass meadows and macroalgal beds. *Frontiers in Marine Science*, 1, 42. <https://doi.org/10.3389/fmars.2014.00042>.
- Bauer, J. E., Cai, W. J., Raymond, P. A., Bianchi, T. S., Hopkinson, C. S., y Regnier, P. A. (2013). The changing carbon cycle of the coastal ocean. *Nature*, 504(7478), 61-70. <https://doi.org/10.1038/nature1285>.
- Bindoff, N. L., Cheung, W. W. L., Kairo, J. G., Arístegui, J., Guinder, V. A., Hallberg, R., Hilmi, N., Jiao, N., Karim, M. S., Levin, L., O'Donoghue, S., Purca Cuicapusa, S. R., Rinkevich, B., Suga, T., Tagliabue, A., y Williamson, P. (2019). Changing Ocean, Marine Ecosystems, and Dependent Communities. In: IPCC Special Report on the Ocean and Cryosphere in a Changing Climate [H.-O. Pörtner, D.C. Roberts, V. Masson-Delmotte, P. Zhai, M. Tignor, E. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Nicolai, A. Okem, J. Petzold, B. Rama, y N.M. Weyer (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA, pp. 447–587. <https://doi.org/10.1017/9781009157964.007>.
- Bock, E. M., y Easton, Z. M. (2020). Export of nitrogen and phosphorus from golf courses: A review. *Journal of Environmental Management*, 255, 109817. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.109817>.
- Borges, A. V., y Gypens, N., (2010). Carbonate chemistry in the coastal zone responds more strongly to eutrophication than to ocean acidification. *Limnology and Oceanography* 55, 346–353. <https://doi.org/10.4319/lo.2010.55.1.0346>.
- Brenner, L., Engelbauer, M., y Job, H. (2018). Mitigating tourism-driven impacts on mangroves in Cancún and the Riviera Maya, Mexico: an evaluation of conservation policy strategies and environmental planning instruments. *Journal of Coastal Conservation*, 22, 755-767. <https://doi.org/10.1007/s11852-018-0606-0>.
- Burkholder, J. M., Tomasko, D. A., y Touchette, B. W. (2007). Seagrasses and eutrophication. *Journal of experimental Marine Biology and Ecology*. 350:46-72. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.06.024>.
- Camacho-Cruz, K. A., Ortiz-Hernández, M. C., Sánchez, A., Carrillo, L., y De Jesús Navarrete, A. (2020). Water quality in the eastern karst region of the Yucatan Peninsula: nutrients and stable nitrogen isotopes in turtle grass, *Thalassia testudinum*. *Environmental Science and Pollution Research*, 27(14), 15967-15983. <https://doi.org/10.1007/s11356-019-04757-3>.
- Camacho-Cruz, K., Rey-Villiers, N., Ortiz-Hernández, M. C., González-Jones, P., de Jesús Galán-Caamal, R., Matus-Hernández, M., y Sánchez, A. (2022). Changes in the enrichment

- of dissolved inorganic nutrients in the coastal waters of the Mexican Caribbean, influenced by submarine groundwater discharges 2016–2019. *Marine Pollution Bulletin*, 185, 114308. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2022.114308>.
- Capone, D. G., Bronk, D. A., Mulholland, M. R., y Carpenter, E. J. (Eds.). (2008). *Nitrogen in the marine environment*. Second edition. Elsevier. 1729pp.
- Carey, R. O., Migliaccio, K. W., Li, Y., Schaffer, B., Kiker, G. A., y Brown, M. T. (2011). Land use disturbance indicators and water quality variability in the Biscayne Bay Watershed, Florida. *Ecological Indicators*, 11(5), 1093-1104. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2010.12.009>.
- Carriquiry Beltrán, J. D. (2010). Monitoreo del bentos, nutrientes e isótopos en relación a la salud arrecifal de áreas naturales protegidas del norte de Quintana Roo con mayor vulnerabilidad al cambio de fase arrecifal: Primera Etapa. Universidad Autónoma de Baja California. Instituto de Investigaciones Oceanológicas. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. DM012. México, D.F. <http://www.conabio.gob.mx/institucion/cgi-bin/datos.cgi?Letras=DM&Numero=12>.
- Carriquiry, J. D., Villaescusa, J. A., Cupul-Magaña, A. L. y Rodríguez-Zaragoza, F. A. (2017). Monitoreo del bentos, nutrientes e isótopos en relación a la salud arrecifal de áreas naturales protegidas del norte de Quintana Roo con mayor vulnerabilidad al cambio de fase arrecifal: Segunda Etapa. Universidad Autónoma de Baja California. Instituto de Investigaciones Oceanológicas. Informe final SNIB-CONABIO, Proyecto No. GM006. Ciudad de México. <http://www.conabio.gob.mx/institucion/cgi-bin/datos.cgi?Letras=GM&Numero=6>.
- Carruthers, T. J. B., Van Tussenbroek, B. L., y Dennison, W. C. (2005). Influence of submarine springs and wastewater on nutrient dynamics of Caribbean seagrass meadows. *Estuarine Coastal Shelf Science*, 64(2):191-199. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.01.015>.
- Carter, G. A., Lucas, K. L., Biber, P. D., Criss, G. A., y Blossom, G. A. (2011). Historical changes in seagrass coverage on the Mississippi barrier islands, northern Gulf of Mexico, determined from vertical aerial imagery (1940–2007). *Geocarto International*, 26(8), 663-673. <https://doi.org/10.1080/10106049.2011.620634>.
- Cayabyab, N. M., y Enríquez, S. (2007). Leaf photoacclimatory responses of the tropical seagrass *Thalassia testudinum* under mesocosm conditions: a mechanistic scaling-up study. *New Phytologist*, 176(1), 108-123. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02147.x>.
- Cejudo, E., Acosta-González, G., Ortega-Camacho, D., y Ventura-Sanchez, K. (2021). Water quality in natural protected areas in Cancun, Mexico: A historic perspective for decision makers. *Regional Studies in Marine Sciences*, 48, 102035. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2021.102035>.
- Cloern, J. E. (2001). Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine Ecology Progress Series*, 210, 223-253. <https://doi:10.3354/meps210223>.
- Cole, A. J., Pratchett, M. S., y Jones, G. P. (2008). Diversity and functional importance of coral-feeding fishes on tropical coral reefs. *Fish and Fisheries*, 9(3), 286-307. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2008.00290.x>.
- Collado-Vides, L., Ortégón, I., Senties, A., Comba, L., y González, J., (1998). Macroalgae of Puerto Morelos Reef System, Mexican Caribbean *Hidrobiológica*, 8:2, 133-143 pp.
- CONAGUA (Comisión Nacional del Agua). (2020). *Inventario Nacional de Plantas Municipales de Potabilización y de Tratamiento de Aguas Residuales en Operación*. Diciembre 2020. 285 pp.

- Cooper, T. F., Gilmour, J. P., y Fabricius, K. E. (2009). Bioindicators of changes in water quality on coral reefs: review and recommendations for monitoring programmes. *Coral reefs*, 28, 589-606. <https://doi.org/10.1007/s00338-009-0512-x>.
- Corlett, H., y Jones, B. (2007). Epiphyte communities on *Thalassia testudinum* from Grand Cayman, British West Indies: Their composition, structure, and contribution to lagoonal sediments. *Sedimentary Geology*, 194(3-4), 245-262. <https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2006.06.010>.
- Cornelisen, C. D., y Thomas, F. I. (2006). Water flow enhances ammonium and nitrate uptake in a seagrass community. *Marine Ecology Progress Series*, 312, 1-13. <https://doi:10.3354/meps312001>.
- Coronado, C., Candela, J., Iglesias-Prieto, R., Sheinbaum, J., López, M., y Ocampo-Torres, F. J. (2007). On the circulation in the Puerto Morelos fringing reef lagoon. *Coral Reefs*, 26(1), 149-163. <https://doi.org/10.1007/s00338-006-0175-9>.
- Costanza, R., d'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R. G., Sutton, P., y Van Den Belt, M. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387(6630), 253-260. <https://doi.org/10.1038/387253a0>.
- Crain, C. M., Halpern, B. S., Beck, M. W., y Kappel, C. V. (2009). Understanding and managing human threats to the coastal marine environment. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1162(1), 39-62. <https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2009.04496.x>.
- Crossland, C. J., Kremer, H. H., Lindeboom, H. J., Crossland, J. I. M., y Le Tissier, M. D. A. (2005). Coastal Fluxes in the Anthropocene: The Land-ocean Interactions in the Coastal Zone Project of the International Geosphere-biosphere Programme. In: *Global Change– The IGBP Series*, vol. XX. Springer, 232 pp. <https://doi.org/10.1007/3-540-27851-6>.
- Chakraborty, S., Bhattacharya, T., Singh, G., y Maity, J. P. (2014). Benthic macroalgae as biological indicators of heavy metal pollution in the marine environments: A biomonitoring approach for pollution assessment. *Ecotoxicology and environmental Safety*, 100, 61-68. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2013.12.003>.
- Darnell, K. M., Carruthers, T. J., Biber, P., Georgiou, I. Y., Michot, T. C., y Boustany, R. G. (2017). Spatial and temporal patterns in *Thalassia testudinum* leaf tissue nutrients at the Chandeleur Islands, Louisiana, USA. *Estuaries and Coasts*, 40(5), 1288-1300. <https://doi.org/10.1007/s12237-017-0229-y>.
- Dauer, D. M. (1993). Biological criteria, environmental health and estuarine macrobenthic community structure. *Marine Pollution Bulletin*, 26(5), 249-257. [https://doi.org/10.1016/0025-326X\(93\)90063-P](https://doi.org/10.1016/0025-326X(93)90063-P).
- Davis, B. C., y Fourqurean, J. W. (2001). Competition between the tropical alga, *Halimeda incrassata*, and the seagrass, *Thalassia testudinum*. *Aquatic Botany*, 71(3), 217-232. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(01\)00179-6](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(01)00179-6).
- de Almeida, L. R., Ávila-Mosqueda, S. V., Silva, R., Mendoza, E., y van Tussenbroek, B. I. (2022). Mapping the structure of mixed seagrass meadows in the Mexican Caribbean. *Frontiers in Marine Science*, 9:1063007. <https://doi:10.3389/fmars.2022.1063007>
- De Boer, W. F. (2007). Seagrass–sediment interactions, positive feedbacks, and critical thresholds for occurrence: a review. *Hydrobiologia*, 591, 5-24. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-0780-9>.
- De la Lanza, G. 2006 Evaluación de la calidad ambiental y dinámica de la zona costera (playas) para la certificación Bandera Azul del Mpio Solidaridad, Q. Roo, México Influencia de la calidad del agua en el estado de conservación de los arrecifes coralinos de la Riviera Maya.

Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. CQ017. México D. F.

- Delgado-Pech, D., 2016. "Comunidades de macroalgas en arrecifes coralinos: composición taxonómica y patrones de colonización" Tesis de maestría. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. 113pp.
- Díaz, S., Hodgson, J. G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J. H., Jalili, A., Montserrat-Martí, G., Grime, J. P., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S. R., Basconcelo, S., Castro-Díez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Pérez-Harguindeguy, N., Pérez-Rontomé, M. C., Shirvany, F. A., Vendramini, F., Yazdani, S., Abbas-Azimi, R., Bogaard, A., Boustani, S., Chales, M., Dehghan, M., Torres-Espuny, L., Falczuk, V., Guerrero-Campo, J., Hynd, A., Jones, G., Kowsary, L. E., Kazemi-Saeed, F., Maestro-Martínez, M., Romo-Díez, A., Shaw, S., Siavash, B., Villar-Salvador, P., y Zak, M. R. (2004). The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15(3), 295-304. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2004.tb02266.x>
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Prentice, I. C., Garnier, E., Bönsch, G., Westoby, M., Poorter, H., Reich, P. B., Moles, A. T., Dickie, J., Gillison, A. N., Zanne, A. E., Chave, J., Wright, S. J., Sheremet'ev, S. N., Jactel, H., Baraloto, C., y Gorné, L. D. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585), 167-171. <https://doi.org/10.1038/nature16489>.
- Dodds, W. K., Bouska, W. W., Eitzmann, J. L., Pilger, T. J., Pitts, K. L., Riley, A. J., Schloesser, J. T., y Thornbrugh, D. J., (2009). Eutrophication of US freshwaters: analysis of potential economic damages. *Environmental Earth Sciences*, 43(1). <https://doi.org/10.1021/es801217q>.
- Done, T. J. (1992). Phase shifts in coral reef communities and their ecological significance. *Hydrobiologia*, 247, 121-132. <https://doi.org/10.1007/BF00008211>.
- Dreckmann, K. M., Stout, I., y Granados, A. S. (1996). Lista actualizada de las algas marinas bentónicas de Puerto Morelos, Quintana Roo, Caribe Mexicano. *Polibotánica*, (3), 1-17.
- Duarte, C. M. (1995). Submerged aquatic vegetation in relation to different nutrient regimes. *Ophelia*, 41(1), 87-112. <https://doi.org/10.1080/00785236.1995.10422039>.
- Duarte, C. M., Sand-Jensen, K., Nielsen, S. L., Enríquez, S., y Agustí, S. (1995a). Comparative functional plant ecology: rationale and potentials. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(10), 418-421. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)89163-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)89163-6).
- Duarte, C. M., Martín, M., y Margarita, G. (1995b). Evidence of iron deficiency in seagrasses growing above carbonate sediments. *Limnology and Oceanography*, 40(6), 1153-1158.
- Duarte, C. M., Marbà, N., Gacia, E., Fourqurean, J. W., Beggins, J., Barrón, C., y Apostolaki, E. T. (2010). Seagrass community metabolism: Assessing the carbon sink capacity of seagrass meadows. *Global Biogeochemical Cycles*, 24(4). <https://doi.org/10.1029/2010GB003793>.
- Dudgeon, S. R., Aronson, R. B., Bruno, J. F., y Precht, W. F. (2010). Phase shifts and stable states on coral reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 413, 201-216. <https://doi.org/10.3354/meps08751>.
- Duarte, C. M., y Krause-Jensen, D. (2017). Export from seagrass meadows contributes to marine carbon sequestration. *Frontiers in Marine Science*, 4, 13. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00013>.
- Duffy, J. E. (2006). Biodiversity and the functioning of seagrass ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 311, 233-250. <https://doi.org/10.3354/meps311233>.

- Enríquez, S. (2005). Light absorption efficiency and the package effect in the leaves of the seagrass *Thalassia testudinum*. Marine ecology progress series, 289, 141-150. doi:10.3354/meps289141.
- Enríquez, S. (1993). Continuo de variación en el funcionamiento de los organismos fototróficos. Un estudio comparativo. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias, Departamento de Ecología de la Universidad Autónoma de Madrid. 175pp.
- Enríquez S. (2014). Seagrass meadows as bioindicators of increases in nutrient levels. In Mumby, P. J., Flower, J., Chollet, I., Box, S. J., Bozer, Y-M, Fitzsimmons, C., Forster, J., Gill, D., Griffith-Mumby, R., Oxenford, H. A., Peterson, A. M., Stead, S. M., Turner, R. A., Townsley, P., Van Beukering, P. J. H., Booker, F. Brocke, H. J., Cabañillas-Terán, N., Canty, S. W. J., Carricart-Ganivet, J. P., Charlery, J., Dryden, C., van Duyl, F. C., Enríquez, S., den Haan, J., Iglesias-Prieto, R., Kennedy, E. V., Mahon, R., Muelle, B., Newman, S. P., Nugues, M. M., Cortéz-Núñez, J., Nurse, L. O., Paris, C. B., Petersen, D., Polunin, N. V. C., Sánchez, C., Schep, S., Steven, J. R., Vallés, H., Vermeij, M. J. A., Visser, P. M., Whittingham, E., y Williams, S. M., (2014) Towards Reef Resilience and Sustainable Livelihoods: A handbook for Caribbean coral reef managers. University of Exeter, Exeter. 172 pp. <http://hdl.handle.net/1893/30580>.
- Enríquez, S. (2021). Integrative plant responses: How seagrasses adjust to light. Research Outreach, 125. Available at: <https://researchoutreach.org/articles/integrative-plant-responses-seagrasses-adjust-light/> (acceso: 01/04/2023).
- Enríquez, S., y Pantoja-Reyes, N. I. (2005). Form-function analysis of the effect of canopy morphology on leaf self-shading in the seagrass *Thalassia testudinum*. Oecologia, 145(2), 234-242. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0111-7>.
- Enríquez, S., y Schubert, N. (2014). Direct contribution of the seagrass *Thalassia testudinum* to lime mud production. Nature communications, 5(1), 3835. <https://doi.org/10.1038/ncomms4835>.
- Enríquez, S., Marbà, N., Duarte, C. M., Van Tussenbroek, B. I., y Reyes-Zavala, G. (2001). Effects of seagrass *Thalassia testudinum* on sediment redox. Marine Ecology Progress Series, 219, 149-158. <https://doi.org/10.3354/meps219149>.
- Enríquez, S., Merino, M., y Iglesias-Prieto, R. (2002). Variations in the photosynthetic performance along the leaves of the tropical seagrass *Thalassia testudinum*. Marine Biology, 140, 891-900. <https://doi.org/10.1007/s00227-001-0760-y>.
- Enríquez, S., Olivé, I., Cayabyab, N., y Hedley, J. D. (2019). Structural complexity governs seagrass acclimatization to depth with relevant consequences for meadow production, macrophyte diversity and habitat carbon storage capacity. Scientific Reports, 9(1), 1-14. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-51248-z>.
- Espinoza-Ávalos, J. (1996). Distribution of seagrasses in the Yucatan Peninsula, Mexico. Bulletin of Marine Science, 59(2), 449-454.
- Ferdie, M., y Fourqurean, J. W. (2004). Responses of seagrass communities to fertilization along a gradient of relative availability of nitrogen and phosphorus in a carbonate environment. Limnology and Oceanography, 49(6), 2082-2094. <https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.6.2082>.
- Flynn, K. J., Clark, D. R., Mitra, A., Fabian, H., Hansen, P. J., Glibert, P. M., Wheeler, G.L., Stoecker, D.K., Blackford, J. C. y Brownlee, C. (2015). Ocean acidification with (de) eutrophication will alter future phytoplankton growth and succession. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 282(1804), 20142604. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.2604>.

- Fong, P., y Paul, V. J. (2011). Coral reef algae. In Dubinsky, Z., and Stambler, N. (eds.), *Coral reefs: an ecosystem in transition*. Springer, Dordrecht, 241-272. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0114-4_17.
- Fong, C. R., y Fong, P. (2018). Nutrient fluctuations in marine systems: Press versus pulse nutrient subsidies affect producer competition and diversity in estuaries and coral reefs. *Estuaries and Coasts*, 41, 421-429. <https://doi.org/10.1007/s12237-017-0291-5>.
- Fourqurean, J. W., y Zieman, J. C. (2002). Nutrient content of the seagrass *Thalassia testudinum* reveals regional patterns of relative availability of nitrogen and phosphorus in the Florida Keys USA. *Biogeochemistry*, 61, 229-245. <https://doi.org/10.1023/A:1020293503405>.
- Fourqurean, J. W., Zieman, J. C., y Powell, G. V. (1992). Phosphorus limitation of primary production in Florida Bay: evidence from C: N: P ratios of the dominant seagrass *Thalassia testudinum*. *Limnology and Oceanography*, 37(1), 162-171.
- Fourqurean, J. W., Powell, G. V., Kenworthy, W. J., y Zieman, J. C. (1995). The effects of long-term manipulation of nutrient supply on competition between the seagrasses *Thalassia testudinum* and *Halodule wrightii* in Florida Bay. *Oikos*, 349-358. <https://doi.org/10.2307/3546120>.
- Frankovich, T. A., y Zieman, J. C. (1994). Total epiphyte and epiphytic carbonate production on *Thalassia testudinum* across Florida Bay. *Bulletin of Marine Science*, 54(3), 679-695.
- Gallegos, M. E., Merino, M., Marba, N., & Duarte, C. M. (1992). Flowering of *Thalassia testudinum* Banks ex König in the Mexican Caribbean: age-dependence and interannual variability. *Aquatic Botany*, 43(3), 249-255.
- Gallegos, M. E., Merino, M., Marbà, N., y Duarte, C. M. (1993). Biomass and dynamics of *Thalassia testudinum* in the Mexican Caribbean: elucidating rhizome growth. *Marine Ecology Progress Series*, 185-192.
- Gallegos, M. E., Merino, M., Rodriguez, A., Marbà, N., y Duarte, C. M. (1994). Growth patterns and demography of pioneer Caribbean seagrasses *Halodule wrightii* and *Syringodium filiforme*. *Marine Ecology Progress Series*, 99-104.
- Galloway, J. N., Townsend, A. R., Erisman, J. W., Bekunda, M., Cai, Z., Freney, J. R., Martinelli, L. A., Seitzinger, S. P., y Sutton, M. A. (2008). Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, 320(5878), 889-892. <https://doi.org/10.1126/science.113667>.
- Gao, K., Gao, G., Wang, Y., y Dupont, S. (2020). Impacts of ocean acidification under multiple stressors on typical organisms and ecological processes. *Marine Life Science & Technology*, 2, 279-291. <https://doi.org/10.1007/s42995-020-00048-w>.
- Gattuso, J. P., Gentili, B., Duarte, C. M., Kleypas, J. A., Middelburg, J. J., y Antoine, D. (2006). Light availability in the coastal ocean: impact on the distribution of benthic photosynthetic organisms and their contribution to primary production. *Biogeosciences*, 3(4), 489-513. <https://doi.org/10.5194/bg-3-489-2006>.
- Gavio, B., Palmer-Cantillo, S., y Mancera, J. E. (2010). Historical analysis (2000–2005) of the coastal water quality in San Andrés Island, SeaFlower Biosphere Reserve, Caribbean Colombia. *Marine Pollution Bulletin*, 60(7), 1018-1030. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2010.01.025>.
- Gómez, I., Silva, R., Lithgow, D., Rodríguez, J., Banaszak, A. T., y van Tussenbroek, B. (2022). A Review of Disturbances to the Ecosystems of the Mexican Caribbean, Their Causes and Consequences. *Journal of Marine Science and Engineering*, 10(5), 644. <https://doi.org/10.3390/jmse10050644>.

- González-De Zayas, R., Rossi, S., Hernández-Fernández, L., Velázquez-Ochoa, R., Soares, M., Merino-Ibarra, M., Castillo-Sandoval, F. S. y Soto-Jiménez, M. F. (2020). Stable isotopes used to assess pollution impacts on coastal and marine ecosystems of Cuba and México. *Regional Studies in Marine Science*, 39, 101413. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2020.101413>.
- Graham, M. H., Vasquez, J. A., y Buschmann, A. H. (2007). Global ecology of the giant kelp *Macrocystis*: from ecotypes to ecosystems. *Oceanography and marine biology*, 45, 39.
- Grall, J., y Chauvaud, L. (2002). Marine eutrophication and benthos: the need for new approaches and concepts. *Global Change Biology*, 8(9), 813-830. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00519.x>.
- Grech, A., Chartrand-Miller, K., Erfteimeijer, P., Fonseca, M., McKenzie, L., Rasheed, M., Taylor, H., y Coles, R. (2012). A comparison of threats, vulnerabilities and management approaches in global seagrass bioregions. *Environmental Research Letters*, 7(2), 024006. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/7/2/024006>.
- Gress, E., Voss, J. D., Eckert, R. J., Rowlands, G., y Andradi-Brown, D. A., (2019). The mesoamerican reef. In Loya, Y., Puglise, K. A., Bridge, T.C. (Eds.), *Mesophotic coral ecosystems* (Vol. 12). Springer Nature Switzerland AG, Cham.71–84. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0>.
- Guimaraes, M., Zúñiga-Ríos, A., Cruz-Ramírez, C. J., Chávez, V., Odériz, I., van Tussenbroek, B. I., y Silva, R. (2021). The conservational state of coastal ecosystems on the Mexican Caribbean coast: Environmental guidelines for their management. *Sustainability*, 13(5), 2738. <https://doi.org/10.3390/su13052738>.
- Hall, M. O., Durako, M. J., Fourqurean, J. W., y Zieman, J. C. (1999). Decadal changes in seagrass distribution and abundance in Florida Bay. *Estuaries*, 22, 445-459. <https://doi.org/10.2307/1353210>.
- Hall, M. O., Furman, B. T., Merello, M., y Durako, M. J. (2016). Recurrence of *Thalassia testudinum* seagrass die-off in Florida Bay, USA: initial observations. *Marine Ecology Progress Series*, 560, 243-249. <https://doi.org/10.3354/meps11923>.
- Harpole, W. S., Ngai, J. T., Cleland, E. E., Seabloom, E. W., Borer, E. T., Bracken, M. E., Elser, J. J., Gruner, D. S., Hillebrand, H., Shurin, J. B., y Smith, J. E. (2011). Nutrient co-limitation of primary producer communities. *Ecology Letters*, 14(9), 852-862. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01651.x>.
- Hatcher, B. G. (1997). Coral reef ecosystems: how much greater is the whole than the sum of the parts?. *Coral Reefs*, 16(Suppl 1), S77-S91. <https://doi.org/10.1007/s003380050244>.
- Hautier, Y., Niklaus, P. A., y Hector, A. (2009). Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science*, 324(5927), 636-638. <https://doi.org/10.1126/science.1169640>.
- Hauxwell, J., Valiela, I. (2004). Effects of nutrient loading on shallow seagrass-dominated coastal systems: patterns and processes. In: Nielsen, S.L., Banta, G.T., Pedersen, M.F. (eds) *Estuarine Nutrient Cycling: The Influence of Primary Producers*. Aquatic Ecology Book Series, vol 2. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-3021-5_3.
- Hedley, J., y Enríquez, S. (2010). Optical properties of canopies of the tropical seagrass *Thalassia testudinum* estimated by a three-dimensional radiative transfer model. *Limnology and Oceanography*, 55(4), 1537-1550.
- Hedley, J. D., Russell, B. J., Randolph, K., Perez-Castro, M. A., Vasquez-Elizondo, R. M., Enríquez, S., y Dierssen, H. M. (2017). Remote sensing of seagrass leaf area index and species: the capability of a model inversion method assessed by sensitivity analysis and hyperspectral data of Florida Bay. *Frontiers in Marine Science*, 4, 362.

- Hedley, J. D., Velázquez-Ochoa, R., y Enríquez, S. (2021). Seagrass depth distribution mirrors coastal development in the Mexican Caribbean—an automated analysis of 800 satellite images. *Frontiers in Marine Science*, 1449. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.733169>.
- Hernández-Terrones, L., Rebolledo-Vieyra, M., Merino-Ibarra, M., Soto, M., Le-Cossec, A., y Monroy-Ríos, E. (2011). Groundwater pollution in a karstic region (NE Yucatan): baseline nutrient content and flux to coastal ecosystems. *Water, Air, & Soil Pollution*, 218(1), 517–528. <https://doi.org/10.1007/s11270-010-0664-x>.
- Hernández-Terrones, L. M., Null, K. A., Ortega-Camacho, D., y Paytan, A. (2015). Water quality assessment in the Mexican Caribbean: impacts on the coastal ecosystem. *Continental Shelf Research*, 102, 62-72. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2015.04.015>.
- Hernández-Terrones, L. M., Street, J., Null, K., y Paytan, A. (2021). Groundwater chemistry and Sr isotope ratios shed light on connectivity and water-rock interactions in the coastal aquifer of the Caribbean coast, Mexico. *Continental Shelf Research*, 212, 104293. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2020.104293>.
- Herrera-Silveira, J. A., Cortés-Balán, T. O., Ramírez-Ramírez, y I. Osorio, I. (2008a). Monitoreo de la condición trófica de la columna agua de los ambientes costeros del Parque Nacional Costa Occidental de Isla Mujeres, Punta Cancún y Punta Nizuc: Primera Etapa. Instituto Politécnico Nacional. Centro de Investigación y de Estudios Avanzados-Mérida. Hoja de cálculo SNIB-CONABIO proyecto No. FQ004. México D. F. <http://www.conabio.gob.mx/institucion/proyectos/resultados/InfFQ004.pdf>
- Herrera-Silveira, J.A., Ramírez-Ramírez, J., Medina Gómez, I., Valdez J., Reyes, O., Cámara, J., Caamal, J., y López- Herrera, M. (2008b). “Monitoreo 2008 de indicadores de salud del ecosistema de pastos marinos del Parque Nacional Costa Occidental de Isla Mujeres, Punta Cancún y Punta Nizuc”. Informe Final, CINVESTAV-CONAN.
- Herrera-Silveira, J. A., Cortés Balán, T. O., Ramírez Ramírez, J., y Osorio, I. (2015). Monitoreo de la condición trófica de la columna de agua de los ambientes costeros del Parque Nacional Costa Occidental de Isla Mujeres, Punta Cancún y Punta Nizuc: Segunda Etapa. Proyecto Centro de Investigación y de Estudios Avanzados-Mérida. Informe final SNIBCONABIO, proyecto No. GQ002, México D.F.
- Himes-Cornell, A., Pendleton, L., y Atiyah, P. (2018). Valuing ecosystem services from blue forests: A systematic review of the valuation of salt marshes, sea grass beds and mangrove forests. *Ecosystem services*, 30, 36-48. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2018.01.006>.
- Hofmann, L. C., Straub, S., y Bischof, K. (2012). Competition between calcifying and noncalcifying temperate marine macroalgae under elevated CO₂ levels. *Marine Ecology Progress Series*, 464, 89-105. <https://doi.org/10.3354/meps09892>.
- Hughes, A. R., Stachowicz, J. J., y Williams, S. L. (2009). Morphological and physiological variation among seagrass (*Zostera marina*) genotypes. *Oecologia*, 159, 725-733. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1251-3>.
- Human, L. R., Snow, G. C., Adams, J. B., Bate, G. C., y Yang, S. C. (2015). The role of submerged macrophytes and macroalgae in nutrient cycling: A budget approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 154, 169-178. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.01.001>.
- Huxham, M., Whitlock, D., Githaiga, M., y Dencer-Brown, A. (2018). Carbon in the coastal seascape: how interactions between mangrove forests, seagrass meadows and tidal marshes influence carbon storage. *Current Forestry Reports*, 4, 101-110. <https://doi.org/10.1007/s40725-018-0077-4>.

- INEGI. Instituto Nacional de Estadística y Geografía (México). (2007). La agricultura en Quintana Roo. Censo agropecuario 2007. / Instituto Nacional de Estadística y Geografía. -- México: INEGI, c2012.
- INEGI. Instituto Nacional de Estadística y Geografía (México). (2017). Anuario estadístico y geográfico de Quintana Roo 2017. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. -- México: INEGI, c2017. 405 pp. https://www.inegi.org.mx/contenidos/productos/prod_serv/contenidos/espanol/bvinegi/productos/nueva_estruc/anuarios_2017/702825094706.pdf.
- INEGI. Instituto Nacional de Estadística y Geografía (México). (2020). Anuario estadístico y geográfico por entidad federativa 2020. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. -- México: INEGI, c2021. 625 pp. www.inegi.org.mx/contenidos/productos/prod_serv/contenidos/espanol/bvinegi/productos/nueva_estruc/702825197513.pdf
- INEGI. Instituto Nacional de Estadística y Geografía (México). (2022). Anuario estadístico y geográfico de los Estados Unidos Mexicanos 2021. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México, INEGI, c2022. 865 pp.
- IPCC (The Intergovernmental Panel on Climate Change). (2022). Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [H.-O. Pörtner, D. C. Roberts, M. Tignor, E. S. Poloczanska, K. Mintenbeck, A. Alegría, M. Craig, S. Langsdorf, S. Lösschke, V. Möller, A. Okem, y Rama, B. (eds.)]. Cambridge University Press. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, NY, USA, 3056 pp., <https://doi:10.1017/9781009325844>.
- Kemp, W. M., Testa, J. M., Conley, D. J., Gilbert, D., y Hagy, J. D. (2009). Temporal responses of coastal hypoxia to nutrient loading and physical controls. *Biogeosciences*, 6(12), 2985-3008. <https://doi.org/10.5194/bg-6-2985-2009>.
- Khasnis, A. A., y Nettleman, M. D. (2005). Global warming and infectious disease. *Archives of Medical Research*, 36(6), 689-696. <https://doi.org/10.1016/j.arcmed.2005.03.041>.
- Kirk, J. T. (2011). Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Third edition. Cambridge university press. 649 pp.
- Kovalenko, K. E., Thomaz, S. M., y Warfe, D. M. (2012). Habitat complexity: approaches and future directions. *Hydrobiologia*, 685, 1-17. <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0974-z>.
- Krause-Jensen, D., Carstensen, J., y Dahl, K. (2007). Total and opportunistic algal cover in relation to environmental variables. *Marine Pollution Bulletin*, 55(1-6), 114-125. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2006.08.019>.
- Kuo, J., and Den Hartog, C. (2000). Seagrasses: A profile of an ecological group. *Biologia Marina Mediterranea*, 7(2), 3-17.
- Lankford, R. R. (1977). Coastal lagoons of Mexico their origin and classification. In *Estuarine processes* (pp. 182-215). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-751802-2.50022-9>.
- Lapointe, B. E., Littler, M. M., y Littler, D. S. (1992). Nutrient availability to marine macroalgae in siliciclastic versus carbonate-rich coastal waters. *Estuaries*, 15, 75-82. <https://doi.org/10.2307/1352712>.
- Lapointe, B. E., Langton, R., Day, O., y Potts, A. C. (2003). Integrated water quality and coral reef monitoring on fringing reefs of Tobago: Chemical and ecological evidence of sewage-driven eutrophication in the Buccoo reef complex. *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, 54, 457-472.

- Lapointe, B. E., Brewton, R. A., Herren, L. W., Porter, J. W., y Hu, C. (2019). Nitrogen enrichment, altered stoichiometry, and coral reef decline at Looe Key, Florida Keys, USA: a 3-decade study. *Marine Biology*, 166(8), 108. <https://doi.org/10.1007/s00227-019-3538-9>.
- Lapointe, B. E., Herren, L. W., Brewton, R. A., y Alderman, P. K. (2020). Nutrient over-enrichment and light limitation of seagrass communities in the Indian River Lagoon, an urbanized subtropical estuary. *Science of the Total Environment*, 699, 134068. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134068>.
- Larkum, A. W., Orth, R. J., y Duarte, C. M. (2006). Seagrasses: biology, ecology, and conservation. *Phycologia*, 45(5), 5. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2983-7>.
- Lavery, P. S., Mateo, M. A., Serrano, O., y Rozaimi, M. (2013). Variability in the carbon storage of seagrass habitats and its implications for global estimates of blue carbon ecosystem service. *PloS one*, 8(9), e73748.
- Lee, K. S., y Dunton, K. H., (1999). Inorganic nitrogen acquisition in the seagrass *Thalassia testudinum*: development of a whole plant budget. *Limnology and Oceanography* 44, 1204–1215. <https://doi.org/10.4319/lo.1999.44.5.1204>.
- Lee, K. S., y Dunton, K. H. (2000). Effects of nitrogen enrichment on biomass allocation, growth, and leaf morphology of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Ecology Progress Series*, 196, 39-48. <https://doi.org/10.3354/meps196039>.
- Le Moal, M., Gascuel-Oudou, C., Ménesguen, A., Souchon, Y., Étrillard, C., Levain, A., Moatar, F., Pannard, A., Souchu, P., Lefebvre, A., y Pinay, G. (2019). Eutrophication: a new wine in an old bottle?. *Science of the Total Environment*, 651, 1-11. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.09.139>.
- Lewontin, R. C. 1969. The meaning of stability. *Brookhaven Symposia in Biology* 22: 13–23.
- Li, H., Zhang, Y., Chen, J., Zheng, X., Liu, F., y Jiao, N. (2019). Nitrogen uptake and assimilation preferences of the main green tide alga *Ulva prolifera* in the Yellow Sea, China. *Journal of Applied Phycology*, 31, 625-635. <https://doi.org/10.1007/s10811-018-1575-2>.
- Littler, D. S., Littler, M. M., Bucher, K. E., y Norris, J. N. (1989). *Marine plants of the Caribbean; a field guide from Florida to Brazil*. Smithsonian Institution Press. 264 pp.
- Littler, M. M., Littler, D. S., y Brooks, B. L. (2010). The effects of nitrogen and phosphorus enrichment on algal community development: Artificial mini reefs on the Belize Barrier Reef sedimentary lagoon. *Harmful Algae*, 9(3), 255-263. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2009.11.002>.
- Lobban, C. S., y Harrison, P. J. (1994). *Seaweed ecology and physiology*. Cambridge University Press. 384pp.
- Long, S. P., Ainsworth, E. A., Rogers, A., y Ort, D. R. (2004). Rising atmospheric carbon dioxide: plants FACE the future. *Annual Review Plant Biology*, 55, 591-628. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.55.031903.141610>.
- López-Peña, P. Z. (2016). “Análisis de los efectos del enriquecimiento de nutrientes continentales en la vegetación acuática sumergida de la costa norte de Quintana Roo, México”. Tesis de maestría. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. 81 pp.
- Lotze, H. K., y Schramm, W. (2000). Ecophysiological traits explain species dominance patterns in macroalgal blooms. *Journal of Phycology*, 36(2), 287-295. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2000.99109.x>.
- Malone, T. C., y Newton, A. (2020). The globalization of cultural eutrophication in the coastal ocean: causes and consequences. *Frontiers in Marine Science*, 670. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00670>.

- Marbà, N., Gallegos, M. E., Merino, M., & Duarte, C. M. (1994). Vertical growth of *Thalassia testudinum*: seasonal and interannual variability. *Aquatic Botany*, 47(1), 1-11. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(94\)90043-4](https://doi.org/10.1016/0304-3770(94)90043-4).
- Martínez-López, I. G., van Den Akker, M., Walk, L., van Katwijk, M. M., van Der Heide, T., y van Tussenbroek, B. I. (2019). Nutrient availability induces community shifts in seagrass meadows grazed by turtles. *Peer J*, 7, e7570. <https://doi.org/10.7717/peerj.7570>.
- Mateo-Cid, L. E. y Mendoza-González, A. C., (1992). Algas marinas bentónicas de Isla Mujeres, Quintana Roo, México. *Acta Botánica Mexicana*, (19), 37-61.
- McLeod, E., Chmura, G. L., Bouillon, S., Salm, R., Björk, M., Duarte, C. M., Lovelock, C. E., Schlesinger, W. H., y Silliman, B. R. (2011). A blueprint for blue carbon: toward an improved understanding of the role of vegetated coastal habitats in sequestering CO₂. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(10), 552–560. <https://doi.org/10.1890/110004>.
- Mendoza-González, A. C y Mateo-Cid, L. E. (1991). Algas marinas bénticas de la isla Cozumel, Quintana Roo, México. *Acta Botánica Mexicana*, (16), 57-87.
- Mendoza-González, A. C., Mateo-Cid, L. E., y Searles, R. B. (2000). New records of benthic marine algae from Isla Cozumel, Mexico: Phaeophyta and Chlorophyta. *Bulletin of Marine Science*, 66(1), 119-130.
- Merino-Ibarra, M., y Otero, L. (1991). Atlas ambiental costero de Puerto Morelos. CIQRO/ICMyL., UNAM. México, 80pp.
- Moberg, F., y Folke, C. (1999). Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological economics*, 29(2), 215-233. [https://doi.org/10.1016/S0921-8009\(99\)00009-9](https://doi.org/10.1016/S0921-8009(99)00009-9).
- Moore, K. A. (2009). Influence of seagrasses on water quality in shallow regions of the lower Chesapeake Bay. *Journal of Coastal Research*, (10045), 162-178. <https://doi.org/10.2112/SI45-162>.
- Mumby, P. J., Edwards, A. J., Arias-González, J. E., Lindeman, K. C., Blackwell, P. G., Gall, A., Górczynska M. I., Harbonel, A. R., Pescod, C. L., Renken, H., Wabnitz, C. C., y Llewellyn, G. (2004). Mangroves enhance the biomass of coral reef fish communities in the Caribbean. *Nature*, 427(6974), 533. <https://doi.org/10.1038/nature02286>.
- Mutchler, T., y Hoffman, D. K. (2017). Response of seagrass (*Thalassia testudinum*) metrics to short-term nutrient enrichment and grazing manipulations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 486, 105-113. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2016.09.015>.
- Mutchler, T., Dunton, K. H., Townsend-Small, A., Fredriksen, S., y Rasser, M. K. (2007). Isotopic and elemental indicators of nutrient sources and status of coastal habitats in the Caribbean Sea, Yucatan Peninsula, Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 74(3), 449-457.
- Nelson, T. A., Haberlin, K., Nelson, A. V., Ribarich, H., Hotchkiss, R., Alstyne, K. L. V., Buckingham, L., Simunds, D. J., y Fredrickson, K. (2008). Ecological and physiological controls of species composition in green macroalgal blooms. *Ecology*, 89(5), 1287-1298. <https://doi.org/10.1890/07-0494.1>.
- Null, K. A., Knee, K. L., Crook, E. D., de Sieyes, N. R., Rebolledo-Vieyra, M., Hernández-Terrones, L., y Paytan, A., (2014). Composition and fluxes of submarine groundwater along the Caribbean coast of the Yucatan Peninsula. *Continental Shelf Research*, 77, 38–50. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2014.01.011>.
- O'Neill, B. C., Dalton, M., Fuchs, R., Jiang, L., Pachauri, S., y Zigova, K. (2010). Global demographic trends and future carbon emissions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(41), 17521-17526. <https://doi.org/10.1073/pnas.1004581107>.

- Ochoa-Izaguirre, M. J., y Soto-Jiménez, M. F. (2015). Variability in nitrogen stable isotope ratios of macroalgae: consequences for the identification of nitrogen sources. *Journal of Phycology*, 51(1), 46-65. <https://doi.org/10.1111/jpy.12250>.
- Olsen, S. B. (2003). Frameworks and indicators for assessing progress in integrated coastal management initiatives. *Ocean & coastal management*, 46(3-4), 347-361.
- Olsen, Y. S., y Valiela, I. (2010). Effect of sediment nutrient enrichment and grazing on turtle grass *Thalassia testudinum* in Jobos Bay, Puerto Rico. *Estuaries and Coasts*, 33, 769-783. <https://doi.org/10.1007/s12237-009-9256-7>.
- Orfanidis, S., Dencheva, K., Nakou, K., Tsioli, S., Papathanasiou, V., y Rosati, I. (2014). Benthic macrophyte metrics as bioindicators of water quality: towards overcoming typological boundaries and methodological tradition in Mediterranean and Black Seas. *Hydrobiologia*, 740, 61-78. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1938-x>.
- Page, H. M., Brooks, A. J. Kulbicki, M., Galzin, R., Miller, R. J., Reed, D. C. Schmitt, R. J. Holbrook, S. J. y Koenigs, C. (2013). Stable isotopes reveal trophic relationships and diet of consumers in temperate kelp forest and coral reef ecosystems. *Oceanography*, 26(3):180–189, <http://dx.doi.org/10.5670/oceanog.2013.61>.
- Pantoja-Reyes, N. P. (2003). Evaluación de la importancia de la luz como factor regulador de la productividad foliar del pasto marino *Thalassia testudinum* banks ex konig en la laguna arrecifal de Puerto Morelos. Análisis del efecto de la morfología de la pradera sobre la productividad foliar, a través del control de la dosis efectiva de luz. Tesis de Maestría. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México. 99pp.
- Patriquin, D. G. (1972). The origin of nitrogen and phosphorus for growth of the marine angiosperm *Thalassia testudinum*. *Marine Biology*, 15(1), 35-46.
- Paul, M., y Gillis, L. G. (2015). Let it flow: how does an underlying current affect wave propagation over a natural seagrass meadow?. *Marine Ecology Progress Series*, 523, 57-70. <https://doi.org/10.3354/meps11162>.
- Peñuelas, J., Janssens, I. A., Ciais, P., Obersteiner, M., y Sardans, J. (2020). Anthropogenic global shifts in biosphere N and P concentrations and ratios and their impacts on biodiversity, ecosystem productivity, food security, and human health. *Global Change Biology*, 26(4), 1962-1985. <https://doi.org/10.1111/gcb.14981>.
- Pérez-Gómez, J.A., García-Mendoza, E., Olivos-Ortiz, A., Paytan, A., Rebolledo-Vieyra, M., Delgado-Pech, B., y Almazán-Becerril, A., (2020). Indicators of nutrient enrichment in coastal ecosystems of the northern Mexican Caribbean. *Ecological Indicators*, 118, 106756. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106756>.
- Perry, E., Velazquez-Oliman, G., y Marin, L. (2002). The hydrogeochemistry of the karst aquifer system of the northern Yucatan Peninsula, Mexico. *International Geology Review*, 44(3), 191-221. <https://doi.org/10.2747/0020-6814.44.3.191>.
- Peterson, B. J., Frankovich, T. A., y Zieman, J. C. (2007). Response of seagrass epiphyte loading to field manipulations of fertilization, gastropod grazing, and leaf turnover rates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 349(1), 61-72. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.04.012>.
- Post, D. M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83(3), 703-718. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[0703:USITET\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0703:USITET]2.0.CO;2).

- Powell, E. J., Tyrrell, M. C., Milliken, A., Tirpak, J. M., Staudinger, M. D. (2019). A review of coastal management approaches to support the integration of ecological and human community planning for climate change. *Journal of coastal conservation*, 23(1), 1-18.
- Rabalais, N. N. (2002). Nitrogen in aquatic ecosystems. *AMBIO: a Journal of the Human Environment*, 31(2), 102-112. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-31.2.102>.
- Reaka-Kudla, M. 1996. The global biodiversity of coral reefs. A comparison with rain forests. *In* Reaka-Kudla, M., Wilson, D. y Wilson, E.O. [Eds.] *Biodiversity II, Understanding and Protecting our Natural Resources*. Joseph Henry/National Academic Press, Washington, D.C., 83-108 pp.
- Reyes, E., y Merino, M. (1991). Diel dissolved oxygen dynamics and eutrophication in a shallow, well-mixed tropical lagoon (Cancún, México). *Estuaries*, 14, 372-381. <https://doi.org/10.2307/1352262>.
- Rioja-Nieto, R., y Álvarez-Filip, L. (2019). Coral reef systems of the Mexican Caribbean: Status, recent trends and conservation. *Marine Pollution Bulletin*, 140, 616-625. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.07.005>.
- Rioja-Nieto, R., Garza-Pérez, R., Álvarez-Filip, L., Ismael, M. T., y Cecilia, E. (2019). The Mexican Caribbean: from Xcalak to holbox. *In* *World Seas: An Environmental Evaluation* Academic Press, 637-653 pp. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-805068-2.00033-4>.
- Roca, G., Alcoverro, T., Krause-Jensen, D., Balsby, T. J., Van Katwijk, M. M., Marbà, N., Santos, R., Arthur, R., Mascaró, O., Fernández-Torquemada, Y., Pérez, M., Duarte, C.M. y Romero, J. (2016). Response of seagrass indicators to shifts in environmental stressors: a global review and management synthesis. *Ecological Indicators*, 63, 310-323. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.12.007>.
- Rodríguez-Martínez, R. E., Ruíz-Rentería, F., Tussenbroek, B. V., Barba-Santos, G., Escalante-Mancera, E., Jordán-Garza, G., y Jordán-Dahlgren, E. (2010). Environmental state and tendencies of the Puerto Morelos CARICOMP site, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 58, 23-43.
- Rodríguez-Martínez, R. E., Banaszak, A. T., McField, M. D., Beltran-Torres, A. U., y Alvarez-Filip, L. (2014). Assessment of *Acropora palmata* in the mesoamerican reef system. *Plos one*, 9(4), e96140.
- Rodríguez-Martínez, R. E., Medina-Valmaseda, A. E., Blanchon, P., Monroy-Velázquez, L. V., Almazán-Becerril, A., Delgado-Pech, B., Vásquez-Yeomans, L., Francisco, v., y García-Rivas, M. C., (2019). Faunal mortality associated with massive beaching and decomposition of pelagic *Sargassum*. *Marine Pollution Bulletin*, 146, 201–205. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2019.06.015>.
- Romero-Sierra, P., Rivas, D., Almazán-Becerril, A., y Hernández-Terrones, L. (2018). Hydrochemistry and hydrodynamics of a Mexican Caribbean Lagoon: Nichupté lagoon system. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 215, 185-198. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.10.012>.
- Salter, M. A., Rodríguez-Martínez, R. E., Álvarez-Filip, L., Jordán-Dahlgren, E., y Perry, C. T. (2020). Pelagic *Sargassum* as an emerging vector of high-rate carbonate sediment import to tropical Atlantic coastlines. *Global and Planetary Change*, 195, 103332. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2020.103332>.
- Sandoval-Gil, J. M., del Carmen Ávila-López, M., Camacho-Ibar, V. F., Hernández-Ayón, J. M., Zertuche-González, J. A., y Cabello-Pasini, A. (2019). Regulation of nitrate uptake by the seagrass *Zostera marina* during upwelling. *Estuaries and Coasts*, 42, 731-742. <https://doi.org/10.1007/s12237-019-00523-3>.

- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. A., Folke, C., y Walker, B. (2001). Catastrophic Shifts in Ecosystems-Nature, 413(6856), 591-596. <https://doi.org/10.1038/35098000>.
- Scheufen, T., Krämer, W. E., Iglesias-Prieto, R., y Enríquez, S. (2017). Seasonal variation modulates coral sensibility to heat-stress and explains annual changes in coral productivity. *Scientific reports*, 7(1), 4937.
- Schmitter-Soto, J. J., Comín, F. A., Escobar-Briones, E., Herrera-Silveira, J., Alcocer, J., Suárez-Morales, Elías-Gutiérrez, M., Díaz-Arce, V., Marín, L. E. y Steinich, B. (2002). Hydrogeochemical and biological characteristics of cenotes in the Yucatan Peninsula (SE Mexico). *Hydrobiologia*, 467, 215-228. <https://doi.org/10.1023/A:1014923217206>.
- Schubert, N., García-Mendoza, E., y Enríquez, S. (2011). Is the photo-acclimatory response of Rhodophyta conditioned by the species carotenoid profile?. *Limnology and oceanography*, 56(6), 2347-2361.
- Schubert, N., Colombo-Pallota, M. F., y Enríquez, S. (2015). Leaf and canopy scale characterization of the photoprotective response to high-light stress of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Limnology and Oceanography*, 60(1), 286-302.
- Schuhmann, P. W., y Mahon, R. (2015). The valuation of marine ecosystem goods and services in the Caribbean: A literature review and framework for future valuation efforts. *Ecosystem Services*, 11, 56-66. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecoser.2014.07.013>.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2019. Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Caribe Mexicano. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Primera edición octubre de 2019.
- Short, F., Carruthers, T., Dennison, W., y Waycott, M. (2007). Global seagrass distribution and diversity: a bioregional model. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 350(1-2), 3-20. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.06.012>.
- Silbiger, N. J., Nelson, C. E., Remple, K., Sevilla, J. K., Quinlan, Z. A., Putnam, H. M., Fox, M. D., y Donahue, M. J. (2018). Nutrient pollution disrupts key ecosystem functions on coral reefs. *Proceedings of the Royal Society B*, 285(1880), 20172718. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2718>.
- Smit, A. J. (2002). Nitrogen uptake by *Gracilaria gracilis* (Rhodophyta): adaptations to a temporally variable nitrogen environment. *Botanica Marina*, 45(2), 196-209 <https://doi.org/10.1515/BOT.2002.019>.
- Teichberg, M., Fox, S. E., Olsen, Y. S., Valiela, I., Martinetto, P., Iribarne, O., Yuriko Muto, E., Petti, M. A., Corbsier, T. N., Soto-Jiménez, M., Páez-Osuna, F., Castro, P., Freitas, H., Zitelli, A., Cardinaletti, M., y Tagliapietra, D. (2010). Eutrophication and macroalgal blooms in temperate and tropical coastal waters: nutrient enrichment experiments with *Ulva* spp. *Global Change Biology*, 16(9), 2624-2637. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02108.x>.
- Teichberg, M., Fricke, A., y Bischof, K. (2013). Increased physiological performance of the calcifying green macroalga *Halimeda opuntia* in response to experimental nutrient enrichment on a Caribbean coral reef. *Aquatic Botany*, 104, 25-33. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.09.010>.
- Temperton, V. M., Hobbs, R. J., Nuttle, T., y Halle, S. (Eds.). (2004). *Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice* (Vol. 5). Island Press.
- Terrados, J., y Williams, S. L. (1997). Leaf versus root nitrogen uptake by the surfgrass *Phyllos padixtorreyi*. *Marine Ecology Progress Series*, 149, 267-277. <https://doi.org/10.3354/meps149267>.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M., y Jeltsch, F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of

keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31(1), 79-92. <https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x>.

- Thomaz, S. M., Esteves, F. A., Murphy, K. J., Dos Santos, A. M., Caliman, A., y Guariento, R. D. (2009). Aquatic macrophytes in the tropics: ecology of populations and communities, impacts of invasions and human use. *Tropical Biology and Conservation Management*, 4, 27-60.
- Thorhaug, A., Poulos, H. M., López-Portillo, J., Ku, T. C., y Berlyn, G. P. (2017). Seagrass blue carbon dynamics in the Gulf of Mexico: Stocks, losses from anthropogenic disturbance, and gains through seagrass restoration. *Science of the Total Environment*, 605, 626-636. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.06.189>.
- Tilman, D. (1987). On the meaning of competition and the mechanisms of competitive superiority. *Functional Ecology*, 1(4), 304-315. <https://doi.org/10.2307/2389785>.
- Tomlinson, P. B. (1982) *Hebobiae* (Alismatidae). In: Metcalfe, C. R. (ed.) *Anatomy of the Monocotyledons*, vol. VII. Clarendon Press, Oxford.
- Tran, K. C., Valdes, D., Euan, J., Real, E., y Gil, E. (2002). Status of water quality at Holbox Island, Quintana Roo State, Mexico. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 5(2), 173-189. [https://doi.org/10.1016/S0981-9428\(01\)01278-5](https://doi.org/10.1016/S0981-9428(01)01278-5).
- Turschwell, M. P., Connolly, R. M., Dunic, J. C., Sievers, M., Buelow, C. A., Pearson, R. M., Tulloch, V. J. D., Coté, I. S., Unsworth, R. K. F., Collier, C. J., y Brown, C. J. (2021). Anthropogenic pressures and life history predict trajectories of seagrass meadow extent at a global scale. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(45), e2110802118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2110802118>.
- Tyler, A. C., McGlathery, K. J., y Macko, S. A. (2005). Uptake of urea and amino acids by the macroalgae *Ulva lactuca* (Chlorophyta) and *Gracilaria vermiculophylla* (Rhodophyta). *Marine Ecology Progress Series*, 294, 161-172. <https://doi.org/10.3354/meps294161>.
- Uribe-Martínez, A., Berriel-Bueno, D., Chávez, V., Cuevas, E., Almeida, K. L., Fontes, J. V. H., van Tussenbroek, B. I., Mariño-Tapia, I., Liceaga-Correa, M. A., Ojeda, E., Castañeda-Ramírez, D. G., y Silva, R. (2022). Multiscale distribution patterns of pelagic rafts of sargasso (*Sargassum* spp.) in the Mexican Caribbean (2014-2020). *Frontiers in Marine Science*, 9:920339. <https://doi:10.3389/fmars.2022.920339>.
- van Katwijk, M. M., Van der Welle, M. E. W., Lucassen, E. C. H. E. T., Vonk, J. A., Christianen, M. J. A., Kiswara, W., Hakim I. I., Arifim, A., Bouma, T. J., Roelofs, J. G. M., y Lamers, L. P. M. (2011). Early warning indicators for river nutrient and sediment loads in tropical seagrass beds: a benchmark from a near-pristine archipelago in Indonesia. *Marine Pollution Bulletin*, 62(7), 1512-1520. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2011.04.007>.
- van Katwijk, M. M., Thorhaug, A., Marbà, N., Orth, R. J., Duarte, C. M., Kendrick, G. A., Althuizen, I. H. J., Balestri, E., Bernard, G., Cambridge, M. L., Cunha, A., Durance, C., Giesen, W., Han, Q., Hosokawa, S., Kiswara, W., Komatsu, T., Lardicci, C., Lee, K.-S., Meinesz, A., Nakaoka, M., O'Broen, K., R., Paling, E. I., Pickerell, C., Ransijn, A. M. A., y Verduin, J. J. (2016). Global analysis of seagrass restoration: the importance of large-scale planting. *Journal of Applied Ecology*, 53(2), 567-578. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12562>.
- van Oppen, M. J., y Blackall, L. L. (2019). Coral microbiome dynamics, functions and design in a changing world. *Nature Reviews Microbiology*, 17(9), 557-567. <https://doi.org/10.1038/s41579-019-0223-4>.
- van Tussenbroek, B. I. (1995). *Thalassia testudinum* leaf dynamics in a Mexican Caribbean coral reef lagoon. *Marine Biology*, 122, 33-40. <https://doi.org/10.1007/BF00349275>.

- van Tussenbroek, B. I. (1996). Leaf dimensions of transplants of *Thalassia testudinum* in a Mexican Caribbean reef lagoon. *Aquatic Botany*, 55(2), 133-138. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(96\)01068-6](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(96)01068-6).
- van Tussenbroek, B. I. (2011). Dynamics of seagrasses and associated algae in coral reef lagoons. *Hidrobiológica*, 21(3), 293-310.
- van Tussenbroek, B. I., Cortés, J., Collin, R., Fonseca, A. C., Gayle, P. M., Guzmán, H. M., Jácome, G. E., Juman, R., Koltés, K. H., Oxenford, H. A., Rodríguez-Ramírez, A., Samper-Villareal, J., Smith, S. R., Tschirky, J. J., y Weil, E. (2014). Caribbean-wide, long-term study of seagrass beds reveals local variations, shifts in community structure and occasional collapse. *PloS one*, 9(3), e90600. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0090600>.
- van Tussenbroek, B. I., Arana, H. A. H., Rodríguez-Martínez, R. E., Espinoza-Avalos, J., Canizales-Flores, H. M., González-Godoy, C. E., Barba-Santos, M. G. Vega-Zepeda, A., y Collado-Vides, L. (2017). Severe impacts of brown tides caused by *Sargassum* spp. on near-shore Caribbean seagrass communities. *Marine Pollution Bulletin*, 122(1-2), 272–281. <https://doi.org/10.1111/brv.12294>.
- Viana, I. G., Moreira-Saporiti, A., y Teichberg, M. (2020). Species-specific trait responses of three tropical seagrasses to multiple stressors: the case of increasing temperature and nutrient enrichment. *Frontiers in plant science*, 11, 571363. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.571363>.
- Viaroli, P., Mistri, M., Troussellier, M., Guerzoni, S., y Cardoso, A. C. (2005). Structure, functions, and ecosystem alterations in Southern European coastal lagoons. *Springer*. 550:57–71 P. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-4363-3>.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., y Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 116(5), 882-892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>.
- Wang, P. F., Martin, J., y Morrison, G. (1999). Water quality and eutrophication in Tampa Bay, Florida. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 49(1), 1-20. <https://doi.org/10.1006/ecss.1999.0490>.
- Wang, C., Lei, A., Zhou, K., Hu, Z., Hao, W., y Yang, J. (2014). Growth and nitrogen uptake characteristics reveal outbreak mechanism of the opportunistic macroalga *Gracilaria tenuistipitata*. *PLoS One*, 9(10), e108980. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0108980>.
- Waycott, M., Duarte, C. M., Carruthers, T. J., Orth, R. J., Dennison, W. C., Olyarnik, S., Calladine, A., Fourqurean J. W., Heck, K. L., Hughes, A. R., Kendrick, G. A., Kenworthy, W., J., Short, F. T., y Williams, S. L. (2009). Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(30), 12377-12381. <https://doi.org/10.1073/pnas.0905620106>.
- Wikström, S. A., Carstensen, J., Blomqvist, M., y Krause-Jensen, D. (2016). Cover of coastal vegetation as an indicator of eutrophication along environmental gradients. *Marine Biology*, 163, 1-14. <https://doi.org/10.1007/s00227-016-3032-6>.
- Wilkinson, C., y Salvat, B. (2012). Coastal resource degradation in the tropics: does the tragedy of the commons apply for coral reefs, mangrove forests and seagrass beds. *Marine Pollution Bulletin*, 64(6), 1096-1105. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.01.041>.
- Woodhead, A. J., Hicks, C. C., Norström, A. V., Williams, G. J., y Graham, N. A. (2019). Coral reef ecosystem services in the Anthropocene. *Functional Ecology*, 33(6), 1023-1034. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13331>.
- Young, C. S., y Gobler, C. J. (2016). Ocean acidification accelerates the growth of two bloom-forming macroalgae. *PloS one*, 11(5), e0155152. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155152>.

- Zaldívar, J. M., Bacelar, F. S., Dueri, S., Marinov, D., Viaroli, P., y Hernández-García, E. (2009). Modeling approach to regime shifts of primary production in shallow coastal ecosystems. *Ecological Modelling*, 220(21), 3100-3110. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.01.022>.
- Zarco-Perello, S., y Enríquez, S. (2019). Remote underwater video reveals higher fish diversity and abundance in seagrass meadows, and habitat differences in trophic interactions. *Scientific reports*, 9(1), 6596.
- Zhang, J., Shi, J., Gao, S., Huo, Y., Cui, J., Shen, H., Liu, G., y He, P. (2019). Annual patterns of macroalgal blooms in the Yellow Sea during 2007–2017. *PLoS One*, 14(1), e0210460. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0210460>.
- Zhou, Q., Zhang, J., Fu, J., Shi, J., y Jiang, G. (2008). Biomonitoring: an appealing tool for assessment of metal pollution in the aquatic ecosystem. *Analytica Chimica Acta*, 606(2), 135-150. <https://doi.org/10.1016/j.aca.2007.11.018>.

2. Capítulo 2: Caracterización ambiental del estado de las lagunas arrecifales del Caribe mexicano

Capítulo 2: Caracterización ambiental del estado de las lagunas arrecifales del Caribe mexicano

Resumen

La insuficiente atención prestada a los grandes volúmenes de aguas residuales producidos por el desarrollo turístico y urbano expansivo del norte del Caribe mexicano ha aumentado la preocupación por la sostenibilidad ecológica y económica de este importante destino turístico, actualmente amenazado por la llegada masiva de *Sargassum* pelágico. La comparación de descripciones ambientales que abarcan 20 años para sitios expuestos a presiones antropogénicas contrastantes, antes y durante mareas masivas de *Sargassum*, reveló un cambio significativo en las condiciones ambientales en los últimos 20 años de condiciones oligotróficas a mesotróficas e incluso eutróficas en la actualidad. Los mayores cambios se observaron en el norte, en hábitats expuestos a una elevada presión antropogénica. En consecuencia, la severa amenaza que representa actualmente la varada masiva de *Sargassum* para la supervivencia de los arrecifes coralinos del Caribe no puede ser considerada como el único impulsor de la eutrofización arrecifal en el Caribe mexicano, ya que la degradación del hábitat aquí documentada tiene una importante contribución de la fertilización antropogénica.

2.1. Introducción

La eutrofización antropogénica es reconocida como una de las mayores amenazas a nivel global para los ecosistemas acuáticos, la cual afecta ambientes acuáticos epicontinentales, estuarinos y marinos (Smith y Schindler, 2009). Este fenómeno se produce cuando grandes flujos de aguas enriquecidas con nutrientes esenciales como el nitrógeno (N) y el fósforo (P) y materia orgánica particulada entran a las aguas superficiales, superando los valores límite de los umbrales ecológicos de estos ambientes (Carpenter y Lathrop, 2008; USEPA, 2012), provocando una cascada de efectos negativos. Las evidencias muestran que estos efectos adversos repercuten no solo en la calidad del agua (Conley *et al.*, 2009), sino también en la estructura y el funcionamiento de las comunidades biológicas, en particular en la comunidad

de productores primarios que reaccionan con mayor rapidez que otros grupos ecológicos a los enriquecimientos de N y P (Hautier *et al.*, 2009), provocando un desbalance inicial de las comunidades vegetales pero que termina afectando a todos los componentes de las cadenas y redes tróficas de los ambientes acuáticos. Como resultado de este proceso, se han documentado graves pérdidas de biodiversidad (Hautier *et al.*, 2009). Desafortunadamente, el deterioro ambiental es visible para la sociedad solo en etapas avanzadas, cuando los cambios fuertes ya ocurrieron y se observan grandes y repentinos florecimientos algales (Ye *et al.*, 2011), o como altas tasas de mortalidad de la biota debido a eventos de hipoxia/anoxia (Vaquer-Sunyer y Duarte, 2008), cuando nuestra capacidad como sociedad para hacer frente a la crisis ambiental ya está rebasada (Altieria *et al.*, 2017). Las crisis ecológicas debidas a la eutrofización también están vinculadas a importantes pérdidas económicas (Dodds *et al.*, 2009). Estas crisis se originan principalmente por residuos y desechos provenientes de actividades humanas relacionadas con el sector primario, las cuales han aumentado significativamente en los últimos años. Este incremento es consecuencia de la necesidad de garantizar la seguridad alimentaria en el planeta (Carvalho, 2006). Una de las principales fuentes de nutrientes que entran a los ecosistemas acuáticos es el uso excesivo de fertilizantes agroquímicos, así como de una gestión insuficiente o incorrecta de las aguas residuales.

Los ecosistemas costeros están entre los más biodiversos, productivos y valiosos del planeta (Costanza *et al.*, 1997); mantienen procesos biogeoquímicos esenciales entre los hábitats terrestres y marinos, además de sustentar la pesca, que es un medio de subsistencia de una parte importante de la población mundial (Crossland *et al.*, 2005). Además, proporcionan protección costera y almacenan y retienen carbono (Barbier *et al.*, 2011; Mcleod *et al.*, 2011), lo que los convierte en ecosistemas clave en los programas mundiales de conservación y sostenibilidad que buscan mantener los bienes y servicios ecosistémicos que nos brindan. No obstante, su importancia, alrededor de tres cuartas partes de la población mundial vive en la costa (Small y Nicholls, 2003), lo que ha provocado profundas transformaciones ambientales negativas. De acuerdo con algunas estimaciones, sólo el ~15.5% de los ecosistemas costeros del mundo siguen sometidos a una baja presión antropogénica, mientras que el ~48% ya están gravemente impactados (Williams *et al.*, 2022).

Aunque es posible la restauración o rehabilitación de ecosistemas marinos degradados (Lester *et al.*, 2020), lograr la completa recuperación de las propiedades originales de estos

ecosistemas representa un gran reto, y suele ser económicamente muy costoso (Bayraktarov *et al.*, 2016). Aun en los proyectos más exitosos, el proceso de restauración del ecosistema degradado puede prolongarse de años a décadas (Zamparas y Zacharias, 2014) y su éxito es siempre dependiente de la magnitud del deterioro ambiental, la extensión afectada del ecosistema y la correcta identificación de los principales impulsores de la degradación de los ecosistemas afectados. A pesar de las múltiples consideraciones requeridas, no hay garantías de que el ecosistema en proceso de rehabilitación vuelva a su estado natural (Duarte *et al.*, 2009).

La transición de condiciones casi prístinas a eutróficas en un ecosistema podría rastrearse monitoreando las concentraciones de nutrientes y la acumulación de materia orgánica en el medio ambiente (Middelburg y Soetaert, 2004; Huettel *et al.*, 2014). Sin embargo, los programas de seguimiento reconocen también que los rasgos de la comunidad biológica aportan información clave para el diagnóstico del estado del hábitat (USEPA, 2012; Marbà *et al.*, 2013; Orfanidis *et al.*, 2014). Por ejemplo, es posible identificar las fuentes de contaminación de N mediante la caracterización de sus isótopos estables tanto en muestras de agua ($\delta^{15}\text{N}$ - NO_3^-) como en el tejido los productores primarios, ya que estos últimos tienen la capacidad de reflejar las condiciones a las que estuvieron previamente expuestos (Ochoa-Izaguirre y Soto-Jiménez, 2015).

El establecimiento de umbrales ecológicos para los parámetros abióticos es una cuestión clave, aunque controversial. Los umbrales ecológicos facilitan la identificación de valores críticos para el mantenimiento de la salud de los ecosistemas y se han propuesto diferentes indicadores de eutrofización de hábitats para los diversos ecosistemas acuáticos (e.g., continentales y marinos) en Europa (Prinpas *et al.*, 2010; Poikane *et al.*, 2019) y América (Dodds y Welch, 2000; USEPA, 2012), incluyendo a México (CONAGUA, 2015). Estos valores de referencia varían considerablemente entre ecosistemas, dependiendo de la productividad del hábitat y de las características y requerimientos de nutrientes de los principales productores primarios y las especies constructoras del hábitat. Los umbrales más bajos se han establecido para los arrecifes de coral, debido a que su salud depende del mantenimiento de condiciones oligotróficas (Lapointe *et al.*, 1992; USEPA, 2012). Los arrecifes de coral son ecosistemas caracterizados por desarrollarse en desiertos marinos, en concentraciones de nutrientes extremadamente bajas en el medio ambiente (Rougerie y

Wauthy, 1993). La Agencia de Protección del Medio Ambiente de E.E.U.U. ha sugerido diferentes valores para las concentraciones de N y P en la columna de agua, que se han estado utilizando como referencias de calidad para discernir entre las buenas, regulares y malas condiciones del ecosistema (USEPA, 2012).

Los sistemas de arrecifes de coral han sido afectados por una alarmante degradación a escala mundial, que en el caso de los arrecifes de coral del Caribe ha provocado una pérdida del 50 % de la biodiversidad y de la cubierta coralina (Jackson *et al.*, 2014) y también se ha documentado un cambio de fase de los corales simbióticos al predominio de las macroalgas (Mumby, 2009; Contreras-Silva *et al.*, 2020). Factores locales como los nutrientes explican la creciente abundancia de productores primarios oportunistas, como las macroalgas carnosas (Suchley *et al.*, 2016). Las praderas marinas situadas junto a los arrecifes de coral funcionan como trampas de nutrientes y sedimentos (De Boer, 2007), contribuyendo a regular los niveles de nutrientes en los hábitats de los arrecifes de coral costeros. En ese sentido, evaluaciones recientes del estado de conservación de las praderas de pastos marinos del Caribe mexicano han revelado aumentos significativos en rasgos morfológicos como la abundancia de biomasa foliar, la densidad y el tamaño de haces y el LAI (del inglés: *Leaf area index*; Herrera-Silveira *et al.*, 2008; Hedley *et al.*, 2021; de Almeida *et al.*, 2022), así como en la presencia de macroalgas carnosas oportunistas (van Tussenbroek, 2011; Suchley *et al.*, 2016) y algas calcificadoras (Mumby *et al.*, 2014). También desde 2005 se han documentado valores altos para el contenido de N y para la señal $\delta^{15}\text{N}$, y valores bajos para la relación C/N en los tejidos de corales y de macrófitas bentónicas del Caribe mexicano (Mutchler *et al.*, 2007; Baker *et al.*, 2010; González-de Zayas *et al.*, 2020), lo que sugiere que la condición trófica de estos hábitats arrecifales costeros ha venido experimentando incrementos progresivos. Mediante el análisis tradicional de las concentraciones de nutrientes en aguas superficiales en las costas del Caribe mexicano también se han registrado concentraciones de nutrientes por encima de lo correspondiente a los ambientes arrecifales en los últimos años (Null *et al.*, 2014; Pérez-Gómez *et al.*, 2020; Cejudo *et al.*, 2021), a pesar que las dinámicas hidrológicas locales dentro de las lagunas arrecifales mantienen un intercambio constante con aguas oceánicas oligotróficas de la corriente de Yucatán (Hernández-Terrones *et al.*, 2011; Carrillo *et al.*, 2015). El origen de las altas concentraciones de nutrientes en esta región del país está fuertemente influenciado por la presión

antropogénica que resulta de la industria turística, con un gran número de visitantes, población transitoria que rebasa a los residentes (INEGI, 2020), y por la alta producción de aguas residuales que se asocia al tipo y calidad del hospedaje de los turistas (de Stefano, 2004).

No obstante, los arribos masivos sin precedentes de biomasa pelágica de *Sargassum* spp. que afectan el Caribe y la costa norte de Sudamérica desde 2011 (Wang *et al.*, 2019), comenzaron a afectar la costa de Quintana Roo desde mediados de 2014. Los arribazones de Sargazo, que varían en frecuencia e intensidad entre años y regiones (Chávez *et al.*, 2020; Uribe-Martínez *et al.*, 2022), están provocando severas transformaciones del hábitat, particularmente cerca de la costa (van Tussenbroek *et al.*, 2017), incluyendo periodos de hipoxia o anoxia, con periodos de mortandad de biota (Rodríguez-Martínez *et al.*, 2019). lo que conduce a una mayor degradación del hábitat. Sin embargo, aún no se ha establecido la magnitud de este impacto en términos de eutrofización en zonas más allá de la costa.

El objetivo de este capítulo fue contribuir a dilucidar el impacto del fuerte y rápido desarrollo urbano y turístico concentrado en las zonas costeras del norte de Quintana Roo, como consecuencia de ser uno de los destinos turísticos más importantes del Caribe, Cancún y la Riviera Maya, y en relación con el impacto más reciente causado por las llegadas masivas de sargazo pelágico, que están afectando a toda la costa del Caribe mexicano (Uribe-Martínez *et al.*, 2022; van Tussenbroek *et al.*, 2017).

2.2 Material y métodos

2.2.1 Área de estudio

Entre el verano del 2016 y el verano de 2018 se muestrearon 35 praderas marinas de las zonas de media laguna y arrecife posterior ubicadas en siete localidades de las costas del Caribe mexicano. En el **Capítulo 1** se explicaron en detalle las principales características del área de estudio.

2.2.2 Selección de sitios de muestreo

Se seleccionaron tres localidades representativas de la región norte: (1) Punta Nizuc (N1.PN), (2) Puerto Morelos Norte (N2.PMN) y (3) Puerto Morelos Sur (N3.PMS), la región con mayor impacto antropogénico, y se seleccionaron cuatro localidades representativas de la región sur: (4) Punta Herrero (S.4PH), (5) Uvero (S5.U); (6) Huache (S6.H) y (7) Xcalak (S7.Xc). Estas localidades se muestran en la **Figura 1**, donde se dan detalles del número de praderas seleccionadas por localidad y el total por región.

En la región sur, la localidad Huache (S6.H) fue seleccionada para evaluar el efecto de la llegada masiva de *Sargassum* spp. en estos hábitats, por lo que se realizaron colectas en dos años consecutivos, en los veranos de 2017 y 2018; este último año se caracterizó por recibir cantidades considerables de *Sargassum* spp., pelágico en sus costas (Uribe-Martínez *et al.*, 2022).

Adicionalmente, en la región sur se colectaron muestras de cinco estaciones ubicadas sobre la costa, una estación ubicada en Uvero (S5.U), otra ubicada en Huache (S6.H) y tres estaciones en la localidad de Xahuayxol, localidad ubicada 40 km al sur de Mahahual, únicamente para mostrar el gradiente costa-arrecife (**Anexo 1**). Estas praderas no se incluyeron en los análisis generales, pero sí en un análisis particular.

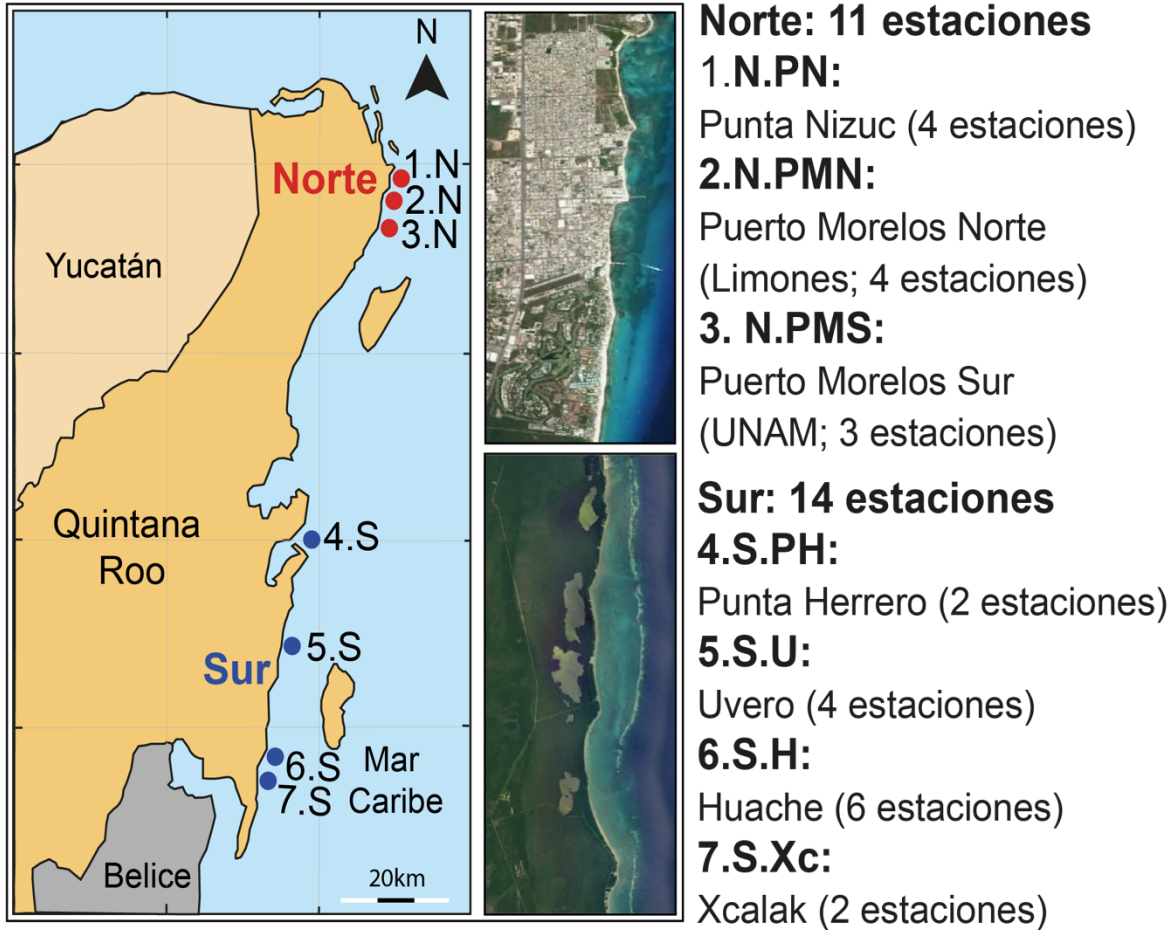


Figura 1. Mapa con las localidades muestreadas en este estudio. Los detalles de estas localidades como las fechas de muestreo, y el nivel de profundidad se muestran en el Anexo 2.1.

2.2.3 Caracterización ambiental de nutrientes y del contenido de materia orgánica

En cada localidad se seleccionó una estación representativa de cada zona (media laguna y arrecife posterior) y se colectaron 4-5 muestras de agua de la columna en botellas de polietileno de alta densidad (HDPE) de 1 L, a una distancia > 0.5 m de la superficie.

Todas las botellas fueron previamente lavadas con HCL 2 M y enjuagadas con agua miliQ. Las muestras de agua colectadas se filtraron para eliminar cualquier resto de material orgánico particulado, con ayuda de una bomba de vacío, filtros whatman (GF/F) de 0.45 µm inmediatamente al llegar al laboratorio o a la estación de trabajo, donde se etiquetaron y se refrigeraron a -5 °C para su análisis posterior de nutrientes.

Las muestras de agua intersticial representativas de la interfaz agua-sedimento se colectaron con ayuda de un nucleador de PVC de 15 cm de diámetro y 35 cm de longitud para extraer muestras de sedimentos (tres réplicas), mismas que eran guardadas en bolsas de malla inmediatamente adentro del agua. A estas se les agregaban dos o tres gotas de cloroformo para detener la actividad bacteriana (Whitledge *et al.*, 1981). Del núcleo colectado, se tomaron muestras de sedimentos de los primeros 12-15 cm, que representan la interfaz agua-sedimento y registran las mayores concentraciones de nutrientes (Jensen *et al.*, 1998). Las submuestras de sedimento se colocaron en tubos falcón de 50 mL. Posteriormente, se centrifugaron a 3500 rpm durante 20 min. Finalmente, el agua obtenida fue filtrada con ayuda de una bomba de vacío, filtros de 45 µm, y se congelaron a -5 °C hasta su procesamiento (análisis de nutrientes).

En mayo de 2018, el lote de muestras de agua se transportó en estado de congelación al Laboratorio de Isótopos Estables del ICMYL-UNAM en la Unidad Académica Mazatlán, Sinaloa. La determinación de nutrientes se hizo por medio de métodos colorimétricos (Strickland y Parsons, 1972) (**Anexo 2**). Finalmente, el contenido de materia orgánica acumulado en los sedimentos marinos se determinó por el método de pérdidas de masa por ignición siguiendo los protocolos de Luczak *et al.* (1997) y Heiri *et al.* (2001) en submuestras de 2 g que fueron extraídas de los mismos núcleos colectados para agua intersticial (**Anexo 2**).

2.2.4 Caracterización de la composición elemental e isotópica del tejido de macrófitas

Se recolectaron 2-3 haces de *T. testudinum* por cada pradera muestreada (cuatro-seis haces por sitio, considerando dos réplicas por zona: dos-tres de media laguna y dos-tres de arrecife posterior) y se utilizaron únicamente réplicas del tejido maduro (2-3 cm por encima de la vaina) de la segunda hoja más joven (hoja #2) de cada haz, que es la hoja con mayor estabilidad fotosintética, menor carga de epifitas y presenta menor daño mecánico, al encontrarse protegida por las hojas 1 y 3 (Enríquez *et al.*, 2002; 2019). Del mismo modo, en 2017 y 2018 se recolectaron ejemplares de *Halimeda incrassata* en Huache. Los tejidos de hojas o talos seleccionados fueron cepillados y lavados para eliminar epifitas y secados a

60 °C durante 48 h, hasta peso constante, luego molidos y homogeneizados en un mortero utilizando un pistilo manual. Las muestras de tejido en polvo se trataron siguiendo el protocolo de Kennedy *et al.* (2005), que es el pretratamiento con menor interferencia para muestras ricas en carbonato. Se les agregaron con gotas de HCl al 10% para eliminar el CaCO₃ hasta que el burbujeo cesó, y se secaron durante la noche a 60 °C. Para eliminar los residuos de HCL de las muestras, se enjuagaron a fondo con agua Milli-Q y se secaron nuevamente durante la noche a 60 C. Cuidadosamente, se tomaron sub-muestras de 5 mg que se empacaron en cápsulas de estaño de 5 mg (5 × 9 mm) organizadas en charolas para 96 muestras con identificación bidimensional y se enviaron al laboratorio de Isótopos Estables de la Universidad de California en Davis, California, Estados Unidos. Se utilizó un analizador elemental (PDZ Europa ANCA-GSL) conectado a un espectrómetro de masas de relación isotópica de flujo continuo para determinar los contenidos de C, N y δ¹⁵N de las muestras (IRMS, Sercon Ltd., Cheshire, Reino Unido). El contenido isotópico de N fue estimado mediante la siguiente fórmula: (δ¹⁵N, ‰) = {((R-muestra)/(R-estándar)-1)*10³}, donde R-muestra= ¹⁵N/¹⁴N del tejido de la muestra y R-estándar= ¹⁵N/¹⁴N del aire. En el laboratorio se emplearon diferentes materiales de referencia certificados y estándares internos para controlar la calidad de los resultados: IAEA-600, USGS-40, USGS-41, USGS-42, USGS-43, USGS-61, USGS-64, y USGS-65 (para más detalles técnicos revisar el sitio oficial de internet del laboratorio: <https://stableisotopefacility.ucdavis.edu/>).

El contenido de P en tejidos de macrófitas se determinó en el Laboratorio de Isótopos Estables del ICML-UNAM en Mazatlán, Sinaloa, México. Las muestras se analizaron por espectrometría de masas con plasma acoplado inductivamente de alta resolución (HR-ICP-MS) (Thermo Scientific Element 2XR).

2.2.5 Revisión bibliográfica y recopilación de datos

Se realizó una revisión bibliográfica para recopilar reportes previos de concentraciones de nutrientes en ambientes marinos en la región del Caribe mexicano. De la misma manera, se recopilaron datos sobre el contenido elemental de C, N y P y del contenido isotópico de N en el tejido foliar o talo de macrófitas bentónicas en esta misma región. También se incorporaron al análisis la base de datos no publicados del Laboratorio de Fotobiología del ICMYL-UNAM,

con caracterizaciones de nutrientes en columna de agua y agua intersticial, contenido de materia orgánica en sedimentos y el contenido elemental de N y P en *T. testudinum* para localidades de la región norte (Puerto Morelos) en los años de 1999 y 2002. Los detalles de estas localidades se muestran en el **Anexo 3**. En esos años también se caracterizaron praderas ubicadas en la costa que incluyen en análisis específicos para describir el gradiente costarrecife existente en años anteriores (**Anexo 4**). Una vez recopilados los datos, se utilizaron algunas categorías o criterios como filtros, para seleccionar datos que fueran ecológicamente comparables (e.g., profundidades similares, misma zona de colecta).

2.2.6 Análisis estadístico

Todos los resultados se presentan como media \pm error estándar de la media (SEM). Se utilizaron gráficas de caja y bigote y el coeficiente de variación (C.V.) para caracterizar la variabilidad de cada parámetro. En las gráficas de caja y bigote, estas se extienden hasta los límites de confianza del 5 y 95% y los círculos representan observaciones por encima de estos límites. La normalidad y la homocedasticidad se comprobaron mediante las pruebas de Shapiro y Levene, respectivamente. Se aplicaron pruebas de ANOVA de una vía y pruebas HSD post-hoc de Tukey para identificar diferencias significativas entre periodos, lugares y grupos de praderas en diferentes descriptores ambientales y rasgos bentónicos de macrófitos. Se utilizaron ANOVA de dos vías y pruebas post-hoc de Tukey para determinar el efecto de la región y la zonación sobre los rasgos de las macrófitas y las concentraciones de nutrientes ambientales, así como el efecto de las especies de N inorgánico disuelto sobre el DIN. Por último, se utilizaron modelos lineales y no lineales (ajustes de poder y funciones sigmoideas) para describir la relación entre las concentraciones de nutrientes y el contenido de materia orgánica en los sedimentos. Los datos se analizaron utilizando el software R (R Core Team, 2020) y el software Kaleidagraph (Synergy Software).

2.3 Resultados

2.3.1 Variabilidad ambiental de las condiciones tróficas de la costa del Caribe mexicano

En las **Figuras 2A-D** se muestra la variabilidad de las concentraciones del N inorgánico disuelto (NID) y del P inorgánico disuelto (PID) en la columna de agua y en el agua intersticial de los sedimentos para tres periodos de tiempo: (1) 1999 y (2) 2002 para localidades de la región norte, y (3) 2016-2018 para localidades del norte y sur. En general, el NID mostró mayor variabilidad que el PID tanto en la columna de agua (C.V. = 62.7% vs. 30.5%, respectivamente) como en los sedimentos (C.V. = 75% vs. 35%, respectivamente).

Como era de esperarse, las concentraciones de nutrientes fueron extremadamente altas en el periodo 2016-2018 y significativamente mayores que en las caracterizaciones anteriores ($F = 47.07$; $p < 0.001$). El mayor incremento se observó en las concentraciones de la columna de agua para la comparación de las localidades del norte, donde estimamos un aumento en un orden de magnitud de ~12.6 veces en el periodo de 2016-2018 ($25.01 \pm 1.25 \mu\text{M}$ en NID y $0.85 \pm 0.01 \mu\text{M}$ en PID) con respecto a los valores registrados en 1999 ($1.93 \pm 0.42 \mu\text{M}$ en NID y $0.06 \pm 0.006 \mu\text{M}$ en PID). De acuerdo con los valores previamente documentados, durante la transición de 1999 al 2002 las concentraciones de PID (**Figuras 2B, D**) se elevaron en un orden de 7.8 veces en la columna de agua (PID = $0.52 \pm 0.05 \mu\text{M}$ en 2002) y 3.2 veces en el agua de poro del sedimento (PID = $0.34 \pm 0.05 \mu\text{M}$ en 1999 vs. $1.0 \pm 0.02 \mu\text{M}$ en 2002; $F_{(3,32)} = 266.3$, $p = 0.001$). Por su parte, la comparación de las concentraciones de nutrientes entre regiones en 2016-2018 evidenciaron diferencias significativas únicamente en el NID, habiéndose registrado las mayores concentraciones en el norte, tanto en la columna de agua ($25.07 \pm 0.85 \mu\text{M}$ vs. $18.37 \pm 1.56 \mu\text{M}$, respectivamente; $F_{(1,25)} = 13.9$, $p < 0.001$; **Figuras 2A**) como en el agua intersticial de los sedimentos ($34.93 \pm 4.78 \mu\text{M}$ vs. $19.49 \pm 1.35 \mu\text{M}$, respectivamente; $F_{(1,22)} = 11.82$, $p < 0.001$; **Figuras 2C**). Con excepción de las caracterizaciones de 2002 (**Figuras 2A-D**), la concentración de nutrientes del agua intersticial fue mayor que en la columna de agua. La comparación de los valores promedio entre ambos reservorios de nutrientes se muestran en el **Anexo 5**.

Aunque se esperaba encontrar un gradiente en las concentraciones de nutrientes de la media laguna el arrecife, las diferencias entre las zonas no fueron claras. En el **Anexo 6** se presenta

un cuadro con los valores promedio del NID y PID para cada región y en función de las zonas de colecta. Por ejemplo, las mayores concentraciones de NID en columna de agua se registraron en el arrecife posterior de Punta Nizuc (NID = $30.08 \pm 10.10 \mu\text{M}$), mientras que la máxima concentración de PID se registró en el arrecife posterior de Punta Herrero, en el Sur (PID = $1.31 \pm 0.08 \mu\text{M}$). En cambio, en los sedimentos, la mayor concentración de nitrógeno se registró en punta Nizuc en la media laguna (NID = $70.97 \pm 1.72 \mu\text{M}$) y la máxima concentración de fósforo se registró en el arrecife posterior de Huache en el muestreo de 2017 (PID = $1.23 \pm 1.0.16 \mu\text{M}$). En esta comparación, los resultados de la colecta de Huache en 2018 no se consideraron por la interferencia del sargazo. Cuando se integraron al análisis las caracterizaciones de las praderas de la costa de todos los periodos colectados, se observan valores extremos de N en el agua intersticial en 2016-2018 (NID = $144.88 \pm 16.24 \mu\text{M}$), que incluso llegan a ser superiores a los registrados en la región norte, pero, aun así, no se observó un gradiente claro (**Anexo 6**).

También se analizaron las posibles interacciones entre las regiones (norte vs. sur) y zonas (media laguna vs. arrecife posterior) de las lagunas arrecifales para los diferentes parámetros de nutrientes en el periodo 2016-2018; los resultados del ANOVA de dos vías se muestran en el **Anexo 7**. En general, solo se observó una interacción significativa entre los factores región y zona ($F_{(1,21)} = 7.73, p = 0.001$) para el PID de los sedimentos.

En consecuencia, solo se encontraron diferencias significativas entre regiones para el agua intersticial de los sedimentos de las praderas del arrecife posterior, donde la región sur evidenció mayores concentraciones de fosfatos (e.g., $0.97 \pm 0.04 \mu\text{M}$ en el norte y $1.16 \pm 0.04 \mu\text{M}$ en el sur; $F_{(1,10)} = 8.04, p < 0.05$).

De igual manera, las regiones mostraron un efecto simple del DIN en la columna de agua y en el agua de poro de los sedimentos, ya que las praderas de la media laguna del norte mostraron valores de DIN más altos que las del sur, tanto en la columna de agua ($25.13 \pm 1.41 \mu\text{M}$ y $15.79 \pm 1.61 \mu\text{M}$, respectivamente, $F_{(1,10)} = 17.02, p < 0.002$), como en el agua de poro de los sedimentos ($41.05 \pm 7.48 \mu\text{M}$ y $19.64 \pm 2.09 \mu\text{M}$, respectivamente, $F_{(1,11)} = 8.73, p < 0.01$).

También se encontraron cambios relevantes en la composición relativa de las especies de nitrógeno inorgánico, asociados a los aumentos de NID en el medio (**Figura 3A, B**), ya que el amonio sustituyó al nitrato como principal componente del NID para valores superiores a

8 μM en la columna de agua (**Figura 3A**) y superiores a 25 μM en el agua intersticial del sedimento (**Figura 3B**). No obstante, estos cambios en la química del agua obedecen un patrón temporal, ya que los valores de NID más bajos registrados en el periodo 2016-2018 se registraron en Punta Herrero (e.g., $\text{NID} = 7.95 \pm 2.0 \mu\text{M}$ en columna de agua). Aun así, tanto la columna de agua como el agua de poro del sedimento mostraron patrones similares. A altas concentraciones de NID, el amonio fue capaz de explicar el 94% de la variabilidad del DIN en la columna de agua y el 96% del agua de poro del sedimento (**Anexo 8**). La suma de $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ tuvo un valor máximo de $8.84 \pm 2.14 \mu\text{M}$, para luego disminuir a valores inferiores a 2.5 μM para la columna de agua (Fig. 3A), mientras que NO_x^- alcanzó un valor máximo de $10.17 \pm 1.02 \mu\text{M}$ en el sedimento, tras lo cual también se redujo a 5 μM (**Figura 3B**).

Cuando se analizan a detalle las diferentes especies del nitrógeno se observan mayores concentraciones de amonio en la región norte (rango: 17.63—29.54 μM) con respecto al sur (rango: 9.70—25.32 μM) en 2016-2018. Además, los nitritos en la media laguna de la región norte ($\text{NO}_2^- = 0.24 \pm 0.06 \mu\text{M}$) fueron significativamente mayores a los registrados en el resto de las zonas ($F_{(3,21)} = 10.08, p < 0.001$), mientras que en el caso los nitratos solo se observaron diferencias en la media laguna, del sur ($3.98 \pm 1.35 \mu\text{M}$) con respecto a la norte ($0.97 \pm 0.14 \mu\text{M}$; $F_{(1,11)} = 5.07, p < 0.03$). Un cuadro con los valores promedio de cada especie del nitrógeno inorgánico se muestra en el **Anexo 9**.

Por otro lado, el contenido de materia orgánica en los sedimentos también presentó una variabilidad significativa (%OM; C.V. = 51.91%), desde valores muy bajos de $0.21 \pm 0.1\%$ a $3.19 \pm 0.21\%$ en el periodo 1999-2002, hasta valores de $7.22 \pm 0.31\%$ en el periodo 2016-2018. Se detectaron asociaciones significativas positivas y no lineales entre el DIN y el porcentaje de materia orgánica en los sedimentos (**Figura 3C y 3D**). Estas asociaciones explicaron el 45% y el 58% de la variabilidad del DIN en la columna de agua y el agua de poro del sedimento, respectivamente, para todo el conjunto de datos analizados. Centrándonos en el periodo 2016-2018, explicaron el 60% y el 43% de la variabilidad registrada, respectivamente (**Figuras 3C-D**). Sin embargo, se observó una falta de asociación con el porcentaje de materia orgánica para los valores de NID de la columna de agua registrados en el pasado para esta zona, aun y cuando se integran valores de la costa, incluso integrando diferentes ambientes arrecifales en el Caribe y el golfo de México utilizando datos

publicados (**Anexo 10A**). La asociación persistió para los valores de DIN en el agua de poro del sedimento, ya que se observó una alta concentración de %OM en el sedimento ($5.18 \pm 0.19\%$) en el periodo 1999-2002 (**Anexo 10B**) para un sitio de la laguna arrecifal de Puerto Morelos localizado cerca de una descarga de manglar y afectado por enriquecimientos naturales de nutrientes (sitio 2 en Enríquez y Pantoja-Reyes, 2005), aunque sólo se notó en el sedimento y no se observó aún en la columna de agua.

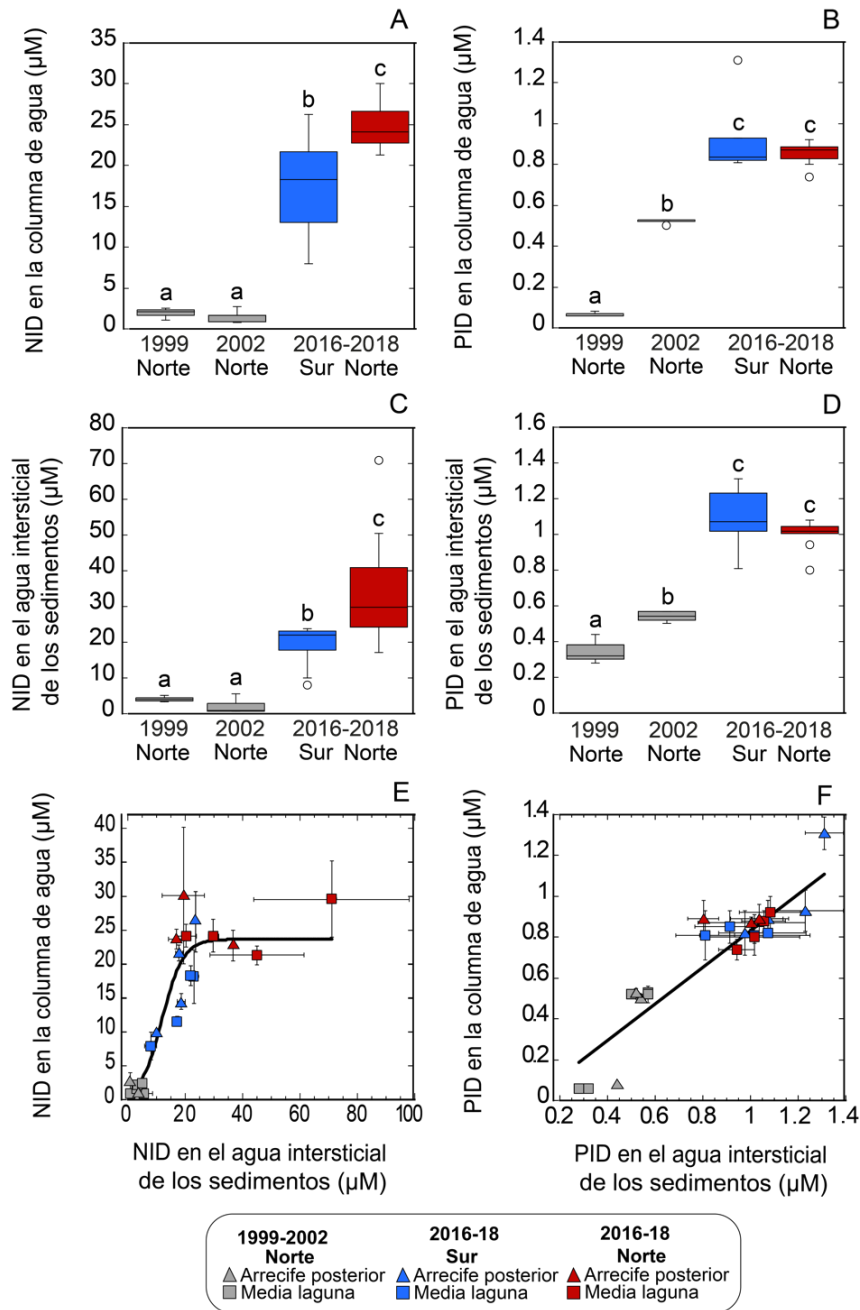


Figura 2.2 Variabilidad espacial y temporal de la concentración de nutrientes en el medio ambiente a lo largo del Caribe mexicano en diferentes años. **(A)** Variación de la concentración de nitrógeno inorgánico disuelto (NID) en la columna de agua. **(B)** Variación de la concentración de fósforo inorgánico disuelto (PIN) en la columna de agua. **(C)** Variación de la concentración de nitrógeno inorgánico disuelto (NID) en el agua intersticial de los sedimentos. **(D)** Variación de la concentración de fósforo inorgánico disuelto (PID) en el agua intersticial de los sedimentos. **(E)** Asociación entre la variación de la concentración de nitrógeno inorgánico disuelto (NID) en la columna de agua y en el agua intersticial del sedimento; la línea negra continua describe un ajuste del modelo sigmoideal ($R^2 = 0.86$; $p < 0.05$). **(F)** Asociación entre la variación de las concentraciones de fósforo inorgánico disuelto (DIP) en la columna de agua y en el agua intersticial del sedimento; la línea negra continua describe un ajuste de modelo lineal ($R^2 = 0.84$; $p < 0.01$).

En las figuras E y F, los símbolos representan la media \pm el error estándar de la media.

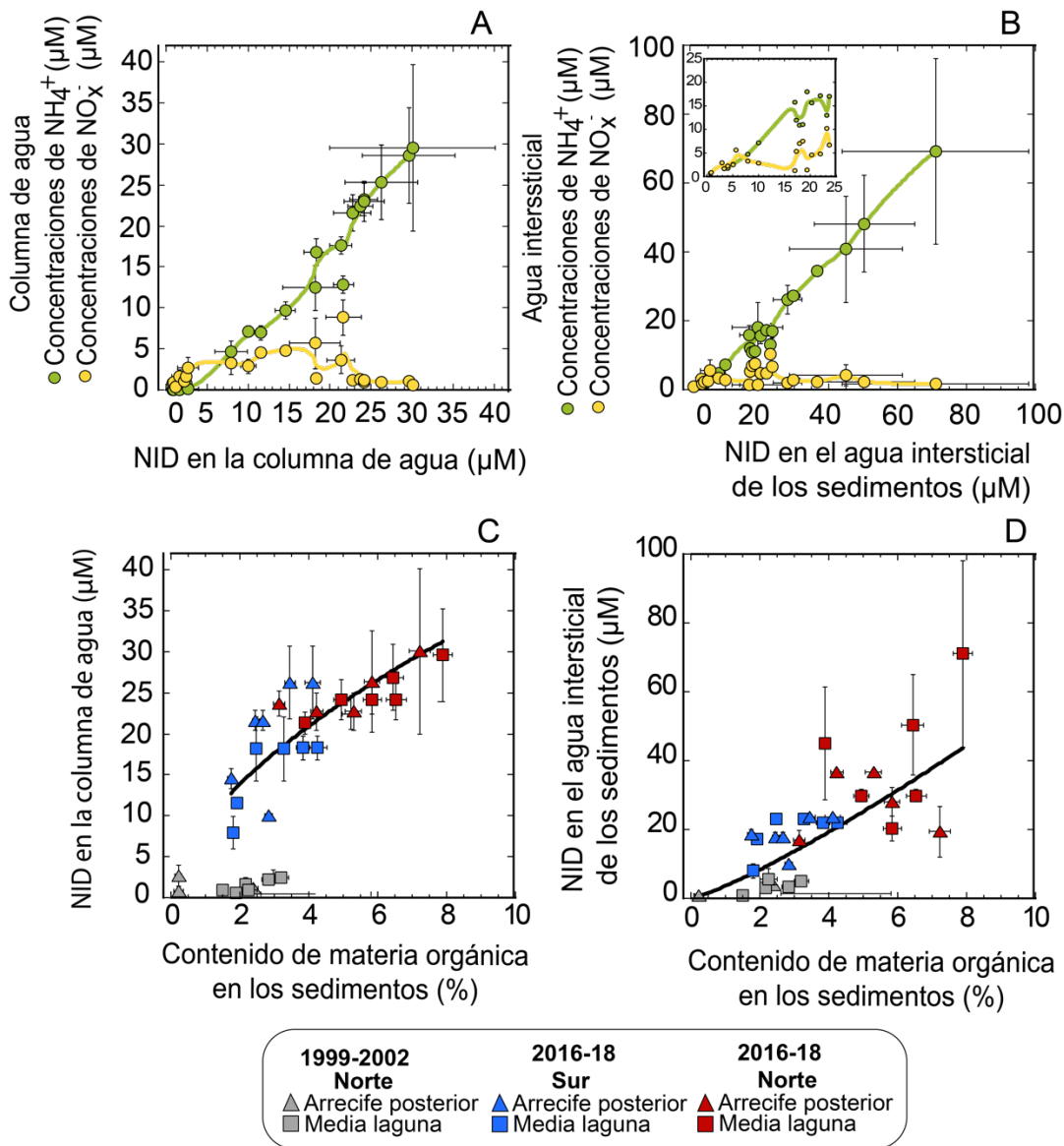


Figura 2.3. Variación de la concentración de nutrientes en el agua de mar en las localidades del Caribe mexicano investigadas en diferentes periodos de muestreo. **(A)** Asociación de la variación entre las diferentes especies de nitrógeno inorgánico: NH_4^+ y NO_x^- ($\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-$) con las concentraciones de NID en la columna de agua (μM). Se encontró una asociación lineal entre NH_4^+ y DIN ($R^2 = 0.94$, $p < 0.05$). **(B)** Asociación de la variación entre las diferentes especies de nitrógeno inorgánico: NH_4^+ y NO_x^- ($\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-$) y las concentraciones de NID en el agua intersticial del sedimento (μM). Se observó una asociación lineal entre NH_4^+ y DIN ($R^2 = 0.96$, $p < 0.05$). **(C)** Asociación entre la concentración de DIN en el agua y la variación del contenido de materia orgánica acumulada en los sedimentos marinos carbonatados; la línea negra continua describe un ajuste de modelo no lineal ($R^2 = 45$, $p < 0.05$) aplicado únicamente para las muestras caracterizadas en el periodo 2016-2018. **(D)** Asociación entre las concentraciones de NID en el agua de poro del sedimento y el contenido de materia orgánica acumulada en sedimentos marinos carbonatados; la

línea negra continua describe un ajuste no lineal del modelo ($R^2 = 58$, $p < 0.05$). Los símbolos representan la media \pm el error estándar de la media.

2.3.2 Composición elemental e isotópica de las hojas de *T. testudinum*

El pasto marino *T. testudinum* presentó una gran variación en la señal $\delta^{15}\text{N}$ en las hojas de las praderas marinas, la cual osciló entre $-0.46 \pm 0.22\%$ y $4.09 \pm 1.84\%$; ambos límites se registraron en la región norte en Puerto Morelos, en las estaciones Limones y UNAM, respectivamente, (C.V. = 81.52%). Esta variación fue mayor que los cambios observados en el contenido de P (C.V. = 40.67%; $0.05 \pm 0.01\%$, registrado en Xcalak, a $0.21 \pm 0.01\%$, registrado en Puerto Morelos, en 2002. Asimismo, la variación en el contenido de %N (C.V. = 35.81%) fue de $1.37 \pm 0.01\%$ a $4.03 \pm 0.10\%$, registrados en Xcalak y Puerto Morelos Norte, respectivamente, y finalmente la variación del cociente C/N (C.V. = 16.67%) fue de 9.7 ± 0.56 a 24.94 ± 3.004) (**Cuadro 1**).

La señal $\delta^{15}\text{N}$ y el contenido de %P de las hojas de *T. testudinum* mostraron valores significativamente más altos en el norte ($2.36 \pm 0.51\%$ y $0.12 \pm 0.02\%$, respectivamente) que en el sur ($1.01 \pm 0.13\%$ y $0.09 \pm 0.005\%$, respectivamente, $F_{(1,23)} = 2.87$; $p < 0.01$). Por otro lado, el %N y la relación C/N no difirieron significativamente entre regiones (norte = $2.36 \pm 0.28\%$; sur = $1.81 \pm 0.13\%$, y norte = 20.08 ± 1.3 ; sur = 19.98 ± 0.86 , respectivamente). Además, una comparación general con los datos revisados de la bibliografía para localidades del Caribe mexicano en diferentes años (**Cuadro 1**) puso de manifiesto la elevada variabilidad de todos los parámetros de nutrientes en función de la localización, el periodo de muestreo y la zonación.

Cuadro 1. Valores promedio del contenido elemental de N, P, la relación molar C:N y el contenido isotópico de N en hojas de *Thalassia testudinum* en diferentes localidades marinas en el Caribe mexicano. Los valores se expresan en la media \pm error estándar.

Region	Localidad	Fecha	Zona	%N	%P	C:N	$\delta^{15}\text{N}\text{‰}$	N	Fuente
Norte	Cancún	2012	Costa	2.54			6.9 \pm 0.3	1, 3	Sánchez <i>et al.</i> , (2013)
Norte	Punta Nizuc	2016	Laguna y arrecife posterior	1.64 \pm 0.13	0.12 \pm 0.02	22.18 \pm 0.67	3.51 \pm 0.87	6	Este estudio
Norte	Limonas	2016	Laguna y arrecife posterior	2.83 \pm 0.7	0.11 \pm 0.02	20.36 \pm 1.0	0.38 \pm 0.66	4	Este estudio
Norte	Isla Blanca	2018	Cerca costa	2.09 \pm 0.07		18.68 \pm 1.58	0.95 \pm 0.08	18	Pérez-Gómez <i>et al.</i> (2020)
Norte	Puerto Juarez	2018	Costa-arrecife	1.80 \pm 0.05		21.32 \pm 0.37	4.56 \pm 0.3	12	Pérez-Gómez <i>et al.</i> (2020)
Norte	Puerto Morelos	1991	Laguna y arrecife posterior	1.98 \pm 0.2	0.16 \pm 0.01	17.25 \pm 2.21		2	Gallegos Gómez <i>et al.</i> (1993)
	Puerto Morelos	2002	Laguna	1.85 \pm 0.05	0.13 \pm 0.005	19.42 \pm 0.16	1.69 \pm 0.88	26	Carruthers Gómez <i>et al.</i> (2005)
	Puerto Morelos	2002	Ojo de agua	1.98 \pm 0.13	0.28 \pm 0.1	19.1 \pm 2.22	1.9 \pm 0.81	7	Carruthers Gómez <i>et al.</i> (2005)
	Puerto Morelos	2002	Laguna y arrecife posterior	1.55 \pm 0.03	0.21 \pm 0.002			12	Este estudio
	Puerto Morelos	2006	Arrecife				1.67 \pm 0.64	6	Carriquiry-Beltrán (2010)
	Puerto Morelos	2011	Laguna	2.38			2.6	1	Sánchez <i>et al.</i> (2013)

Puerto Morelos	2012	Laguna	2.35			2.5	1	Sánchez <i>et al.</i> (2013)
Puerto Morelos	2011-13	Arrecife posterior	2.13±0.3	0.15%±0.01	21.2%±2.8		11	Molina-Hernández <i>et al.</i> , (2014)
Puerto Morelos	2014	Laguna					12	González-de Zayas <i>et al.</i> (2020)
Puerto Morelos	2014	Cerca de ojo de agua	1.79±0.07		19.55±1.18	2.27±0.19	19	González-de Zayas <i>et al.</i> (2020)
Puerto Morelos	2014	Ojo de agua	2.13±0.20		22.73±0.58	2.52±0.27	9	González-de Zayas <i>et al.</i> (2020)
Puerto Morelos	2013	Costa	2.13±0.37 1.3±0.09		16.78±1.3	5.67±1.5	3	van Tussenbroek <i>et al.</i> (2017)
Puerto Morelos	2010-14	Costa	1.93±0.07	0.14±0.01	22.62±0.03		3	Van Tussenbroek <i>et al.</i> (2017)
Puerto Morelos	2010-14	Media laguna y arrecife posterior	1.89±0.03	0.15±0.0	22.21±0.9		4-6	Van Tussenbroek <i>et al.</i> (2017)
Puerto Morelos	2015	Costa	2.26±0.06				4-6	Van Tussenbroek <i>et al.</i> (2017)
Puerto Morelos	2016	Costa	2.13±0.09	0.31±0.06	20.32±0.8		4-6	Van Tussenbroek <i>et al.</i> (2017)
Puerto Morelos	2016	Media laguna y arrecife	1.81±0.06	0.16±0.04	22.36±0.72		4-6	Van Tussenbroek <i>et al.</i> (2017)
	2016	Media laguna y arrecife	2.6±0.46	0.10±0.02	16.98±2.56	3.59±0.61	6	This study

		2018	Costa-arrecife	1.85±0.03		21.6±0.3	1.41±0.33	18	Pérez-Gómez <i>et al.</i> (2020)
Norte	Xak	2005	Costa	2.0±0.2	0.11±0.03	22.0±2	6.0±1	3	Mutchler <i>et al.</i> (2007)
		2007	Costa	2.3±0.6	0.10±0.0	17.0±5.0	4.2±0.8	2	Mutchler <i>et al.</i> (2010)
Norte	Akumal Bay	2005	Costa	1.0±0.3	0.06±0.01	29.0±5	7.0±1	3	Mutchler <i>et al.</i> (2007)
	Akumal Bay	2007	Costa	2.2±0.3	0.16±0.004	16.5±0.05	5.35±0.75	4	Mutchler <i>et al.</i> (2010)
	Akumal Bay	2011	Laguna	2.94			7.3	1	Sánchez <i>et al.</i> (2013)
	Akumal Bay	2012	Laguna	2.43			7.0±0.3	1,3	Sánchez <i>et al.</i> (2013)
	Akumal Bay	2011-13	Costa-Laguna	2.7±0.35	0.14±0.02	23.4±1.4		11	Molina-Hernández <i>et al.</i> (2014)
	Akumal Bay	2016	Costa				2.86±0.44	2	Camacho-Cruz <i>et al.</i> (2020)
	Akumal Bay	2017	Costa				4.5±1.28	2	Camacho-Cruz <i>et al.</i> (2020)
Sur	Tulum	2011	Laguna	2.8			7.6‰	1	Sánchez <i>et al.</i> (2013)
	Tulum	2012	Laguna	2.56			8.8±0.2	1,3	Sánchez <i>et al.</i> (2013)
	Tulum	2016	Costa				6.16±±0.17	3	Camacho-Cruz <i>et al.</i> (2020)
	Tulum	2017	Costa				1.86±2.23	3	Camacho-Cruz <i>et al.</i> (2020)
Sur	Isla Techal	2002	Laguna	1.77±0.05	0.11±0.003			3	Este estudio
	Sian Ka'an (mouth)	2007	Laguna	1.8±0.1	0.10%0.00	21.0±1.0	5.8±0.9	2	Mutchler <i>et al.</i> (2010)

Sur	Punta Herrero	2016	Laguna y arrecife posterior	1.47±0.09	0.07±0.001	22.93±0.83	0.66±0.10	6	Este estudio
Sur	Uvero	2017	Laguna y arrecife posterior	1.69±0.08	0.09±0.01	19.31±1.18	1.63±.22	7	Este estudio
Sur	Mahahual	1997-98	-	2.10 a 3.30				2	Salazar-Vallejo (2000)
	Mahahual	2009	Arrecife posterior				1.13±0.23	4	Sánchez <i>et al.</i> (2020)
	Mahahual	2010	Arrecife posterior	2.43 a 2.46			1.8±1.2	2,3	Sánchez <i>et al.</i> (2013)
	Mahahual	2011	Arrecife posterior	2.56 a 2.73			0.9±0.7	2,3	Sánchez <i>et al.</i> (2013)
	Mahahual	2012	Arrecife posterior	2.50 a 2.76			2.2±1.4	2,3	Sánchez <i>et al.</i> (2013)
	Mahahual	2013	Arrecife posterior				2.29±0.4	24	Sánchez <i>et al.</i> (2020)
	Mahahual	2014	Arrecife posterior				2.4±0.3	24	Sánchez <i>et al.</i> (2020)
	Mahahual	2015	Arrecife posterior				1.89±0.8	24	Sánchez <i>et al.</i> (2020)
	Mahahual	2016	Arrecife posterior				1.94±0.5	24	Sánchez <i>et al.</i> (2020)
	Mahahual	2016	Costa				1.64±0.92	4	Camacho-Cruz <i>et al.</i> , (2020)
	Mahahual	2017	Costa				2.02±0.63	7	Camacho-Cruz <i>et al.</i> , (2020)
Sur	Xahuayxol	2016	Costa				1.73±0.58	3	Camacho-Cruz <i>et al.</i> , (2020)
	Xahuayxol	2017	Costa				0.46±0.69	3	Camacho-Cruz <i>et al.</i> , (2020)

Sur	Huache	2017	Laguna y arrecife posterior					6	Este estudio
	Huache	2018	Laguna y arrecife posterior	1.73±0.27		20.43±2.89	0.67±0.07	4	Este estudio
	Xcalak	2018	Laguna y arrecife posterior	2.82±0.23	0.05±0.006	17.71±2.06	1.57±0.5	5	Este estudio
			Laguna y arrecife posterior	1.43±0.05		22.29±0.86	0.57±0.29		

2.3.3 Comparación de muestreos antes y durante una marea masiva de *Sargassum* en Huache

Para contribuir a la comprensión de la magnitud de los enriquecimientos en nutrientes inducidos por las llegadas masivas de *Sargassum* pelágico, comparamos las caracterizaciones realizadas antes y durante la llegada masiva que afectó fuertemente al Caribe mexicano en 2018. El análisis reveló aumentos considerables en las concentraciones de NID y PID, tanto en la columna de agua y en el agua de poro de los sedimentos en 2018, así como aumentos significativos en el contenido de materia orgánica acumulada en los sedimentos (**Figura 4A-D**). La comparación de las concentraciones promedio de nutrientes entre años de colecta se muestra en el **Anexo 11**. Los mayores cambios se observaron en la media laguna para la columna de agua (1.8 veces para el NID y 2.19 veces para el PID), mientras que no se detectaron variaciones significativas en el NID en las praderas del arrecife posterior.

En el sedimento también se encontraron incrementos significativos en el porcentaje de materia orgánica, pasando de valores que fluctuaron entre $3.45 \pm 0.16\%$ y $4.25 \pm 0.29\%$ en 2017 a valores máximos de $8.01 \pm 0.29\%$ en 2018. Los tejidos de las macrófitas también presentaron incrementos significativos en %N en el verano 2018 respecto a 2017. Para las hojas de *T. testudinum*, los valores pasaron de $1.74 \pm 0.27\%$ a $2.82 \pm 0.26\%$ ($F_{(1, 6)} = 7.93, p < 0.05$); mientras que para los talos de *Halimeda incrassata* pasaron de $0.92 \pm 0.15\%$ a $2.97 \pm 0.7\%$ ($F_{(1, 12)} = 12.43, p < 0.05$). Por el contrario, el contenido en %P y la señal $\delta^{15}\text{N}$ no mostraron diferencias significativas entre los distintos años ($0.45 \pm 0.02\%$ y $1.78 \pm 0.2\%$ para *H. incrassata* y $0.10 \pm 0.01\%$ y $1.11 \pm 0.34\%$ para *T. testudinum*, respectivamente).

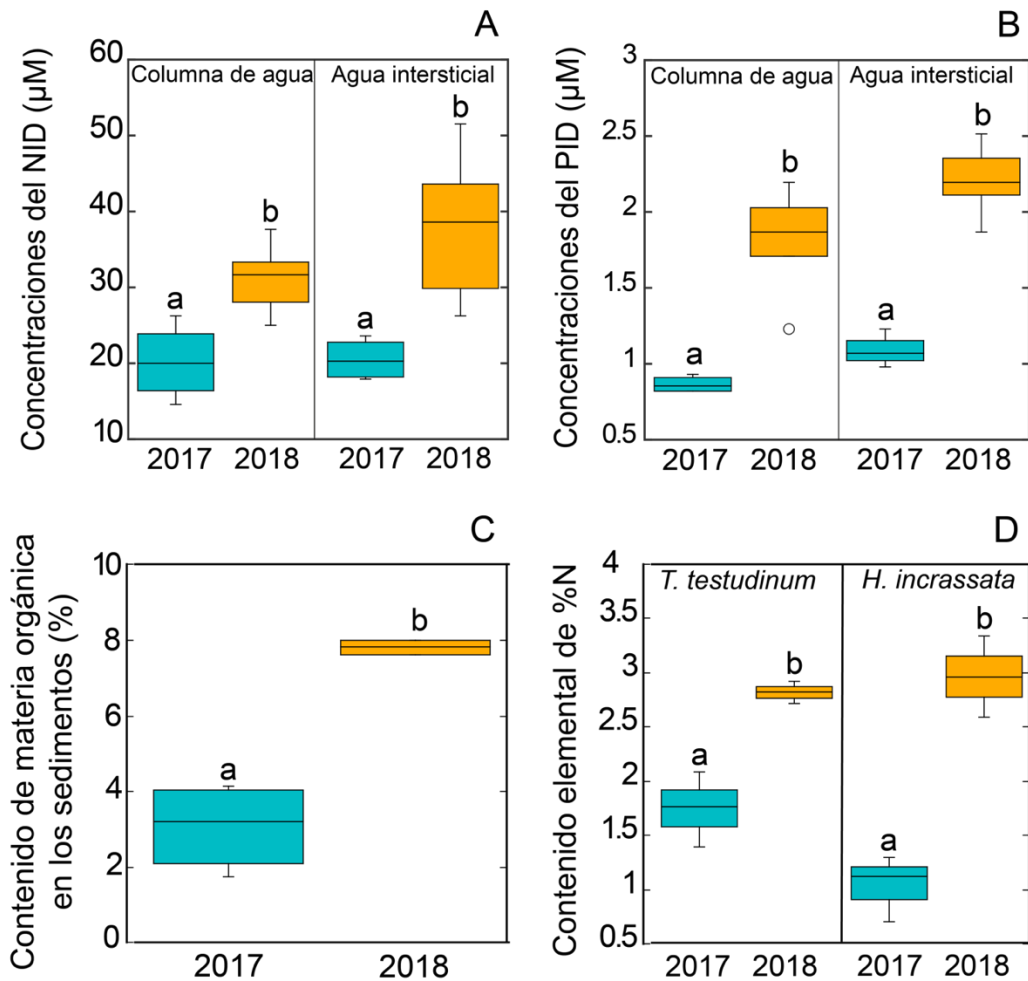


Figura 4. Comparación de parámetros ambientales asociados al enriquecimiento de nutrientes en Huache, en dos colectas realizadas antes y durante una marea masiva de *Sargassum* spp. (veranos 2017 y 2018). **(A)** Comparación de las concentraciones de NID en los veranos 2017 y 2018. **(B)** Comparación de las concentraciones de PID en los veranos 2017 y 2018. **(C)** Comparación del contenido de materia orgánica en los sedimentos entre praderas marinas en 2017 y 2018. **(D)** Cambios en el %N en hojas del pasto marino *Thalassia testudinum* y en los talos del alga verde *Halimeda incrassata*.

2.3.4 Comparación general de la variación ambiental del Caribe mexicano

La mayoría de los datos recolectados para esta comparación fueron de concentraciones de NID y PID en la columna de agua de estas lagunas arrecifales costeras, la mayoría de ellas localizadas en la región norte. Cuando fue posible, también distinguimos entre hábitats localizados en el centro de la laguna arrecifal o junto arrecife posterior (**Figura**

5A-B). En el **Anexo 12** se presentan los valores promedio del NID y del PID para las distintas localidades caracterizadas, en orden cronológico. Estos valores ambientales publicados se compararon con las guías de nutrientes para la calidad del agua recomendadas por la Agencia de Protección Ambiental de los Estados Unidos (USEPA) para ambientes arrecifales (USEPA, 2012), y utilizadas como referencia por la administración mexicana de manejo de corales, CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas), como se muestra en Herrera Silveira *et al.* (2008) y otras instituciones (CONAGUA). Esta comparación reveló que las concentraciones de DIP en el norte del Caribe mexicano han superado el umbral recomendado para la calidad del agua de $> 0.32 \mu\text{M}$ desde 2002 (**Figura 5B**), aunque no en todos los casos, mientras que el umbral de DIN de $> 7.2 \mu\text{M}$ también fue superado en 2006-2007 y desde 2016 hasta la actualidad se ha mantenido por encima de este umbral. De igual manera, como se mencionó anteriormente, a partir del 2015 (primer arribazón masivo de *Sargassum* spp. en esta región), las concentraciones promedio de NID y PID se han elevado.

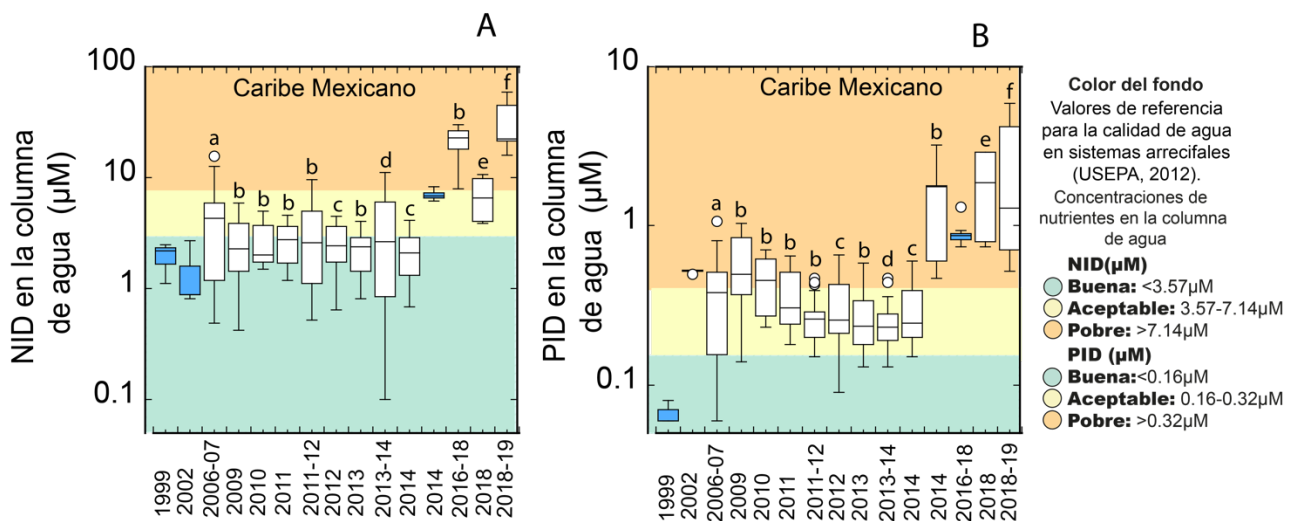


Figura 5. Progreso de la condición trófica de las praderas marinas en el Caribe mexicano. Diagramas de caja que describe los cambios en (A) la concentración de nitrógeno inorgánico disuelto (NID) en la columna de agua (μM), y (B) la concentración de fósforo inorgánico disuelto (PID), en la columna de agua (μM) en diferentes épocas de muestreo. Las barras se extienden al 95% y 5% de los intervalos de confianza. Las cajas en blanco son datos de la literatura, mientras que las cajas en azul son datos generados en el Laboratorio de Fotobiología del ICMyL-UNAM en diferentes momentos de muestreo (1999-2002 y 2016-2018). Los colores de las sombras de fondo en las gráficas hacen referencia a los diferentes umbrales utilizados como estándares de calidad de la USEPA (2012). Las letras indican las referencias bibliográficas: (a) Carriquiry-Beltrán (2010); (b) Herrera-Silveira *et al.* (2015); (c)

Carriquiry *et al.* (2017); (d) González-de Zayas *et al.* (2020); (e) Pérez-Gómez *et al.* (2019); (f) Cejudo *et al.* (2021).

2.4 Discusión

Las concentraciones de nutrientes en el presente estudio determinadas para el período 2016-2018 fueron significativamente más altas que las reportadas para hábitats de pastos marinos similares en todo el mar Caribe (Tomasko y Lapointe, 1991; Fourqurean *et al.*, 2019; Lapointe *et al.*, 2019), incluido el Caribe mexicano (**Anexo 12**). La caracterización de nutrientes en la columna de agua estuvieron muy por encima de los umbrales considerados apropiados para el mantenimiento de arrecifes de coral saludables ($> 7.15 \mu\text{M}$ para DIN y $> 0.32 \mu\text{M}$ para DIP; USEPA, 2012) y fueron indudablemente indicativos de un hábitat con problemas de eutrofización.

Como era de esperarse, la región norte, donde el desarrollo urbano y la presión turística son mayores, se registraron las mayores concentraciones de N, tanto en la columna de agua como en el agua intersticial de los sedimentos. Estudios previos también habían reportado altas concentraciones en ambas costas, pero sin evidenciar diferencias significativas o algún patrón claro asociado entre las concentraciones de nutrientes en el ambiente y el grado de desarrollo antropogénico (Mutcher *et al.*, 2007; Null *et al.*, 2014). Ante esta falta de asociación, se ha llegado a suponer que la dinámica de los nutrientes en el Caribe mexicano se rige principalmente por la hidrogeología de la región. Dicha interpretación se deriva del conocimiento de que las regiones centro y sur del estado presentan flujos de agua a través de descargas costeras y aguas subterráneas submarinas iguales o incluso mayores que el norte, en términos de volumen de agua y de cargas de nutrientes (Null *et al.*, 2014; Hernández-Terrones *et al.*, 2015; Camacho-Cruz *et al.*, 2022). Este análisis, sin embargo, indica un mayor avance de la eutrofización de los hábitats en la región norte, de acuerdo con las mayores concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto en el ambiente y las mayores acumulaciones de materia orgánica en el sedimento de las praderas marinas.

El tipo de industria turística desarrollada en el Caribe mexicano es mayormente de tipo *resorts* cinco estrellas todo-incluido (INEGI, 2020). Por ejemplo, se señala que el 74% de los visitantes en 2019 utilizaron este tipo de hospedaje, el cual resulta en un elevado consumo de agua ($689 \pm 56.65 \text{ L cama}^{-1} \text{ noche}^{-1}$ por visitante, que es ~ 4.3 veces el consumo

de agua regular/doméstico; de Stefano, 2004; Hamele y Eckardt, 2006) por el elevado número de servicios que ofrecen y, en consecuencia, también genera elevados volúmenes de aguas residuales. Además, los numerosos campos de golf construidos cerca o dentro de estos hoteles intensifican los flujos de nutrientes de origen antropogénico hacia el océano (Bock y Easton, 2020); por ejemplo, Carriquiry-Beltrán (2010) reportó valores de NID de 632 μM en un campo de golf en Cozumel en 2007. Desafortunadamente, a pesar de ser un destino turístico tan importante, con un desarrollo urbano constantemente en expansión, el manejo y el tratamiento de las aguas residuales son deficientes, ya que hasta 2015, sólo el ~68% de los residentes estaban conectados a un sistema de drenaje urbano, mientras que el resto de la población utilizaba fosas sépticas o letrinas de pozo (INEGI, 2017). En el primer caso, las plantas de aguas residuales aplican únicamente tratamientos primarios que solo garantizan una reducción de ~15% en nitrógeno y ~20% en fósforo (Stanners y Bourdeau, 1995; Grizzetti y Bouraoui, 2006). En el segundo caso, las letrinas de pozo concentran y exportan cantidades extremas de nutrientes al acuífero vía aguas subterráneas; por ejemplo, Lapointe *et al.* (1990) estimaron exportaciones de aguas enriquecidas a las costas con más de 2000 μM de NID. La combinación de un elevado consumo diario de agua y por tanto, una producción elevada de aguas residuales con un tratamiento deficiente de las aguas residuales, ha dado lugar a grandes y continuas emisiones de vertidos de aguas residuales con su poder fertilizante casi intacto a los acuíferos, a las aguas subterráneas y al medio marino.

Las regiones centro y sur del Caribe mexicano también pueden recibir altas cargas de nutrientes proveniente de la parte continental a través de grandes volúmenes de agua dulce subterránea y descargas de agua subterránea de turba (Lagomasino *et al.*, 2015; Hernández-Terrones *et al.*, 2021). Sin embargo, las mareas masivas de *Sargassum* pelágico que han llegado a la costa occidental de la península de Yucatán desde 2014-2015 (van Tussenbroek *et al.*, 2017; Uribe-Martínez *et al.*, 2022) deben haber estado contribuyendo a elevar las concentraciones de nutrientes en toda la región mexicana, superando las diferencias regionales en las fuentes y el volumen de entradas de nutrientes. Las mareas masivas de biomasa de *Sargassum* pelágico representan un grave problema ambiental en el Caribe, en el norte de Sudamérica y el oeste de África desde 2011 (Wang *et al.*, 2019). Este análisis apoya la fuerte capacidad de fertilización de las mareas de *Sargassum* evaluadas en un sitio ubicado en el sur del estado (Huache), y en el verano de 2018, a la mitad de las llegadas masivas, se

registró un primer pico en mayo y un segundo en septiembre de ese mismo año. Esta zona se había visto afectada por dos eventos previos de *Sargassum*, uno en 2015 (alto) y otro en 2017 (intermedio), con una gran fracción del detritus algal que permanece en la laguna, ya que no se realizan actividades de limpieza en la zona, con la misma frecuencia con la que se realizan en la región norte. Esto también puede explicar por qué también se encontraron aumentos significativos en el contenido de materia orgánica de los sedimentos (entre $9.74 \pm 1.72\%$ y $14.49 \pm 4.3\%$) para ambos tipos de praderas marinas investigadas (media laguna y arrecife posterior). Estos resultados apoyan la expansión del impacto ya documentado para las praderas costeras a través de la laguna arrecifal (van Tussenbroek *et al.*, 2017). Asimismo, López-Mendoza *et al.* (2020) reportaron las mayores tasas de acumulación de sedimentos en las últimas décadas para los hábitats costeros del norte del Caribe mexicano en 2015, precisamente cuando las mareas masivas de *Sargassum* llegaron a esta costa por primera vez. En consecuencia, las grandes cantidades de detritos de *Sargassum* acumulados, primero en la playa y después en el fondo de estas lagunas costeras, han aumentado significativamente el contenido de carbono orgánico de sus sedimentos.

La magnitud de los enriquecimientos en nutrientes estimados para Huache, en particular para las concentraciones de fósforo disuelto, confirmó los valores elevados detectados con anterioridad en el norte (Rodríguez-Martínez *et al.*, 2019; Pérez-Gómez *et al.*, 2020; Cejudo *et al.*, 2021). Usando como referencia los umbrales de DIN y DIP para la columna de agua propuestos por la USEPA (2012), por encima de los cuales la salud de los arrecifes de coral se ve amenazada ($DIP > 0.32 \mu\text{M}$ y $DIN > 7.14 \mu\text{M}$), este estudio demuestra que toda la costa del Caribe mexicano se encuentra actualmente en riesgo. Además de la cascada de eventos negativos inciertos que pueden causar las mareas marrones de *Sargassum* (Chávez *et al.*, 2020; García-Sánchez *et al.*, 2020), su impacto en los arrecifes coralinos del Caribe va mucho más allá de los efectos adversos reportados en la playa (e.g., erosión) u otros efectos relacionados, como la reducción del oxígeno y del pH del agua de mar (Cabanillas-Terán *et al.*, 2019; Rodríguez-Muñoz *et al.*, 2021) o la mortalidad de la fauna (Rodríguez-Martínez *et al.*, 2019). Los resultados de estos análisis indican que las llegadas de *Sargassum* pelágico cuando son masivas, representan en conjunto con el desarrollo urbano, una grave amenaza para el mantenimiento de la naturaleza oligotrófica de los arrecifes de coral, acelerando su eutrofización y amenazando gravemente su supervivencia como

ecosistema. El carácter acumulativo de estos enriquecimientos en nutrientes confiere especial gravedad a este problema ambiental.

Los sedimentos, como los importantes reservorios de nutrientes de los ecosistemas acuáticos, pueden retener importantes detritus de *Sargassum* spp., sobre todo en las praderas de fanerógamas marinas. Las evidencias sugieren que, de acuerdo con su porcentaje de contribución, los principales flujos de nutrientes entran en estas lagunas arrecifales a través de descargas costeras de aguas subterráneas a través de los sedimentos de dunas situados en la playa (con predominio de nitratos), a través de manantiales submarinos de aguas subterráneas (SGD, con predominio de amonio) o por difusión desde el agua intersticial de los sedimentos marinos hacia la columna de agua (Null *et al.*, 2014). Se sabe que estos flujos de nutrientes están determinados por factores físicos (es decir, gradientes de presión de marea; Iglesias-Prieto *et al.*, 2014; Parra *et al.*, 2015), así como por elementos biológicos (e.g., actividades de bombeo de animales sedimentarios; Huettel *et al.*, 2014). No obstante, el enriquecimiento en nutrientes del agua intersticial de los sedimentos por detritus de *Sargassum* puede ser uno de estos elementos biológicos, contribuyendo significativamente al aumento de los flujos de nutrientes en la columna de agua de la laguna arrecifal. En el **Anexo 13** se muestra un esquema sobre el efecto y la trayectoria de la materia orgánica y las concentraciones de nutrientes en sedimentos anóxicos y óxicos.

La capacidad de las praderas de fanerógamas marinas para aumentar su producción y retener materia orgánica en sus sedimentos podría ser otro factor relevante a contemplar. Las comunidades de praderas marinas también pueden funcionar como "filtros verdes", absorbiendo una fracción importante de los nutrientes en apoyo del crecimiento de macrófitas, lo que reduce la concentración de nutrientes en el medio ambiente. Por lo tanto, las praderas marinas pueden ser capaces de proteger a los arrecifes de coral de los enriquecimientos de nutrientes en las fases iniciales de fertilización del hábitat, pero esta capacidad puede ser superada a un cierto nivel de eutrofización del hábitat, convirtiéndose en fuentes de nutrientes (Burkholder *et al.*, 2007). Esta capacidad de protección está apoyada por la rápida tasa de renovación del agua de la laguna, que es rápidamente reemplazada por agua oceánica oligotrófica procedente de la corriente de Yucatán (Coronado *et al.*, 2007). Las asociaciones encontradas en nuestro análisis entre las concentraciones de nutrientes en el agua intersticial del sedimento y la columna de agua apoyan un vínculo mecánico entre la pérdida de esta

capacidad y la condición del sedimento. El fósforo presentaba una asociación directa, mientras que el nitrógeno mostraba una relación sigmoïdal que permitía estimar un máximo en estado estacionario en la columna de agua de $23.65 \pm 1.34 \mu\text{M}$, por encima del cual nuevos aumentos en el sedimento no se reflejaban en posteriores incrementos en la columna de agua. En 1999-2002, la laguna arrecifal de Puerto Morelos mostró condiciones oligotróficas en la columna de agua y contenidos de materia orgánica en el sedimento que oscilaron entre 0.21% y 3.19% (Enríquez *et al.*, 2001), condiciones que se han ido deteriorando gradualmente (**Figura 5 A-B**). Actualmente, estos sedimentos presentan enriquecimientos significativos en materia orgánica y amonio. Esta transformación de los sedimentos puede ocurrir en condiciones oligotróficas cerca de fuentes naturales de nitrógeno puntuales, como descargas de manglares o manantiales de aguas subterráneas (ojos de agua). Sin embargo, solo cuando esta transformación afecta a una gran extensión de la comunidad bentónica de la laguna arrecifal, como ocurre actualmente (Hedley *et al.*, 2021), los flujos de nutrientes desde el sedimento pueden intensificarse y sobrepasar la capacidad de la circulación marina en la laguna arrecifal para mantener las condiciones oligotróficas. Las asociaciones encontradas en nuestro análisis entre las concentraciones de nutrientes en el agua de poro del sedimento y en la columna de agua para el periodo 2016-2018, ausentes para el periodo 1999-2002, apoyan esta interpretación.

Entre las herramientas fundamentales para comprender esta transformación ambiental se incluye la identificación de *proxies* confiables de la eutrofización del hábitat. Sin embargo, se ha llegado a la conclusión de que los cambios en las concentraciones de nutrientes en la columna de agua (Morris y Virnstein, 2004; Tomasko *et al.*, 1996) y en el agua intersticial de los sedimentos (van Katwijk *et al.*, 2011) son *proxies* ineficaces para detectar aumentos en el estado trófico de las lagunas de arrecifes de coral. Asimismo, estudios previos también han cuestionado la utilidad de los cambios en el contenido elemental de los tejidos de las macrófitas para detectar dichos cambios ambientales (Armitage *et al.*, 2005; Darnell *et al.*, 2017; Anguas-Cabrera *et al.*, 2020). En nuestro estudio, encontramos que el %P y la señal $\delta^{15}\text{N}$ en las hojas de la pradera marina *T. testudinum* fueron los mejores *proxies* para detectar los mayores niveles de eutrofización del hábitat encontrados en la región norte (**Cuadro 1**). La señal $\delta^{15}\text{N}$ está ampliamente aceptada como un buen indicador para rastrear las fuentes antropogénicas de nitrógeno, ya que la contaminación por aguas residuales conduce

generalmente a valores de $\delta^{15}\text{N} > 4\text{‰}$ (Mutchler *et al.*, 2007; Lapointe *et al.*, 2021). Nuestra caracterización mostró valores entre $-0.46 \pm 0.22\text{‰}$ y $4.09 \pm 1.84\text{‰}$ para el periodo 2016-2018, claramente por debajo de los valores previamente reportados de $\sim 8\text{‰}$ (Mutchler *et al.*, 2007; Sánchez *et al.*, 2013). Estudios realizados tras arribazones masivos de *Sargassum* también han documentado reducciones significativas de la señal $\delta^{15}\text{N}$ (Cabanillas-Terán *et al.*, 2019; Lapointe *et al.*, 2021) en un rango indicativo de deposición atmosférica de N (-11‰ a $+4\text{‰}$; Dillon y Chanton, 2005), "nueva" fijación de N (-3‰ a 0‰ ; González-de Zayas *et al.*, 2012) o fertilizantes inorgánicos como fuente de N (-0‰ a $+3\text{‰}$; Lapointe y Bedford, 2007). Aunque los valores de $\delta^{15}\text{N}$ para el depósito atmosférico de nitrógeno en el Caribe mexicano son escasos, la evidencia de otros ambientes arrecifales sugiere que podría ser una fuente significativa de N (González-de Zayas *et al.*, 2012; Sánchez *et al.*, 2013). Sin embargo, la señal $\delta^{15}\text{N}$ documentada para el *Sargassum* pelágico que desembarca en las costas del Caribe mexicano oscila entre -2.5‰ y -0.47‰ (van Tussenbroek *et al.*, 2017; Cabanillas-Terán *et al.*, 2019), lo que podría explicar las reducciones observadas actualmente, apoyando la importante contribución del nitrógeno alóctono transportado por el *Sargassum* pelágico a la fertilización de esta costa. Las mareas de *Sargassum* también podrían explicar las fuentes de nitrógeno más diversificadas encontradas en los últimos años y la menor asociación de la señal $\delta^{15}\text{N}$ con la contaminación local por aguas residuales. La importante contribución de la fertilización por fósforo también se ve apoyada por los grandes aumentos en las concentraciones de PID (~ 34 veces) en relación con los niveles documentados para 1999 con reportados en la zona en 2018 por Cejudo *et al.* (2021).

La comparación temporal realizada en nuestro estudio también reveló que en la zona norte del estado ya se habían reportado valores de calidad pobre del agua para el NID desde el periodo 2007-2008 (Herrera-Silveira *et al.*, 2008), aunque no fue hasta 2013-2014 cuando la columna de agua pasó de condiciones regulares a malas o críticas. Los altos valores de NID y PID se han mantenido desde 2013-2014 hasta la actualidad, a pesar de la gran variabilidad interanual y estacional reportada para estos sistemas costeros (Carrquiry-Beltrán *et al.*, 2017; Pérez-Gómez *et al.*, 2020). Por lo tanto, aunque los niveles absolutos de nutrientes documentados en nuestro estudio están indudablemente relacionados con las mareas masivas de *Sargassum*, este problema ambiental no puede considerarse el único determinante de la eutrofización de los arrecifes en el Caribe mexicano.

2.5. Conclusiones

El análisis comparativo de este estudio reveló un cambio significativo en las condiciones ambientales en el ambiente marino del Caribe mexicano en los últimos 20 años, pasando de hábitats arrecifales oligotróficos en 1999 a condiciones mesotróficas e incluso eutróficas en la actualidad. Los mayores cambios se observaron en el norte, en hábitats expuestos a una elevada presión antropogénica por ser uno de los principales destinos turísticos del Caribe y de todo México. Los elevados niveles de nutrientes en la columna de agua observados en todas las localidades investigadas en el periodo 2016-2018, resultan inaceptables para el mantenimiento de los ecosistemas de arrecifes de coral sanos.

Estos resultados muestran que la capacidad natural de estas lagunas arrecifales para mantener condiciones oligotróficas del agua se ha visto superada por la elevada afluencia de nutrientes. La llegada masiva de bioamsa de *Sargassum* spp. no puede ser el único responsable de este problema ambiental, ya que en la zona cercana a Cancún detectamos los niveles más altos de nitrógeno y las mayores transformaciones de sedimentos. Los niveles de nutrientes en la columna de agua ya estaban significativamente por encima de los umbrales de referencia para el mantenimiento de arrecifes de coral sanos antes de que las mareas masivas de *Sargassum* comenzaran a llegar a la costa de Yucatán en 2014-2015. Los niveles ambientales de fósforo no habían sido relacionados con el desarrollo urbano y turístico, pero la capacidad de este nutriente para cuantificar el "efecto antropogénico" se identificó en el mayor contenido de fósforo de las hojas de *T. testudinum*. Por otro lado, el contenido en nitrógeno de las hojas mostró una utilidad limitada como indicador indirecto del enriquecimiento ambiental en nutrientes, pero los aumentos en la señal $\delta^{15}\text{N}$ se confirmaron como un buen indicador indirecto de las fuentes antropogénicas de nitrógeno. La concentración de DIN en la columna de agua y el contenido de %OM del sedimento mostraron un mayor potencial para monitorear el progreso de la eutrofización del hábitat en las lagunas costeras de arrecife.

El estado ecológico crítico de las comunidades coralinas de esta zona (Contreras-Silva *et al.*, 2020; Rioja-Nieto y Álvarez-Filip, 2019), y el gran impacto causado recientemente por una nueva enfermedad letal (Álvarez-Filip *et al.*, 2019, 2022), son consistentes con los severos niveles de eutrofización documentados aquí para el Caribe mexicano. Las mareas masivas de *Sargassum* constituyen amenazas severas para los arrecifes

coralinos del Caribe, ya que desvían rápidamente a estos ecosistemas vulnerables de su condición oligotrófica natural. La expansiva industria turística y el desarrollo urbano del norte del Caribe mexicano, así como la escasa atención prestada al tratamiento adecuado de los grandes volúmenes de aguas residuales producidos, deben considerarse también causas importantes de la eutrofización de los hábitats. Cada uno de estos problemas requiere soluciones urgentes y eficaces centradas en el control de los flujos de salida y entrada de nutrientes. La supervivencia del uso turístico recreativo de esta costa y el bienestar de sus residentes y visitantes están intrínsecamente relacionados con la supervivencia y el mantenimiento de la salud de los arrecifes de coral y sus ecosistemas asociados en el Caribe mexicano.

2.6 Literatura citada

- Altieri, A. H., Harrison, S. B., Seemann, J., Collin, R., Diaz, R. J., y Knowlton, N. (2017). Tropical dead zones and mass mortalities on coral reefs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(14), 3660–3665. <https://doi.org/10.1073/pnas.1621517114>.
- Álvarez-Filip, L., Estrada-Saldívar, N., Pérez-Cervantes, E., Molina-Hernández, A., y González-Barrios, F. J. (2019). A rapid spread of the stony coral tissue loss disease outbreak in the Mexican Caribbean. *PeerJ*, 7, e8069. <https://doi.org/10.7717/peerj.8069>.
- Álvarez-Filip, L., González-Barrios, F. J., Pérez-Cervantes, E., Molina-Hernández, A., y Estrada-Saldívar, N. (2022). Stony coral tissue loss disease decimated Caribbean coral populations and reshaped reef functionality. *Communications Biology*, 5(1), 1–10. <https://doi.org/10.1038/s42003-022-03398-6>.
- Anguas-Cabrera, D., Ortiz Hernández, M. C., Camacho Cruz, K., y Sánchez González, A. (2020). Nitrogen increases in *Thalassia testudinum* by the contribution of dissolved inorganic nitrogen from wastewater in extraordinary precipitations. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental*, 36(1), 209-214.
- Armitage, A. R., Frankovich, T. A., Heck, K. L., y Fourqurean, J. W., (2005). Experimental nutrient enrichment causes complex changes in seagrass, microalgae, and macroalgae community structure in Florida Bay. *Estuaries*, 28(3), 422–434. <https://doi.org/10.1007/BF02693924>.
- Baker, D. M., Jordán-Dahlgren, E., Maldonado, M. A., y Harvell, C. D. (2010). Sea fan corals provide a stable isotope baseline for assessing sewage pollution in the Mexican Caribbean. *Limnology and Oceanography*, 55(5), 2139–2149. <https://doi.org/10.4319/lo.2010.55.5.2139>.
- Barbier, E. B., Hacker, S. D., Kennedy, C., Koch, E. W., Stier, A. C., y Silliman, B. R. (2011). The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecological Monographs*, 81(2), 169–193. <https://doi.org/10.1890/10-1510.1>.
- Bayraktarov, E., Saunders, M. I., Abdullah, S., Mills, M., Beher, J., Possingham, H. P., Mumby, P. J., Lovelock, C. E., 2016. The cost and feasibility of marine coastal restoration. *Ecological Applications*, 26, 1055–1074. <https://doi:10.1890/15-1077>.
- Bock, E. M., y Easton, Z. M. (2020). Export of nitrogen and phosphorus from golf courses: A review. *Journal of Environmental Management*, 255, 109817. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.109817>.
- Burkholder, J. M., Tomasko, D. A., y Touchette, B. W. (2007). Seagrasses and eutrophication. *Journal of experimental Marine Biology and Ecology*, 350:46-72. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.06.024>.
- Cabanillas-Terán, N., Hernández-Arana, H. A., Ruiz-Zárate, M. A., Vega-Zepeda, A., y Sánchez-Gonzalez, A. (2019). *Sargassum* blooms in the Caribbean alter the trophic structure of the sea urchin *Diadema antillarum*. *PeerJ*, 7, e7589. <https://doi.org/10.7717/peerj.7589>.
- Camacho-Cruz, K. A., Ortiz-Hernández, M. C., Sánchez, A., Carrillo, L., y De Jesús Navarrete, A. (2020). Water quality in the eastern karst region of the Yucatan Peninsula: nutrients and stable nitrogen isotopes in turtle grass, *Thalassia testudinum*. *Environmental Science and Pollution Research*, 27(14), 15967-15983. <https://doi.org/10.1007/s11356-019-04757-3>.
- Camacho-Cruz, K., Rey-Villiers, N., Ortiz-Hernández, M. C., González-Jones, P., de Jesús Galán-Caamal, R., Matus-Hernández, M., y Sánchez, A. (2022). Changes in the enrichment of dissolved inorganic nutrients in the coastal waters of the Mexican Caribbean, influenced

- by submarine groundwater discharges 2016–2019. *Marine Pollution Bulletin*, 185, 114308. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2022.114308>.
- Carpenter, S. R., y Lathrop, R. C. (2008). Probabilistic estimate of a threshold for eutrophication. *Ecosystems*, 11(4), 601–613. <https://doi.org/10.1007/s10021-008-9145-0>.
- Carrillo, L., Johns, E. M., Smith, R. H., Lamkin, J. T., y Largier, J. L. (2015). Pathways and hydrography in the mesoamerican barrier reef system part 1: circulation. *Continental Shelf Research*, 109, 164–176. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2015.09.014>.
- Carriquiry Beltrán, J. D. (2010). Monitoreo del bentos, nutrientes e isótopos en relación a la salud arrecifal de áreas naturales protegidas del norte de Quintana Roo con mayor vulnerabilidad al cambio de fase arrecifal: Primera Etapa. Universidad Autónoma de Baja California. Instituto de Investigaciones Oceanológicas. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. DM012. México, D.F. <http://www.conabio.gob.mx/institucion/cgi-bin/datos.cgi?Letras=DM&Numero=12>.
- Carriquiry, J. D., Villaescusa, J. A., Cupul-Magaña, A. L. y Rodríguez-Zaragoza, F. A. (2017). Monitoreo del bentos, nutrientes e isótopos en relación a la salud arrecifal de áreas naturales protegidas del norte de Quintana Roo con mayor vulnerabilidad al cambio de fase arrecifal: Segunda Etapa. Universidad Autónoma de Baja California. Instituto de Investigaciones Oceanológicas. Informe final SNIB-CONABIO, Proyecto No. GM006. Ciudad de México. <http://www.conabio.gob.mx/institucion/cgi-bin/datos.cgi?Letras=GM&Numero=6>.
- Carruthers, T. J. B., Van Tussenbroek, B. L., y Dennison, W. C. (2005). Influence of submarine springs and wastewater on nutrient dynamics of Caribbean seagrass meadows. *Estuarine Coastal Shelf Science*, 64(2):191-199. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.01.015>.
- Carvalho, F. P. (2006). Agriculture, pesticides, food security and food safety. *Environmental Science & Policy*, 9(7-8), 685-692.
- Cejudo, E., Acosta-González, G., Ortega-Camacho, D., y Ventura-Sanchez, K. (2021). Water quality in natural protected areas in Cancun, Mexico: A historic perspective for decision makers. *Regional Studies in Marine Sciences*, 48, 102035. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2021.102035>.
- CONAGUA (Comisión Nacional del Agua). (2015). Ley federal de derechos. Disposiciones aplicables en materia de aguas nacionales 2015. México. <chrome-extension://efaidnbnmnnibpcajpcglcdefindmkaj/https://files.conagua.gob.mx/conagua/publicaciones/Publicaciones/CGRF-1-19%20LFD.pdf>.
- Conley, D. J., Carstensen, J., Vaquer-Sunyer, R., y Duarte, C. M. (2009). Ecosystem thresholds with hypoxia. In: Andersen, J.H., Conley, D.J. (Eds.), *Eutrophication in Coastal Ecosystems. Developments in Hydrobiology*, 207. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-90-481-3385-7_3.
- Contreras-Silva, A. I., Tilstra, A., Migani, V., Thiel, A., Pérez-Cervantes, E., Estrada-Saldívar, N., Elias-Ilosvay, X., Mott, M., Alvarez-Filip, L., y Wild, C. (2020). A meta-analysis to assess long-term spatiotemporal changes of benthic coral and macroalgae cover in the Mexican Caribbean. *Scientific Reports*, 10(8897), 1–12. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-65801-8>.
- Coronado, C., Candela, J., Iglesias-Prieto, R., Sheinbaum, J., López, M., y Ocampo-Torres, F. J. (2007). On the circulation in the Puerto Morelos fringing reef lagoon. *Coral Reefs*, 26(1), 149-163. <https://doi.org/10.1007/s00338-006-0175-9>.
- Costanza, R., d'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R. G., Sutton, P., y Van Den Belt, M. (1997). The

- value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387(6630), 253-260. <https://doi.org/10.1038/387253a0>.
- Crossland, C. J., Kremer, H. H., Lindeboom, H. J., Crossland, J. I. M., y Le Tissier, M. D. A. (2005). Coastal Fluxes in the Anthropocene: The Land-ocean Interactions in the Coastal Zone Project of the International Geosphere-biosphere Programme. In: *Global Change– The IGBP Series*, vol. XX. Springer, 232 pp. <https://doi.org/10.1007/3-540-27851-6>.
- Chávez, V., Uribe-Martínez, A., Cuevas, E., Rodríguez-Martínez, R. E., van Tussenbroek, B. I., Francisco, V., Estévez, M., Celis, L. B., Monroy-Velázquez, V., Leal-Bautista, R., Álvarez-Filip, L., García-Sánchez, M., Masia, L., y Silva, R. (2020). Massive influx of pelagic *Sargassum* spp. on the coasts of the Mexican Caribbean 2014–2020: challenges and opportunities. *Water*, 12(10), 2908. <https://doi.org/10.3390/w12102908>.
- Darnell, K. M., y Dunton, K. H. (2017). Plasticity in turtle grass (*Thalassia testudinum*) flower production as a response to porewater nitrogen availability. *Aquatic Botany*, 138, 100-106. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2017.01.007>
- de Almeida, L. R., Ávila-Mosqueda, S. V., Silva, R., Mendoza, E., y van Tussenbroek, B. I. (2022). Mapping the structure of mixed seagrass meadows in the Mexican Caribbean. *Frontiers in Marine Science*, 9:1063007. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.1063007>.
- De Boer, W. F. (2007). Seagrass–sediment interactions, positive feedbacks, and critical thresholds for occurrence: a review. *Hydrobiologia*, 591, 5-24. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-0780-9>.
- de Stefano, L. (2004). Freshwater and Tourism in the Mediterranean. WWF Mediterranean Programme, 35. https://wwfeu.awsassets.panda.org/downloads/medpotourismreportfinal_ofnc.pdf.
- Dillon, K. S., y Chanton, J. P. (2005). Nutrient transformations between rainfall and stormwater runoff in an urbanized coastal environment: Sarasota Bay, Florida. *Limnology and Oceanography*, 50(1), 62–69. <https://doi.org/10.4319/lo.2005.50.1.0062>.
- Dodds, W. K., Welch, E. B. (2000). Establishing nutrient criteria in streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 19(1), 186–196. <https://doi.org/10.2307/1468291>.
- Dodds, W. K., Bouska, W. W., Eitzmann, J. L., Pilger, T. J., Pitts, K. L., Riley, A. J., Schloesser, J. T., y Thornbrugh, D. J., (2009). Eutrophication of US freshwaters: analysis of potential economic damages. *Environmental Earth Sciences*, 43(1). <https://doi.org/10.1021/es801217q>.
- Duarte, C. M., Conley, D. J., Carstensen, J., y Sánchez-Camacho, M. (2009). Return to Neverland: shifting baselines affect eutrophication restoration targets. *Estuaries and Coasts*, 32(1), 29–36. <https://doi.org/10.1007/s12237-008-9111-2>.
- Enríquez S. (2014). Seagrass meadows as bioindicators of increases in nutrient levels. In Mumby, P. J., Flower, J., Chollet, I., Box, S. J., Bozer, Y-M, Fitzsimmons, C., Forster, J., Gill, D., Griffith-Mumby, R., Oxenford, H. A., Peterson, A. M., Stead, S. M., Turner, R. A., Townsley, P., Van Beukering, P. J. H., Booker, F. Brocke, H. J., Cabañillas-Terán, N., Canty, S. W. J., Carricart-Ganivet, J. P., Charlery, J., Dryden, C., van Duyl, F. C., Enríquez, S., den Haan, J., Iglesias-Prieto, R., Kennedy, E. V., Mahon, R., Muelle, B., Newman, S. P., Nugues, M. M., Cortéz-Núñez, J., Nurse, L. O., Paris, C. B., Petersen, D., Polunin, N. V. C., Sánchez, C., Schep, S., Steven, J. R., Vallés, H., Vermeij, M. J. A., Visser, P. M., Whittingham, E., y Williams, S. M., (2014) *Towards Reef Resilience and Sustainable Livelihoods: A handbook for Caribbean coral reef managers*. University of Exeter, Exeter. 172 pp. <http://hdl.handle.net/1893/30580>.

- Enríquez, S., Marbà, N., Duarte, C. M., Van Tussenbroek, B. I., y Reyes-Zavala, G. (2001). Effects of seagrass *Thalassia testudinum* on sediment redox. *Marine Ecology Progress Series*, 219, 149-158. <https://doi.org/10.3354/meps219149>.
- Enríquez, S., Merino, M., y Iglesias-Prieto, R. (2002). Variations in the photosynthetic performance along the leaves of the tropical seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Biology*, 140, 891-900. <https://doi.org/10.1007/s00227-001-0760-y>.
- Enríquez, S., Olivé, I., Cayabyab, N., y Hedley, J. D. (2019). Structural complexity governs seagrass acclimatization to depth with relevant consequences for meadow production, macrophyte diversity and habitat carbon storage capacity. *Scientific Reports*, 9(1), 1-14. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-51248-z>.
- EPA (Environmental Protection Agency (2012) Recreational Water Quality Criteria and Methods.820-F-12-058, Office of Water, Washington, D.C.
- Fourqurean, J. W., Manuel, S. A., Coates, K. A., Massey, S. C., y Kenworthy, W. J. (2019). Decadal monitoring in Bermuda shows a widespread loss of seagrasses attributable to overgrazing by the green sea turtle *Chelonia mydas*. *Estuaries and Coasts*, 42, 1524-1540. <https://doi.org/10.1007/s12237-019-00587-1>.
- Gallegos, M. E., Merino, M., Marbà, N., y Duarte, C. M. (1993). Biomass and dynamics of *Thalassia testudinum* in the Mexican Caribbean: elucidating rhizome growth. *Marine Ecology Progress Series*, 185–192. www.int-res.com/articles/meps/95/m095p185.pdf
- García-Sánchez, M., Graham, C., Vera, E., Escalante-Mancera, E., Álvarez-Filip, L., y van Tussenbroek, B. I., (2020). Temporal changes in the composition and biomass of beached pelagic *Sargassum* species in the Mexican Caribbean. *Aquatic Botany*, 167, 103275. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2020.103275>.
- González-de Zayas, R., Merino-Ibarra, M., Matos-Pupo, F., Soto-Jiménez, M. F. (2012). Atmospheric deposition of nitrogen to a Caribbean coastal zone (Cayo Coco, Cuba): temporal trends and relative importance as a nitrogen source. *Water Air Soil Pollution*, 223(3), 1125–1136. <https://doi.org/10.1007/s11270-011-0930-6>.
- González-De Zayas, R., Rossi, S., Hernández-Fernández, L., Velázquez-Ochoa, R., Soares, M., Merino-Ibarra, M., Castillo-Sandoval, F. S. y Soto-Jiménez, M. F. (2020). Stable isotopes used to assess pollution impacts on coastal and marine ecosystems of Cuba and México. *Regional Studies in Marine Science*, 39, 101413. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2020.101413>.
- Grizzetti, B., y Bouraoui, F. (2006). Assessment of nitrogen and phosphorus environmental pressure at European scale. Report EUR, 22526, 66. http://publications.europa.eu/resource/genpub/PUB_LBNA22526ENC_PDFX.1.4
- Hamele, H., y Eckardt, S. (2006). Environmental initiatives by European tourism businesses: Instruments, indicators, and practical examples. Saarbrücken: ECOTRANS. https://destinet.eu/resources/...-various-target-groups/copy_of_environmental-initiatives_en.pdf/download.
- Hautier, Y., Niklaus, P. A., y Hector, A. (2009). Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science*, 324(5927), 636-638. <https://doi.org/10.1126/science.1169640>.
- Hedley, J. D., Velázquez-Ochoa, R., y Enríquez, S. (2021). Seagrass depth distribution mirrors coastal development in the Mexican Caribbean—an automated analysis of 800 satellite images. *Frontiers in Marine Science*, 1449. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.733169>.
- Heiri, O., Lotter, A. F., y Lemcke, G. (2001). Loss on ignition as a method for estimating organic and carbonate content in sediments: reproducibility and comparability of results. *Journal of paleolimnology*, 25, 101-110.

- Hernández-Terrones, L., Rebolledo-Vieyra, M., Merino-Ibarra, M., Soto, M., Le-Cossec, A., y Monroy-Ríos, E. (2011). Groundwater pollution in a karstic region (NE Yucatan): baseline nutrient content and flux to coastal ecosystems. *Water, Air, & Soil Pollution*. 218(1), 517–528. <https://doi.org/10.1007/s11270-010-0664-x>.
- Hernández-Terrones, L. M., Null, K. A., Ortega-Camacho, D., y Paytan, A. (2015). Water quality assessment in the Mexican Caribbean: impacts on the coastal ecosystem. *Continental Shelf Research*, 102, 62-72. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2015.04.015>.
- Hernández-Terrones, L. M., Street, J., Null, K., y Paytan, A. (2021). Groundwater chemistry and Sr isotope ratios shed light on connectivity and water-rock interactions in the coastal aquifer of the Caribbean coast, Mexico. *Continental Shelf Research*, 212, 104293. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2020.104293>.
- Herrera-Silveira, J.A., Ramírez-Ramírez, J., Medina Gómez, I., Valdez J., Reyes, O., Cámara, J., Caamal, J., y López- Herrera, M. (2008b). “Monitoreo 2008 de indicadores de salud del ecosistema de pastos marinos del Parque Nacional Costa Occidental de Isla Mujeres, Punta Cancún y Punta Nizuc”. Informe Final, CINVESTAV-CONAN.
- Herrera-Silveira, J. A., Cortés Balán, T. O., Ramírez Ramírez, J., y Osorio, I. (2015). Monitoreo de la condición trófica de la columna de agua de los ambientes costeros del Parque Nacional Costa Occidental de Isla Mujeres, Punta Cancún y Punta Nizuc: Segunda Etapa. Proyecto Centro de Investigación y de Estudios Avanzados-Mérida. Informe final SNIBCONABIO, proyecto No. GQ002, México D.F.
- Huettel, M., Berg, P., y Kostka, J. E. (2014). Benthic exchange and biogeochemical cycling in permeable sediments. *Annual Review of Marine Science*, 6:23–51. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-051413-012706>.
- Iglesias-Prieto, R., Galindo-Martínez, C. T., Enríquez, S., y Carricart-Ganivet, J. P. (2014). Attributing reductions in coral calcification to the saturation state of aragonite, comments on the effects of persistent natural acidification. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111, E300-E301. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1318521111.
- INEGI. Instituto Nacional de Estadística y Geografía (México). (2007). La agricultura en Quintana Roo. Censo agropecuario 2007. / Instituto Nacional de Estadística y Geografía. -- México: INEGI, c2012.
- INEGI. Instituto Nacional de Estadística y Geografía (México). (2020). Anuario estadístico y geográfico por entidad federativa 2020. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. -- México: INEGI, c2021. 625 pp. www.inegi.org.mx/contenidos/productos/prod_serv/contenidos/espanol/bvinegi/productos/nueva_estruc/702825197513.pdf
- Jackson, J. B. C., Donovan, M. K., Cramer, K. L., y Lam, V. V. (2014). Status and trends of Caribbean coral reefs. GCRM. IUCN. Gland, Switzerland, 1970–2012. <https://portals.iucn.org/library/efiles/documents/2014-019.pdf>.
- Jensen, H. S., McGlathery, K. J., Marino, R., y Howarth, R.W. (1998). Forms and availability of sediment phosphorus in carbonate sand of Bermuda seagrass beds. *Limnology and Oceanography*, 43(5), 799–810. <https://doi.org/10.4319/lo.1998.43.5.0799>.
- Kennedy, P., Kennedy, H., y Papadimitriou, S. (2005). The effect of acidification on the determination of organic carbon, total nitrogen and their stable isotopic composition in algae and marine sediment. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 19(8), 1063–1068. <https://doi.org/10.1002/rcm.1889>.
- Lagomasino, D., Price, R. M., Herrera-Silveira, J., Miralles-Wilhelm, F., Merediz-Alonso, G., y Gómez-Hernández, Y. (2015). Connecting groundwater and surface water sources in

- groundwater dependent coastal wetlands and estuaries: Sian Ka'an Biosphere Reserve, Quintana Roo, Mexico. *Estuaries and Coasts*, 38(5), 1744–1763. <https://doi.org/10.1007/s12237-014-9892-4>.
- Lapointe, B. E., y Bedford, B. J. (2007). Drift rhodophyte blooms emerge in Lee County, Florida, USA: evidence of escalating coastal eutrophication. *Harmful algae*, 6(3), 421–437. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2006.12.005>.
- Lapointe, B. E., O'Connell, J. D., y Garrett, G. S. (1990). Nutrient couplings between on-site sewage disposal systems, groundwaters, and nearshore surface waters of the Florida Keys. *Biogeochemistry*, 10(3), 289–307. <https://doi.org/10.1007/BF00003149>.
- Lapointe, B. E., Littler, M. M., y Littler, D. S. (1992). Nutrient availability to marine macroalgae in siliciclastic versus carbonate-rich coastal waters. *Estuaries*, 15, 75–82. <https://doi.org/10.2307/1352712>.
- Lapointe, B. E., Brewton, R. A., Herren, L. W., Porter, J. W., y Hu, C. (2019). Nitrogen enrichment, altered stoichiometry, and coral reef decline at Looe Key, Florida Keys, USA: a 3-decade study. *Marine Biology*, 166(8), 108. <https://doi.org/10.1007/s00227-019-3538-9>.
- Lapointe, B. E., Tewfik, A., y Phillips, M. (2021). Macroalgae reveal nitrogen enrichment and elevated N: P ratios on the Belize Barrier Reef. *Marine Pollution Bulletin*, 171, 112686. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2021.112686>.
- Lester, S. E., Dubel, A. K., Hernán, G., McHenry, J., y Rassweiler, A. (2020). Spatial planning Principles for marine ecosystem restoration. *Frontiers in Marine Science*, 7, 328. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.003>.
- López-Mendoza, P. G., Ruiz-Fernández, A. C., Sanchez-Cabeza, J. A., van Tussenbroek, B. I., Cuellar-Martínez, T., y Pérez-Bernal, L. H. (2020). Temporal trends of organic carbon accumulation in seagrass meadows from the northern Mexican Caribbean. *Catena*, 194, 104645. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2020.104645>.
- Luczak, C., Janquin, M. A., y Kupka, A. (1997). Simple standard procedure for the routine determination of organic matter in marine sediment. *Hydrobiologia*, 345(1), 87–94. <https://doi.org/10.1023/A:1002902626798>.
- Marbà, N., Krause-Jensen, D., Alcoverro, T., Birk, S., Pedersen, A., Neto, J. M., Orfanidis, S., Garmendia, J. M. Muxika, I., Borja, A., Dencheva, K., y Duarte, C. M. (2013). Diversity of European seagrass indicators: patterns within and across regions. *Hydrobiologia*, 704(1), 265–278. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1403-7>.
- McLeod, E., Chmura, G. L., Bouillon, S., Salm, R., Björk, M., Duarte, C. M., Lovelock, C. E., Schlesinger, W. H., y Silliman, B. R. (2011). A blueprint for blue carbon: toward an improved understanding of the role of vegetated coastal habitats in sequestering CO₂. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(10), 552–560. <https://doi.org/10.1890/110004>.
- Middelburg, J. J., y Soetaert, K. (2004). The role of sediments in shelf ecosystem dynamics. *The Sea*, 13, 353–373.
- Molina-Hernández, A. L., y van Tussenbroek, B. I. (2014). Patch dynamics and species shifts in seagrass communities under moderate and high grazing pressure by green sea turtles. *Marine Ecology Progress Series*, 517:143–157. <https://doi.org/10.3354/meps110687>.
- Morris, L. J., y Virnstein, R. W. (2004). The demise and recovery of seagrass in the northern Indian River Lagoon, Florida. *Estuaries*, 27(6), 915–922. <https://doi.org/10.1007/BF02803418>.
- Mumby, P. J. (2009). Phase shifts and the stability of macroalgal communities on Caribbean coral reefs. *Coral Reefs*, 28(3), 761–773. <https://doi.org/10.1007/s00338-009-0506-8>.

- Mutchler, T., Dunton, K. H., Townsend-Small, A., Fredriksen, S., y Rasser, M. K. (2007). Isotopic and elemental indicators of nutrient sources and status of coastal habitats in the Caribbean Sea, Yucatan Peninsula, Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 74(3), 449-457.
- Mutchler, T., Mooney, R. F., Wallace, S., Podsim, L., Fredriksen, S., y Dunton, K. H. (2010). Origins and Fate of Inorganic Nitrogen from Land to Coastal Ocean on the Yucatan Peninsula, Mexico. In: Kennish, M., Pael, H.W., (Edits.), *Coastal Lagoons: Critical Habitats of Environmental Change*, 283pp. <https://doi.org/10.1201/EBK1420088304>.
- Null, K. A., Knee, K. L., Crook, E. D., de Sieyes, N. R., Rebolledo-Vieyra, M., Hernández-Terrones, L., y Paytan, A., (2014). Composition and fluxes of submarine groundwater along the Caribbean coast of the Yucatan Peninsula. *Continental Shelf Research*, 77, 38–50. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2014.01.011>.
- Ochoa-Izaguirre, M. J., y Soto-Jiménez, M. F. (2015). Variability in nitrogen stable isotope ratios of macroalgae: consequences for the identification of nitrogen sources. *Journal of Phycology*, 51(1), 46-65. <https://doi.org/10.1111/jpy.12250>.
- Orfanidis, S., Dencheva, K., Nakou, K., Tsioli, S., Papathanasiou, V., y Rosati, I. (2014). Benthic macrophyte metrics as bioindicators of water quality: towards overcoming typological boundaries and methodological tradition in Mediterranean and Black Seas. *Hydrobiologia*, 740, 61-78. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1938-x>.
- Parra, S. M., Valle-Levinson, A., Mariño-Tapia, I., y Enriquez, C. (2015). Salt intrusion at a submarine spring in a fringing reef lagoon. *Journal of Geophysical Research Oceans*, 120(4), 2736–2750. <https://doi.org/10.1002/2014JC010459>.
- Pérez-Gómez, J. A., García-Mendoza, E., Olivos-Ortiz, A., Paytan, A., Rebolledo-Vieyra, M., Delgado-Pech, B., y Almazán-Becerril, A., (2020). Indicators of nutrient enrichment in coastal ecosystems of the northern Mexican Caribbean. *Ecological Indicators*, 118, 106756. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106756>.
- Poikane, S., Kelly, M. G., Herrero, F. S., Pitt, J. A., Jarvie, H. P., Claussen, U., Leujak, W., Solheim, A. L., Teixeira, H., y Phillips, G. (2019). Nutrient criteria for surface waters under the European Water Framework Directive: Current state-of-the-art, challenges and outlook. *Science of the Total Environment*, 695 (1-3)133888. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.133888>.
- Primpas, I., Tsirtsis, G., Karydis, M., y Kokkoris, G. D. (2010). Principal component analysis: Development of a multivariate index for assessing eutrophication according to the European water framework directive. *Ecological Indicators*, 10(2), 178-183. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2009.04.007>.
- R Core Team. (2020). R: A language and environment for statistical computing. R. Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <http://www.r-project.org/index.html>.
- Rioja-Nieto, R., y Álvarez-Filip, L. (2019). Coral reef systems of the Mexican Caribbean: Status, recent trends and conservation. *Marine Pollution Bulletin*, 140, 616-625. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.07.005>.
- Rodríguez-Martínez, R. E., Medina-Valmaseda, A. E., Blanchon, P., Monroy-Velázquez, L. V., Almazán-Becerril, A., Delgado-Pech, B., Vásquez-Yeomans, L., Francisco, v., y García-Rivas, M. C., (2019). Faunal mortality associated with massive beaching and decomposition of pelagic *Sargassum*. *Marine Pollution Bulletin*, 146, 201–205. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2019.06.015>.
- Rodríguez-Muñoz, R., Muñoz-Castillo, A. I., Euán-Avila, J. I., Hernández-Núñez, H., Valdés-Lozano, D. S., Collí-Dulá, R. C., y Arias-González, J. E. (2021). Assessing temporal

- dynamics on pelagic *Sargassum* influx and its relationship with water quality parameters in the Mexican Caribbean. *Regional Studies in Marine Science*, 48, 102005. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2021.102005>.
- Rougerie, F., y Wauthy, B. (1993). The endo-upwelling concept: from geothermal convection to reef construction. *Coral Reefs*, 12:19–30. <https://doi.org/10.1007/BF00303781>.
- Salazar-Vallejo, S. I. (2000). Bentos costero del sur del Caribe Mexicano: línea de base para estudios a largo plazo. Reporte Técnico. CONACYT, México.
- Sánchez, A., Ortiz-Hernández, M. C., Talavera-Sáenz, A., Aguíñiga-García, S. (2013). Stable nitrogen isotopes in the turtle grass *Thalassia testudinum* from the Mexican Caribbean: implications of anthropogenic development. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 135, 86–93. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.01.021>.
- Sánchez, A., Anguas-Cabrera, D., Camacho-Cruz, K., Ortiz-Hernández, M. C., Aguíñiga-García, S. (2020). Spatial and temporal variation of the $\delta^{15}\text{N}$ in *Thalassia testudinum* in the Mexican Caribbean (2009–2017). *Marine and Freshwater Research*, 71(8), 905–912. <https://doi.org/10.1071/MF19105>.
- Small, C., y Nicholls, R. J., (2003). A global analysis of human settlement in coastal zones. *Journal of Coastal Research*, 19 (3), 584–599. <http://eprints.soton.ac.uk/id/eprint/39496>.
- Smith, V. H., y Schindler, D. W. (2009). Eutrophication science: where do we go from here?. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(4), 201–207. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.11.009>.
- Stanners, D., y Bourdeau, P. (1995). Europe's environment: the Dobbris assessment. <https://www.osti.gov/etdeweb/biblio/186333>.
- Strickland, J. D. H., y Parsons, T. R., (1972) A practical handbook of seawater analysis. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 167, 1–310. <https://publications.gc.ca/site/eng/9.581564/publication.html>.
- Suchley, A., McField, M. D., y Alvarez-Filip, L. (2016). Rapidly increasing macroalgal cover not related to herbivorous fishes on Mesoamerican reefs. *PeerJ*. 4, e2084. <https://doi.org/10.7717/peerj.2084>.
- Tomasko, D. A., Dawes, C. J., y Hall, M. O. (1996). The effects of anthropogenic nutrient enrichment on turtle grass (*Thalassia testudinum*) in Sarasota Bay, Florida. *Estuaries*, 19(2), 448–456. <https://doi.org/10.2307/1352462>.
- Tomasko, D. A., y Lapointe, B. E. (1991). Productivity and biomass of *Thalassia testudinum* as related to water column nutrient availability and epiphyte levels: field observations and experimental studies. *Marine ecology progress series*, 9-17.
- Uribe-Martínez, A., Berriel-Bueno, D., Chávez, V., Cuevas, E., Almeida, K. L., Fontes, J. V. H., van Tussenbroek, B. I., Mariño-Tapia, I., Liceaga-Correa, M. A., Ojeda, E., Castañeda-Ramírez, D. G., y Silva, R. (2022). Multiscale distribution patterns of pelagic rafts of sargasso (*Sargassum* spp.) in the Mexican Caribbean (2014-2020). *Frontiers in Marine Science*, 9:920339. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.920339>.
- USEPA (United States Environmental Protection Agency). (2012). National Coastal Condition Report IV. EPA-842-R-10-003. Office of Research and Development/Office of Water. Washington, DC. https://www.epa.gov/sites/default/files/2014-10/documents/0_nccr_4_report_508_bookmarks.pdf.
- van Katwijk, M. M., Van der Welle, M. E. W., Lucassen, E. C. H. E. T., Vonk, J. A., Christianen, M. J. A., Kiswara, W., Hakim I. I., Arifim, A., Bouma, T. J., Roelofs, J. G. M., y Lamers, L. P. M. (2011). Early warning indicators for river nutrient and sediment loads in tropical seagrass beds: a benchmark from a near-pristine archipelago in Indonesia. *Marine Pollution Bulletin*, 62(7), 1512-1520. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2011.04.007>.

- van Tussenbroek, B. I. (2011). Dynamics of seagrasses and associated algae in coral reef lagoons. *Hidrobiológica*, 21(3), 293-310.
- van Tussenbroek, B. I., Arana, H. A. H., Rodríguez-Martínez, R. E., Espinoza-Avalos, J., Canizales-Flores, H. M., González-Godoy, C. E., Barba-Santos, M. G. Vega-Zepeda, A., y Collado-Vides, L. (2017). Severe impacts of brown tides caused by *Sargassum* spp. on near-shore Caribbean seagrass communities. *Marine Pollution Bulletin*, 122(1-2), 272–281. <https://doi.org/10.1111/brv.12294>.
- Vaquer-Sunyer, R., y Duarte, C. M. (2008). Thresholds of hypoxia for marine biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(40), 15452–15457. <https://doi.org/10.1073/pnas.0803833105>.
- Wang, M., Hu, C., Barnes, B. B., Mitchum, G., Lapointe, B., y Montoya, J. P. (2019). The great Atlantic *Sargassum* belt. *Science*, 365(6448), 83–87. <https://doi.org/10.1126/science.aaw7912>.
- Whitledge, T. E., Malloy, S. C., Patton, C. J., y Wirick, C. D. (1981). Automated nutrient analyses in seawater (No. BNL-51398). Brookhaven National Lab., Upton, NY (USA).
- Williams, B. A., Watson, J. E. M., Beyer, H. L., Klein, C. J., Montgomery, J., Runting, R. K., Roberson, L. A., Halpern, B. S., Grantham, H. S., Kuempel, C. D., Frazier, M., Venter, O., y Wenger, A. (2022). The global rarity of intact coastal regions. *Conservation Biology*, 36(4): e13874. <https://doi:10.1111/cobi.13874>.
- Ye, N. H., Zhang, X. W., Mao, Y. Z., Liang, C. W., Xu, D., Zou, J., Zhuang, Z. M., y Wang, Q. Y. (2011). ‘Green tides’ are overwhelming the coastline of our blue planet: taking the world’s largest example. *Ecological Research*, 26 (3), 477–485. <https://doi.org/10.1007/s11284-011-0821-8>.
- Zamparas, M., y Zacharias, I. (2014). Restoration of eutrophic freshwater by managing internal nutrient loads. A review. *Science of the Total Environment*, 496, 551–562. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.07.076>.

3. Capítulo 3: Caracterización de la variabilidad de la pradera marina de *Thalassia testudinum* en respuesta al enriquecimiento de nutrientes. Análisis de su potencial como bioindicador de deterioro ambiental.

Capítulo 3: Caracterización de la variabilidad de la pradera marina de *Thalassia testudinum* en respuesta al enriquecimiento de nutrientes. Análisis de su potencial como bioindicador de deterioro ambiental.

Resumen

La eutrofización es una de las mayores amenazas para los ecosistemas costeros del mundo y los sistemas arrecifales tropicales no han escapado de esta problemática. En el Caribe mexicano, el crecimiento exponencial de la industria hotelera y la llegada de grandes arribazones de sargazo pelágico a sus costas han resultado en incrementos extremos de las concentraciones de nutrientes en las lagunas arrecifales a lo largo de las costas de Quintana Roo, México, induciendo cambios en la estructura y el funcionamiento de las comunidades biológicas. En este capítulo se analizaron los cambios en la comunidad de macrófitas mediante el análisis de distintos parámetros morfofuncionales en especies dominantes y representativas de la comunidad de macrófitas bentónicas de las praderas de *Thalassia testudinum* y su variación con el gradiente ambiental de nutrientes para identificar a las variables y las especies con mayor capacidad informativa y su potencial utilidad como bioindicadores de eutrofización. Los resultados del análisis de la diversidad y la abundancia mostraron a *Thalassia testudinum*, *Halimeda* spp. y *Neogoniolithon* sp. como las especies que contribuyeron mayormente a la diferenciación de la estructura de las praderas marinas analizadas. Las distintas especies analizadas mostraron diferencias en los requerimientos nutricionales y en su capacidad para almacenar N, y P en sus talos, donde *Udotea* y *Avrainvillea* mostraron la mayor capacidad para almacenar N y *Halimeda* para almacenar P. Se confirmó la utilidad del $\delta^{15}\text{N}$ para mostrar diferencias regionales asociadas al incremento de las concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto y, como se esperaba, se registraron valores más elevados en la región norte. Los géneros dominantes *Halimeda* spp. y *Udotea* spp. mostraron altas tasas fotosintéticas en comparación con otras especies examinadas que fueron menos abundantes en la comunidad. Finalmente, en este análisis se pudieron identificar seis tipos de praderas marinas con diferente estado trófico y con indicadores específicos para cada tipo. Los parámetros más importantes para diferenciar los grupos fueron: la biomasa de la comunidad, la composición de especies, y atributos específicos de la especie constructora del hábitat como el tamaño del haz por área, el índice del área foliar (LAI) y el cociente del área foliar (LAR).

3.1 Introducción

La degradación de los sistemas arrecifales se ha incrementado fuertemente en todo el planeta tras un aumento en el número y la intensidad de las amenazas ecológicas (Hughes, 1994; Hoegh-Guldberg, 1999; Hughes *et al.*, 2017). Por ejemplo, los arrecifes de coral del mar Caribe han experimentado una pérdida del 50% de la biodiversidad y de la cobertura coralina (Jackson *et al.*, 2014). Aunque todavía no se ha encontrado un vínculo mecanístico, existen pruebas innegables de que los cambios más rápidos y de mayor magnitud se han producido en el Antropoceno (Crutzen, 2006; Pandolfi *et al.*, 2003; Williams *et al.*, 2019) y, por lo tanto, están relacionados con la creciente presión antropogénica. En ese sentido, diferentes factores de estrés locales o regionales como la sobrepesca, los contaminantes orgánicos persistentes, la incidencia de enfermedades y la fertilización del hábitat, además de los reconocidos como principales factores causantes de la degradación mundial como el calentamiento global y la acidificación de los océanos, son actualmente los responsables del declive a escala planetaria de la salud de los arrecifes de coral.

Los cambios significativos en la estructura de las comunidades de coral y el predominio de unas especies sobre otras pueden explicarse por los cambios en la susceptibilidad de cada especie a un disturbio particular y/o a una combinación de factores estresantes, así como por las diferentes características inherentes entre las especies de coral (Hughes *et al.*, 2018). Esos cambios también tienen consecuencias ecológicas relevantes para el funcionamiento de procesos clave en el ecosistema (Hughes *et al.*, 2003; Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007) y la acreción de los arrecifes (Álvarez-Filip *et al.*, 2013). La sustitución de especies de corales por macroalgas carnosas es uno de los cambios de fase que se han documentado (por ejemplo, Contreras-Silva *et al.*, 2020; Randazzo-Eisemann *et al.*, 2021; Victoria-Salazar *et al.*, 2023), junto con la reducción de la capacidad de recuperación de la comunidad coralina (Hughes *et al.*, 2007; 2010). El aumento en la abundancia de macroalgas carnosas oportunistas y de otros grupos de organismos fotosintéticos como las cianobacterias (Smith *et al.*, 2016; González-Gómez *et al.*, 2018) y los altos contenidos de N y $\delta^{15}\text{N}$ registrados en los tejidos tanto de corales como de macrófitas bentónicas, así como reducciones en el cociente C/N (Baker *et al.*, 2010; González-de Zayas *et al.*, 2020), apoyan la importancia de la fertilización del hábitat como determinante crítico de la degradación de los arrecifes de coral, ya que estos

ecosistemas basan su naturaleza en mantener su carácter oligotrófico, un atributo especialmente amenazado a escala global en el Antropoceno.

La eutrofización es una de las principales amenazas que pone en riesgo la salud y el mantenimiento de los ecosistemas acuáticos en todo el mundo y se produce cuando aguas cargadas de nutrientes, principalmente materia orgánica y compuestos de nitrógeno y de fósforo entran en un ecosistema, excediendo su demanda natural (Carpenter y Lathrop, 2008; USEPA, 2012), sobre estimulando la producción primaria e ocasionando una cascada de efectos negativos. Sin embargo, durante esta serie de transformaciones que experimenta el hábitat y mucho antes de que se manifiesten en forma de degradación del hábitat, las comunidades biológicas pueden producir señales tempranas de alerta de cambios que señalan transiciones críticas para el ecosistema (Wouters *et al.*, 2015; Burthe *et al.*, 2016). Estos cambios podrían utilizarse como bioindicadores tempranos del proceso de eutrofización y degradación ambiental (USEPA, 2012; Marbà *et al.*, 2013; Blomqvist *et al.*, 2014). Los programas de monitoreo de cambios ambientales asociados a la eutrofización de las zonas costeras coinciden en que los diferentes atributos de las comunidades biológicas deben ir acompañados de la descripción de factores abióticos esenciales, es decir, la acumulación de materia orgánica y los incrementos en las concentraciones de nutrientes en el medio (Middelburg y Soetaert, 2004; Huettel *et al.*, 2014).

Las praderas marinas están situadas entre los arrecifes de coral y la tierra firme, y su capacidad de retener nutrientes en su biomasa y sedimentos está ampliamente aceptada (Orth *et al.*, 2006; Waycott *et al.*, 2009). Esta propiedad funcional les permite a estos hábitats asociados a los arrecifes de coral actuar como “filtros verdes” de nutrientes de la columna de agua y los sedimentos, ralentizando el proceso de eutrofización. Sin embargo, el aumento de la productividad de las praderas marinas como consecuencia de los enriquecimientos en nutrientes del ambiente también pone límites a su capacidad de actuar como filtros de nutrientes, determinando un umbral ecológico a partir del cual las praderas marinas también contribuyen a la aceleración de la eutrofización del hábitat. Esta contribución está promovida por el aumento de la producción orgánica de toda la comunidad de macrófitas de la pradera marina, es decir, por fuentes autóctonas.

Las plantas acuáticas en general (Sculthorpe, 1967), y en particular las que forman la comunidad de macrófitas de las praderas marinas, han desarrollado una gran plasticidad

fenotípica en respuesta a los cambios ambientales (Bricker *et al.*, 2011; Enríquez *et al.*, 2019), incluso a los de pequeña magnitud (Lapointe *et al.*, 1993). Esta característica las sitúa como bioindicadores de cambios en el hábitat asociados a la fertilización. Además, su rápida respuesta a los enriquecimientos de nutrientes en ambientes arrecifales oligotróficos les permite actuar como bioindicadores tempranos del proceso de fertilización de los sistemas arrecifales en las primeras fases, antes de que puedan detectarse los primeros impactos adversos en la comunidad coralina o como alteraciones graves de los flujos de carbono del ecosistema. Los arrecifes de coral sanos, caracterizados por una elevada biomineralización de carbonatos, se transforman gradualmente en hábitats eutróficos y, por lo tanto, en ecosistemas con una alta producción primaria y una fuerte acumulación de carbono orgánico (Silbiger *et al.*, 2018).

En los sistemas arrecifales del mar Caribe, *Thalassia testudinum* es la principal especie formadora de praderas marinas. En condiciones ambientales oligotróficas, forman praderas discontinuas en forma de parches con haces foliares pequeños y rodeados de sedimento carbonatado con bajo contenido de materia orgánica (< 3%, Morse *et al.*, 1987). Las praderas cercanas a poblaciones humanas, en la costa, o cercanas a descargas provenientes del manglar, adquieren estructuras diferentes, mucho más densas y con mayor contenido orgánico del sedimento (Enríquez *et al.*, 2001; Enríquez y Pantoja-Reyes, 2005). Este pasto marino dominante coexiste con otras especies de menor tamaño como *Syringodium filiforme* y *Halodule wrightii*, y con una comunidad diversa de macroalgas constituida por especies calcificadoras y por algas carnosas (Littler *et al.*, 1989). Dentro de estas manchas de praderas dispersas también cohabitan especies de corales como *Manicina* spp. y *Porites* spp. (Naumann *et al.*, 2013; Lohr *et al.*, 2017), gorgonias como *Plexaurella* spp. y *Pterogorgia* spp. (Baker *et al.*, 2015), e incluso esponjas como *Cliona* spp. La plasticidad morfológica de *T. testudinum* (Bricker *et al.*, 2011) genera una gran heterogeneidad de praderas marinas incluso dentro de una misma bahía o laguna arrecifal (Hackney y Durako 2004; Enríquez y Pantoja-Reyes, 2005).

Se han documentado diferencias significativas en la estructura de la pradera (e.g. biomasa foliar, tamaño del haz) en transectos de la costa al arrecife posterior (Rodríguez-Martínez *et al.*, 2010; van Tussenbroek, 2011) y a lo largo de gradientes de profundidad (Enríquez *et al.*, 2019). Sin embargo, aún no se ha establecido una asociación clara de estos

cambios con el aumento de la disponibilidad de nutrientes en el hábitat (van Tussenbroek 2011; van Tussenbroek *et al.*, 2014). Se han propuesto algunas modificaciones en la estructura de la comunidad, como aumentos en la abundancia de algas carnosas o de especies de pastos marinos más pequeños (van Tussenbroek *et al.*, 2014) o de macroalgas calcificadoras (Enríquez, 2014). Por otro lado, se han documentado diferentes respuestas de *T. testudinum* u otras macrófitas de su comunidad a la fertilización por medio de experimentos controlados en laboratorio y campo, lo que ha proporcionado indicadores de cambios ambientales inducidos por el aumento de la fertilidad. Entre estos cambios destacan el incremento en la biomasa foliar por encima del sedimento y en el tamaño de los haces por área (Lee y Dunton, 2000; Darnell y Dunton, 2017), así como una mayor acumulación de nutrientes en sus tejidos (González-de Zayas *et al.*, 2020), los cuales podrían ser útiles para el monitoreo del proceso de eutrofización.

El objetivo de este capítulo fue buscar posibles indicadores de un incremento de fertilidad y del avance del proceso de eutrofización del hábitat arrecifal, a partir de la caracterización de la respuesta de las praderas de *Thalassia testudinum* del mar Caribe al enriquecimiento de nutrientes. En este análisis se compararon dos regiones del Caribe mexicano que están sujetas a presiones antropogénicas contrastantes asociadas a sus diferentes desarrollos urbanos y turísticos (**Figura 1**). A partir de las descripciones ambientales documentadas en el **Capítulo 2**, las cuales permitieron caracterizar las diferencias entre hábitats en su condición trófica durante el periodo 2016-2018, se analizan aquí los cambios observados en la comunidad de macrófitas y en el morfotipo de *Thalassia testudinum*, la especie constructora de hábitat. Además de estos cambios, también se analizaron otros descriptores funcionales, como la variación del contenido de nutrientes y de la señal isotópica de nitrógeno de los tejidos fotosintéticos, así como la variación de la fisiología fotosintética y el tamaño del colector de luz en especies representativas de la comunidad. Las caracterizaciones se realizaron en las mismas siete localidades de la costa este de la península de Yucatán descritas en el **Capítulo 2**.

3.2 Materiales y métodos

3.2.1 Área de estudio y localidades muestreadas

En el presente estudio se analizaron 25 praderas marinas de siete localidades de la franja costera del Caribe mexicano y ubicadas en dos zonas dentro de las lagunas arrecifales: (1) en el arrecife posterior, y (2) en la media laguna, durante el periodo 2016—2018. La variabilidad de las praderas marinas de la región norte estuvo representada por tres localidades: (1) Punta Nizuc (N1.PN), (2) Puerto Morelos Norte (N2.PMN, Limones), y (3) Puerto Morelos Sur (N3.PMS, UNAM). En las localidades N1.PN y N2.PMN se establecieron dos praderas por zona (cuatro praderas por localidad) y en N3.PMS, aunque se muestreó una pradera por zona, adicionalmente se incluyó una pradera alrededor de un ojo de agua ubicado sobre la media laguna (tres praderas muestreadas), lo que resultó en un total de 11 praderas marinas estudiadas (cinco praderas del arrecife posterior, cinco praderas de media laguna y una pradera alrededor de un ojo de agua ubicado sobre la media laguna). La variabilidad de las praderas de la región sur estuvo representada por cuatro localidades: Punta Herrero (S.4PH), (5) Uvero (S5.U); (6) Huache (S6.H) y (7) Xcalak (S7.Xc). En las localidades S5.U y S6.H se establecieron dos praderas por zona (cuatro praderas por localidad) y adicionalmente en S6.H se remuestrearon dos praderas (solo una por cada zona) en un año posterior al primer muestreo, lo que resultó en un total de 14 praderas marinas (siete praderas en arrecife posterior y siete en media laguna; **Figura 1**). Los detalles de cada localidad, como la fecha y la profundidad de colecta, así como la descripción del Caribe mexicano (e.g. características climáticas, hidrogeológicas) se muestran en el **Capítulo 1**.

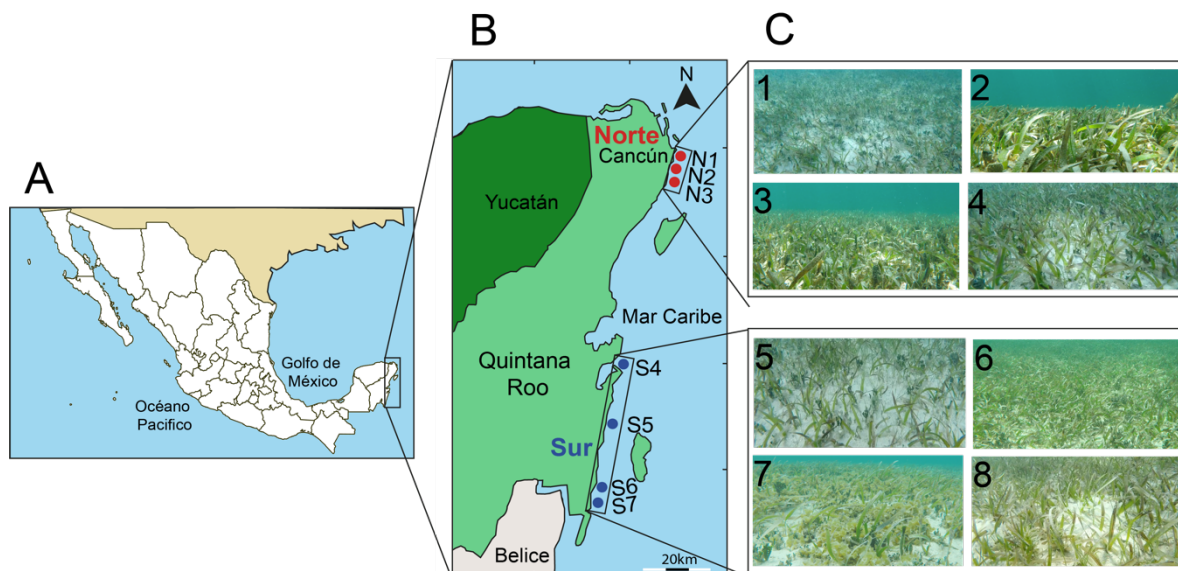


Figura 1. (A) Localización de la zona de la franja costera del oriente de México donde se llevó a cabo este estudio. (B) Mapa de la porción este de la península de Yucatán donde se señalan las localidades de muestreo. (C) Imágenes de las praderas muestreadas en este estudio representativas de la región norte (C1-C4) y de la región sur (C5-C8). (C1) Nizuc: arrecife posterior; (C2) Puerto Morelos Norte (Limones), arrecife posterior; (C3) Puerto Morelos Sur (UNAM), media laguna; (C4) Puerto Morelos Sur (UNAM), arrecife posterior; (C5) Punta Herrero (media laguna); (C6) Huache (media laguna); (C7) Uvero, Media laguna; (C8) Uvero, arrecife posterior.

3.2.2 Caracterización de los atributos morfofuncionales de la comunidad de macrófitas bentónicas

Los atributos morfológicos de la comunidad de macrófitas se midieron siguiendo los protocolos descritos en Cornelissen *et al.* (2003), Enríquez y Pantoja-Reyes (2005) y Enríquez *et al.* (2019). En cada pradera marina seleccionada se trazó un transecto perpendicular a la línea de costa de 20 m x 2 m, el cuál fue subdividido en 10 cuadros de 1 m x 4 m, de los cuales fueron seleccionados aleatoriamente cuatro y sobre estos se lanzaron de 4-5 cuadros de 0.0625 m² o de 6-8 cuadros de 0.04 m². En cada cuadro se cuantificó la densidad de haces de *Thalassia testudinum* por área de suelo proyectada (No. de haces m⁻²) y se extrajo toda la biomasa por encima del sedimento. La biomasa extraída de cada cuadro se lavó para eliminar restos de biomasa subterránea y/o arena adherida, se embolsaron en bolsas Ziploc® previamente etiquetadas y se almacenaron en congeladores hasta su análisis. En el laboratorio se identificó el número total de especies (cuando fue posible) o de géneros con ayuda de manuales de identificación de macroalgas para la región, para cada zona y en

cada localidad caracterizada (Littler *et al.*, 1989; Collado-Vides *et al.*, 2009; Mendoza-González *et al.*, 2014; León-Álvarez *et al.*, 2017). Todas las especies y géneros de macrófitas identificados se clasificaron de acuerdo con sus grupos ecológicos (pastos marinos o macroalgas) y de acuerdo con sus características estructurales (pastos marinos, algas calcificadoras y algas carnosas).

A cada individuo colectado (en fresco) se le midió el tamaño por área del colector de luz, es decir, el tamaño del talo (la longitud y el ancho, $\text{cm}^2 \text{talo}^{-1}$) o del haz (la suma de la longitud y el ancho de cada hoja que compone cada haz, $\text{cm}^2 \text{haz}^{-1}$). Para ello, cada organismo se escaneó en alta resolución (300 pp) y el tamaño se determinó con ayuda del software Image-J. Posteriormente, se cuantificó la cantidad de biomasa en peso seco por cuadro. Todos los organismos se almacenaron en una estufa por > 24 horas a 60°C hasta alcanzar el peso seco constante y su valor en $\text{g PS individuo}^{-1}$ se obtuvo con una balanza analítica. A partir de estos valores de tamaño por organismo, se estimó el SLA (del inglés: *specific leaf area*), es decir, el área foliar específica que corresponde al tamaño normalizado por área (en fresco) dividido por su peso seco ($\text{cm}^2 \text{g PS}^{-1}$). Los valores de biomasa obtenidos a nivel individual ($\text{g PS individuo}^{-1}$ o g PS haz^{-1}) se agruparon siguiendo criterios ecológicos y taxonómicos, y se extrapolaron por área de superficie de suelo en los siguientes rubros: biomasa total de la comunidad de macrófitas, biomasa de pastos marinos, biomasa de algas calcificadoras, biomasa de algas carnosas, y biomasa por género o por especie; todos los valores se expresaron en g PS m^{-2} .

Para cuantificar la biomasa subterránea de *T. testudinum* en las localidades donde esto fue posible, se colectaron tres núcleos de biomasa subterránea con ayuda de un nucleador de acero con medidas de 30 cm de diámetro por 50 cm de altura. En el **Anexo 1** se muestran las localidades y la fecha de colecta de las praderas donde se extrajeron muestras biológicas para los distintos análisis realizados en este estudio, incluyendo detalles sobre la colecta de núcleos de biomasa subterránea. Cada núcleo extraído se colocó en una malla y fue lavado para eliminar el exceso de arena y restos de otros organismos como conchas y algas. En el laboratorio, la biomasa subterránea de *T. testudinum* fue separada cuidadosamente en sus distintos componentes: raíces, rizomas verticales, rizomas horizontales y materia orgánica muerta. Cada componente se empacó en papel aluminio con sus respectivas etiquetas y se colocó en una estufa a 60°C al menos durante 72 horas hasta alcanzar su peso seco constante.

Finalmente, se obtuvo el peso seco de cada componente con una balanza analítica, y con la suma de todos los componentes se obtuvo la biomasa subterránea total (g PS m⁻²). Posteriormente, se estimó la biomasa total de *T. testudinum* por medio de la suma de la biomasa por encima del sedimento y la biomasa subterránea, expresada también en g PS m⁻²)

Por otra parte, para el pasto marino *T. testudinum* se estimaron descriptores utilizados ampliamente en estudios de ecología de comunidades vegetales terrestres (Watson, 1946) El primero fue el LAI (*Leaf Area Index, i.e.*, el índice del área foliar), que es el área foliar proyectada por un solo lado por área superficial de suelo; este índice fue estimado multiplicando la densidad promedio de haces por el promedio del tamaño de haces, y posteriormente estandarizado por área de suelo proyectado (m² m⁻²). El segundo fue el LAR (del inglés: *Leaf Area Ratio, i.e.*, cociente del área foliar), el cual es un descriptor menos común en estudios de comunidades vegetales de ambientes acuáticos; el LAR se obtuvo a partir dividir el área foliar (m²) entre el peso total de la planta (g cm⁻²) y se expresa en m² área foliar kg PS planta⁻¹. En el **Cuadro 1** se muestra un resumen de los descriptores caracterizados en este estudio.

3.2.3 Caracterización de la composición elemental e isotópica del tejido de macrófitas bentónicas

Se seleccionaron de 2-4 especímenes de distintas especies de pastos marinos, algas calcificadoras y algas carnosas representativas de la comunidad (*e.g.*, *Avrainvillea longicaulis*, *Halimeda discoidea*, *H. incrassata*, *H. monile*, *Halimeda sp.*, *Udotea dixonii*, *U. fibrosa*, *U. flabellum*, *U. wilsonii*, *Penicillus capitatus*, *Rhiphocephalus phoenix*, *Syringodium filiforme* y *Thalassia testudinum*), según su presencia en las diferentes praderas. El pretratamiento de las muestras, el método, las fórmulas y los materiales de referencias utilizados para la determinación del contenido elemental de C, N y P y la señal isotópica de N en el talo o en el tejido de las macrófitas bentónicas se describen con detalle en el **Capítulo 2**. También se describen a manera de resumen en el **Cuadro 1**. En esta sección se incluyen los datos de %N, %P, relación C/N y señal δ¹⁵N en *T. testudinum* y en *Halimeda incrassata* descritos en el **Capítulo 2**.

Cuadro 1. Resumen de los descriptores y los atributos estructurales y morfofuncionales caracterizados en este estudio en la comunidad de macrófitas bentónicas de las praderas marinas de *Thalassia testudinum* en la costa de Quintana Roo.

Grupo biológico	Parámetro	Definición, fórmula y unidad en que se expresa	No. réplicas y unidad de muestreo
Comunidad de macrófitas	No. de especies	Número total de especies identificadas en todos los cuadros. Se expresa en no. de especies por pradera marina.	4-5 cuadros de 0.0625 m ² o 6-8 cuadros de 0.04 m ² .
<i>Thalassia testudinum</i>	Densidad de haces	Número de haces por área superficial de sedimento.	4-5 cuadros de 0.0625 m ² o 6-8 cuadros de 0.04 m ²
Comunidad de macrófitas	Biomasa por género o especie	Densidad de biomasa por encima del sedimento (en peso seco) correspondiente a cada género o especie identificado.	4-5 cuadros de 0.0625 m ² ó 6-8 cuadros de 0.04 m ² .
	Biomasa de pastos marinos	Densidad de biomasa por encima del sedimento (en peso seco) de las especies de pastos marinos identificadas en este estudio.	4-5 cuadros de 0.0625 m ² ó 6-8 cuadros de 0.04 m ² .
	Biomasa de algas calcificadoras	Densidad de biomasa por encima del sedimento (en peso seco) de los géneros de algas con capacidad de calcificar.	4-5 cuadros de 0.0625 m ² ó 6-8 cuadros de 0.04 m ² .
	Biomasa de algas carnosas	Densidad de biomasa por encima del sedimento (en peso seco) de los géneros de algas que carecen de capacidad de calcificar.	4-5 cuadrantes de 0.0625 m ² ó 6-8 cuadros de 0.04 m ² .
<i>Thalassia testudinum</i>	Biomasa subterránea	Densidad de biomasa por debajo del sedimento. Es la suma de la biomasa correspondiente a las raíces, los rizomas verticales y rizomas horizontales.	3 núcleos de 30 cm de diámetro y 50 cm de altura.
	Biomasa total de la planta	Biomasa total de la planta obtenida a partir de la suma de la biomasa foliar (biomasa por encima del sedimento) y la biomasa estimada debajo del sedimento.	Cuadro de PVC y nucleador de acero.
Comunidad de macrófitas	Tamaño del talo o tejido normalizado por área	El tamaño del colector de luz (talo/hojas) de cada especie normalizado al área.	Todos los individuos colectados por cuadro.
<i>Thalassia testudinum</i>	Tamaño del haz normalizado por área	Suma del área foliar total (solo un lado) de las hojas que integran el haz (2-4 hojas).	3 cuadro de 0.04 m ² (n=25-60 haces).
Comunidad de macrófitas	Tamaño del talo o tejido normalizado por peso seco	El mismo descriptor, pero normalizado al peso seco.	Todos los individuos colectados por cuadro.
<i>Thalassia testudinum</i>	Tamaño del haz normalizado por peso seco	Suma del peso seco (libre de epifitas) de todas las hojas que integran un haz (2-4 hojas).	3 cuadro de 0.04 m ² (n=25-60 haces).
Comunidad de macrófitas	SLA (<i>Specific Leaf Area</i>) c	El SLA (<i>specific leaf area</i>) o área específica foliar es el área foliar o del talo proyectada y normalizada por su masa.	Todos los individuos colectados por cuadro.
<i>Thalassia testudinum</i>	LAI (<i>Leaf Area Index</i> o Índice del Área Foliar)	Área foliar total proyectada (un solo lado) por superficie de sedimento. Descriptor central en ecología terrestre.	4-5 cuadros de 0.0625 m ² ó 6-8 cuadros de 0.04 m ²

<i>Thalassia testudinum</i>	LAR (<i>Leaf Area Ratio</i> o Cociente del Área foliar)	Descriptor del tamaño del colector de luz del organismo: cociente entre el área foliar total (tamaño del colector de luz en m ²) y la biomasa total de la planta (kg PS planta ⁻¹) Unidades: m ² haz kg PS planta ⁻¹ . Descriptor central en el análisis tradicional de crecimiento (Evans 1972; Lambers et al. 1998).	
Comunidad de macrófitas	Contenido de carbono en el talo o en hojas	Se determinó con un espectrómetro de masas acoplado a un analizador elemental. En el caso de <i>T. testudinum</i> , el contenido se determinó en la hoja-2 del haz.	2-4 hojas o talos por especie por estación por localidad.
	Contenido de nitrógeno en el talo o en hojas	Se determinó con un espectrómetro de masas acoplado a un analizador elemental. En el caso de <i>T. testudinum</i> , el contenido se determinó en la hoja-2 del haz.	2-4 hojas o talos por especie por estación por localidad.
	Contenido de fósforo en el talo o en hojas	Se determinó con un espectrómetro de masas acoplado a un analizador elemental. En el caso de <i>T. testudinum</i> , el contenido se determinó en la hoja-2 del haz.	2-4 hojas o talos por especie por estación por localidad.
	Contenido isotópico de N en talo o tejido ($\delta^{15}\text{N}$)	Es la relación de las abundancias relativas del ¹⁵ N/ ¹⁴ N en el tejido de la muestra con respecto las abundancias relativas de la relación ¹⁵ N/ ¹⁴ N en el aire (estándar internacional). Se determinó con un espectrómetro de masas acoplado a un analizador elemental. En el caso de <i>T. testudinum</i> , el contenido isotópico se determinó en la hoja #2 del haz.	2-4 hojas o talos por especie por estación por localidad.
	C/N	Relación molar entre el contenido de C y el contenido de N en el tejido de las macrófitas.	
	N/P	Relación molar entre el contenido de N y el contenido de P en el tejido de las macrófitas.	

3.2.4 Determinaciones ópticas del tejido o talo de macrófitas bentónicas

Se seleccionaron especies representativas de la comunidad de macrófitas, incluyendo especies de fanerógamas marinas (e.g., *T. testudinum*), de algas calcificadoras (e.g., *H. incrassata*, *H. tuna*; *U. flabellum*, *U. cyathiformis*) y de algas carnosas (e.g., *Avrainvillea longicaulis*) en distintas localidades (los detalles de estas localidades se describen en el **Anexo 1**). Se evaluaron las propiedades ópticas del talo de estas especies a través de la determinación de espectros de transmisión (T) o reflectancia (R), según el caso, en las longitudes de onda del 400 al 750 nm por espectroradiómetro (Ocean Optics, USB 2000), siguiendo la metodología de Enríquez *et al.* (1994), Enríquez *et al.* (2005) y Vásquez-Elizondo *et al.* (2017). Posteriormente se estimó la Absorptancia (A), es decir, la fracción de luz incidental que puede ser absorbida por un cuerpo, que, en el caso de las macrófitas, se refiere a la luz que potencialmente puede participar en el proceso de fotosíntesis (Vásquez-Elizondo *et al.*, 2017). Las determinaciones se realizaron con el software Spectrasuite (Ocean Optics, Inc, Dunedin, FL, USA) y la metodología de cómo se llevaron a cabo se explican en detalle en el **Anexo 2**.

3.2.5 Caracterización fisiológica de especies representativas de la comunidad de macrófitas bentónicas

Se seleccionaron especies representativas del grupo de fanerógamas marinas (e.g., *T. testudinum*), de las algas calcificadoras (e.g., *H. incrassata*, *U. flabellum*, *U. cyathiformis*), y algas carnosas (e.g., *Avrainvillea longicaulis*, *Lobophora variegata*); los detalles de los sitios, zonas y fecha de colecta, así como las temperaturas a las que se realizaron las incubaciones (que oscilaron entre 26-30 °C), se detallan en el **Anexo 3**. En algunos casos, se seleccionaron especímenes de praderas cercanas a la costa y los detalles también se señalan en el **Anexo 3**.

La variabilidad de la fisiología fotosintética de distintas especies de macrófitas bentónicas se evaluó mediante la determinación de curvas fotosíntesis-irradiancia (curvas P-

E), siguiendo los protocolos descritos por Enríquez *et al.* (2002), Cayabyab y Enríquez (2007) y Enríquez *et al.* (2019), a través de los cambios en la evolución de oxígeno medidos polarográficamente con un electrodo tipo Clark, en cámaras de incubación cerradas (Hansatech, U.K.); los detalles de la metodología se describen en el **Anexo 4**. En algunos casos se realizaron determinaciones directas de las tasas de fotosíntesis máxima (P_{max}) y respiración post iluminación (R_L), cuando los valores de las irradiancias de saturación (E_K) eran conocidos para la especie (mediante consultas bibliográficas, incluyendo la base de datos del Laboratorio de Fotobiología del ICMyL-UNAM).

Finalmente, en el **Cuadro 2**, se muestra un resumen de la descripción de los parámetros fisiológicos determinados en esta caracterización.

Cuadro 2. Resumen de los descriptores fisiológicos en especies representativas de las comunidades de macrófitas bentónicas de las praderas marinas de *T. testudinum* caracterizados en este estudio.

Variable	Definición	Unidad
P_{max}	Fotosíntesis máxima (por área): tasas de fotosíntesis máximas determinadas una vez que la muestra ha sido expuesta a un periodo de saturación de luz.	$\mu\text{mol O}_2 \text{ cm}^2 \text{ h}^{-1}$
R_d	Respiración en oscuridad (por área): tasas de respiración determinadas en muestras que han sido expuestas a un periodo previo de completa oscuridad.	$\mu\text{mol O}_2 \text{ cm}^2 \text{ h}^{-1}$
R_L	Respiración post-iluminación por área: tasas de respiración determinadas en un momento posterior e inmediato tras una un periodo de exposición de luz saturante.	$\mu\text{mol O}_2 \text{ cm}^2 \text{ h}^{-1}$
Alpha	Eficiencia fotosintética: pendiente inicial de la curva de fotosíntesis representada por la pendiente de una regresión lineal	$(\mu\text{mol O}_2 \text{ cm}^2 \text{ h}^{-1})$ $(\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1})$
E_C	Punto de compensación de O_2/CO_2 , valor en el que la concentración de O_2 es igual a la de CO_2	$\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$
E_K	Irradiancia de saturación: indica el inicio de la zona de saturación de luz de la curva	$\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

3.2.6 Estimación de la eficiencia máxima cuántica de la fotosíntesis y los requerimientos mínimos cuánticos

Se estimó la eficiencia máxima cuántica de la fotosíntesis y los requerimientos mínimos cuánticos en especies a las que previamente se les caracterizaron parámetros de la fisiología fotosintética (descritos previamente), así como de sus propiedades ópticas, dado que la eficiencia máxima cuántica del talo (Φ_{\max} , mol quanta absorbidos por mol de moléculas de O_2 evolucionadas). Estos valores se obtienen con la siguiente fórmula: (α /Absorptancia) y los requisitos cuánticos mínimos de la fotosíntesis ($1/\Phi_{\max}$; mol quanta mol⁻¹ O_2) se estimaron mediante la relación inversa del rendimiento cuántico de la fotosíntesis del talo (Φ_{\max}).

3.2.7 Estado trófico de las praderas marinas del Caribe Mexicano

Se utilizó la caracterización del estado trófico de las praderas marinas del Caribe mexicano descritas en el **Capítulo 2** para contrastar con los cambios en distintos atributos de la comunidad de macrófitas y con parámetros morfológicos de *T. testudinum* que se describen en este capítulo.

3.2.8 Búsqueda bibliográfica y recopilación de datos

Se revisó la literatura para recopilar reportes de: (a) descripciones del contenido elemental de C, N, P, de cambios en sus relaciones molares y en el contenido isotópico de N en el tejido foliar o del talo de macrófitas bentónicas que forman parte de la comunidad de *Thalassia testudinum* en el Caribe mexicano y en otros ambientes arrecifales similares; (b) caracterizaciones de cambios en los atributos morfológicos de *T. testudinum* de praderas marinas del Caribe mexicano y de otros ambientes arrecifales similares; y (c) caracterizaciones de la fisiología fotosintética de especies de macrófitas bentónicas que forman parte de la comunidad de *T. testudinum* en el Caribe mexicano.

Se incorporó al análisis comparativo la base de datos generada en el Laboratorio de Fotobiología de la Dra. Enríquez (UASA-ICMyL-UNAM), con las caracterizaciones previas realizadas. Se incluyeron algunas caracterizaciones publicadas en Enríquez y Pantoja-Reyes, (2005) para praderas localizadas en la laguna arrecifal de Puerto Morelos en 1999-2000 y otras no publicadas todavía y localizadas también en esta laguna arrecifal y en otras

localidades a lo largo de esta costa en el periodo 2002. Los detalles de las localidades y los tiempos del muestreo se detallan en el **Anexo 4** del **Capítulo 2**. Para el análisis que se realizó en este capítulo se añadieron tres praderas marinas caracterizadas en el año 2013 en la laguna arrecifal de Puerto Morelos (datos no publicados); la información sobre estas localidades se muestra en el **Anexo 5**.

3.2.9 Análisis estadístico

Los resultados de los análisis se expresan como la media \pm error estándar de la media (ES). La variabilidad de los parámetros caracterizados se muestra el coeficiente de variación expresado en porcentaje (C.V.) Los supuestos estadísticos asociados a la distribución de la varianza como la normalidad y la homocedasticidad se probaron con las pruebas de Shapiro y Levene, respectivamente. Se realizaron pruebas de ANOVA de una vía y pruebas HSD post-hoc de Tukey para identificar diferencias significativas entre periodos, entre regiones, y entre zonas en diversos factores biológicos (*e.g.*, diversidad, abundancia, contenido elemental e isotópico en el tejido o tamaño de los organismos).

Para averiguar si había diferencias en la estructura (diversidad y abundancia) de las praderas marinas entre los periodos muestreados (1999, 2013 y 2016-2018) se realizó un análisis de similitudes (ANOSIM), prueba multivariada no paramétrica. Previamente, a los datos contenidos en la matriz se le realizó una transformación a raíz cuarta para reducir la influencia de los géneros dominantes y posteriormente se aplicó el índice de similitud de Bray-Curtis. Asimismo, para reducir la complejidad de la variabilidad de la diversidad y de la abundancia de la biomasa de las praderas marianas caracterizadas, se aplicó un análisis de componentes principales en datos previamente estandarizados. Para conocer la contribución de los géneros a la similitud entre periodos (1999, 2013 y 2016-2018) y entre zonas y regiones, únicamente para el periodo 2016-2018 se realizaron pruebas con el módulo SIMPER (Porcentajes de Similitud). Todos los análisis multivariados se realizaron con el software Primer v7 (Clarke *et al.*, 2008).

Para probar el efecto de los factores región y zona sobre distintos atributos a nivel comunidad (*e.g.*, diversidad y abundancia de especies) y sobre los cambios morfológicos que experimenta *T. testudinum* (*e.g.*, biomasa por encima del sedimento, densidad de haces, LAI) se utilizaron análisis de varianza de dos vías. Asimismo, se realizaron ANOVA de dos vías

para probar el efecto de las concentraciones de nutrientes (nitrógeno inorgánico disuelto y el fósforo inorgánico disuelto) por reservorio (columna de agua y el de los sedimentos) sobre los atributos morfoestructurales de *T. testudinum*

Por último, se utilizaron modelos lineales y no lineales (ajustes de potencia y funciones sigmoidales) para describir (1) la relación entre el contenido de nutrientes en el tejido de las macrófitas, (2) la relación de los atributos morfológicos de la comunidad de macrófitas y de *T. testudinum* en función de las concentraciones de nutrientes en columna de agua y agua de los sedimentos, así como de la materia orgánica (*proxies* descritos en el **Capítulo 2**) y (3) la relación de la fotosíntesis vs. irradiancia de las distintas especies. Los datos se analizaron utilizando el software R (R Core Team, 2020) y el software Kaleidagraph (Synergy Software).

3.3. Resultados

3.3.1 Variabilidad de la comunidad de macrófitos

Se identificaron 49 especies y 22 géneros de macrófitas bentónicas marinas en las 25 praderas caracterizadas en el periodo 2016-2018. Tres de ellas eran especies de fanerógamas marinas comúnmente conocidos como pastos marinos: *Thalassia testudinum*, como era de esperarse, estuvo presente en el 100% de las praderas (ya que se seleccionaron para este estudio sólo praderas dominadas por esta especie) *Syringodium filiforme* en el 80% de ellas, y *Halodule wrightii*, la especie menos común en las praderas de estudio, con una representatividad del 29%. En cuanto a las macroalgas, los grupos taxonómicos con mayor abundancia y número de especies presentes en la comunidad se clasificaron de la siguiente manera: *Chlorophyta* con 11 géneros y 36 especies; *Rhodophyta* con 7 géneros y 7 especies, y *Phaeophyta* que registró 4 géneros y 4 especies. El listado de especies identificadas en este estudio se muestra en el **Anexo 6**. Respecto a la diversidad de la comunidad de macrófitas en años anteriores se identificaron 13 especies en 1999 y 16 especies en 2013. En ambos periodos, la abundancia y la diversidad de las *Chlorophyta* fueron mayores que en el resto de grupos taxonómicos. La variabilidad asociada en cada pradera colectada se muestran en el **Anexo 7 A-B**.

El alga verde calcificadora *Halimeda incrassata* estuvo presente en ~95% de las praderas muestreadas, mientras que el género *Udotea* mostró la mayor diversidad de especies, con un total de 13 especies identificadas, la mayoría de ellas colectadas en la región norte. Los géneros con mayor abundancia (en peso seco) fueron las algas calcificadoras pertenecientes a los géneros *Halimeda* (Chlorophyta) y *Neogoniolithon* (Rhodophyta), que alcanzaron valores promedio máximos de peso de 374.01 ± 102.95 gPS m⁻² y 515.78 ± 150 gPS m⁻², respectivamente (**Anexo 7B**).

La diversidad florística de la comunidad de macrófitas fue variable entre praderas (C.V. = 32.2%) y exhibió incrementos significativos desde 2013 (≈ 1.8 veces; $F_{(2,27)} = 5.81$, $p < 0.01$) en relación con las descripciones realizadas en 1999. No hubo diferencias entre los muestreos de 2013 y 2016-18 (**Figura 2A**; $F_{(1,25)} = 1.87$, $p = 0.40$). Al comparar los efectos de las zonas y las regiones sobre la diversidad de especies, solo se observó una diferencia significativa para la caracterización de 2016-2018, aunque la interacción no fue significativa (los resultados del ANOVA de dos vías se muestran en el **Anexo 8**). Se observó un efecto simple de la región para las praderas situadas en la media laguna, que mostraron diferencias significativas en la diversidad de especies en el norte, con 16.81 ± 1.1 especies, en comparación con 12.0 ± 1.051 especies en el sur (**Figura 2B**; $F_{(1,11)} = 12.86$, $p < 0.01$).

Por otro lado, las diferencias en la abundancia de peso en la comunidad (C.V. = 58.75%) fueron mayores que los cambios observados en la diversidad de especies, oscilando entre 68.01 ± 11.29 g PS m⁻² en praderas del norte en 1999, y 902.37 ± 236.29 g PS m⁻² en praderas del sur muestreadas en 2016-2018. En promedio, se observó un aumento progresivo y significativo de la biomasa total de la comunidad de macrófitas, estimado de 3.8 veces desde 1999 hasta el presente estudio (1999 = 105.0 ± 18.97 g PS m⁻²; 2013 = 295.3 ± 72.08 g PS m⁻²; 2016-2018 = 403.31 ± 43.2 g PS m⁻²; $F_{(2,27)} = 31.6$, $p = 0.02$; **Figura 2C**). Sin embargo, no hubo diferencias significativas entre regiones ni entre las praderas situadas de la laguna media y las del arrecife posterior para cada periodo analizado (**Figura 2D**).

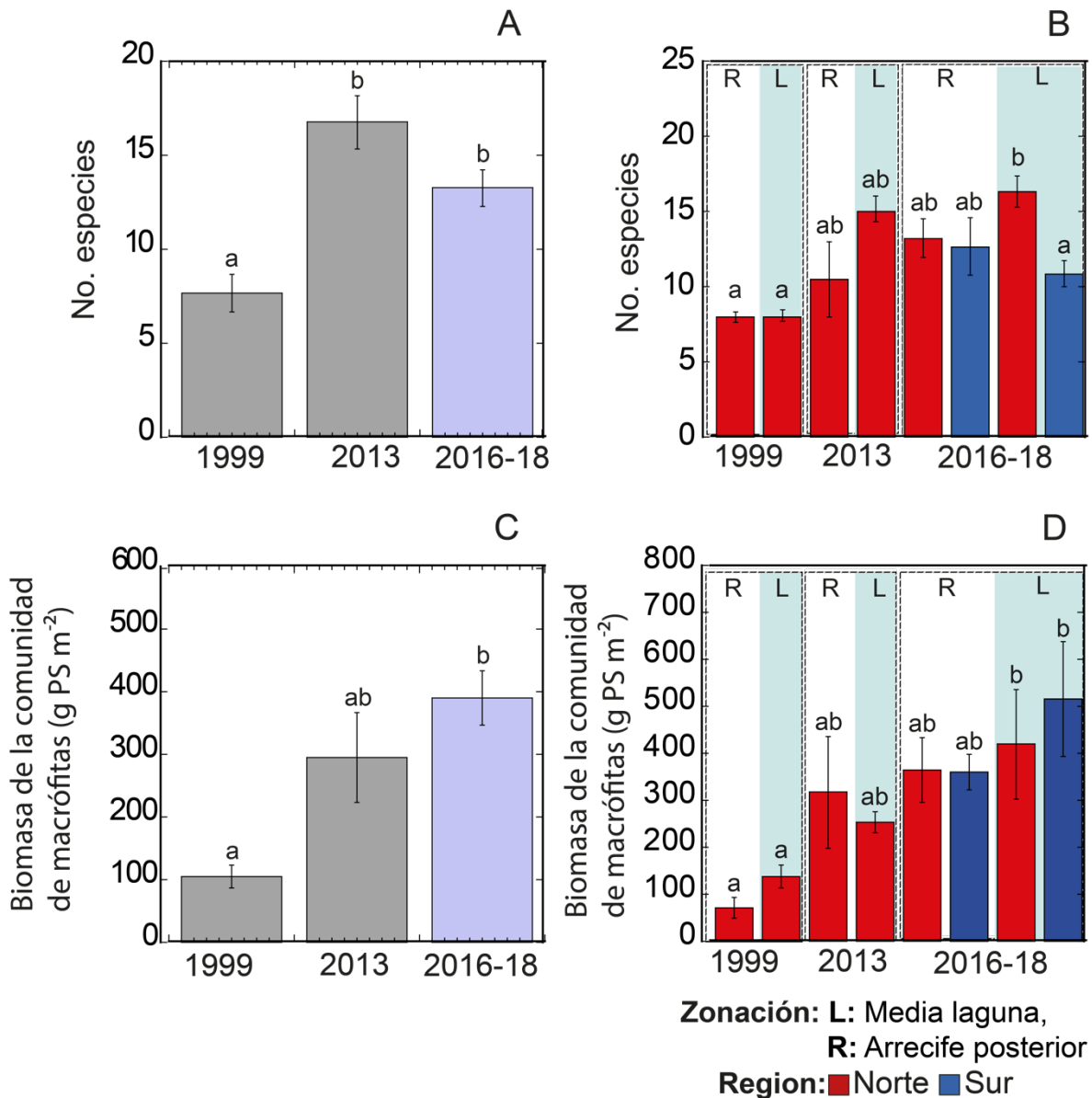


Figura 2. Variación espacial y temporal de la diversidad de especies y la abundancia (medida como biomasa) de la comunidad de macrofitas bentónicas en las 25 praderas marinas caracterizadas en el periodo 2016-2018 a lo largo de la costa de Quintana Roo, y en muestreos previos, en 1999 y en 2013. **(A)** y **(B)**, variación de la diversidad de especies en la comunidad de macrofitas. **(C)** y **(D)**, variación en la abundancia de biomasa. Letras diferentes indican diferencias significativas (Tukey HSD, $p \leq 0.05$).

Combinando ambas variables (diversidad y abundancia), se realizó un ANOSIM, cuyos resultados también muestran diferencias significativas en la estructura de la comunidad de praderas marinas, particularmente entre el muestreo de 1999 y los de 2013 y 2016-2018, sin que hubiera diferencias entre estos últimos periodos. Los valores del estadístico R , su significancia y el número de permutaciones realizadas en cada comparación (periodo de

tiempo sin considerar región o zona de colecta) se muestran en el **Anexo 9**. En un segundo análisis que permitió incrementar el número de réplicas, donde se incluyeron praderas de la costa caracterizadas en 1999 por Enríquez y Pantoja-Reyes, (2005) se mantuvieron las diferencias significativas entre las épocas de muestreo antes señaladas (los resultados del análisis estadístico se muestran en el **Anexo 10**).

Los dos primeros ejes del análisis de componentes principales explicaron en conjunto el 71.8% de la variabilidad en la abundancia de biomasa entre sitios (**Figura 3**). El porcentaje de la varianza total explicada por cada valor propio estimado para los primeros tres componentes principales, así como su proporción de varianza acumulada, se muestran en el **Anexo 11**. La ordenación de las praderas en el ACP mostró cinco posibles grupos de praderas marinas basados en la diversidad y la abundancia de las especies, donde *Thalassia*, *Halimeda* y *Neogoniolithon* fueron los géneros que más contribuyeron a diferenciar la estructura de la comunidad de las praderas marinas. Un segundo grupo de taxones con capacidad moderada para explicar las diferencias entre praderas marinas fueron los géneros *Udotea*, *Penicillus*, y *Avrainvillea*, siendo todos ellos algas verdes pertenecientes al orden Bryopsidales; *Udotea* y *Penicillus* son calcificadoras, pero *Avrainvillea* no lo es.

El SIMPER estimó el porcentaje de contribución de estos géneros para explicar la similitud de las comunidades entre periodos, regiones y zonas muestreadas. En el caso de los periodos, *Thalassia* registró una máxima contribución a la similitud de la comunidad de 58.22% en 1999, mientras que las máximas contribuciones de *Halimeda* se observaron en 2013, con 58.82%, y de 42.73% en el periodo 2016-2018. Los resultados de los porcentajes de contribución del SIMPER por género se muestran en el **Anexo 12**. Sin embargo, la contribución de estos mismos géneros entre regiones y zonas en el periodo 2016-2018 no superó el 26% (**Anexo 13**).

Estos análisis, sin embargo, no permitieron diferenciar entre las praderas del sur, sometidas a una menor presión antropogénica, y las del norte, sometidas a mayor presión, ni tampoco entre las situadas en media laguna o en el arrecife posterior. Hubo tres grupos de praderas que constituyeron tres categorías claramente diferenciadas del resto: (1) las muestreadas en el periodo 1999-2002, (2) un pequeño grupo de praderas caracterizadas en el periodo 2016-2018 y situadas en el sur que presentaron significativamente mayor abundancia de rodolitos, y (3) un grupo de praderas pertenecientes a la región norte con predominio de

algas calcificadoras verdes. En los otros dos grupos se agruparon praderas expuestas a niveles muy diferentes de presión antropogénica y con muy diferente estado trófico, de acuerdo con las caracterizaciones documentadas en el **Capítulo 2**.

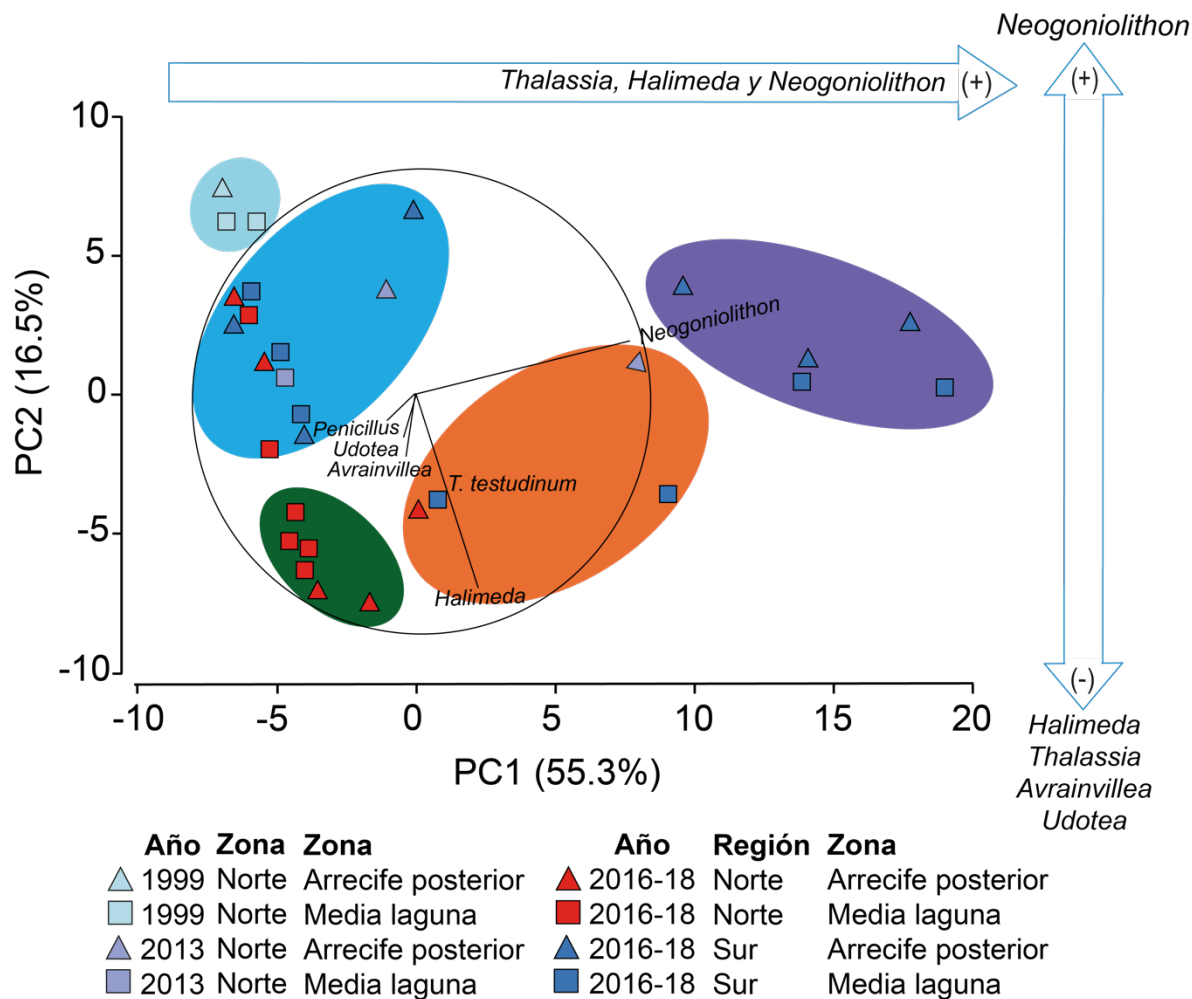


Figura 3. Análisis de componentes principales (APC) basado en la variación de la composición y la abundancia relativa de las especies de la comunidad de macrofitas bentónicas de praderas marinas del Caribe mexicano. Las elipses de color alrededor de las localidades señalan los grupos de macrofitas distinguidos a partir de este análisis.

3.3.2 Variabilidad del contenido elemental de nutrientes y la señal isotópica de N en la comunidad de macrófitas bentónicas

Los resultados del análisis del contenido elemental de N, P, del cociente C/N y de la señal isotópica de N (expresada como $\delta^{15}\text{N}$) en el talo y hojas de las especies de macrófitas dominantes en la comunidad de la pradera de *Thalassia testudinum* durante el periodo 2016-2018 mostraron alta variabilidad entre especies pertenecientes a un mismo género y entre diferentes géneros y especies para la misma localidad (**Cuadro 3, Figura 4 A-D**). A nivel de la comunidad, el contenido de fósforo fue el elemento que mostró mayor variabilidad (C.V. = 127.5%), oscilando de $0.01 \pm 0.0006\%$ en *Udotea dixonii* colectada en Nizuc (N1.PN) a $0.48 \pm 0.04\%$ en *Halimeda incrassata* colectada en Uvero (S5.U). La señal isotópica $\delta^{15}\text{N}$ fue la segunda variable que también mostró una alta variabilidad (C.V. = 73.92%), oscilando entre $-0.94 \pm 0.07\%$ en *Halimeda incrassata* de Xcalak (S7.Xc) y $7.59 \pm 0.85\%$ en *Avrainvillea longicaulis* colectada en el ojo de agua en Puerto Morelos Sur (UNAM, N3.PMS). El %N presentó una variabilidad intermedia (C.V. = 51.0%) con un valor mínimo de $0.49 \pm 0.03\%$ en una especie del género *Halimeda* colectada en Puerto Morelos Sur (N3.PMS) y un máximo de $5.06 \pm 1.24\%$ determinado para organismos de *Udotea flabellum* colectados en el sur, en Uvero. Finalmente, el descriptor menos variable fue el cociente C/N (C.V. = 42.5%) que osciló entre un valor mínimo de 8.15 ± 0.46 en *Avrainvillea longicaulis* colectada en Puerto Morelos Norte (Limonos, N2.PMN) y un máximo de 27.57 ± 3.97 determinado para la especie de *Halimeda* sp. colectada en Puerto Morelos Sur, con los valores mínimos para el contenido de nitrógeno.

La comparación de estos descriptores para las especies más representativas de la comunidad de macrófitas de la pradera de *T. testudinum* reveló diferencias significativas en sus necesidades nutricionales, tanto en los valores mínimos como en la capacidad entre especies para almanenar nutrientes en el tejido (**Figura 4 A-D**). Los géneros *Avrainvillea* y *Udotea* mostraron la mayor capacidad para almacenar N, con un promedio mayor que *Syringodium filiforme*, *Halimeda* spp. y *Lobophora* spp. ($F_{(7,239)} = 19.01$; $p < 0.05$; **Figura 4A**). *Halimeda* spp., por otro lado, presentó una capacidad superior para almacenar P que el resto de los componentes de la comunidad ($F_{(6, 308)} = 34.51$, $p < 0.05$, **Figura 4B**), además de los valores menores de %N (**Figura 5A**). El taxón que mostró la razón molar C/N mayor fue *Lobophora variegata*, mientras que las hojas de pastos marinos mostraron valores

intermedios y las especies del género *Udotea* tuvieron los valores más bajos ($F_{(7,239)} = 74.6$, $p < 0.05$; **Figura 4C**). Finalmente, la variabilidad de la señal isotópica del nitrógeno en el tejido también fue variable entre géneros. Las especies de macroalgas verdes calcificadoras fueron las que mostraron los mayores valores promedio ($F_{(7,239)} = 3.6$, $p < 0.05$; **Figura 4D**).

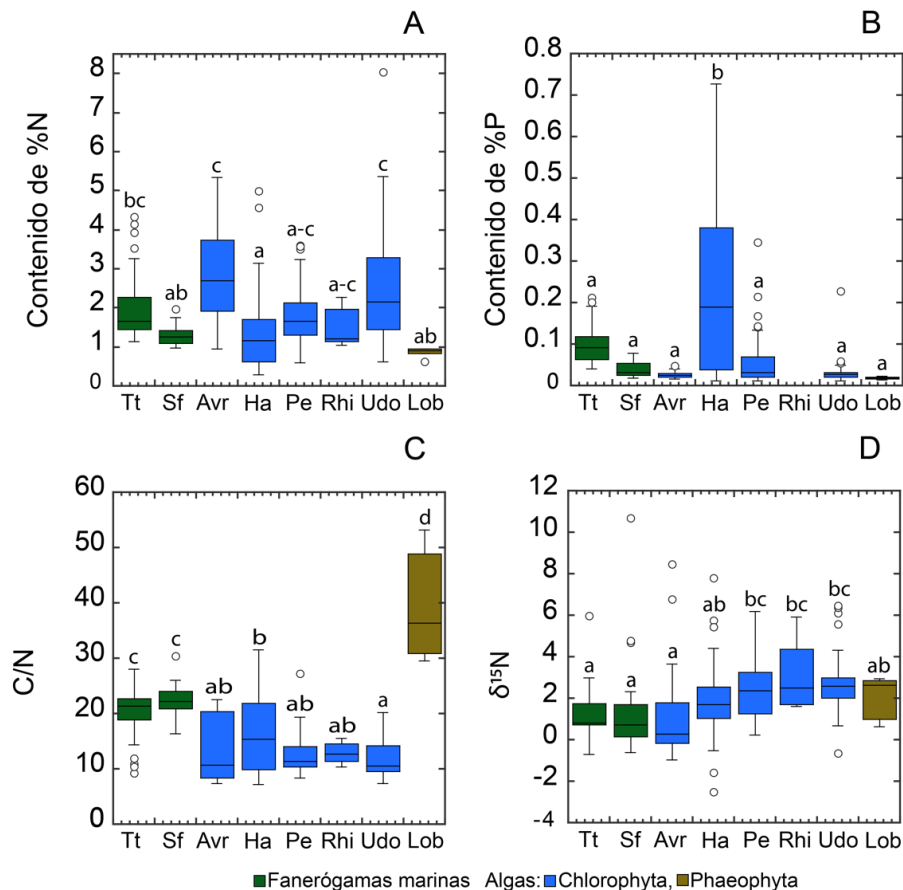


Figura 4. Variabilidad del contenido elemental de N y P, la relación C/N y la señal isotópica $\delta^{15}\text{N}$ en los tejidos (talos) de ocho géneros representativos de la comunidad de la pradera de *Thalassia testudinum*. **(A)** Comparación del contenido de N. **(B)** Comparación del contenido de P. **(C)** Comparación del cociente C/N. **(D)** Comparación de la señal $\delta^{15}\text{N}$. Las cajas se extienden hasta los límites de confianza del 5% y 95% y los círculos representan observaciones que están fuera de estos límites. Tt, *Thalassia testudinum*; Sf, *Syringodium filiforme*; Avr, *Avrainvillea* spp.; Ha, *Halimeda* spp., Pe, *Penicillus* spp., Udo, *Udotea* spp.; Lob, *Lobophora* spp. Letras diferentes indican diferencias significativas (Tukey HSD, $p \leq 0.05$)

Cuadro 3. Contenido elemental de N, P, relación molar C:N y el contenido isotópico en macrófitas bentónicas dominantes de las praderas marinas colectadas en diferentes localidades del Caribe mexicano. Los valores se expresan en la media \pm error estándar. En la columna Zona, ML se refiere a la media laguna, AP se refiere al arrecife posterior y ojo se refiere a un manantial de agua subterránea ubicado en media laguna. En el número de réplicas (*N*) la letra a en superíndice hace referencias al no. de réplicas para los parámetros N, C:N, y $\delta^{15}\text{N}$, mientras que letra b en superíndice hace referencias para el descriptor contenido de P.

Región	Localidad	Zona	Especie	%N	%P	C:N	$\delta^{15}\text{N}(\text{‰})$	<i>N</i>
Norte	N1.PN	ML y AP	<i>Halimeda incrassata</i>	1.42 \pm 0.12	0.33 \pm 0.06	9.33 \pm 0.61	1.75 \pm 0.16	(4) ^a ,(6) ^b
		ML y AP	<i>Halimeda</i> sp.	0.61 \pm 0.03	0.05 \pm 0.005	23.18 \pm 1.75	2.17 \pm 0.20	(4) ^a ,(5) ^b
		ML y AP	<i>Penicillus capitatus</i>	2.14 \pm 0.50	0.03 \pm 0.008	12.57 \pm 1.28	2.43 \pm 0.71	(4) ^a ,(4) ^b
		ML y AP	<i>Syringodium filiforme</i>	1.26 \pm 0.15	0.03 \pm 0.005	23.77 \pm 2.73	1.19 \pm 0.49	(4) ^a ,(6) ^b
		ML y AP	<i>Thalassia testudinum</i>	1.64 \pm 0.14	0.12 \pm 0.026	22.18 \pm 0.67	3.52 \pm 0.88	(6) ^a ,(7) ^b
		ML y AP	<i>Udotea dixonii</i>	3.29 \pm 0.02	0.01 \pm 0.001	10.14 \pm 0.33	2.17 \pm 0.15	(2) ^a ,(2) ^b
		ML y AP	<i>Udotea fibrosa</i>	2.90 \pm 0.06	0.02 \pm 0.001	9.42 \pm 0.88	2.44 \pm 0.30	(4) ^a ,(6) ^b
		ML y AP	<i>Udotea flabellum</i>	2.97 \pm 0.31	0.03 \pm 0.001	10.48 \pm 0.24	2.34 \pm 0.05	(2) ^a ,(3) ^b
Norte	N2.PMN	ML y AP	<i>Avanvillea longicalus</i>	3.37 \pm 0.52	0.02 \pm 0.001	8.16 \pm 0.46	-0.04 \pm	(4) ^a , (3) ^b
		ML y AP	<i>Halimeda discoidea</i>	1.24 \pm 0.38	0.10 \pm 0.05	17.19 \pm 4.96	1.65 \pm 0.27	(5) ^a ,(6) ^b
		ML y AP	<i>Halimeda incrassata</i>	0.62 \pm 0.06	0.39 \pm 0.02	17.23 \pm 3.20	1.89 \pm 0.39	(4) ^a , (6) ^b
		ML y AP	<i>Halimeda monile</i>	1.24 \pm 0.25	0.17 \pm 0.04	15.67 \pm 3.58	1.42 \pm 0.59	(4) ^a ,(6) ^b
		ML y AP	<i>Halimeda</i> sp.	0.89 \pm 0.24	0.05 \pm 0.01	17.71 \pm 3.68	2.08 \pm 0.33	(4) ^a ,(6) ^b
		ML y AP	<i>Penicillus capitatus</i>	1.90 \pm 0.49	0.09 \pm 0.02	12.62 \pm 1.51	2.75 \pm 0.35	(4) ^a , (6) ^b
		ML y AP	<i>Syringodium filiforme</i>	1.24 \pm 0.15	0.05 \pm 0.007	22.9 \pm 1.22	1.19 \pm 0.48	(4) ^a , (6) ^b
		ML y AP	<i>Thalassia testudinum</i>	2.83 \pm 0.70	0.12 \pm 0.02	20.36 \pm 1.0	0.38 \pm 0.37	(4) ^a , (7) ^b
		ML y AP	<i>Udotea dixonii</i>	3.06 \pm 1.03	0.02 \pm 0.001	9.28 \pm 1.37	0.56 \pm 0.67	(2) ^a ,(3) ^b
		ML y AP	<i>Udotea flabellum</i>	2.59 \pm 0.49	0.03 \pm 0.001	9.82 \pm 0.51	2.85 \pm 1.21	(5) ^a , (7) ^b
ML y AP	<i>Udotea wilsonii</i>	3.47 \pm 0.05	0.02 \pm 0.001	9.31 \pm 0.63	2.64 \pm 0.16	(2) ^a , (2) ^b		
Norte	N3.PMS	ML y AP	<i>Avanvillea longicalus</i>	2.33 \pm 1.39		15.29 \pm 5.87	2.75 \pm 0.90	(2) ^a
		Ojo	<i>Avanvillea longicalus</i>	2.10 \pm 0.92	0.038 \pm 0.002	16.78 \pm 4.18	7.59 \pm 0.85	(2) ^a , (2) ^b
		ML y AP	<i>Halimeda discoidea</i>	3.85 \pm 0.7	0.028 \pm 0.002	9.07 \pm 0.04	0.72 \pm 0.02	(2) ^a , (3) ^b
		Ojo	<i>Halimeda discoidea</i>	1.52 \pm 0.4	0.012 \pm 0.001	8.80 \pm 1.20	5.00 \pm 0.72	(2) ^a , (3) ^b
		ML y AP	<i>Halimeda incrassata</i>	1.55 \pm 0.39	0.423 \pm 0.072	14.01 \pm 3.62	2.49 \pm 0.35	(4) ^a , (5) ^b
		Ojo	<i>Halimeda incrassata</i>	1.25 \pm 0.7	0.308 \pm 0.092	16.12 \pm 5.75	3.72 \pm 0.7	(2) ^a , (2) ^b

		ML y AP	<i>Halimeda monile</i>	1.12±0.33	0.079±0.027	16.05±2.49	2.71±0.07	(4) ^a , (6) ^b
		Ojo	<i>Halimeda sp.</i>	0.50±0.04	0.095±0.005	27.58±3.9	5.44±0.01	(2) ^a , (3) ^b
		ML y AP	<i>Penicillus capitatus</i>	0.97±0.20	0.045±0.014	14.57±2.27	2.70±0.21	(4) ^a , (4) ^b
		Ojo	<i>Penicillus capitatus</i>	1.41±0.64	0.013±0.001	19.47±7.74	5.79±0.39	(2) ^a , (3) ^b
			<i>Syringodium filiforme</i>	1.29±0.1	0.03±0.005	16.97±0.45	4.71±0.5	(2) ^a , (2) ^b
		ML y AP	<i>Thalassia testudinum</i>	2.56±0.7	0.097±0.024	20.59±1.84	4.02±0.85	(4) ^a , (7) ^b
		Ojo	<i>Thalassia testudinum</i>	2.67±0.58	0.112±0.030	9.77±0.56	2.73±0.32	(2) ^a , (3) ^b
		ML y AP	<i>Udotea dixonii</i>	1.67±0.30	0.018±0.001	11.72±0.18	3.04±0.33	(2) ^a , (2) ^b
		Ojo	<i>Udotea dixonii</i>	1.66±0.22	0.024±0.003	12.08±2.43	5.83±0.26	(2) ^a , (4) ^b
		ML y AP	<i>Udotea fibrosa</i>	1.40±0.24	0.029±0.004	11.89±2.45	2.15±0.38	(4) ^a , (5) ^b
		ML y AP	<i>Udotea flabellum</i>	1.81±0.59	0.033±0.004	12.88±1.26	2.83±0.04	(2) ^a , (3) ^b
		Ojo	<i>Udotea flabellum</i>	3.63±0.53	0.135±0.092	8.80±0.05	6.41±0.04	(2) ^a , (2) ^b
Sur	S4.PH	ML y AP	<i>Avanvillea longicalus</i>	1.89±0.02	0.04±0.01	11.18±0.11	0.20±0.02	(2) ^a , (3) ^b
		ML y AP	<i>Halimeda incrassata</i>	1.10±0.36	0.27±0.01	21.70±2.44	1.36±0.30	(4) ^a , (6) ^b
		ML y AP	<i>Halimeda monile</i>	0.52±0.03	0.19±0.001	25.52±0.23	1.55±0.17	(2) ^a , (3) ^b
		ML y AP	<i>Penicillus capitatus</i>	2.63±0.86	0.03±0.001	9.29±1.04	0.26±0.05	(2) ^a , (3) ^b
		ML	<i>Syringodium filiforme</i>	1.18±0.09	0.04±0.006	22.6±0.43	0.98±0.08	(2) ^a , (2) ^b
		ML y AP	<i>Thalassia testudinum</i>	1.47±0.09	0.07±0.01	22.94±0.84	0.67±0.11	(6) ^a , (7) ^b
Sur	S5.U	ML y Ap	<i>Avanvillea longicalus</i>	3.60±0.68	0.02±0.002	14.23±3.53	0.09±0.63	(4) ^a , (5) ^b
		ML y Ap	<i>Halimeda discoidea</i>	0.57±0.01		21.78±0.12	-0.02±0.07	(2) ^a
		ML y Ap	<i>Halimeda incrassata</i>	1.28±0.15	0.48±0.048	13.01±1.62	2.24±0.30	(6) ^a , (9) ^b
		ML y Ap	<i>Halimeda monile</i>	0.95±0.14	0.27±0.029	16.21±2.39	2.23±1.20	(6) ^a , (8) ^b
		ML y Ap	<i>Halimeda sp.</i>	1.43±0.48	0.03±0.003	11.78±3.02	-0.31±0.24	(2) ^a , (3) ^b
		ML y Ap	<i>Penicillus capitatus</i>	1.72±0.40	0.24±0.054	12.27±1.81	1.70±0.44	(2) ^a , (3) ^b
		ML y Ap	<i>Syringodium filiforme</i>	1.51±0.15	0.04±0.006	21.44±0.22	3.03±2.57	(4) ^a , (4) ^b
		ML y Ap	<i>Thalassia testudinum</i>	1.69±0.09	0.09±0.012	19.31±1.19	1.64±0.23	(7) ^a , (8) ^b
		ML y Ap	<i>Udotea flabellum</i>	5.06±1.24	0.05±0.002	12.13±2.54	2.08±0.48	(4) ^a , (2) ^b
		ML y Ap	<i>Udotea wilsonii</i>	1.40	0.04±0.007	15.17	2.48	(1) ^a , (4) ^b
Sur	S6.H.17	ML y Ap	<i>Avanvillea longicalus</i>	2.36±0.43	0.02±0.001	13.52	3.01±0.32	(4) ^a , (6) ^b
		ML y Ap	<i>Halimeda incrassata</i>	0.92±0.16	0.46±0.023	16.76	1.91±1.86	(4) ^a , (6) ^b
		ML y Ap	<i>Halimeda monile</i>	1.43±0.46	0.03±0.005	10.96	2.10±1.07	(2) ^a , (3) ^b
		ML y Ap	<i>Halimeda sp.</i>	1.47±0.26	0.03±0.011	9.06	1.08±1.31	(4) ^a , (5) ^b
		ML y Ap	<i>Penicillus capitatus</i>	2.61±0.57	0.02±0.004	11.18	0.41±1.41	(4) ^a , (7) ^b
		ML y Ap	<i>Syringodium filiforme</i>	1.19±0.12	0.03±0.007	21.64±1.69	0.32±0.24	(6) ^a , (6) ^b

		ML y Ap	<i>Thalassia testudinum</i>	2.00±0.30	0.10±0.16	20.43	2.29±0.67	(6) ^a , (8) ^b
		ML y Ap	<i>Udotea cyantiformis</i>	1.53±0.11	0.03±0.007	17.28±2.93	3.76±0.54	(2) ^a , (4) ^b
		ML y AP	<i>Udotea flabellum</i>	2.16	0.04±0.009	14.8		(1) ^a , (3) ^b
Sur	S6.H.18	ML y Ap	<i>Halimeda incrassata</i>	2.97±0.71	0.45±0.05	12.7±2.85	1.69±0.18	(4) ^a , (5) ^b
		ML y Ap	<i>Thalassia testudinum</i>	2.82±0.27	0.11±0.001	17.71±2.07	1.57±0.63	(4) ^a , (6) ^b
Sur	S7.Xc	ML y Ap	<i>Halimeda incrassata</i>	1.36±0.12	0.07±0.01	21.51±3.57	-0.90±0.70	(4) ^a , (6) ^b
		ML y Ap	<i>Thalassia testudinum</i>	1.43±0.05	0.05±0.006	22.29±0.86	0.58±0.30	(5) ^a , (6) ^b
		ML y Ap	<i>Udotea flabellum</i>	0.91±0.11	0.02±0.002	16.23±1.72	1.59±0.42	(4) ^a , (7) ^b

Los ANOVAs de una vía permitieron examinar la relevancia de las diferencias entre regiones en la presión antropogénica sobre la variabilidad de cada parámetro en cuatro diferentes especies de macroalgas de la comunidad (**Figura 5A-D**), seleccionadas por su dominancia y representatividad (e.g. *Halimeda incrassata*, *Udotea flabellum*, *Penicillus capitatus* y *Avrainvillea longicaulis*). La variación del contenido de N, y P no mostró diferencias significativas entre regiones ($F_{(1, 32)} = 0.97, p > 0.05$), pero sí entre especies (**Figura 5A y 5B**; $F_{(3, 84)} = 3.52, p < 0.05$). Sin embargo, la variación del cociente C/N mostró diferencias significativas entre regiones pero solo para la especie *U. flabellum* (**Figura 5C**; $F_{(1, 18)} = 7.19, p < 0.05$). Por último, el $\delta^{15}\text{N}$ sí mostró mayores valores en el norte y hubo diferencias significativas en tres de las cuatro especies examinadas (**Figura 5D**, $F_{(1, 32)} = 6.75, p < 0.05$). Esta variabilidad no mostró ninguna relación con las descripciones ambientales del hábitat, es decir, alta disponibilidad ambiental de nitrógeno o fósforo disuelto, tanto en la columna de agua como en el sedimento, y no se reflejaron patrones claros asociados a incrementos en el tejido del contenido de nutrientes o en la señal isotópica de N. Por ejemplo, los valores $\delta^{15}\text{N}$ más altos se encontraron en la localidad del ojo de agua en Puerto Morelos, con valores de $2.73 \pm 0.32\text{‰}$ a $7.59 \pm 0.85\text{‰}$, pero en esta localidad no se encontraron los valores mayores de nitrógeno en la columna de agua o sedimento, y los valores del contenido de N ($0.50 \pm 0.04\%$ a $3.63 \pm 0.53\%$) y del contenido de P ($0.01 \pm 0.01\%$ a $0.30 \pm 0.09\%$) de los tejidos de las macrófitas fueron muy variables (**Cuadros 1 y 3 Capítulo 2**). Por el contrario, la algas de las praderas situadas en la localidad de Punta Herrero en la reserva de la Biosfera de Sian Ka'an mostraron en sus tejidos valores bajos de la señal $\delta^{15}\text{N}$, oscilando de $0.20 \pm 0.02\text{‰}$ a $1.55 \pm 0.17\text{‰}$, con rangos muy variables en sus contenidos de N ($0.52 \pm 0.03\%$ a $2.63 \pm 0.86\%$) y de P ($0.03 \pm 0.001\%$ a $0.27 \pm 0.03\%$) y también del cociente C/N (9.29 ± 1.04 a 25.52 ± 0.23).

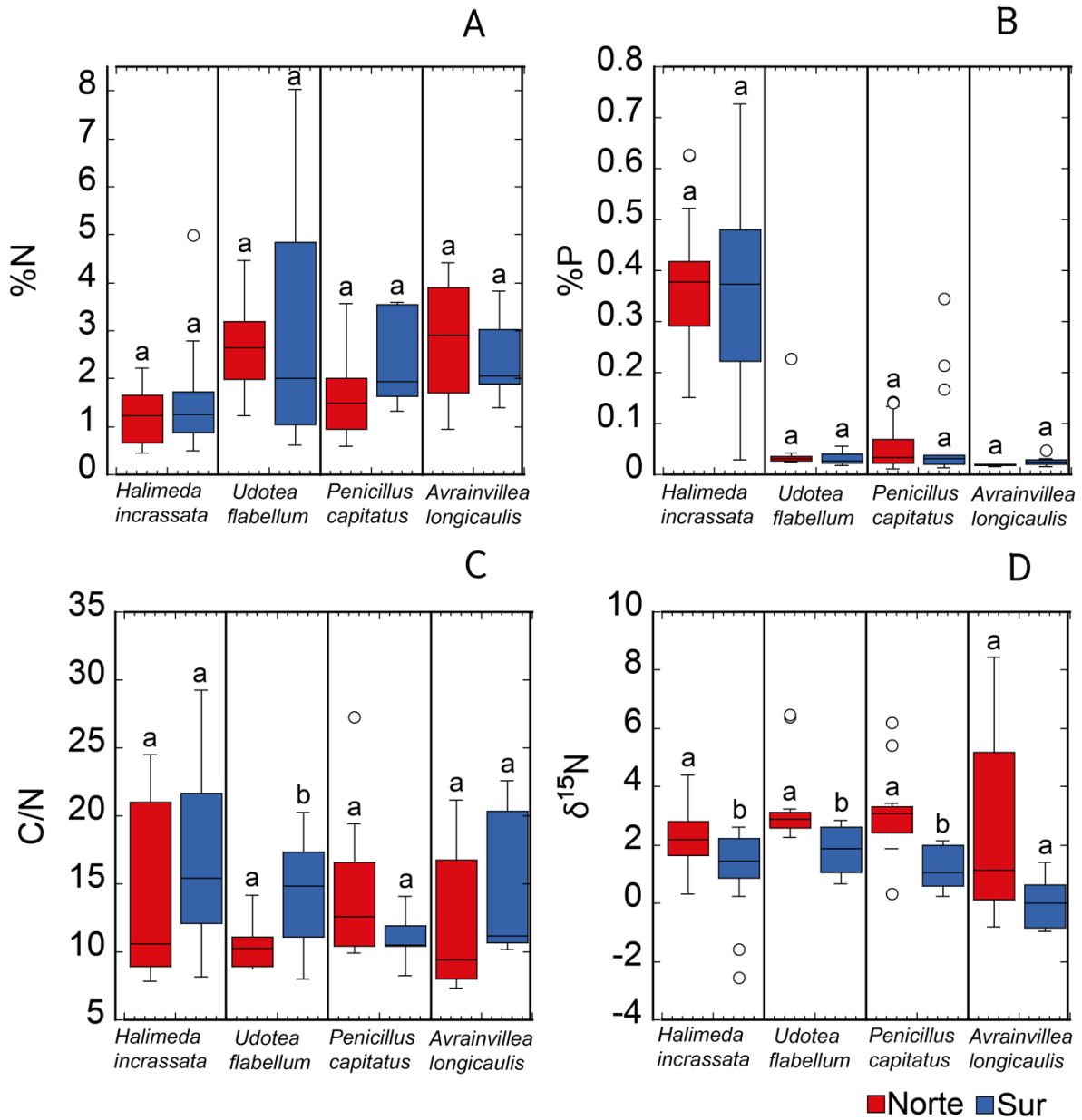


Figura 5. Variabilidad del contenido elemental (N y P) e isotópico ($\delta^{15}N$) en los tejidos (talos) de cuatro especies de macroalgas bentónicas representativas de la comunidad de la pradera de *Thalassia testudinum*, recolectadas en praderas situadas en la región Norte y Sur del estado de Quintana Roo, (A) Comparación del contenido elemental de N del talo de macrófitas. (B) Comparación de la señal $\delta^{15}N$ del talo de macrófitas. (C) Comparación del contenido de P del talo de macrófitas. (D) Comparación del cociente C/N del talo de macrófitas. Los bigotes alrededor de las cajas se extienden hasta los límites de confianza del 5 y 95% y los círculos representan observaciones que están fuera de estos límites. Letras diferentes indican diferencias significativas (Tukey HSD, $p \leq 0.05$).

La variabilidad intra- y interespecífica caracterizada en este estudio para la asociación entre los contenidos de carbono y de nitrógeno se muestra en la **Figura 6A**. Esta asociación es muy variable entre géneros y permitió explicar hasta un 43% de la variabilidad total examinada ($F = 18.37$, $p < 0.05$). Algunos géneros presentaron relaciones más débiles, las cuales únicamente pudieron explicar el 26% de su variabilidad, mientras que en otros géneros llegaron a explicar el 86% de ella (**Cuadro 4**). Esta variabilidad permite reconocer a los géneros con mayor capacidad de acumular %N en su tejido en relación al %C, debido también a su menor contenido estructural de carbono. Son principalmente algas verdes codiáceas como *Halimeda*, *Avrainvillea*, *Penicillus*, *Rhipocephalus* y *Udotea* (**Figura 6B**). En un espécimen de *Udotea flabellum* se determinaron los valores máximos de nitrógeno que alcanzaron el ~8%N del tejido (**Figura 6B**). Especies con una capacidad de baja a moderada de acumular nitrógeno, y donde las razones molares C/N fueron las que menos variaron fueron *Lobophora variegata* y *Syringodium filiforme*, con valores de nitrógeno < 2 %N (**Figura 6C**), mientras que las capacidades intermedias ($> 2\%$ y $< 4\%$) se observaron en *Thalassia testudinum* y, curiosamente, en algunas poblaciones de los géneros *Halimeda* y *Avrainvillea*. En ambos casos, los especímenes caracterizados no mostraron un patrón particular asociado a una especie en específico o a las condiciones tróficas del ambiente. Los resultados de un análisis de covarianza (ANCOVA) mostraron diferencias significativas entre las pendientes de estas relaciones y en los interceptos (**Anexo 14**). En el **Anexo 15** se muestran los parámetros con el nivel de asociación C vs. N por géneros o especies reagrupadas de acuerdo con este criterio de capacidad para almacenar nitrógeno.

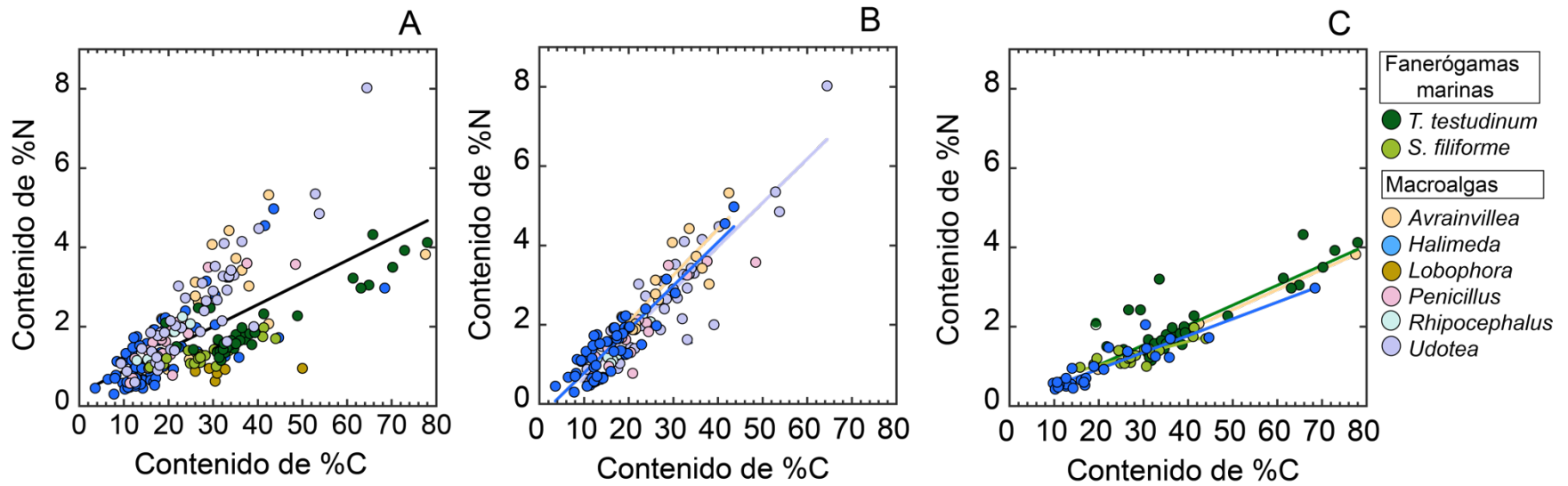


Figura 6. (A) Asociación de la variabilidad del contenido elemental de C y N en la comunidad de macrófitas bentónicas caracterizadas en este estudio. (B) Asociación del contenido elemental de C y N en géneros cuya capacidad para almacenar N es moderada. (C) Asociación del contenido elemental de C y N en géneros cuya capacidad para almacenar N es alta.

Cuadro 4. Parámetros de la ecuación, valores de R^2 y probabilidad asociada de los modelos que describen la relación funcional lineal del contenido de N en función del contenido de C en el tejido de macrofitas bentónicas del Caribe mexicano caracterizadas en este estudio.

Grupo, género o especie	Ecuación	N	R²	F	P
Comunidad de macrofitas	Y= 0.33294 + 0.05568x	247	0.46	13.56	< 0.01
Pastos marinos					
<i>T. testudinum</i>	Y= 0.039176 + 0.05024x	46	0.70	47.23	< 0.01
<i>S. filiforme</i>	Y= 0.44038 + 0.02989x	22	0.70	50.92	< 0.01
Macroalgas					
Chlorophyta					
<i>Avrainvillea longicaulis</i>	Y= 1.3574 + 0.044582x	18	0.26	5.67	< 0.05
<i>Halimeda</i>	Y= 0.2279 + 0.0590	84	0.48	78.6	0.001
<i>Penicillus capitatus</i>	Y= -0.21668 + 0.094475x	22	0.81	42.8	0.01
<i>Rhipocephallus phoenix</i>	Y= -0.52208 + 0.1087x	8	0.86	29.3	0.01
<i>Udotea</i>	Y= -0.46477 + 0.1107x	40	0.81	170.7	0.001
Phaeophyta					
<i>L. variegata</i>	Y= 0.71529 + 0.0042499x	6	0.09	0.39	0.56

En negrita resaltan las relaciones funcionales significativas ($p < 0.05$). Las especies que integraron cada género son las siguientes: *Halimeda*: *H. discoidea*, *H. incrassata*, *H. monile* y *Halimeda* sp. y para *Udotea*: *U. cyanthiformis*, *U. dixonii*, *U. fibrosa*, *U. flabellum* y *U. wilsonii*.

La integración al análisis de valores de la literatura para especies de los géneros previamente analizados permitió incrementar la variabilidad explicada por la relación funcional general ($R^2 = 0.48$, **Cuadro 5**) y también la de algunas especies como *Lobophora variegata* que lograron un aumento significativo en su capacidad explicativa ($R^2 = 0.24$ $p < 0.01$). En otros géneros, sin embargo, la asociación entre %C y %N fue más variable y el modelo lineal perdió poder explicativo (**Cuadro 5**). En esta comparación con un mayor número de observaciones se incluyeron especies como *Jania* y *Dictyota* que no fueron consideradas en el análisis previo por no ser dominantes, todas ellas recolectadas en ambientes arrecifales similares pero con diferente estado trófico. Esta base de datos ampliada permitió confirmar y aclarar la diversidad de respuestas en la capacidad de almacenar nitrógeno en sus tejidos o talos de las macrofitas bentónicas de la comunidad de la pradera de *Thalassia testudinum* en estos ambientes arrecifales. El análisis permitió reconocer tres

categorías: (1) especies con baja capacidad como *Dictyota* spp. cuyos contenidos de N no superan ~1.6%N (**Cuadro 5**); (2) especies con capacidad moderada cuyos contenidos máximos de nitrógeno no superan un 4% del peso del tejido confirmando las especies que se describieron anteriormente: *Lobophora variegata*, *Syringodium filiforme*, e incluyendo a *Thalassia testudinum* y algunos especímenes de *Halimeda* y *Avrainvillea* en esta categoría; y (3) especies con alta capacidad de acumular nitrógeno como *Halimeda* spp., *Avrainvillea* spp., *Penicillus* spp.; *Rhypocephalus* spp., *Udotea* spp. y *Jania* spp. Este último género mantiene un rango estrecho de %N (0.19 a 1.23 %N), pero logra incrementar rápidamente sus valores al aumentar el %C de su tejido al igual que el resto de especies de este grupo, donde todos los géneros, excepto *Avrainvillea*, tienen capacidad de calcificar (**Cuadro 5**).

Cuadro 5. Parámetros de la ecuación, valor de R² y probabilidad asociada de los modelos que describen las relaciones funcionales lineales y no lineales del contenido de N en función del contenido de C en el tejido de macrofitas bentónicas del Caribe mexicano caracterizadas en este estudio en conjunto con datos de literatura.

Grupo, géneros o especies	Ecuación	n=	R²	F	P	Literatura citada
Comunidad de macrofitas	Y= 0.20608 + 0.0576x	379	0.48	316.4,	< 0.01	a-n
Pastos Marinos						
<i>T. testudinum</i>	Y= 0.12091 + 0.048813x	58	0.67	117	< 0.01	c, f, m
<i>S. filiforme</i>	Y= 0.18797 * + 0.044x	34	0.54	38.18	< 0.01	g, k, m
Macroalgas						
Chlorophyta						
<i>Avrainvillea</i>	Y= 0.18605 * x^(0.76675)	24	0.22	6.22	0.02	l, m
<i>Halimeda</i>	Y= 0.12901 + 0.060132x	110	0.48	13.56	< 0.01	a, b ,d, i, g, j, m
<i>Penicillus</i>	Y= -0.16814 + 0.08956x	32	0.79	23.7	< 0.01	g, l, m
<i>Rhypocephallus</i>	Y= 0.093695 + 0.072939x	9	0.72	18.1	< 0.05	g
<i>Udotea</i>	Y= -0.56774 + 0.11245x	52	0.81	54.3	< 0.01	l, m
Phaeophyta						
<i>Dictyota</i>	Y= 0.95585 + 0.0023841x	14	0.004	0.05	> 0.05	a, b, d, e, n
<i>Lobophora</i>	Y= 0.21014 + 0.029955x	32	0.25	10.22	< 0.01	b, d, l
Rhodophyta						
<i>Jania</i>	Y= -0.40852 + 0.06316x	14	0.47	32.7	< 0.01	l

En negrita resaltan las asociaciones funcionales significativas (p < 0.05). **Literatura citada:** a = Lapointe *et al.* (1987); b = Lapointe *et al.* (1992); c = Gallegos *et al.* (1993); d = Lapointe *et al.*

(1997); e = Abed-Navandi y Dworschak (2005); f = Carruthers *et al.* (2005); g = Mutchler *et al.* (2007); h = Campbell y Fourqurean (2009); i = Teichberg *et al.* (2013); j = Hofmann *et al.* (2014); k = Molina-Hernández y Van Tussenbroek (2014); l = Lovelock *et al.* (2019); m = González-de Zaya *et al.* (2020); n = Lapointe *et al.* (2021).

Con respecto a la variación del contenido porcentual de fósforo, se observó una alta variabilidad (C.V. = 127.5%) de este componente elemental en los tejidos de las especies analizadas. Sin embargo, la asociación con la variación del contenido de C fue mucho más débil que la encontrada para el nitrógeno, ya que únicamente se encontró una relación significativa para las hojas de la especie *T. testudinum* (**Cuadro 6**, $F = 14.18$, $p < 0.05$, $R^2 = 0.24$), que también mostraron una asociación significativa entre el %P y el contenido de N ($F = 20.74$, $p < 0.05$, $R^2 = 0.32$), aunque en ningún de los casos se observó un patrón en función de la región de colecta. Información más detallada se muestra en el **Anexo 16A-B**.

Cuadro 6. Parámetros de la ecuación, valor de R^2 y probabilidad asociada de los modelos que describen las relaciones funcionales lineales entre el contenido de N en función del contenido de C en el tejido de macrofitas bentónicas del Caribe mexicano caracterizadas en este estudio. En negrita resaltan los modelos significativos ($p < 0.05$).

Grupo / género	Parámetros X, Y	Ecuación	n=	R ²	F	P
Comunidad macrofitas	%C vs %P	Y= 0.1944 – 0.00261x	223	0.05	1.65	0.32
	%N vs %P	Y= 0.17611 – 0.02809x	223	0.03	1.38	0.42
Fanerógamas marinas						
<i>Thalassia</i>	%C vs %P	Y= 0.0515 + 0.0015x	46	0.24	14.18	0.001
	%N vs %P	0.0468 + 0.031x	46	0.32	20.74	0.04
<i>Syringodium</i>	%C vs %P	Y= 0.0236 + 0.006x	22	0.06	1.09	0.31
	%N vs %P	Y= 0.0351 + 0.0041x	22	0.04	0.13	0.62
Macroalgas						
Chlorophyta						
<i>Avrainvillea</i>	%C vs %P	Y= -0.0002 + 0.0307x	14	0.06	0.11	0.75
	%N vs %P	Y= 0.027- 0.0003x	14	0.001	0.45	0.56
<i>Halimeda</i>	%C vs %P	Y= 0.2753 + 0.0018x	84	0.05	0.50	0.48
	%N vs %P	Y= 0.2503 – 0.0062x	84	0.007	0.35	0.55
<i>Penicillus</i>	%C vs %P	Y= -0.0016x + 0.0991	22	0.02	0.52	0.46
	%N vs %P	Y= 0.091 – 0.0158	22	0.04	0.48	0.48
<i>Udotea</i>	%C vs %P	Y= 0.0236 + 0.0004x	40	0.013	0.36	0.56
	%N vs %P	Y= 0.0276 + 0.0025x		0.009	0.28	0.05

Las especies que integraron cada género son las siguientes: *Halimeda*: *H. discoidea*, *H. incrustata*, *H. monile* y *Halimeda* sp. y para *Udotea*: *U. cyanthiformis*, *U. dixonii*, *U. fibrosa*, *U. flabellum* y *U. wilsonii*.

3.3.3 Variación de las propiedades ópticas de especies representativas de la comunidad de macrófitas

Los resultados de las determinaciones de los espectros de reflectancia (R) y de absorción de luz [D y su equivalente: $D^* = \text{Log}(1/R)$] se muestran en la **Figura 7A-F**. Estas determinaciones se hicieron en el espectro lumínico del PAR (400-700nm), que es el que activa el proceso fotosintético, y sobre un grupo de especies representativas de los cambios que se encontraron en la comunidad de macrófitas, como las algas verdes calcificadoras (*Halimeda incrassata*, *Udotea flabellum*) y no calcificadoras (*Avrainvillea longicaulis* y *Padina sanctae-crucis*). Se hicieron también determinaciones para las hojas de *Thalassia testudinum*, aunque esta especie ya se ha caracterizado en profundidad en el Laboratorio de Fotobiología (ver Enríquez, 2005 y Legaria Moreno, 2008), al igual que las hojas de *Syringodium filiforme* (Pérez Castro, 2010) y los talos de *Neogoniolithon* (rodolitos) y *Amphiroa tribulus* (Vásquez-Elizondo, 2016 y Vásquez-Elizondo y Enríquez, 2017). Los espectros de absorción de luz permiten reconocer los picos de absorción de los diferentes pigmentos presentes en el tejido, específicamente los picos de clorofila *a* en el rojo (680 nm) y en el azul (436-440 nm), y también la presencia de clorofila *b* en un “hombro” alrededor de los 660-662 nm. Se observaron diferencias en las propiedades ópticas del tejido o talo respecto a su capacidad de absorción (Absorptancia, **Figura 8A**) y también en la eficiencia de los pigmentos fotosintéticos para observar la luz, ya que los valores de absorptancia se alcanzan con muy diferente contenido de pigmentos por área proyectada (**Figura 8B**). La capacidad de absorción luz del talo y hoja se estimó para el promedio del PAR (Absorptancia, A_{PAR}) y para el pico de absorción de luz de la clorofila *a* en el rojo del rango espectral (Absorptancia, A_{675}). Las determinaciones en este rango espectral permiten comparar las diferentes capacidades y eficiencias de absorción de luz de un pigmento común a todos los tejidos, la clorofila *a*, con una mínima interferencia de la composición y concentración en otros pigmentos accesorios. El contenido de clorofila *a* de los tejidos mostró una gran variabilidad (C.V = 53.35%), mucho mayor que la variabilidad de A_{675} , que fue de 16.95%.

La variabilidad de la absorptancia promedio en todo el rango espectral del PAR (A_{PAR}) fue ligeramente mayor (21.20%). Los resultados de un análisis de varianza de una vía mostraron diferencias significativas entre las especies ($F = 15.15$, $p < 0.05$). *U. flabellum* fue

la especie con las mayores capacidades para absorber luz en sus talos, tanto en el promedio de la absorción del PAR (400-700nm) como en el pico en el rojo de la clorofila *a*, con valores de $82.55 \pm 1.27\%$ y $86.75 \pm 1.20\%$, respectivamente. Las hojas de *T. testudinum* mantienen las menores capacidades de absorción de luz, con valores de $49.53 \pm 0.91\%$ y $63.25 \pm 1.85\%$, similares a los descritos previamente por Enríquez (2005) y a pesar de los cambios ambientales y el fuerte incremento de la disponibilidad de nutrientes en el ambiente. Las especies de los géneros *Halimeda* y *Avrainvillea* se mantuvieron en valores intermedios (**Figura 8 A-B**). Para la variación del contenido de clorofila *a*, las algas verdes codiáceas mostraron las mayores concentraciones ($F = 292$, $p < 0.05$, **Figura 8C**). No se observó ninguna asociación entre las propiedades ópticas de estas especies, los cambios en el contenido de pigmentos y el estado trófico del hábitat ($F = 7.38$, $p > 0.05$). Los valores promedio de estos descriptores por especie y por localidad de colecta se muestran en el **Anexo 17**.

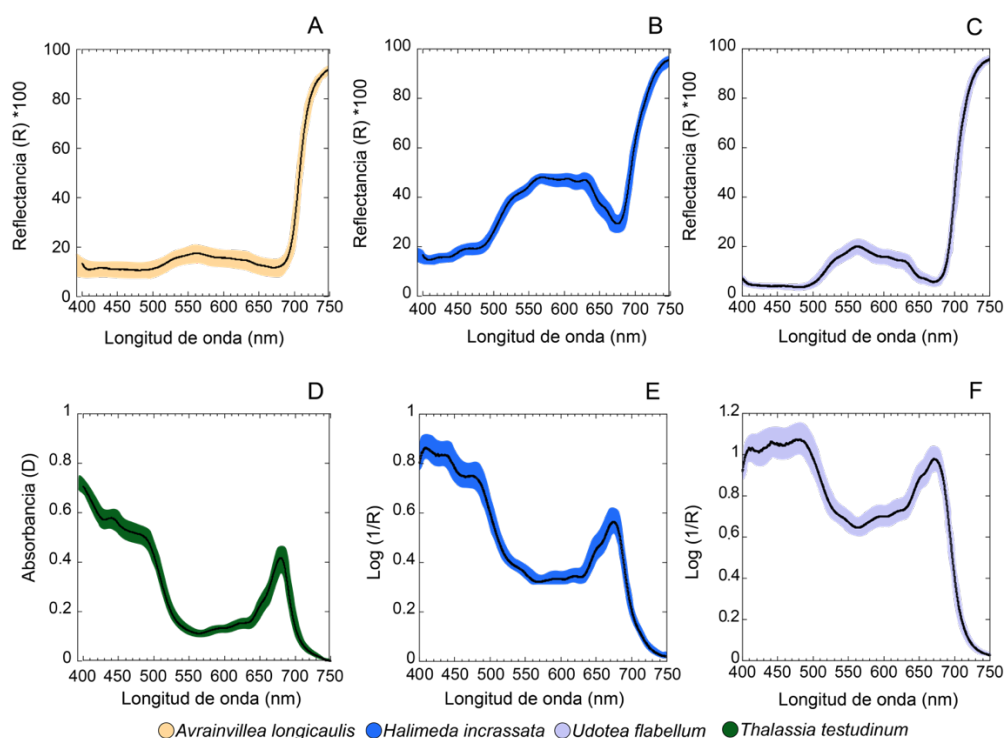


Figura 7. Determinaciones de espectros de reflectancia en (A) *Halimeda incrassata*, (B) *Udotea flabellum* y (C) *Avrainvillea longicaulis*. (D) Espectro de absorción de luz determinado en especímenes de *Thalassia testudinum*. (E) y (F) muestran espectros de absorción de luz calculados a partir de mediciones de reflectancia siguiendo la fórmula $(D^* = \log(1/R))$ de acuerdo con Shitaba (1969) y Vásquez-Elizondo et al. (2017)

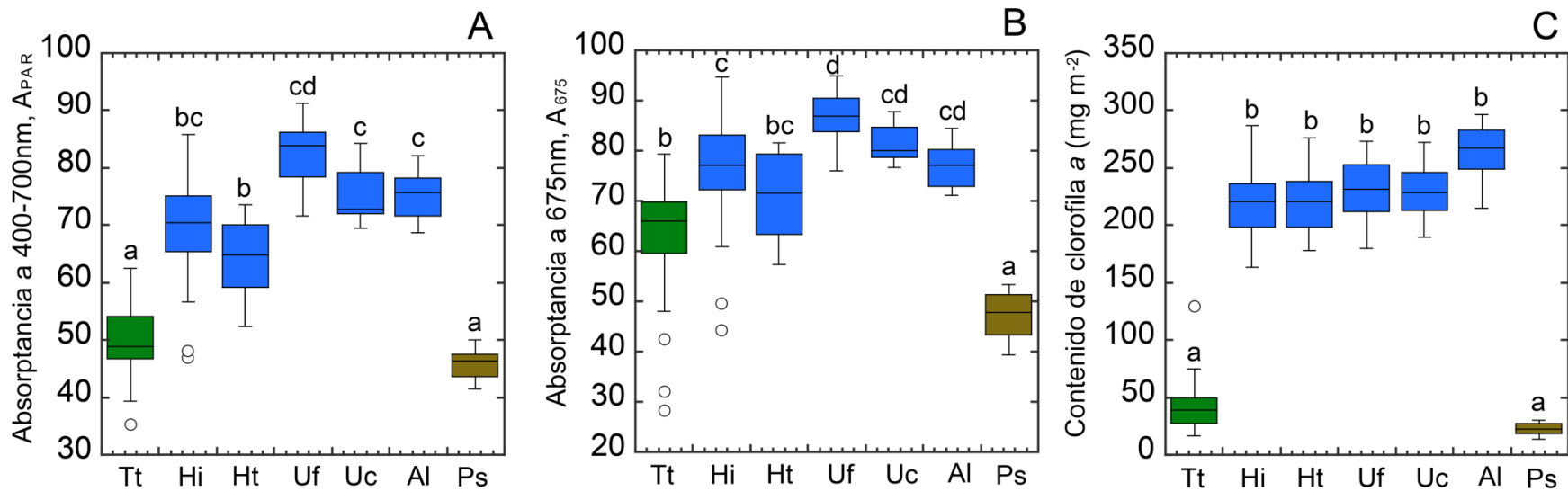


Figura 8. Variabilidad de las propiedades ópticas del talo de macrofitas bentónicas. **(A)** Variabilidad de la absorbancia promedio (A_{PAR}) del talo de macrofitas bentónicas. **(B)** Variabilidad de la absorbancia (A_{675}) del talo de macrofitas bentónicas. **(C)** Variabilidad de la absorbancia promedio en el pico rojo (675 nm) de la clorofila *a* en macrofitas bentónicas. Los bigotes alrededor de las cajas se extienden hasta los límites de confianza del 5 y 95% y los círculos representan observaciones que están fuera de estos límites. Tt, *T. testudinum*; Hi, *Halimeda incrassata* y *Halimeda tuna*; Uf, *Udotea flabellum*; Uc, *Udotea cyanthiformis*; AL, *Avrainvillea longicaulis*; Ps, *Padina sanctae-crucis*. Letras diferentes indican diferencias significativas (Tukey HSD, $p \leq 0.0$)

3.3.4 Variación de la fisiología fotosintética de especies representativas de la comunidad de macrófitas de la pradera de *Thalassia testudinum*

Las especies de la comunidad de macrófitas bentónicas a las que se caracterizó su fisiología fotosintética se muestran en la **Figura 9 A-B**, el **Cuadro 7** y el **Anexo 18**, junto con descripciones realizadas en el laboratorio para dos especies de algas coralinas y documentadas en Vásquez-Elizondo (2016) y Vásquez-Elizondo y Enríquez Román (2016). Estos descriptores fisiológicos mostraron una alta variabilidad, con coeficientes de variación que oscilaron entre un mínimo de 38.21% para la irradiancia de saturación (E_K) y un máximo de 93.58% para la respiración post iluminación (R_L). La variabilidad entre especies en las tasas máximas de fotosíntesis neta (NP_{max}), fotosíntesis bruta (GP_{max}) y en las de respiración (R_L) mostró diferencias significativas (**Figura 9 A-B, Cuadro 7**). *Udotea flabellum* presentó los mayores valores de GP_{max} y R_L ($7.63 \pm 1.91 \mu\text{Mol O}_2 \text{ cm}^2 \text{ h}^{-1}$ y $3.08 \pm 0.84 \mu\text{Mol O}_2 \text{ cm}^2 \text{ h}^{-1}$, respectivamente; $F = 60.4$, $p < 0.05$). Especies dominantes como *Neogoniolithon* sp. (en comunidades del sur) y *Halimeda incrassata* (en ambas regiones) también presentaron tasas fotosintéticas brutas relativamente altas ($GP_{max} = 1.78 \pm 0.04$ hasta $3.73 \pm 0.31 \mu\text{Mol O}_2 \text{ cm}^2 \text{ h}^{-1}$ para el rodolito, y 1.32 ± 0.11 a $5.84 \pm 1.43 \mu\text{Mol O}_2 \text{ cm}^2 \text{ h}^{-1}$ para *H. incrassata*). Las tasas de respiración (R_L) fueron más bajas que las determinadas para *U. flabellum*, con valores de $1.07 \pm 0.06 \mu\text{Mol O}_2 \text{ cm}^2 \text{ h}^{-1}$ para el rodolito, y en el rango de 0.39 ± 0.06 a $1.33 \pm 0.15 \mu\text{Mol O}_2 \text{ cm}^2 \text{ h}^{-1}$ para *H. incrassata*. Las hojas del pasto marino *T. testudinum* mostraron valores intermedios de GP_{max} en un rango 1.37 ± 0.12 a $3.65 \pm 0.61 \mu\text{Mol O}_2 \text{ cm}^2 \text{ h}^{-1}$ y de R_L en un rango de 0.22 ± 0.06 a $1.37 \pm 0.48 \mu\text{Mol O}_2 \text{ cm}^2 \text{ h}^{-1}$. Especies como *Lobophora variegata*, *Dictyosphaeria cavernosa* y *Avrainvillea longicaulis* presentaron las tasas fotosintéticas y respiratorias más bajas normalizadas al área (P_{max} y $R_L < 1.3 \mu\text{Mol O}_2 \text{ cm}^2 \text{ h}^{-1}$; **Cuadro 7, Anexo 18**).

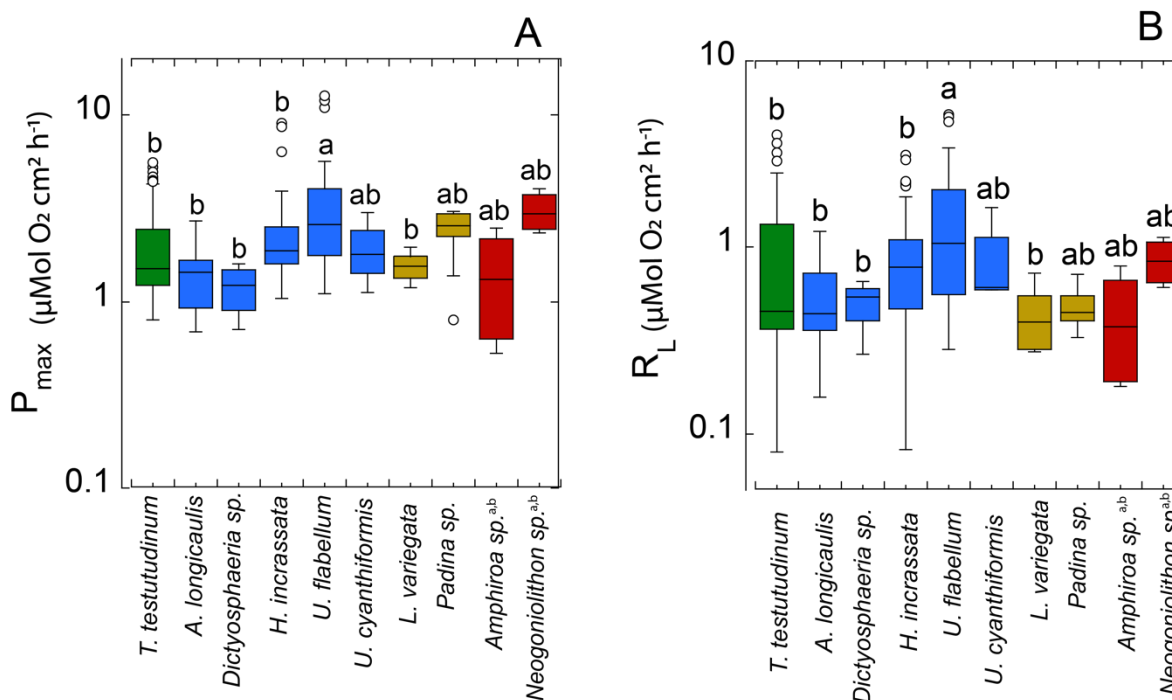


Figura 9. (A) Variabilidad de las tasas de fotosíntesis máxima bruta (P_{max}) en 11 especies representativas de la comunidad de la pradera de *Thalassia testudinum*. **(B)** Variabilidad de las tasas de respiración post iluminación (R_L) neta en 11 especies representativas de la comunidad de la pradera de *Thalassia testudinum*. Los bigotes alrededor de las cajas se extienden hasta los límites de confianza del 5 y 95% y los círculos representan observaciones que están fuera de estos límites. Letras diferentes indican diferencias significativas entre especies ($p < 0.05$). Referencias: a, Vásquez-Elizondo (2016); b, Vásquez-Elizondo y Enríquez (2016).

El análisis detallado de la respuesta fotosintética a la luz (curvas P vs. E) también mostró diferencias significativas entre especies (**Cuadro 7, Anexo 19**). Por ejemplo, *Udotea flabellum*, especie que presentó en Punta Nizuc los valores máximos de P_{max} y de R_L , también presentó los valores mayores de su eficiencia fotosintética (a), la pendiente de fase lineal de la curva PE a luz subsaturante ($a = 0.035 \pm 0.001 \mu\text{Mol O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1} / \mu\text{Mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), y los valores mayores de la irradiancia de saturación ($E_K = 140.18 \pm 19.21 \mu\text{Mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Los valores menores de a se registraron en *Avrainvillea longicaulis* y *Dictyosphaeria cavernosa* ($a = 0.004 \pm 0.003 \mu\text{Mol O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1} / \mu\text{Mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), en organismos recolectados en Puerto Morelos Sur para ambas especies. Aunque muchas especies presentaron irradiancias de saturación $< 100 \mu\text{Mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, los valores más bajos se observaron en la especie *Lobophora variegata* (**Cuadro 7**).

3.3.5 Variación de los requerimientos mínimos de luz

Usando las determinaciones ópticas (absorptancia) y los valores de α se pudieron estimar diferencias entre especies en la *eficiencia cuántica* (Φ_{max}) del proceso fotosintético para cada especie:

$$\alpha \times A = \Phi_{max}$$

El inverso de este parámetro, $1/\Phi_{max}$, permite estimar los *requerimientos mínimos cuánticos* de la fotosíntesis, es decir, el número de fotones requeridos para evolucionar una molécula de oxígeno en el proceso fotosintético). La incorporación a la comparación de las determinaciones previas realizadas en el laboratorio y/o publicadas previamente en Cayabyab y Enríquez (2007), Vásquez-Elizondo, (2016), Vásquez-Elizondo y Enríquez *et al.*, (2016); y Enríquez *et al.* (2019), mostró una gran variabilidad entre especies en los requerimientos mínimos de luz (**Cuadro 5**). *T. testudinum* es la especie con los menores requerimientos mínimos de luz, con valores cercanos al mínimo teórico de 8 fotones (Cayabyab y Enríquez, 2007), mientras que el resto de las especies mostró incrementos de al menos 1.5 veces más que los estimados para esta especie, siendo las algas codiáceas como *Avrainvillea longicaulis*, y los rodolitos, además de *Udotea* spp. y *Halimeda* spp. los grupos que presentaron los requerimientos mayores de luz (**Figura 10, Cuadro 7**).

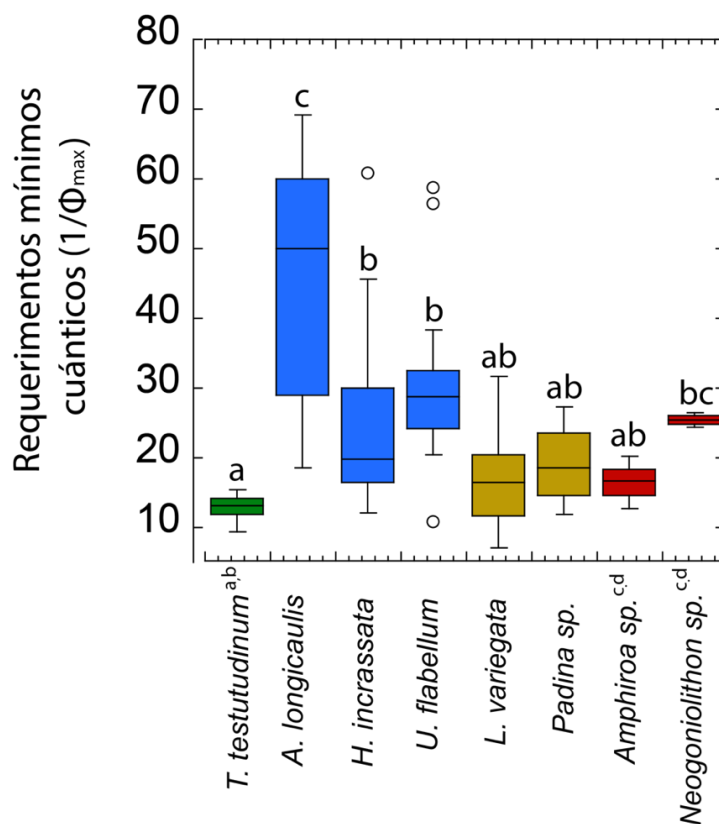


Figura 10. Variabilidad de los requerimientos mínimos cuánticos ($1/\Phi_{\max}$; número de fotones requeridos para evolucionar una molécula de oxígeno durante el proceso fotosintético) en especies representativas de la comunidad de la pradera de *Thalassia testudinum*. Letras diferentes indican diferencias significativas entre especies ($p < 0.05$). Referencias: a = Cayabab y Enríquez, (2007); b = Enríquez *et al.*, (2019); c = Vásquez-Elizondo (2016); d = Vásquez-Elizondo y Enríquez (2016).

3.3.6 Variabilidad de la fisiología fotosintética en función de los cambios en la disponibilidad ambiental de nutrientes

Además de las diferencias entre especies descritas arriba, también se encontraron diferencias significativas entre localidades en la respuesta fotosintética de algunas especies (Cuadro 7, Figura 11, Anexo 20). Por ejemplo, *H. incrassata* presentó en las praderas de Puerto Morelos Sur mayores tasas de fotosíntesis que *U. flabellum* y *Avrainvillea longicaulis*, pero en Puerto Morelos Norte (Limonas) fue *U. flabellum* la especie que presentó las mayores tasas de fotosíntesis. La comparación de la respuesta fotosintética de *H. incrassata* y *U. flabellum* al incremento de la irradiancia (curvas P-E) reveló un aumento significativo de la capacidad fotosintética de estas especies, sobre todo de P_{\max} y E_K , en los organismos

recolectados en el norte, en Punta Nizuc, mientras que los recolectados en Punta Herrero, en Xauayxol y en Puerto Morelos Sur mostraron valores 40 y 60% menores, respectivamente.

El incremento en GP_{max} estimado para *H. incrassata* fue de 1.4 y 2.5 veces mayor en comparación con localidades del sur, en las que se registraron los valores mínimos promedio (Punta Herrero y Xahuayxol), y se estimó una diferencia de 4.2 veces mayor en P_{max} para *Udotea flabellum* en comparación con la localidad que presentó los valores mínimos (**Cuadro 7, Figura 11, Anexo 20**). La mayor actividad fotosintética se detectó en *U. flabellum* para la localidad con las más altas concentraciones de NID, según la caracterización documentada en el **Capítulo 2** (Punta Nizuc con valores NID en columna de agua de $\sim 30 \mu M$) y las menores para Puerto Morelos Sur, con valores de NID de la columna de agua de $\sim 20 \mu M$).

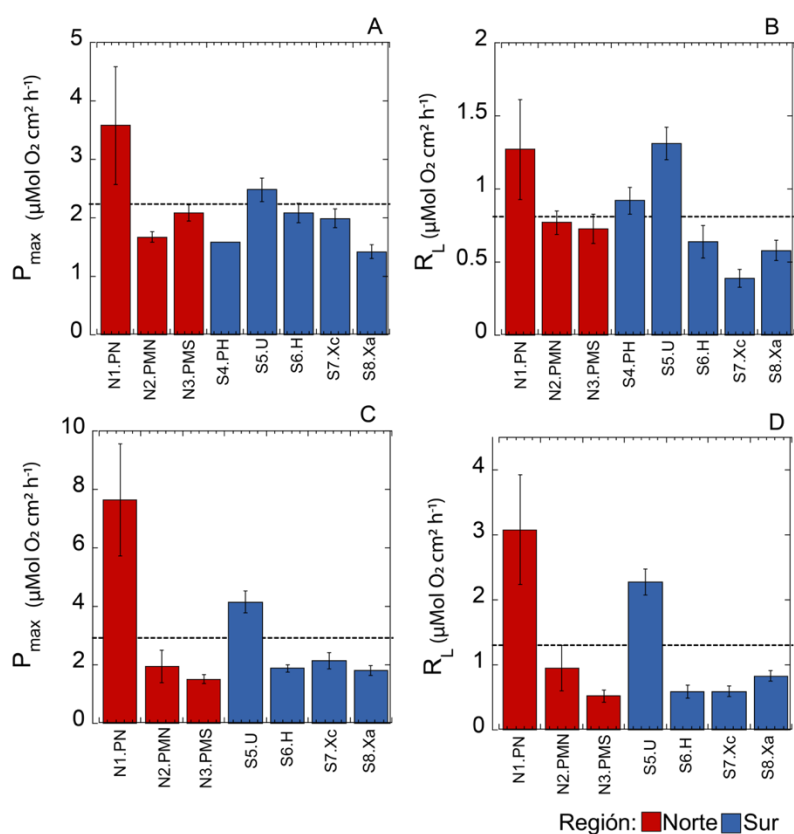


Figura 11. (A) Variabilidad de las tasas de fotosíntesis máxima bruta (P_{max}) en *Halimeda incrassata* recolectada en distintas localidades. (B) Variabilidad de las tasas de respiración post iluminación (R_L) en *Halimeda incrassata* recolectada en distintas localidades. (C) Variabilidad de las tasas de fotosíntesis máxima bruta (P_{max}) en *Udotea flabellum* colectada en distintas localidades. (D) Variabilidad de las tasas de respiración post iluminación (R_L) en *Udotea flabellum* recolectada en

distintas localidades. Letras diferentes indican diferencias significativas entre especies ($p < 0.05$). Referencias: a = Vásquez-Elizondo (2016); b = Vásquez-Elizondo y Enríquez (2016).

Cuadro 7. Parámetros que describen la relación fotosíntesis-irradiancia en macrofitas bentónicas de las praderas de *T. testudinum*. Cada valor presenta la media \pm ES. La tasa de fotosíntesis máxima neta (P_{max}) y la de respiración post iluminación (R_L) están expresadas en $\mu\text{Mol O}_2 \text{ cm}^2 \text{ h}^{-1}$. Los valores de α se expresan en $\mu\text{Mol O}_2 \text{ cm}^2 \text{ h}^{-1}$ ($\mu\text{Mol quanta m}^2 \text{ s}^{-1}$) y las irradiancias de saturación (E_K) se expresan en $\mu\text{Mol quanta m}^2 \text{ s}^{-1}$. Requerimientos mínimos cuánticos ($1/\Phi_{max}$).

Especie	T°C	NP _{max}	R _L	α	E _K	1/ Φ_{max}	N	Zona	Localidad	Fuente
Fanerógamas marinas										
<i>Thalassia testudinum</i>	30°C	0.71 \pm 0.07	0.37 \pm 0.04				8	Arrecife posterior	Uvero	Este estudio
<i>T. testudinum</i>	30°C	1.25 \pm 0.19	0.68 \pm 0.16				12	Media laguna	Uvero	Este estudio
<i>T. testudinum</i>	30°C	1.43 \pm 0.33	1.20 \pm 0.26				6	Costa	Uvero	Este estudio
<i>T. testudinum</i>	30°C	1.30 \pm 0.26	1.34 \pm 0.27				8	Arrecife posterior	Punta Herrero	Este estudio
<i>T. testudinum</i>	30°C	1.28 \pm 0.21	1.37 \pm 0.48				8	Media laguna	Punta Herrero	Este estudio
<i>T. testudinum</i>	30°C	1.21 \pm 0.41	0.77 \pm 0.22				5	Costa	Punta Herrero	Este estudio
<i>T. testudinum</i>	28°C	1.02 \pm 0.11	0.37 \pm 0.04				4	Arrecife posterior	Huache-18	Este estudio
<i>T. testudinum</i>	28°C	1.07 \pm 0.19	0.29 \pm 0.05				6	Media laguna	Huache-18	Este estudio
<i>T. testudinum</i>	28°C	1.31 \pm 0.18	0.22 \pm 0.06				5	Media laguna	Xcalak	Este estudio
<i>T. testudinum</i>		1.39 \pm 0.07	R _d = 0.16 \pm 0.02	0.014 \pm 0.001	81.49 \pm 8.8	12.23 \pm 0.70	8	Media laguna	PMS (UNAM)	Cayabyab y Enríquez (2007)
<i>T. testudinum</i>	29°C	2.22 \pm 0.08	R _d = 0.17 \pm 0.1	0.016 \pm 0.001			2		PMS (UNAM)	Enríquez <i>et al.</i> (2002)
<i>T. testudinum</i>		1.04 \pm 0.06	0.31 \pm 0.02	0.040 \pm 0.002	78.6 \pm 4.01	13.73 \pm 0.50	6	Costa-media laguna	PMS (UNAM)	Enríquez <i>et al.</i> (2019)
Macroalgas calcificadoras										
Chlorophyta										
<i>Halimeda incrassata</i>	26°C	0.79 \pm 0.04	0.51 \pm 0.07	0.01 \pm 0.002	78.17 \pm 8.81	37.87 \pm 6.34	6	Arrecife posterior	Nizuc	Este estudio
<i>H. incrassata</i>	26°C	3.65 \pm 1.02	2.19 \pm 0.47	0.013 \pm 0.004	101.82 \pm 3.76	26.18 \pm 5.25	5	Media laguna	Nizuc	Este estudio
<i>H. incrassata</i>	26°C	0.95 \pm 0.10	0.71 \pm 0.13	0.011 \pm 0.001	82.42 \pm 4.92	21.65 \pm 1.98	6	Arrecife posterior	PMN (Limonos)	Este estudio

<i>H. incrassata</i>	26°C	0.86±0.07	0.84±0.09	0.011±0.001	81.01±4.98	23.63±3.07	5	Media laguna	PMN (Limones)	Este estudio
<i>H. incrassata</i>	26°C	1.54±0.16	0.54±0.07	0.017±0.003	102.05±12.8	16.73±2.21	10	Costa	PMS (UNAM)	Este estudio
<i>H. incrassata</i>	30°C	1.57±0.20	1.33±0.15				8	Arrecife posterior	PMS (UNAM)	Este estudio
<i>H. incrassata</i>	30°C	1.06±0.09	1.30±0.18				8	Media laguna	PMS (UNAM)	Este estudio
<i>H. incrassata</i>	30°C	1.04±0.11	1.05±0.16	0.014±0.001	73.13±6.25	17.04±1.19	6	Costa	PMS (UNAM)	Este estudio
<i>H. incrassata</i>	28°C	2.33±0.08	0.39±0.02					Media laguna	PMS (UNAM)	Meyer <i>et al.</i> (2016)
<i>H. incrassata</i>	30°C	0.66±0.11	0.92±0.09					Arrecife posterior	Punta Herrero	Este estudio
<i>H. incrassata</i>	28°C	1.44±0.09	0.65±0.1					Arrecife posterior	Huache-18	Este estudio
<i>H. incrassata</i>	28°C	1.45±0.15	0.62±0.1					Media laguna	Huache-18	Este estudio
<i>H. incrassata</i>	26°C	0.84±0.05	0.58±0.07	0.010±0.001	89.29±3.25	23.69±2.55		Costa	Xahuayxol	Este estudio
<i>H. incrassata</i>	28°C	1.57±0.07	0.39±0.06					Media laguna	Xcalak	Este estudio
<i>Udotea flabellum</i>	26°C	4.56±1.1	3.08±0.84	0.035±0.001	140.18±19.21	14.0±4	6	Arrecife posterior	Nizuc	Este estudio
<i>U. flabellum</i>	26°C	1.0±0.15	0.52±0.09	0.012±0.002	87.51±9.8	28.18±4.0	6	Costa	PMS (UNAM)	Este estudio
<i>U. flabellum</i>	28°C	1.56±0.06	0.47±0.05					Media laguna	PMS (UNAM)	Meyer <i>et al.</i> , (2016)
<i>U. flabellum</i>	30°C	2.11±0.17	2.27±0.20				8	Arrecife posterior	PMS (UNAM)	Este estudio
<i>U. flabellum</i>	28°C	1.22±0.04	0.44±0.16				2	Arrecife posterior	Huache-18	Este estudio
<i>U. flabellum</i>	28°C	1.32±0.08	0.64±0.13				5	Media laguna	Huache-18	Este estudio
<i>U. flabellum</i>	26°C	0.97±0.09	0.83±0.08	0.01±0.001	89.12±14.9	35.17±7.11	4	Costa	Xahuayxol	Este estudio
<i>U. flabellum</i>	28°C	1.20±0.09	0.44±0.06				6	Arrecife posterior	Xcalak	Este estudio
<i>U. flabellum</i>	28°C	2.10±0.37	0.80±0.12				4	Media laguna	Xcalak	Este estudio
<i>Udotea cyathiformis</i>	26°C	0.64±0.11	-1.2±0.11	0.013±0.001	77.64±8.7	31.04±5.78	6	Media laguna	PMN (Limones)	Este estudio
Rhodophyta										

<i>Neogoniolithon</i> sp.	Mean	2.32±0.11	0.76±0.12	0.009±0.003	255.6±9.3	25.40±1.1	8	Media laguna	PMS	Proyecto doctoral Vásquez-Elizondo (2016)
<i>Neogoniolithon</i> sp.	30°C	2.67±0.24	1.07±0.06	0.012±0.003	176±16	57.5	4	Media laguna	PMS	Proyecto doctoral Vásquez-Elizondo (2016)
<i>Neogoniolithon</i> sp.	32°C	1.78±0.04	0.65±0.03				4	Media laguna	PMS	Proyecto doctoral Vásquez-Elizondo (2016)
<i>Amphiroa tribulus</i>	Media de 30-32 °C	1.73±0.16	0.77±0.1	0.015±0.001	118±16	12.70±1.5	5	Media laguna	PMS (UNAM)	Proyecto doctoral Vásquez-Elizondo (2016)
<i>Amphiroa tribulus</i>	30°C	1.51±0.16	0.67±0.12	0.015±0.008	118±16	18.2±2	5	Arrecife	PMS (UNAM)	Proyecto doctoral Vásquez-Elizondo (2016)
<i>Amphiroa tribulus</i>	32°C	0.44±0.11	0.19±0.1				5	Arrecife	PMS (UNAM)	Proyecto doctoral Vásquez-Elizondo (2016)
Phaeophyta										
<i>Padina sanctae-crucis</i>	26°C	1.35±0.41	0.51±0.08	0.012±0.002	109.23±19.15	16.22±3.73	4	Costa	PMS (UNAM)	Este estudio
<i>Padina sanctae-crucis</i>	28°C	2.15±0.08	0.48±0.04				9	Costa	PMS (UNAM)	Este estudio
Macroalgas no calcificadoras										
Chlorophyta										
<i>Avrainvillea longicaulis</i>	26°C	0.96±0.11	0.81±0.17	0.008±0.001	112.26±20.92	35.55±5.62	6	Media laguna	PMN (Limonas)	Este estudio
<i>A. longicaulis</i>	26°C	0.45±0.02	0.39±0.02	0.004±0.003	102.92±8.75	61.27±4.21	4	Costa	PMS (UNAM)	Este estudio
<i>A. longicaulis</i>	28°C	1.0±0.18	0.57±0.16					Arrecife posterior	Huache-18	Este estudio
<i>A. longicaulis</i>	28°C	0.94±0.08	0.58±0.08					Media laguna	Huache-18	Este estudio
<i>A. longicaulis</i>	28 °C	0.97±0.11	0.28±0.03					Media laguna	Xcalak	Este estudio
<i>A. longicaulis</i>	30°C	0.78±0.07	0.80±0.16					Costa	PMS (UNAM)	Este estudio
<i>Dictyosphaeria cavernosa</i>	28°C	0.68±0.11	50±0.08	0.004±0.001	181.67±30.29		4	Costa	PMS (UNAM)	Este estudio
Phaeophyta										
<i>Lobophora varieagata</i>	26°C	1.09±0.02	0.49±0.13	0.015±0.004	102.89±24.86	14.52±3.89	3	Costa	PMS (UNAM)	Este estudio

<i>L. varieagata</i>	28°C	1.20±0.07	0.33±0.05	0.011±0.001	58.38±1.94	17.88±2.37	8	Costa	PMS (UNAM)	Este estudio
----------------------	------	-----------	-----------	-------------	------------	------------	---	-------	------------	--------------

3.3.7 Variabilidad del tamaño por área por peso y SLA de los organismos

Las especies que componen la comunidad de macrófitas bentónicas de la pradera de *T. testudinum* difirieron significativamente en el tamaño de sus talos o tejidos fotosintéticos ($F = 8.71, p < 0.05$). El atributo que mostró mayor variabilidad fue el tamaño normalizado por peso, con un C.V. = 170%, siendo las especies con estructura de carbonato de calcio las significativamente más pesadas ($F_{(18, 3932)} = 8.71, p < 0.005$, **Figura 12A**). Los tamaños de los especímenes oscilaron desde valores de 0.002 ± 0.0006 g PS talo⁻¹ en *Dictyota* sp. hasta 1.62 ± 0.29 g PS talo⁻¹ en *Halimeda incrassata*, aunque algunos especímenes de *Halimeda* alcanzaron valores cercanos a los 6 g PS talo⁻¹. En este análisis no se consideraron los valores de los pesos por individuo de los rodolitos debido a que el esqueleto de algunos se quebraron durante su manipulación. El tamaño de los organismos normalizado al área mostró un C.V. de 90.6%, con variaciones entre individuos de 0.1 cm² talo⁻¹ en *Dictyota* sp. hasta 61.81 ± 4.5 cm² haz⁻¹ en *Thalassia testudinum*, evidenciando la mayor expansión foliar (mayor tamaño del colector de luz) de la especie constructora de hábitat ($F_{(14, 3838)} = 165, p < 0.05$; **Figura 12B**). El SLA mostró el menor coeficiente de variación (73.3%). Los valores menores de esta variable se encontraron en las especies calcificadoras de los géneros *Halimeda*, *Udotea*, *Penicillus*, mientras que los valores más altos (mayor expansión del colector de luz por unidad de biomasa) se registraron en las hojas de *T. testudinum* y en especies de algas carnosas como *Dictyota* sp. y *Lobophora variegata* (**Figura 13C**). En el **Cuadro 8** se muestra la variabilidad documentada entre especies para el tamaño del colector de luz que se observó en este análisis, y se comparan los géneros más representativos de la comunidad de macrófitas de la pradera. La variabilidad intraespecífica para estos atributos representó para algunas especies hasta tres órdenes de magnitud (**Figura 12**), lo cual refleja su plasticidad en respuesta a las diferencias ambientales descritas en el **Capítulo 2**. Sin embargo, únicamente la especie *Penicillus capitatus* presentó diferencias significativas en su tamaño, mayores en los especímenes colectados en la región norte en comparación con el sur ($F_{(1, 20)} = 5.19, p < 0.05$).

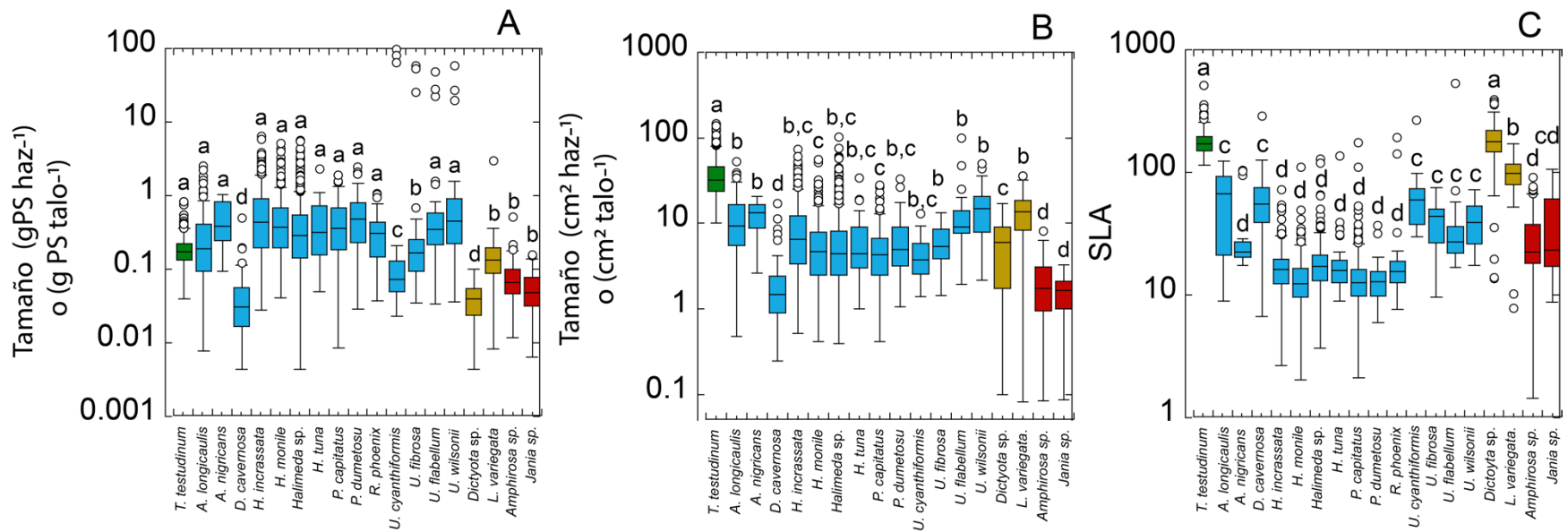


Figura 12. Variabilidad del tamaño de los organismos por área, por peso o de la relación de ambos parámetros en especies de la comunidad de macrófitas de la pradera de *Thalassia testudinum*. **(A)** Tamaño del haz o tamaño por talo por área de especies representativas de la comunidad de macrófitas. **(B)** Tamaño del haz o tamaño por talo por peso de especies representativas de la comunidad de macrófitas. **(C)** Área foliar específica (SLA) de especies representativas de la comunidad de macrófitas. Letras diferentes indican diferencias significativas entre especies (Tukey HSD, $p \leq 0.05$).

Cuadro 8. Comparación del tamaño de las especies representativas de la comunidad de macrófitas normalizado por área, por peso y la relación entre ambos parámetros expresada como SLA. Se resaltan en negrita diferencias significativas (Tukey HSD, $p \leq 0.05$).

Genero /especie	Tamaño (cm ² haz ⁻¹ o cm ² talo ⁻¹)		<i>t</i>	<i>P</i>
	Región norte	Región sur		
Pastos marinos				
<i>T. testudinum</i>	36.4±3.6 (11)	30.4±2.08 (15)	0.21	0.4
Macroalgas				
<i>A. longicaulis</i>	13.9±3.45 (8)	16.34±2.6 (8)	0.31	0.5
<i>H. incrassata</i>	8.36±1.08 (11)	9.1±3.2 (13)	0.28	0.6
<i>Rhypocephalus phoenix</i>	6.98±0.8 (5)	6.17±1.18 (4)	0.4	0.4
<i>Penicillus capitatus</i>	6.42±0.7 (11)	4.15±0.7 (11)	5.2	< 0.03
<i>Udotea</i> spp.	10.8±1.8 (10)	10.91±3.0 (11)	0.4	0.9
Genero /especie	Tamaño (gPS haz ⁻¹ o gPS talo ⁻¹)		<i>t</i>	<i>P</i>
	Región norte	Región sur		
Pastos marinos				
<i>T. testudinum</i>	0.21±0.1 (11)	0.18±0.01 (15)	0.32	0.5
Macroalgas				
<i>A. longicaulis</i>	0.60±0.15 (8)	0.80±0.15 (8)	0.9	0.3
<i>H. incrassata</i>	0.50±0.07 (11)	0.65±0.09 (13)	1.4	0.6
<i>Rhypocephalus phoenix</i>	0.62±0.10 (5)	0.48±0.1 (4)	0.7	0.4
<i>Penicillus capitatus</i>	0.52±0.08 (11)	0.33±0.06 (11)	6.3	0.04
<i>Udotea</i> spp.	0.36±0.04 (10)	0.30±0.25 (11)	0.4	0.5
Genero /especie	SLA (cm ² gPS)		<i>t</i>	<i>P</i>
	Región norte	Región sur		
Pastos marinos				
<i>T. testudinum</i>	172.2±4.5 (11)	163.6±8.8 (15)	0.4	0.5
Macroalgas				
<i>A. longicaulis</i>	28.9±8.5 (8)	21.2±1.7 (8)	0.8	0.4
<i>H. incrassata</i>	16.9±0.5 (11)	21.6±7.0 (13)	0.3	0.5
<i>Rhypocephalus phoenix</i>	12.5±1.6 (5)	12.8±1.5 (4)	0.6	0.6
<i>Penicillus capitatus</i>	13.23±1.2 (11)	13.3±0.9 (11)	0.2	0.4
<i>Udotea</i> spp.	34.9±4.0 (10)	38.13±4.75 (11)	0.3	0.3

3.3.8 Variabilidad estructural del constructor del hábitat *Thalassia testudinum*

La especie *T. testudinum* mostró una variabilidad estructural significativa en varios de sus atributos morfológicos. Los coeficientes de variación oscilaron entre un valor mínimo $\approx 20\%$ para la variación de la biomasa subterránea y el mayor, 52.3% , para el LAI. La biomasa foliar por encima del sedimento se duplicó en el periodo muestreado 2016-2018 con respecto a las descripciones realizadas en 1999, pasando de un promedio de 51.04 ± 11.1 gPS m^{-2} a valores de 103.15 ± 8.5 gPS m^{-2} en 2016-18 (**Figura 13A**, $F_{(3, 33)} = 6.21$, $p < 0.001$; C.V. = 50.14%). Estos cambios fueron debidos principalmente a un aumento del tamaño de los haces (*e.g.*, 0.10 ± 0.05 g PS haz^{-1} en 1999 y 0.19 ± 0.05 g PS haz^{-1} en 2016-2018; C.V. = 34.8%), y no a un incremento en la densidad de haces, cuya variabilidad se mantuvo similar a la documentada en 1999 para praderas situadas en la laguna media y arrecife posterior (C.V. = 33.01% ; **Figura 13 B-C**). De igual manera, se observaron incrementos en el tamaño de los haces normalizados por área en 2016-2018 con haces de 33.61 ± 9.85 cm^2 haz^{-1} los cuales fueron 1.5 veces mayores a los caracterizados en 2002 (21.94 ± 10.34 cm^2 haz^{-1}), resultando en valores de LAI muy superiores 1.78 ± 0.17 a los observados en 2002, LAI < 1.2 , (**Figura 13 D-E**; $F_{(3, 33)} = 3.88$, $p < 0.05$). Otro cambio significativo en la estructura de las praderas debidos a los cambios morfológicos de *T. testudinum* se observó en otro atributo de su área foliar, el LAR, cuyos valores más altos se registraron en 2016-18 (26.40 ± 7.13 cm^2 g PS de planta total $^{-1}$) en comparación con los valores documentados en 1999 (15.63 ± 6.07 cm^2 g PS de planta total $^{-1}$). Estos cambios se explican por la combinación del aumento de LAI y la reducción de la biomasa subterránea observada para el periodo 2016-18 (**Fig. 13 E-F**).

La variación de los atributos morfofuncionales de *T. testudinum* en relación a la localización o tiempo de muestreo de la pradera (zona, región y periodo) se muestra en el **Anexo 21** de este Capítulo. El ANOVA de dos vías no mostró una interacción significativa entre zona y región (**Anexo 22**).

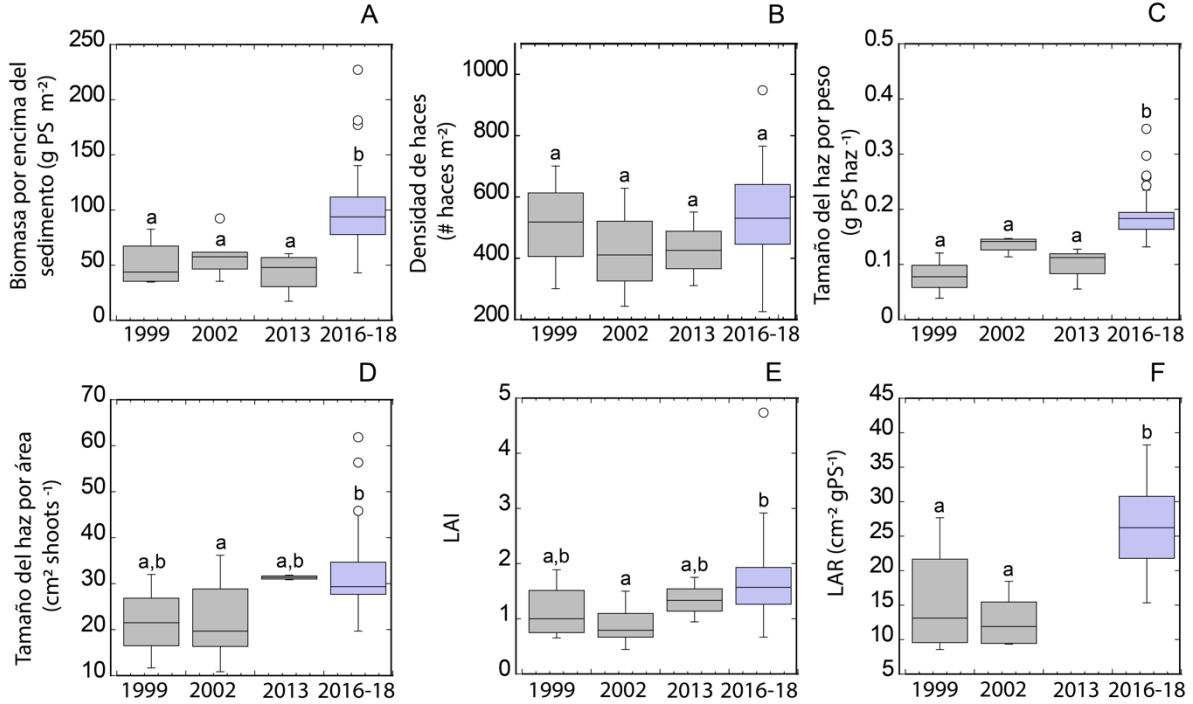


Figura 13. Variación estructural de diferentes atributos morfológicos de *Thalassia testudinum* en diferentes periodos de colecta. **(A)** Variabilidad de la biomasa por encima del sedimento (biomasa foliar total: gPS m⁻²; C.V.=50.14%). **(B)** Variabilidad de la densidad de haces (No. haces m⁻²; C.V.=33.2%). **(C)** Variabilidad del tamaño del haz estandarizado por peso (g PS haz⁻¹; C.V.=34.80). **(D)** Variabilidad del tamaño del haz estandarizado por área (área foliar total por haz, cm² haz⁻¹; C.V.=33.87%). **(E)** Variabilidad del LAI (índice de área foliar; C.V.=52.28%). **(F)** Variabilidad de la razón del área foliar (LAR; cm² gPS⁻¹, C.V.=46.10%).

3.3.9 Identificación de seis tipos de praderas marinas integrando los cambios tróficos en el hábitat y los cambios estructurales y funcionales observados en la comunidad de macrófitas.

La integración de (1) las caracterizaciones del estado trófico de las praderas marinas descritas en el **Capítulo 2** y (2) los cambios observados en la abundancia relativa y diversidad de especies, en el contenido elemental de nutrientes y la señal isotópica de nitrógeno de los tejidos (talos y hojas); en la morfología de la especie constructora de hábitat, y en las diferencias en la actividad fotosintética, requerimientos de luz y tamaño del colector de las especies descrito en este capítulo, pudimos identificar seis grupos claramente diferenciados entre todas las praderas caracterizadas. Cada grupo presentó características específicas relacionadas con la condición trófica del ambiente, la biomasa y la estructura de la comunidad de macrófitas de la pradera, el morfotipo de *Thalassia testudinum* y otros atributos específicos de algunas de las especies descritas de forma más exhaustiva por su relevancia en la comunidad (**Figuras 14A-I; Anexo 23**). El **Cuadro 9** resume las principales características de cada grupo (para más detalles de esta categorización, véase el **Anexo 23**).

Cada categoría tiene bioindicadores específicos para su identificación, los cuales se describen a continuación:

Grupo A. Las praderas marinas de este grupo presentaron las concentraciones de nutrientes más bajas (valores de NID y PIN en la columna de agua: $1.58 \pm 0.27 \mu\text{M}$ y $0.35 \pm 0.08 \mu\text{M}$, respectivamente; y el menor porcentaje de materia orgánica en los sedimentos ($< 3\%$). Los valores de biomasa de la comunidad de macrófitas fueron también los más bajos ($< 130 \text{ gPS m}^{-2}$), así como la biomasa foliar de *T. testudinum* por encima del sedimento, que no superó 100 gPS m^{-2} , y la biomasa de las algas calcificadoras que no superó 50 gPS m^{-2} .

Grupo B. Las praderas de este grupo mostraron concentraciones de nutrientes en el ambiente significativamente mayores a las del grupo A ($F_{(5, 28)} = 94.71, p < 0.05$), pero inferiores a las de los grupos C, D, E y F, tanto en la columna de agua (NID: $10.22 \pm 1.33 \mu\text{M}$; PID: $0.88 \pm 0.1 \mu\text{M}$), como en el agua intersticial del sedimento (NID: $13.5 \pm 2.6 \mu\text{M}$; PID: $1.0 \pm 0.01 \mu\text{M}$). La biomasa total de la comunidad de macrófitas y la de las algas calcificadoras presentaron también un ligero aumento, pero no detectaron diferencias significativas con el grupo A ($p > 0.05$). Tampoco se observaron cambios en la biomasa foliar por encima del

sedimento de *Thalassia testudinum* ($p > 0.05$), pero sí hubo incrementos significativos de la biomasa subterránea ($p > 0.05$), con un máximo determinado para este grupo. En estas praderas se encontraron también reducciones significativas de %P en las hojas de las *T. testudinum* y en los talos de especies de los géneros *Udotea* y *Avrainvillea* spp., consistentes con las reducciones en el contenido de clorofila y en los aumentos en la relación N:P observados en las hojas de *T. testudinum* (**Anexo 23**).

Grupo C. Este grupo de praderas presentó nuevamente mayores concentraciones de nitrógeno en la columna de agua (NID = $18.6 \pm 2.7 \mu\text{M}$) y en el agua intersticial de los sedimentos (NID: $21.8 \pm 1.23 \mu\text{M}$) respecto a los grupos A y B, pero no se diferenció del grupo B con respecto al fósforo (PID). La biomasa de la comunidad total de macrófitos también presentó valores significativamente mayores entre los 300-500 g PS m^{-2} , así como la biomasa por encima del sedimento de *T. testudinum*, con valores por encima de 100 g PS m^{-2} . El tamaño del haz normalizado al área mostró ligeros incrementos, pero no significativos, mientras que la abundancia de algas calcificadoras en este grupo sí aumentó significativamente, en particular especies del género *Halimeda* spp., que alcanzaron un valor de 200 gPS m^{-2} . En el caso particular de *H. incrassata*, observamos también junto con el aumento de su abundancia un incremento en el contenido de %P ($0.45 \pm 0.01\%$), de la señal isotópica del nitrógeno ($\delta^{15}\text{N} = 2.17 \pm 0.22\%$) y de la tasa de respiración del talo, además de reducciones significativas en las razones molares C:N y N:P del talo (**Cuadro 9, Anexo 23**).

Grupo D. Las praderas marinas agrupadas en esta categoría no mostraron diferencias con el grupo C en la disponibilidad ambiental de nutrientes, pero sí en el contenido de materia orgánica del sedimento, pues se observaron por primera vez contenidos superiores al 3.5%, significativamente por encima de los valores promedio caracterizados en los grupos A, B y C. En este grupo también se observaron grandes incrementos en la biomasa de la comunidad de macrófitas como consecuencia de un fuerte aumento de la abundancia de las algas calcificantes, que presentaron en este grupo un pico de biomasa ($> 500 \text{ gPS } \text{m}^{-2}$), especialmente los rodolitos (*Neogoniolithon* sp.). También se encontraron para estas praderas valores más bajos de la tasa de fotosíntesis máxima (P_{max}) de las hojas de *T. testudinum* y en su contenido de carbonatos, así como valores mayores del SLA en los talos de *Halimeda incrassata* (**Anexo 23**).

Grupo E. Este grupo de praderas se caracterizó por presentar una comunidad de macrófitas más diversa, con un número significativamente mayor de especies (19.26 ± 4.42 especies). La biomasa total de macrófitos, sin embargo, fue significativamente menor debido a una drástica disminución de la abundancia de los rodolitos. En contraste, se observó un incremento muy importante en la abundancia (≈ 5 veces) de las especies del género *Udotea* spp., las cuales mostraron ligeras reducciones en la relación C:N del talo y también de la biomasa foliar por encima del sedimento de *T. testudinum* con respecto al grupo A, el cual también mostró incrementos significativos del contenido de %N de sus hojas. El área foliar del haz de *T. testudinum* también fue significativamente mayor en las praderas de este grupo, con valores hasta dos veces mayores que los anteriores (41.2 ± 4.9 vs. 21.8 ± 3.4 cm² haz⁻¹), resultando en un incremento muy importante del LAI de esta pradera, la cual presentó en este grupo los valores más altos (LAI > 2). En estas praderas también se observó un ligero pero significativo aumento del contenido de materia orgánica (%OM) del sedimento, con valores > 4.0% pero menores que los determinados para las praderas del grupo F (< 6.0%).

Grupo F. En este grupo de praderas la biomasa de la comunidad de macrófitas no fue diferente a la estimada para los grupos C y E debido a una notable disminución de los rodolitos. La biomasa de *T. testudinum* por encima del sedimento también fue similar a la de los grupos B-E. Sin embargo, los niveles de NID en la columna de agua y en el agua intersticial del sedimento, así como el contenido de materia orgánica en sedimentos, fueron los más altos de todas las praderas caracterizadas en este estudio (columna de agua: 28.22 ± 0.93 μM; en agua intersticial: 42.20 ± 11.6 μM; y en contenido de materia orgánica de $6.84 \pm 0.45\%$; **Figura 14A-I** y **Anexo 23**). La comunidad de macrófitas sí presentó características distintas, pues se observaron valores significativamente más altos en la abundancia de *Penicillus* spp. y valores menores para la biomasa de *Halimeda* spp, la cual alcanzó valores similares a los observados en los grupos A y B (≈ 60 gPS m⁻²). A pesar de esta reducción en la presencia de especies del género *Halimeda*, se detectó en este grupo para la especie *H. incrassata* aumentos significativos en las tasas máxima de fotosíntesis, P_{\max} (3.58 ± 1 vs. 1.8 ± 0.12 μM O₂ cm⁻² h⁻¹). Se observaron resultados similares para *Udotea flabellum*, con valores de P_{\max} de más de tres veces más altos (7.6 ± 1.8 vs. 2.14 ± 0.3 μM O₂ cm⁻² h⁻¹). Estas especies también mostraron tamaños significativamente mayores, tanto en el área del talo como en peso total de cada individuo y en la relación N:P del talo. Respecto al

pasto marino *T. testudinum*, este grupo presentó reducciones significativas en el tamaño de los haces, normalizados al área, hasta valores similares a los encontrados en los grupos A y B ($28.4 \pm 0.5 \text{ cm}^2 \text{ haz}^{-1}$). A pesar de esta reducción del área foliar por grupo foliar o haz, no se observaron diferencias significativas en LAI por un ligero incremento en la densidad de haces. Sin embargo, sí se encontraron importantes incrementos en LAR que presentó en este grupo los valores más altos ($36.9 \pm 1.3 \text{ cm}^2 \text{ peso total planta}^{-1}$). Es importante destacar también en este grupo, las reducciones significativas en el contenido de CaCO_3 que se determinaron para la especie *Halimeda incrassata* y para las hojas de *T. testudinum*. Además, los talos de *Halimeda* mostraron un aumento significativo de su SLA (20 ± 1.3 vs. $13.8 \pm 0.58 \text{ cm}^2 \text{ gPS}^{-1}$; *t* de Student, = 0.76, $P < 0.05$) y las hojas de *T. testudinum* también presentaron reducciones significativas en su cobertura de epífitas de algas rodofitas incrustantes, CCA (0.72 ± 0.02 vs. $2.0 \pm 0.11 \text{ mg carga de epífitas cm}^{-2} \text{ haz}^{-1}$).

Cuadro 9. Resumen de los principales atributos de cada uno de los grupos de praderas marinas identificados en este trabajo.

Grupo	Parámetro	Características	Rango:
A	Estado trófico	•Las concentraciones de nutrientes más bajas en la columna de agua (valores óptimos, USEPA, 2012).	•NID: $1.6 \pm 0.27 \mu\text{M}$, PID: $0.35 \pm 0.08 \mu\text{M}$
		•Concentraciones mínimas de nutrientes en el agua intersticial de los sedimentos.	•NID: $2.90 \pm 1.98 \mu\text{M}$; PID: $0.46 \pm 0.04 \mu\text{M}$
		•Menor contenido de materia orgánica en los sedimentos.	• $1.84 \pm 0.39\%$
	Comunidad de macrófitas	•Biomasa comunidad de macrófitos más baja.	• $105.0 \pm 18.97 \text{ gPS m}^{-2}$
		•Bajos valores de biomasa de algas calcificadoras.	• $37.66 \pm 3.12 \text{ gPS m}^{-2}$
	<i>Thalassia testudinum</i>	•Biomasa por encima del sedimento más baja.	• $< 100 \text{ gPS m}^{-2}$
		•Menor tamaño de los haces (por área)	• $21.82 \pm 3.37 \text{ cm}^2 \text{ haz}^{-1}$
		•Valores menores de LAI.	• < 1.0
		•Valores menores de LAR.	• $13.83 \pm 2.32 \text{ cm}^2 \text{ gPS}$
		•Mayor %P en las hojas. • Bajos valores $\delta^{15}\text{N}$	• $0.19 \pm 0.02\%$ • $< 1.0\%$
B	Estado trófico	•Concentraciones de nutrientes en la columna de agua superiores a los valores guías para ambientes arrecifales (USEPA, 2012)	• NID: $10.22 \pm 1.33 \mu\text{M}$, PID: $0.88 \pm 0.11 \mu\text{M}$
			• NID: $13.45 \pm 2.62 \mu\text{M}$,

		• Concentraciones de nutrientes en el agua intersticial de los sedimentos superiores a las del grupo A	PID: 1.00±0.01 µM
	Comunidad de macrófitas	• Ligero aumento en la biomasa de comunidad de macrófitos	• >100 a <200 gPS m ⁻²
		• Ligero incremento de la biomasa de algas calcificadoras	• 110.83±13.10 gPS m ⁻²
	<i>Thalassia testudinum</i>	• Máximos valores de biomasa subterránea.	• 910.25±30.3 gPS m ⁻²
C	Estado trófico	• Las concentraciones de NID en la columna de agua alcanzan un nuevo nivel.	• NID: 18.60±2.7 µM
		• Las concentraciones de NID en el agua intersticial alcanzan un nuevo nivel.	• NID 21.80±1.23 µM
	Comunidad de macrófitas	• Aumento significativo de la biomasa de la comunidad de macrófitos.	• 437.47±67.8 gPS m ⁻²
		• Aumento significativo de la biomasa de algas calcificadoras,	293.73±67.6 gPS m ⁻² ;
		• Biomasa de <i>Halimeda</i> spp.	210.59±35 gPS m ⁻²
	<i>Thalassia testudinum</i>	• Ligero incremento en la señal δ ¹⁵ N en hojas.	1.63±0.63‰
D	Estado trófico	• No hay cambios significativos en las concentraciones de nutrientes con respecto al grupo C.	
		• Contenido de materia orgánica significativamente superior al grupo A.	• 3.66±0.30%
	Comunidad de macrófitas	• Mayor biomasa de la comunidad de macrófitas	• 703.42±65.2 gPS m ⁻²
		• Mayor biomasa de algas calcificadoras,	• 573.0±61.6 gPS m ⁻²
		• Mayor biomasa de <i>Neogoniolithon</i> spp.	• 390.92±50.4 gPS m ⁻²
	<i>Thalassia testudinum</i>	• No se registraron cambios significativos en los atributos. estructurales con respecto a los grupos A-C.	
E	Estado trófico	• No hay cambios significativos en las concentraciones de nutrientes con respecto a los grupos C-D.	
		• Los valores del contenido de materia orgánica superan a los grupos A-C.	• %MO sedimento: 4.77±0.48%
	Comunidad de macrófitas	• Disminución de la biomasa de la comunidad de macrófitos, similares al grupo B	• 384.84±22.45 gPS m ⁻²
		- Mayor biomasa de <i>Udotea</i> spp.	• Biomasa <i>Udotea</i> spp: 29.8±8 gPS m⁻²
		- Mayor diversidad de especies	• No spp 19.17±1.13 especies.
		- <i>Halimeda</i> con altos valores de δ¹⁵N	• δ ¹⁵ N (<i>Halimeda</i>): 2.14±0.24‰
	<i>Thalassia testudinum</i>	• Mayor biomasa por encima del sedimento.	• 119.78±22.6 g PS m ⁻²
		• Mayor tamaño del haz por área	• Tamaño haz: 41.2±4.9 cm² haz⁻¹
		• Mayor tamaño del LAI	• LAI: 2.15±0.47

F	Estado trófico	• Mayores valores de %N en hojas	• 2.67±0.4%
		• Máximas concentraciones de NID en la columna de agua.	• NID: 28.22±0.93 µM;
		• Máximas concentraciones de NID en el agua intersticial de los sedimentos.	• NID: 42.20±11.6 µM. • 6.84±0.45%.
		• No diferencias en las concentraciones de DIP con respecto a los grupos B-E.	
		• Máximos valores de materia orgánica en sedimentos (%)	• 6.84±0.45%
	Comunidad de macrófitas	• Los valores de biomasa de la comunidad de macrófitas disminuyen, similares al grupo B	• 252.41±32.3 g PS m ⁻²
		• Mayor biomasa de <i>Penicillus</i> spp.	• 27.53±7.7 g PS m⁻²
		• Mayor tamaño de los individuos de <i>Penicillus</i> spp por área y peso	• 0.63±.08 m² talo⁻¹ y 17.5±2.43 cm² talo⁻¹,
		• Mayor tamaño de <i>Udotea</i> spp. por peso.	• 0.43±0.06 gPS talo⁻¹
	<i>Thalassia testudinum</i>	• Menor tamaño del haz por área	• 28.43±0.49 cm ² haz ⁻¹
		• Máximos valores de LAR.	• 36.90±1.32 cm ² g PS ⁻¹
		• Máximos valores δ¹⁵N en hojas	• 3.41±0.19%

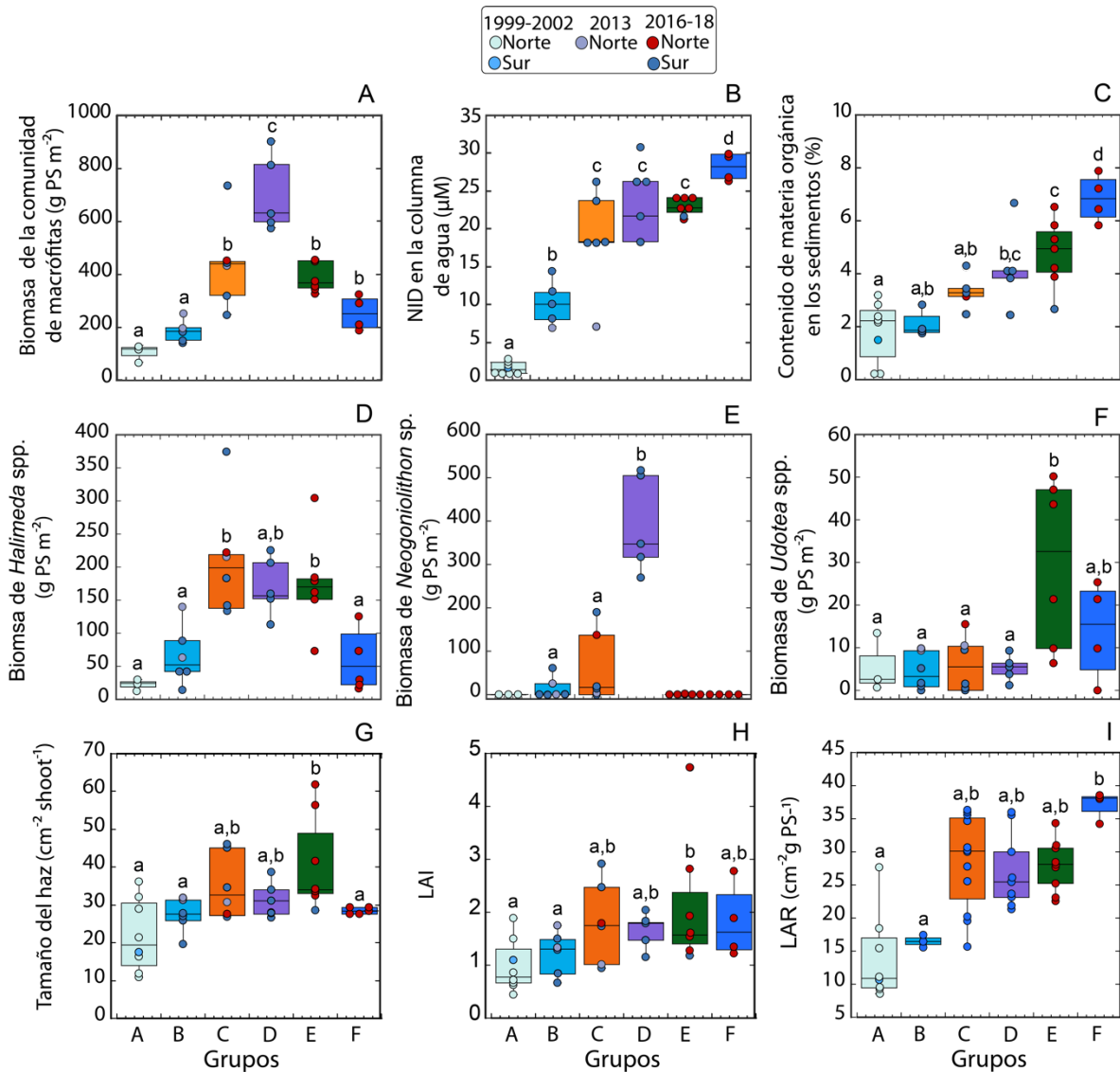


Figura 14. Variabilidad de diferentes atributos en las praderas marinas investigadas, junto con los cambios ambientales en las concentraciones de nitrógeno (DIN) en la columna de agua y el contenido porcentual de materia orgánica en el sedimento. La comparación permitió distinguir seis grupos que difieren en: **(A)** biomasa total de la comunidad, **(B)** concentraciones de NID, **(C)** contenido de materia orgánica en sedimentos, **(D)** abundancia de *Halimeda* spp., **(E)** abundancia de *Neogoniolithon* sp., **(F)** abundancia de *Udotea* spp., **(G)** tamaño de haz por área de *T. testudinum*; **(H)** LAI de *T. testudinum*; **(I)** LAR de *T. testudinum*.

Globalmente, la comparación permitió identificar seis grupos diferentes de praderas marinas de *Thalassia testudinum* y las características específicas diferenciales de cada uno de ellos, a pesar de las aparentes similitudes entre las praderas categorizadas en los grupos C, E y F, en cuanto a la abundancia de macrofitas, y del estado trófico similar documentado para

los grupos C, D y E con base en la concentración de nitrógeno total (NID) de la columna de agua como único *proxy*. Los atributos específicos de cada grupo estuvieron relacionados con los cambios en la biomasa de la comunidad, con cambios en la composición de especies y con cambios en atributos específicos de la especie constructora de hábitat. Estos atributos de *T. testudinum* estuvieron principalmente relacionados con descriptores de su área foliar como el tamaño del haz, el LAI y el LAR. Los cambios en la comunidad de algas, muy relevantes para diferenciar los grupos de praderas, se detectaron fundamentalmente en cambios en la presencia (o en la abundancia) de algas calcificadoras, y no como predice la interpretación más aceptada, en la abundancia de algas carnosas. Los cambios más significativos se observaron en especies del género *Halimeda* y en los rodolitos (*Neogoniolithon* spp.). Específicamente, los rodolitos mostraron un máximo de abundancia en el grupo D y su desaparición total de las praderas del grupo F. Otras diferencias relevantes se detectaron en el tamaño de los individuos y en la diversidad de especies de la comunidad, especialmente para los géneros *Halimeda*, *Udotea* y *Penicillus*. Por último, las diferencias ambientales significativas también permitieron diferenciar los grupos de praderas se identificaron en incrementos en el contenido de materia orgánica del sedimento.

3.4 Discusión y conclusiones

Los resultados de este estudio mostraron una enorme variabilidad en los distintos atributos morfofuncionales caracterizados en 35 praderas marinas donde la especie constructora de hábitat era *Thalassia testudinum*. Todas las praderas eran hábitats de lagunas arrecifales someras del Caribe mexicano, en diferentes estados tróficos a lo largo de casi 20 años: 1999, 2002, 2013 y 2016-2018. La comparación abarcó parámetros pertenecientes a distintos niveles de organización biológica, ya que se caracterizó la variabilidad de las comunidades de macrófitas bentónicas; el morfotipo de *T. testudinum*, y la fisiología fotosintética, óptica y morfología, además de cambios en la concentración de pigmentos, la concentración de nutrientes y la señal isotópica de nitrógeno de los tejidos fotosintéticos de un número representativo de la comunidad. El mayor número de praderas y de variables examinados correspondió al periodo 2016-2018. Los parámetros más variables fueron: (1) el descriptor del tamaño del colector de luz de los individuos por peso (CV = 170%), cuya variación fue de casi cuatro órdenes de magnitud (mayor que el normalizado por área; 90.6%);

y (2) el contenido elemental de fósforo de los tejidos y talos (127.5%). Los descriptores de la fisiología del tejido fotosintético también mostraron una variación considerable, especialmente la respiración post iluminación (93.6%). Todos estos descriptores reflejan la importante variabilidad entre las especies examinadas, más que la variabilidad inducida por los cambios en el ambiente de la disponibilidad de nutrientes. Sin embargo, y en consistencia con el gradiente ambiental de impacto antropogénico examinado en este estudio, la señal isotópica del nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) de los tejidos mostró diferencias muy importantes (73.9%), incluso mayores que los cambios observados en la biomasa por peso de la comunidad (58.75%) y en el contenido de %N en el tejido de las especies caracterizadas (51%). Por otro lado, descriptores del morfotipo de *T. testudinum* como LAI (52.3%) y LAR (46.1%) también mostraron una importante variabilidad en la base de datos analizada. La utilidad potencial de algunos de estos parámetros para reflejar diferencias en la pradera marina a lo largo de gradientes ambientales ya ha sido reportada en estudios previos (Martínez-Crego *et al.*, 2008; Roca *et al.*, 2016; Enríquez *et al.*, 2019), pero su aplicación para entender la respuesta de las praderas marinas arrecifales al enriquecimiento de nutrientes, además de la identificación de los parámetros y las especies que pueden ser mejores bioindicadores de estos cambios está todavía por dilucidar.

En el primer análisis de componentes principales de los cambios en la diversidad y abundancia de las macrófitas de la comunidad de *Thalassia testudinum* no permitió diferenciar praderas que habían estado expuestas a diferentes niveles de impacto ambiental asociados al enriquecimiento de nutrientes (**Figura 2B, D**). Sin embargo, este primer análisis permitió reconocer que: (1) las mayores diferencias en el gradiente ambiental examinado estaban asociadas a cambios en la biomasa de *T. testudinum* y de dos géneros de algas calcificadoras: *Neogoniolithon* (rodolito) y *Halimeda* (**Figura 3, Anexo 11**); y (2) que aunque se esperaba que la diversidad de especies mostrara una distribución unimodal en función del gradiente ambiental de nutrientes (Bruno *et al.*, 2003; Scrosati *et al.* 2010), lo que se observó fue un incremento de la diversidad de especies en la comunidad de macrófitas de *T. testudinum* en las praderas que han sufrido ya una gran transformación y que según el **Capítulo 2** estaban ya en el periodo 2016-2018 en condiciones eutróficas. Se encontraron en total 49 especies y 22 géneros de macrófitas bentónicas especialmente del phylum *Chlorophyta* (36 especies). No se han considerado especies epífitas, ni cianobacterias. Este

resultado indica que el deterioro ambiental documentado en el segundo Capítulo no ha ocasionado una pérdida de diversidad en la comunidad en las localidades de la región norte, sino un aumento, particularmente para especies del género *Udotea*. Aunque son muchos los factores que podrían explicar el control del incremento de la diversidad de especies en las comunidades biológicas (e.g., filtros ambientales, interacciones biológicas, productividad, el *pool* regional de especies y sus patrones de distribución; entre otros; Gray, 2001), no es fácil explicar este aumento asociado al deterioro ambiental documentado en el **Capítulo 2**. A una escala regional, algunos estudios explican estos patrones de diversidad como resultado de un balance entre la heterogeneidad del hábitat y la disponibilidad espacial de éste (Allouche *et al.*, 2012; Stein *et al.*, 2014). En ese sentido, los análisis recientes de imágenes satelitales de las praderas marinas del Caribe mexicano documentados por Hedley *et al.* (2021) han mostrado que estas praderas marinas han experimentado tanto una expansión horizontal en el bentos de las lagunas arrecifales, especialmente en el norte, como un incremento en la densidad foliar y específicamente en el LAI de *T. testudinum*, lo que está llevando a una mayor homogenización del bentos ocupado ya casi exclusivamente por la pradera marina donde domina sobre todo *T. testudinum*. El éxito ecológico de esta especie, ligado al incremento de la disponibilidad de nutrientes, no explica el incremento en la diversidad de especies de su comunidad, a menos de que el aumento de la productividad inducido por el incremento de la disponibilidad de nutrientes favorezca el crecimiento y la presencia de especies que anteriormente estaban siendo desplazadas por otras o por las condiciones oligotróficas del hábitat, según el modelo fisiológico de López-Londoño *et al.* (2022). Es más, la reducción de la disponibilidad de luz dentro del dosel de la pradera favorecería la presencia de especies que necesitan menores requerimientos lumínicos y estructurales, por lo que se volverían más competitivas que las habituales en ambientes someros muy iluminados, de condiciones oligotróficas.

El análisis de la composición y las abundancias relativas de las especies de la comunidad de macrófitas de la pradera confirma que los géneros y las especies identificadas durante el periodo 2016-2018 siguen siendo taxones nativos de las praderas marinas del mar Caribe (Alcolado, 1990). Las diferencias observadas reflejan cambios en su abundancia en la comunidad o similitudes o diferencias con comunidades descritas en años anteriores (**Anexo 12**). Quizá la diferencia más notable sea el fuerte incremento en la abundancia de

especies calcificadoras como *Halimeda* spp. y los rodolitos (*Neogoniolithon* spp.). Es importante señalar que en ninguna de las praderas caracterizadas se registró la presencia de especies invasivas como *Halophila stipulacea*, la cual ha sido reportada en praderas marinas similares de otras localidades del mar Caribe con problemas de eutrofización (van Tussenbroek *et al.*, 2016; Viana *et al.*, 2019). Otra observación importante es la significativa disminución en abundancia de especies que se consideran oportunistas del género *Caulerpa*, o de fanorógamas marinas de menor tamaño como *Halodule wrightii* y *Syringodium filiforme*. Las características morfológicas de estas especies, especialmente sus menores costos estructurales y mayores tasas de crecimiento que *T. testudinum*, les permiten beneficiarse antes que ella del incremento en la disponibilidad de nutrientes, aumentando más rápidamente su abundancia (Burkholder *et al.*, 2007; Hendriks *et al.*, 2010). Delgado y Lapointe (1994) demostraron que las especies de algas carnosas que cohabitan en estas praderas, por ejemplo, *Dictyota cervicornis*, *Laurencia intricata*, y *Ulva* sp., tienen tasas fotosintéticas casi tres veces más altas que las de las algas calcificadoras nativas como *Penicillus* spp., o *Halimeda opuntia*, especialmente, cuando aumentan las concentraciones de nutrientes en el medio e independientemente de su variabilidad estacional (verano e invierno). Hoffman *et al.* (2015) reportó resultados similares al comparar el desempeño fotosintético de *Halimeda opuntia* y *Dictyota* sp. en Curaçao. Esta última especie aumentó fuertemente sus tasas de crecimiento cuando aumentaron las concentraciones de nutrientes y de CO₂ en el ambiente. En este estudio, sin embargo, las algas calcificadoras fueron identificadas como el grupo que primero adquiere dominancia en términos de biomasa, al incrementarse la disponibilidad de nutrientes. El análisis que se hizo en Huache en el **Capítulo 2** para evaluar la contribución de los arribazones masivos de sargazo pelágico al incremento de la fertilidad del hábitat confirmó que *Halimeda incrassata* es la única especie que incrementó no solo su contenido de nutrientes en sus talos sino también su biomasa en el verano de 2018. Estos resultados, por lo tanto, confirman los hallazgos de Enríquez (2014) en Mumby *et al.* (2014). Sin embargo, en este análisis también se observó que el incremento de la abundancia de algas calcificadoras como *Halimeda* spp. y los rodolitos llega a un pico de biomasa para después disminuir e incluso desaparecer completamente los rodolitos en la pradera, lo que explicaría que la abundancia de estas algas no se haya aceptado como un indicador de incremento de la fertilidad en el sistema arrecifal.

El análisis morfofuncional realizado en este capítulo permitió caracterizar diferencias muy significativas entre especies de la pradera marina en relación, por ejemplo, con sus requerimientos de nutrientes, sus capacidades y eficiencias fotosintéticas y ópticas, sus requerimientos de luz, etc. Las especies estudiadas también mostraron diferente plasticidad en su respuesta al incremento de la disponibilidad de nutrientes. Esta variabilidad de los atributos funcionales de las especies podría explicar no solo sus diferentes respuestas al ambiente, sino también sus diferentes habilidades competitivas que conduciría a los cambios en abundancia que hemos observado en este estudio asociados al incremento de la fertilidad (McGill *et al.*, 2008). En este contexto, las diferencias documentadas en este estudio en el contenido elemental de fósforo y nitrógeno y en la señal isotópica de nitrógeno de los tejidos fotosintéticos, así como de la fisiología fotosintética, particularmente de las tasas metabólicas (R_L), indican que los requerimientos nutricionales (metabólicos y estructurales) difieren mucho entre las especies, así como la capacidad para acumular nitrógeno. Entre las especies identificadas como de mayor capacidad para acumular nitrógeno (las algas codiáceas verdes, que son también las que presentaron mayores contenidos de pigmentos y que también respondieron al aumentar la disponibilidad de nutrientes con los mayores aumentos en las tasas metabólicas) se encontró el género que se benefició más rápidamente del incremento de la fertilidad en el hábitat, *Halimeda*. La premisa de que el contenido de nutrientes en el tejido de las macrófitas es el resultado del balance entre el suministro de estos en función de sus demandas para la maximización de las tasas de crecimiento, así como para mantener reservas energéticas internas que garanticen el crecimiento posterior (Fourqurean *et al.*, 2007), no necesariamente es válida para todas las especies. Los resultados sugieren que no todas las especies reaccionan igual y que algunas de ellas podrían ser mejores candidatas para ser utilizadas como bioindicadores de enriquecimientos de nutrientes por su mayor capacidad para acumular elementos, especialmente nitrógeno, en el tejido. El análisis reveló que las algas codiáceas, especialmente, *Avrainvilliea*, *Udotea* y *Penicillus* aunque también algunas especies de *Halimeda*, son mejores indicadores de fertilidad porque tienden a presentar mayores contenidos de nitrógeno, a disminuir sus razones C/N, y a presentar valores elevados de $\delta^{15}\text{N}$. *Halimeda* tiene una alta capacidad explicativa de los cambios en la estructura de la comunidad de acuerdo con los resultados del ACP, Los otros tres géneros tuvieron una influencia moderada en la estructura, aunque su utilidad como bioindicadores potenciales

respondería más a su habilidad para reflejar el incremento de nitrógeno en el ambiente. Por el contrario, el incremento de abundancia de especies como *Lobophora variegata*, con una presencia mucho más irregular en cuanto a su abundancia por su mayor movilidad, tendría también una utilidad baja como bioindicador ya que acumula poco nitrógeno en sus tejidos. La falta de una correcta identificación de la utilidad potencial de cada especie como bioindicadora (o no) de cambios ambientales específicos, explicaría en parte por qué no se encontró en el **Capítulo 2** una asociación clara entre las condiciones ambientales (incremento de la fertilidad) y el aumento de los nutrientes en los tejidos de las especies que forman la comunidad de productores primarios de la pradera. El uso de estos *proxies* para identificar problemas de eutrofización en los ambientes acuáticos no siempre es útil, aunque ha sido el objeto de estudio de numerosos estudios (e.g., Littler *et al.*, 1991; Smith *et al.*, 2004; Lovelock *et al.*, 2019; González-de Zayas *et al.*, 2020). En este análisis, las hojas de *T. testudinum*, la especie dominante de la pradera y sujeto preferente de estudio en los esfuerzos de monitoreo ambiental (Hebert y Fourqurean 2009; González-de Zayas *et al.*, 2013; Camacho-Cruz *et al.*, 2020), han mostrado ser capaces de registrar en sus hojas incrementos significativos de la fertilidad en el ambiente, así como en los cambios que experimenta su morfotipo (incremento en el tamaño del haz, en el LAI y en el LAR). Sin embargo, no se han encontrado incrementos en la pigmentación de las hojas con respecto a los contenidos documentados para condiciones oligotróficas (Enríquez *et al.*, 1992; Enríquez *et al.*, 2002; Enríquez, 2005). Esto contradice los resultados documentados por Duarte *et al.* (1995), quienes detectaron incrementos en respuesta al incremento experimental de Fe, aunque normalizados al peso de las hojas, no a su área, lo que implica que los cambios en el peso, que sí se han observado en SLA, sí podrían explicar la respuesta documentada por Duarte *et al.* (1995).

En varias especies se han observado incrementos significativos en sus tamaños, no solo en *T. testudinum*, así como en la plasticidad de la respuesta fotosintética al incremento de nutrientes. *Halimeda incrassata* y *Udotea flabellum* son las especies que mostraron en este estudio incrementos significativos de sus tasas metabólicas en respuesta al incremento de la fertilidad del hábitat (**Figura 11**). Delgado y Lapointe (1994) encontraron respuestas similares para la especie *Halimeda opuntia*, la cual aumentó significativamente su productividad fotosintética y sus tasas de calcificación por encima de las de *Penicillus*

capitatus y *Penicillus dumetosus* al ser fertilizada. En general, las tasas fotosintéticas en distintas especies de *Halimeda*, el género dentro del orden Bryopsidales al que pertenecen las especies más estudiadas, se intensifican en respuesta al incremento de las concentraciones de nutrientes (Littler *et al.*, 1988; Smith *et al.*, 2004; Teichberg *et al.*, 2013; Mayakun *et al.*, 2017; Zúñiga-Rios *et al.*, 2021), especialmente a la adición de fósforo (Littler *et al.*, 1988; Mayakun *et al.*, 2017). La caracterización fisiológica realizada por Teichberg *et al.* (2013) también documentó que *Halimeda opuntia* es capaz de duplicar sus tasas específicas de crecimiento y de incrementar su contenido de pigmentos y el contenido de %N y %P de sus talos cuando aumenta la disponibilidad de nutrientes. Con respecto a los cambios en el tamaño, también se han reportado aumentos en el tamaño de *Halimeda* e incluso aumentos en el tamaño de sus segmentos en respuesta al incremento de nutrientes (Smith *et al.*, 2004; Mayakun *et al.*, 2017). Sin embargo, la especie que alcanza el mayor tamaño dentro de la comunidad, con un área foliar mayor por individuo o por ramet, es *T. testudinum*, lo que confirma su dominancia estructural en la pradera. Las implicaciones ecológicas de este hallazgo son muy relevantes, ya que *T. testudinum* es capaz de controlar y modular el campo lumínico dentro del dosel de la pradera, como fue documentado por Enríquez y Pantoja-Reyes, (2005) y Enríquez *et al.* (2019). Esta especie es, por lo tanto, la que compite con mayor éxito por luz en la comunidad, no solo porque es la que logra cosechar un mayor porcentaje de la luz dentro del dosel, sino porque además tiene los menores requerimientos lumínicos (I/Φ_{max}), por lo que es capaz de tolerar los mayores niveles de autosombreado. Estos atributos funcionales le permiten incrementar su biomasa foliar y su LAI sin afectar significativamente su productividad (LAI > 1; Enríquez *et al.*, 2019), aunque sí puede ser el factor determinante de que otras especies como los rodolitos sean desplazadas y desaparezcan de la pradera cuando el nivel de autosombreado dentro del dosel no sea suficiente como para satisfacer sus demandas metabólicas (Vásquez-Elizondo *et al.*, 2017). Por el contrario, especies dominantes del género *Halimeda* y de *Udotea* pueden tener mayores capacidades de prevalecer en la pradera con valores altos de LAI si consiguen aumentar su fotosíntesis y su tamaño, aunque esto tenga altos costos estructurales (altos contenido de pigmentos). Cuando aumenta la disponibilidad de nutrientes en el ambiente estos costos se pueden satisfacer y aumentar la productividad y el tamaño de estas especies para prevalecer en la comunidad. Las mejores habilidades competitivas de este grupo de especies y su mayor

tamaño podrían explicar por qué predominan sobre especies de algas carnosas más pequeñas y menos productivas dentro de las praderas de *T. testudinum* que están experimentando un incremento de su fertilidad. Estos resultados parecen discrepar de los de Contreras-Silva *et al.* (2020), quienes no se limitaron a evaluar el estado de las praderas de *T. testudinum*, sino que hicieron un diagnóstico general de las condiciones de los arrecifes de coral en el Caribe mexicano, donde sí se está registrando un aumento en la cobertura de este grupo funcional de algas en la comunidad coralina del arrecife de coral.

El análisis de los cambios en el morfotipo de *T. testudinum* durante el periodo 2016-2018 reveló cambios estructurales muy relevantes con respecto a las descripciones que se habían hecho previamente (**Figura 13**), tanto en la biomasa por encima del sedimento, en el tamaño de los haces normalizados al peso y, sobre todo, en atributos relacionados con el área foliar como LAI, LAR y el área foliar total del haz (tamaño normalizado al área). Los aumentos de estos últimos atributos están directamente relacionados con una reducción del campo lumínico en el dosel (Enríquez y Pantoja-Reyes, 2005; Enríquez *et al.*, 2019). La mayor parte de estos atributos morfológicos experimentó la misma tendencia, es decir, un incremento con la disponibilidad de nutrientes, a excepción de la densidad de haces que no mostró cambios significativos. Esta tendencia se explica por las frecuentes colinealidades que existen entre los atributos morfológicos (Westoby *et al.*, 2002). El proceso biológico que induce al incremento de estos atributos podría estar principalmente relacionado con el incremento de la disponibilidad de nitrógeno, elemento que es el principal responsable de los aumentos de biomasa, sin descartar la importancia de su interacción con el fósforo.

La integración al análisis de la variación de todos estos descriptores para cada pradera con los cambios ambientales descritos en el **Capítulo 2**, fue posible hacer una reclasificación e identificar seis tipos de praderas arrecifales de *Thalassia testudinum*. Cada uno de ellos está definido por bio-indicadores específicos, documentados en el **Cuadro 9**. Algunos bioindicadores están definidos por cambios en la biomasa total de la comunidad o cambios específicos en la biomasa de algunos de sus componentes; otros, sin embargo, los determinan algunas diferencias en la condición ambiental de las praderas, aunque aparentemente no se hayan podido identificar diferencias relevantes entre las especies dominantes. No obstante, un análisis más detallado de otros rasgos ha permitido identificar cambios en el tamaño de los individuos o en la abundancia y la diversidad de especies menos frecuentes, como *Udotea*

o *Penicillus*, que podrían ser utilizadas como posibles bioindicadores de cambios tróficos. Aunque existen otras categorizaciones de praderas marinas, las categorías que aquí se presentan coinciden en algunos puntos con la descripción de Martínez-Daranas *et al.* (2005), quienes proponen tres categorías para las praderas de las costas de Cuba. El Grupo I definido por estos autores serían praderas de baja diversidad y biomasa en las que no es posible identificar a un grupo ecológico o funcional dominante. El Grupo II lo conformarían praderas con comunidades estables en las que dominan las especies de algas calcificadoras como *Halimeda*, *Penicillus*, *Udotea*, además de otras algas codiáceas como *Caulerpa* spp. Finalmente, el Grupo III estaría formado por comunidades en las que dominan especies carnosas y especies epífitas filamentosas como *Ulva*, *Spirydia*, *Gracilaria*. Estas praderas se caracterizaría por un estado de deterioro ambiental importante. Ninguna de las praderas caracterizadas en este estudio ha llegado a esta transformación, a pesar del enorme incremento de la fertilidad inducido por el sargazo y la presión turística documentado en el **Capítulo 2.**

Otras propuestas que se han documentado para tipificar las praderas marinas como la que proponen Udy y Dennison (1997), han considerado únicamente los cambios en las fanerógamas marinas en respuesta a la fertilidad. Estos autores proponen tres categorías en función de la respuesta de tres especies, *Cymodocea serrulata*, *Halodule uninervis* y *Zostera capricorni*, y los cambios en las condiciones ambientales donde se desarrollan. En el primer grupo, caracterizado por praderas limitadas por nutrientes, lo que implicaría hábitats de ambientes oligotróficos, las especies de fanerógamas marinas podrían responder positivamente al incremento de la fertilidad, aumentando significativamente sus tasas de crecimiento y el contenido de nutrientes del tejido. En el segundo grupo se encontrarían praderas limitadas por nutrientes y por otros factores ambientales, por lo que las especies responderían positivamente a incrementos en el contenido de nutrientes, pero no se verían incrementos significativos en su crecimiento, pues otros factores limitarían su desempeño. Finalmente, en el tercer grupo estarían las praderas de ambientes con alta disponibilidad de nutrientes en las que las especies no responderían tan claramente en crecimiento ni en otras características fisiológicas al incremento de nutrientes. A esta propuesta, Touchette y Burkholder (2001) proponen un cuarto grupo, tomando en cuenta los resultados de Burkholder *et al.* (1992) y de van Katwijk *et al.* (1997), el cual está conformado por praderas

en las que las especies dominantes responden de manera negativa frente al incremento de la fertilidad del hábitat, con reducciones en sus tasas de crecimiento. La reducción significativa en el tamaño del haz que se observa en el grupo F definido en este estudio podría ser un indicador de que este grupo empieza ya a mostrar una respuesta adversa frente al incremento de la fertilidad, lo que sugiere fuertemente que el Caribe mexicano ya está experimentando en algunas praderas del norte los efectos negativos del deterioro ambiental inducido por la eutrofización.

El análisis realizado en este estudio utilizando una gran variedad de atributos de la pradera mostró la alta variación de las especies dominantes de la comunidad de macrófitas en respuesta a la disponibilidad de nutrientes. La escasa atención que se ha dado a las diferencias estructurales moduladas por la luz (Enríquez *et al.*, 2019) podrían explicar por qué no se ha podido describir hasta el momento cambios significativos en la pradera de *Thalassia testudinum* asociados al incremento de la disponibilidad de nutrientes en el ambiente (van Tussenbroek *et al.*, 2014). El esfuerzo complejo realizado en este estudio por la cantidad de descriptores examinados permitió, sin embargo, identificar seis tipos diferentes de praderas, con bioindicadores específicos para cada uno de ellos, los cuales además presentan un estado trófico distinto. Este análisis aporta información muy relevante para diferenciar fácilmente cada tipo a pesar de la aparente similitud estructural de algunos de ellos, y tiene un fuerte potencial para desarrollar nuevas herramientas aplicables al manejo y monitoreo ambiental de estos ambientes arrecifales.

3.5 Literatura citada

- Abed-Navandi, D., y Dworschak, P. C. (2005). Food sources of tropical thalassinidean shrimps: a stable-isotope study. *Marine Ecology Progress Series*, 291, 159-168. <https://doi.org/10.3354/meps291159>.
- Alcolado, P. M. (1990). El bentos de la macrolaguna del Golfo de Batabanó. Editorial Academia. La Habana, 158 pp.
- Allouche, O., Kalyuzhny, M., Moreno-Rueda, G., Pizarro, M., y Kadmon, R. (2012). Area-heterogeneity tradeoff and the diversity of ecological communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(43), 17495-17500.
- Álvarez-Filip, L., Carricart-Ganivet, J. P., Horta-Puga, G., y Iglesias-Prieto, R. (2013). Shifts in coral-assembly composition do not ensure persistence of reef functionality. *Scientific Reports*, 3: 3486. <https://doi.org/10.1038/srep03486>.
- Baker, D. M., Jordán-Dahlgren, E., Maldonado, M. A., y Harvell, C. D. (2010). Sea fan corals provide a stable isotope baseline for assessing sewage pollution in the Mexican Caribbean. *Limnology and Oceanography*, 55(5), 2139–2149. <https://doi.org/10.4319/lo.2010.55.5.2139>.
- Baker, D. M., Freeman, C. J., Knowlton, N., Thacker, R. W., Kim, K., y Fogel, M. L. (2015). Productivity links morphology, symbiont specificity and bleaching in the evolution of Caribbean octocoral symbioses. *The ISME Journal*, 9(12), 2620-2629. <https://doi.org/10.1038/ismej.2015.71>.
- Blomqvist, M., Krause-Jensen, D., Olsson, P., Qvarfordt, S., y Wikström, S. A. 2012. Potential eutrophication indicators based on Swedish coastal macrophytes. Deliverable, 3.2-1, WATERS Report no. 2012:2. Havsmiljöinstitutet, Sweden.
- Bricker, E., Waycott, M., Calladine, A., y Zieman, J. C. (2011). High connectivity across environmental gradients and implications for phenotypic plasticity in a marine plant. *Marine Ecology Progress Series*, 423, 57-67. <https://doi.org/10.3354/meps08962>.
- Bruno, J. F., Sweatman, H., Precht, W. F., Selig, E. R., y Schutte, V. G. (2009). Assessing evidence of phase shifts from coral to macroalgal dominance on coral reefs. *Ecology*, 90(6), 1478-1484. <https://doi.org/10.1890/08-1781.1>.
- Burkholder, J. M., Mason, K. M., y Glasgow Jr, H. B. (1992). Water-column nitrate enrichment promotes decline of eelgrass *Zostera marina*: evidence from seasonal mesocosm experiments. *Marine Ecology Progress Series*, Oldendorf, 81(2), 163-178.
- Burkholder, J. M., Tomasko, D. A., y Touchette, B. W. (2007). Seagrasses and eutrophication. *J Journal of experimental Marine Biology and Ecology*. 350:46-72. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.06.024>.
- Burthe, S. J., Henrys, P. A., Mackay, E. B., Spears, B. M., Campbell, R., Carvalho, L., Dudley, B., Gunn, L. D. M., Johns, D. G., Maberly, S. C., May, L., Newell, M. A., Wanless, S., Winfield, I. J., Thackeray, S. K., y Daunt, F. (2016). Do early warning indicators consistently predict nonlinear change in long-term ecological data?. *Journal of Applied Ecology*, 53(3), 666-676. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12519>.
- Camacho-Cruz, K. A., Ortiz-Hernández, M. C., Sánchez, A., Carrillo, L., y De Jesús Navarrete, A. (2020). Water quality in the eastern karst region of the Yucatan Peninsula: nutrients and stable nitrogen isotopes in turtle grass, *Thalassia testudinum*. *Environmental Science and Pollution Research*, 27(14), 15967-15983. <https://doi.org/10.1007/s11356-019-04757-3>.
- Campbell, J. E., y Fourqurean, J. W. (2009). Interspecific variation in the elemental and stable isotope content of seagrasses in South Florida. *Marine Ecology Progress Series*, 387, 109-123. <https://doi.org/10.3354/meps08093>.

- Carpenter, S. R., y Lathrop, R. C. (2008). Probabilistic estimate of a threshold for eutrophication. *Ecosystems*, 11(4), 601–613. <https://doi.org/10.1007/s10021-008-9145-0>.
- Carruthers, T. J. B., Van Tussenbroek, B. L., y Dennison, W. C. (2005). Influence of submarine springs and wastewater on nutrient dynamics of Caribbean seagrass meadows. *Estuarine Coastal Shelf Science*, 64(2):191-199. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.01.015>.
- Cayabyab, N. M., y Enríquez, S. (2007). Leaf photoacclimatory responses of the tropical seagrass *Thalassia testudinum* under mesocosm conditions: a mechanistic scaling-up study. *New Phytologist*, 176(1), 108-123. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02147.x>.
- Clarke, K. R., Somerfield, P. J., y Gorley, R. N. (2008). Testing of null hypotheses in exploratory community analyses: similarity profiles and biota-environment linkage. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 366(1-2), 56-69. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.07.009>
- Collado-Vides, L., Suárez, A. M., y Cabrera, R. (2009). Una revisión taxonómica del género *Udotea* en el Caribe Mexicano y Cubano. *Revista de Investigaciones Marinas*, 30(2), 145-161.
- Contreras-Silva, A. I., Tilstra, A., Migani, V., Thiel, A., Pérez-Cervantes, E., Estrada-Saldívar, N., Elias-Ilosvay, X., Mott, M., Alvarez-Filip, L., y Wild, C. (2020). A meta-analysis to assess long-term spatiotemporal changes of benthic coral and macroalgae cover in the Mexican Caribbean. *Scientific Reports*, 10(8897), 1–12. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-65801-8>.
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., y Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51(4), 335-380.
- Crutzen, P. J. (2006). The Anthropocene: the current human-dominated geological era. *Pontifical Academy of Sciences, Acta*, 18, 199-293
- Darnell, K. M., y Dunton, K. H. (2017). Plasticity in turtle grass (*Thalassia testudinum*) flower production as a response to porewater nitrogen availability. *Aquatic Botany*, 138, 100-106. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2017.01.007>
- Delgado, O., y Lapointe, B. E. (1994). Nutrient-limited productivity of calcareous versus fleshy macroalgae in a eutrophic, carbonate-rich tropical marine environment. *Coral Reefs*, 13(3), 151-159.
- Duarte, C. M., Martín, M., y Margarita, G. (1995b). Evidence of iron deficiency in seagrasses growing above carbonate sediments. *Limnology and Oceanography*, 40(6), 1153-1158.
- Enríquez, S. (2005). Light absorption efficiency and the package effect in the leaves of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine ecology progress series*, 289, 141-150. doi:10.3354/meps289141.
- Enríquez, S. (2014). Seagrass meadows as bioindicators of increases in nutrient levels. In Mumby, P. J., Flower, J., Chollet, I., Box, S. J., Bozer, Y-M, Fitzsimmons, C., Forster, J., Gill, D., Griffith-Mumby, R., Oxenford, H. A., Peterson, A. M., Stead, S. M., Turner, R. A., Townsley, P., Van Beukering, P. J. H., Booker, F. Brocke, H. J., Cabañillas-Terán, N., Canty, S. W. J., Carricart-Ganivet, J. P., Charlery, J., Dryden, C., van Duyl, F. C., Enríquez, S., den Haan, J., Iglesias-Prieto, R., Kennedy, E. V., Mahon, R., Muelle, B., Newman, S. P., Nugues, M. M., Cortéz-Núñez, J., Nurse, L. O., Paris, C. B., Petersen, D., Polunin, N. V. C., Sánchez, C., Schep, S., Steven, J. R., Vallés, H., Vermeij, M. J. A., Visser, P. M., Whittingham, E., y Williams, S. M., (2014) *Towards Reef Resilience and Sustainable Livelihoods: A handbook for Caribbean coral reef managers*. University of Exeter, Exeter. 172 pp. <http://hdl.handle.net/1893/30580>.

- Enríquez, S., y Pantoja-Reyes, N. I. (2005). Form-function analysis of the effect of canopy morphology on leaf self-shading in the seagrass *Thalassia testudinum*. *Oecologia*, 145(2), 234-242. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0111-7>.
- Enriquez, S., Agustí, S., y Duarte, C. M. (1992). Light absorption by seagrass *Posidonia oceanica* leaves. *Marine Ecology Progress Series*, 86(2), 201–204. <http://www.jstor.org/stable/24830501>.
- Enríquez, S., Agustí, S. y Duarte, C.M. Light absorption by marine macrophytes. *Oecologia*, 98, 121–129 (1994). <https://doi.org/10.1007/BF00341462>.
- Enríquez, S., Marbà, N., Duarte, C. M., Van Tussenbroek, B. I., y Reyes-Zavala, G. (2001). Effects of seagrass *Thalassia testudinum* on sediment redox. *Marine Ecology Progress Series*, 219, 149-158. <https://doi.org/10.3354/meps219149>.
- Enríquez, S., Merino, M., y Iglesias-Prieto, R. (2002). Variations in the photosynthetic performance along the leaves of the tropical seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Biology*, 140, 891-900. <https://doi.org/10.1007/s00227-001-0760-y>.
- Enríquez, S., Olivé, I., Cayabyab, N., y Hedley, J. D. (2019). Structural complexity governs seagrass acclimatization to depth with relevant consequences for meadow production, macrophyte diversity and habitat carbon storage capacity. *Scientific Reports*, 9(1), 1-14. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-51248-z>.
- Evans, G. C. (1972). *The quantitative analysis of plant growth* (Vol. 1). Univ of California Press.
- Fourqurean, J. W., Marbà, N., Duarte, C. M., Díaz-Almela, E., y Ruiz-Halpern, S. (2007). Spatial and temporal variation in the elemental and stable isotopic content of the seagrasses *Posidonia oceanica* and *Cymodocea nodosa* from the Illes Balears, Spain. *Marine Biology*, 151, 219-232.
- Gallegos, M. E., Merino, M., Marbà, N., y Duarte, C. M. (1993). Biomass and dynamics of *Thalassia testudinum* in the Mexican Caribbean: elucidating rhizome growth. *Marine Ecology Progress Series*, 185–192. www.int-res.com/articles/meps/95/m095p185.pdf.
- González-De Zayas, R., Merino-Ibarra, M., Soto-Jiménez, M. F., y Castillo-Sandoval, F. S. (2013). Biogeochemical responses to nutrient inputs in a Cuban coastal lagoon: runoff, anthropogenic, and groundwater sources, *Environmental Monitoring and Assessment*, 185, 10101-10114. <https://doi.org/10.1007/s10661-013-3316-y>.
- González-De Zayas, R., Rossi, S., Hernández-Fernández, L., Velázquez-Ochoa, R., Soares, M., Merino-Ibarra, M., Castillo-Sandoval, F. S. y Soto-Jiménez, M. F. (2020). Stable isotopes used to assess pollution impacts on coastal and marine ecosystems of Cuba and México. *Regional Studies in Marine Science*, 39, 101413. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2020.101413>.
- González-Gómez, R., Briones-Fourzán, P., Álvarez-Filip, L., y Lozano-Álvarez, E. (2018). Diversity and abundance of conspicuous macrocrustaceans on coral reefs differing in level of degradation. *PeerJ*, 6, e4922.
- Gray, J. S. Antarctic marine benthic biodiversity in a world-wide latitudinal context. *Polar Biology*, 24, 633–641 (2001). <https://doi.org/10.1007/s003000100244>.
- Hackney, J. W., y Durako, M. J. (2004). Size–frequency patterns in morphometric characteristics of the seagrass *Thalassia testudinum* reflect environmental variability. *Ecological Indicators*, 4(1), 55-71. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2003.12.001>.
- Herbert, D. A., Fourqurean, J. W. (2009). Phosphorus availability and salinity control productivity and demography of the seagrass *Thalassia testudinum* in Florida Bay. *Estuaries and Coasts*, 32, 188–201 (2009). <https://doi.org/10.1007/s12237-008-9116-x>.

- Hedley, J. D., Velázquez-Ochoa, R., y Enríquez, S. (2021). Seagrass depth distribution mirrors coastal development in the Mexican Caribbean—an automated analysis of 800 satellite images. *Frontiers in Marine Science*, 1449. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.733169>.
- Hendriks, I. E., Duarte, C. M., y Álvarez, M. (2010). Vulnerability of marine biodiversity to ocean acidification: a meta-analysis. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 86(2), 157-164. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.11.022>.
- Hoegh-Guldberg, O. (1999). Climate change, coral bleaching and the future of the world's coral reefs. *Marine and Freshwater Research*, 50, 839–866. <https://doi.org/10.1071/MF99078>.
- Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P. J., Hooten, A. J., Steneck, R. S., Greenfield, P., Gomez, E., Harvell, C. D., Sale, P. F., Edwards, A. J., Caldeira, K., Knowlton, N., Eakin, C. M., Iglesias-Prieto, R., Muthiga, N., Bradbury, R. H., Dubi, A., y Hatziolos, M. (2007). Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*, 318(5857), 1737-1742. <https://doi.org/10.1126/science.1152509>.
- Hofmann, L. C., Heiden, J., Bischof, K., y Teichberg, M. (2014). Nutrient availability affects the response of the calcifying chlorophyte *Halimeda opuntia* (L.) JV Lamouroux to low pH. *Planta*, 239, 231-242. <https://doi.org/10.1007/s00425-013-1982-1>.
- Hofmann, L. C., Bischof, K., Baggini, C., Johnson, A., Koop-Jakobsen, K., y Teichberg, M. (2015). CO₂ and inorganic nutrient enrichment affect the performance of a calcifying green alga and its noncalcifying epiphyte. *Oecologia*, 177, 1157-1169.
- Huettel, M., Berg, P., y Kostka, J. E. (2014). Benthic exchange and biogeochemical cycling in permeable sediments. *Annual Review of Marine Science*, 6:23–51. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-051413-012706>.
- Hughes, T. P. (1994). Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science*, 265(5178), 1547-1551. <https://doi.org/10.1126/science.265.5178.1547>.
- Hughes, T. P., Baird, A. H., Bellwood, D. R., Card, M., Connolly, S. R., Folke, C., Grosberg, R., Hoegh-Guldberg, O., Jackson, J. B. C., Kleypas, J., Lough, J. M., Marshall, P., Nystrom, M., Palumbi, S. R., Pandolfi, J. M., Rosen, B., y Roughgarden, J., (2003). Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science*, 301, 929–933. <https://doi.org/10.1126/science.1085046>.
- Hughes, T. P., Rodrigues, M. J., Bellwood, D. R., Ceccarelli, D., Hoegh-Guldberg, O., McCook, L., Moltschanowskyj, N., Pratchett, M. S., Steneck, R. S., y Willis, B. (2007). Phase shifts, herbivory, and the resilience of coral reefs to climate change. *Current Biology*, 17, 360–365. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2006.12.049>.
- Hughes, T. P., Graham, N. A. J., Jackson, J. B. C., Mumby, P. J., Steneck, R. S., 2010. Rising to the challenge of sustaining coral reef resilience. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 633–642. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.07.011>.
- Hughes, T. P., Barnes, M. L., Bellwood, D. R., Cinner, J. E., Cumming, G. S., Jackson, J. B., Kleypas, J., van de Leemput, I. A., Lough, J. M., Morrison, T. H., Palumbi, S. R., Van Nes, E. H., y Scheffer, M. (2017). Coral reefs in the Anthropocene. *Nature*, 546(7656), 82-90. <https://doi.org/10.1038/nature22901>.
- Hughes, T. P., Kerry, J. T., Baird, A. H., Connolly, S. R., Dietzel, A., Eakin, C. M., Heron, S. F., Hoey, A. S., Hoogenboom, M. O., Liu, G., McWilliam, M. J., Pears, R. J., Pratchett, M. S., Skirving, W. J., Stella, J. S., y Torda, G. (2018). Global warming transforms coral reef assemblages. *Nature*, 556, 492–496. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0041-2>.
- Jackson, J. B. C., Donovan, M. K., Cramer, K. L., y Lam, V. V. (2014). Status and trends of Caribbean coral reefs. GCRM. IUCN. Gland, Switzerland, 1970–2012. <https://portals.iucn.org/library/efiles/documents/2014-019.pdf>.

- Kuenen, M. M. C. E., y Debrot, A. O. (1995). A quantitative study of the seagrass and algal meadows of the Spaanse Water, Curaçao, The Netherlands Antilles. *Aquatic botany*, 51(3-4), 291-310.
- Lapointe, B. E., Tomasko, D. A., y Matzie, W. R. (1994). Eutrophication and trophic state classification of seagrass communities in the Florida Keys. *Bulletin of Marine Science*, 54(3), 696-717.
- Lapointe, B. E. (1997). Nutrient thresholds for bottom-up control of macroalgal blooms on coral reefs in Jamaica and southeast Florida. *Limnology and Oceanography*, 42(5part2), 1119-1131.
- Lapointe, B. E., Littler, M. M., y Littler, D. S. (1987). A comparison of nutrient-limited productivity in macroalgae from a Caribbean barrier reef and from a mangrove ecosystem. *Aquatic Botany*, 28(3-4), 243-255.
- Lapointe, B. E., Littler, M. M., y Littler, D. S. (1992). Nutrient availability to marine macroalgae in siliciclastic versus carbonate-rich coastal waters. *Estuaries*, 15, 75-82. <https://doi.org/10.2307/1352712>.
- Lapointe, B. E., Littler, M. M., y Littler, D. S. (1993). Modification of benthic community structure by natural eutrophication: the Belize barrier reef. In *Proceedings of the Seventh International Coral Reefs Symposium*, Guam, 1992.
- Lapointe, B. E., Tewfik, A., y Phillips, M. (2021). Macroalgae reveal nitrogen enrichment and elevated N: P ratios on the Belize Barrier Reef. *Marine Pollution Bulletin*, 171, 112686. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2021.112686>.
- Lee, K. S., y Dunton, K. H. (2000). Effects of nitrogen enrichment on biomass allocation, growth, and leaf morphology of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Ecology Progress Series*, 196, 39-48. <https://doi.org/10.3354/meps196039>.
- Legaria-Moreno, L., 2008. Análisis del efecto de la morfología foliar sobre la eficiencia de absorción de luz de las hojas del pasto marino *Thalassia testudinum*. Tesis de maestría. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. 171 pp.
- León Álvarez, D., Candelaria Silva, C. F., Hernández Almaraz, P., y León Tejera, H. (2017). Géneros de algas marinas tropicales de México I. Algas Verdes. Universidad Nacional Autónoma de México. 85 pp.
- Littler, M. M., Littler, D. S., y Lapointe, B. E. (1988). A comparison of nutrient-and light-limited photosynthesis in psammophytic versus epilithic forms of *Halimeda* (Caulerpales, Halimedaceae) from the Bahamas. *Coral Reefs*, 6, 219-225. <https://doi.org/10.1007/BF00302018>.
- Littler, D. S., Littler, M. M., Bucher, K. E., y Norris, J. N. (1989). *Marine plants of the Caribbean; a field guide from Florida to Brazil*. Smithsonian Institution Press. 264 pp.
- Littler, M. M., Littler, D. S. y Titlyanov, E. A. (1991) Comparisons of N- and P-limited productivity between high granitic islands versus low carbonate atolls in the Seychelles Archipelago: a test of the relative-dominance paradigm. *Coral Reefs*, 10, 199–209 (1991). <https://doi.org/10.1007/BF00336775>.
- López-Londoño, T., Gómez-Campo, K., Hernández-Pech, X., Enríquez, S., e Iglesias-Prieto, R. (2022). Photosynthetic usable energy explains vertical patterns of biodiversity in zooxanthellate corals. *Scientific reports*, 12(1), 20821. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-25094-5>.

- Lohr, K. E., Smith, D. J., Suggett, D. J., Nitschke, M. R., Dumbrell, A. J., Woodcock, S., y Camp, E. F. (2017). Coral community structure and recruitment in seagrass meadows. *Frontiers in Marine Science*, 4, 388. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00388>.
- Lovelock, C. E., Reef, R., Raven, J. A., y Pandolfi, J. M. (2020). Regional variation in $\delta^{13}\text{C}$ of coral reef macroalgae. *Limnology and Oceanography*, 65(10), 2291-2302. <https://doi.org/10.1594/PANGAEA.900711>.
- Marbà, N., Krause-Jensen, D., Alcoverro, T., Birk, S., Pedersen, A., Neto, J. M., Orfanidis, S., Garmendia, J. M. Muxika, I., Borja, A., Dencheva, K., y Duarte, C. M. (2013). Diversity of European seagrass indicators: patterns within and across regions. *Hydrobiologia*, 704(1), 265–278. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1403-7>.
- Martínez-Crego, B., Vergés, A., Alcoverro, T., y Romero, J. (2008). Selection of multiple seagrass indicators for environmental biomonitoring, *Marine Ecology Progress Series*, 361, 93-109. [https://doi.org/10.3354\(meps07358](https://doi.org/10.3354(meps07358).
- Martínez-Daranas, B., Alcolado, P. M., y Duarte, C. M. (2005). Leaf production and shoot dynamics of *Thalassia testudinum* by a direct census method. *Aquatic Botany*, 81(3), 213-224. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2004.12.003>.
- Mayakun, J., Kim, J. H., Lapointe, B. E., y Prathep, A. (2017). Resource allocation of *Halimeda macroloba* Decaisne in relation to nitrogen and phosphorus enrichment. *Songklanakarin Journal of Science and Technology*, 39(3), 269-273.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., y Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution*, 21(4), 178-185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>.
- Meyer, F. W., Schubert, N., Diele, K., Teichberg, M., Wild, C., y Enríquez, S. (2016). Effect of inorganic and organic carbon enrichments (DIC and DOC) on the photosynthesis and calcification rates of two calcifying green algae from a Caribbean reef lagoon. *PloS one*, 11(8), e0160268. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0160268>.
- Middelburg, J. J., y Soetaert, K. (2004). The role of sediments in shelf ecosystem dynamics. *The Sea*, 13, 353-373.
- Molina-Hernández, A. L., y van Tussenbroek, B. I. (2014). Patch dynamics and species shifts in seagrass communities under moderate and high grazing pressure by green sea turtles. *Marine Ecology Progress Series*, 517:143–157. <https://doi.org/10.3354/meps110687>.
- Morse, J. W., Zullig, J. J., Iverson, R. L., Choppin, G. R., Mucci, A., y Millero, F. J. (1987). The influence of seagrass beds on carbonate sediments in the Bahamas. *Marine Chemistry*, 22, 71–83. [https://doi: 10.1016/0304-4203\(87\)90049-1](https://doi: 10.1016/0304-4203(87)90049-1).
- Mumby, P. J. (2009). Phase shifts and the stability of macroalgal communities on Caribbean coral reefs. *Coral Reefs*, 28(3), 761–773. <https://doi.org/10.1007/s00338-009-0506-8>.
- Mutchler, T., Dunton, K. H., Townsend-Small, A., Fredriksen, S., y Rasser, M. K. (2007). Isotopic and elemental indicators of nutrient sources and status of coastal habitats in the Caribbean Sea, Yucatan Peninsula, Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 74(3), 449-457.
- Naumann, M. S., Jantzen, C., Haas, A. F., Iglesias-Prieto, R., y Wild, C. (2013). Benthic primary production budget of a Caribbean reef lagoon (Puerto Morelos, Mexico). *PLoS One*, 8(12), e82923. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082923>.
- Orfanidis, S., Dencheva, K., Nakou, K., Tsioli, S., Papatthanasiou, V., y Rosati, I. (2014). Benthic macrophyte metrics as bioindicators of water quality: towards overcoming typological boundaries and methodological tradition in Mediterranean and Black Seas. *Hydrobiologia*, 740, 61-78. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1938-x>.

- Orth, R. J., Carruthers, T. J., Dennison, W. C., Duarte, C. M., Fourqurean, J. W., Heck, K. L., y Williams, S. L. (2006). A global crisis for seagrass ecosystems. *Bioscience*, 56(12), 987-996. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[987:AGCFSE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[987:AGCFSE]2.0.CO;2).
- Pandolfi, J. M., Bradbury, R. H., Sala, E., Hughes, T. P., Bjorndal, K. A., Cooke, R. G., Mcardle, D., Mc Clenachan, L., Newman, M. J. H., Paredes, G., Warner, R. R., y Jackson, J. B. (2003). Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science*, 301(5635), 955-958. <https://doi.org/10.1126/science.1085706>.
- Pérez-Castro, M. A., 2014. Análisis morfo-funcional de la relación simbiótica esponja-cianobacteria en la distribución vertical de xestospongia muta. Tesis de maestría. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México. 54 pp.
- R Core Team. (2020). R: A language and environment for statistical computing. R. Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <http://www.r-project.org/index.html>.
- Randazzo-Eisemann, Á., Garza-Pérez, J. R., Penié-Rodríguez, I., & Figueroa-Zavala, B. (2021). 25 years of multiple stressors driving the coral-algae phase shift in Akumal, Mexico. *Ocean & Coastal Management*, 214, 10591. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2021.105917>.
- Roca, G., Alcoverro, T., Krause-Jensen, D., Balsby, T. J., Van Katwijk, M. M., Marbà, N., Santos, R., Arthur, R., Mascaró, O., Fernández-Torquemada, Y., Pérez, M., Duarte, C.M.y Romero, J. (2016). Response of seagrass indicators to shifts in environmental stressors: a global review and management synthesis. *Ecological Indicators*, 63, 310-323. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.12.007>.
- Rodríguez-Martínez, R. E., Ruíz-Rentería, F., Tussenbroek, B. V., Barba-Santos, G., Escalante-Mancera, E., Jordán-Garza, G., y Jordán-Dahlgren, E. (2010). Environmental state and tendencies of the Puerto Morelos CARICOMP site, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 58, 23-43.
- Scrosati, R. A., van Genne, B., Heaven, C. S., y Watt, C. A. (2011). Species richness and diversity in different functional groups across environmental stress gradients: a model for marine rocky shores. *Ecography*, 34(1), 151-161. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2010.06119.x>.
- Sculthorpe, C. D. (1967). *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. London. Edward Arnold Ltd. 610 pp.
- Shibata, K. (1969). Pigments and a UV-absorbing substance in corals and a blue-green alga living in the Great Barrier Reef. *Plant and Cell Physiology*, 10(2), 325-335. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a074411>.
- Silbiger, N. J., Nelson, C. E., Remple, K., Sevilla, J. K., Quinlan, Z. A., Putnam, H. M., Fox, M. D., y Donahue, M. J. (2018). Nutrient pollution disrupts key ecosystem functions on coral reefs. *Proceedings of the Royal Society B*, 285(1880), 20172718. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2718>.
- Smith, J. E., Smith, C. M., Vroom, P. S., Beach, K. L., y Miller, S. (2004). Nutrient and growth dynamics of *Halimeda tuna* on Conch Reef, Florida Keys: Possible influence of internal tides on nutrient status and physiology. *Limnology and Oceanography*, 49(6), 1923-1936. <https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.6.1923>.
- Smith, V. H., Joye, S. B., y Howarth, R. W. (2006). Eutrophication of freshwater and marine ecosystems. *Limnology and oceanography*, 51(1part2), 351-355. https://doi.org/10.4319/lo.2006.51.1_part_2.0351.
- Smith, J. E., Brainard, R., Carter, A., Grillo, S., Edwards, C., Harris, J., Lewis, L., Obura, D., Rohwer, F., Sala, E., Vroom, P. S., y Sandin, S. (2016). Re-evaluating the health of coral reef communities: baselines and evidence for human impacts across the central Pacific.

- Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences, 283(1822), 20151985. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1985>.
- Stein, A., Gerstner, K., y Kreft, H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology letters*, 17(7), 866-880. <https://doi.org/10.1111/ele.12277>.
- Teichberg, M., Fricke, A., y Bischof, K. (2013). Increased physiological performance of the calcifying green macroalga *Halimeda opuntia* in response to experimental nutrient enrichment on a Caribbean coral reef. *Aquatic Botany*, 104, 25-33. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.09.010>.
- Tomasko, D. A., y Lapointe, B. E. (1991). Productivity and biomass of *Thalassia testudinum* as related to water column nutrient availability and epiphyte levels: field observations and experimental studies. *Marine ecology progress series*, 9-17. <https://www.jstor.org/stable/24825805>.
- Touchette, B. W., y Burkholder, J. (2001). Nitrate reductase activity in a submersed marine angiosperm: controlling influences of environmental and physiological factors. *Plant Physiology and Biochemistry*, 39(7-8), 583-593. [https://doi.org/10.1016/S0981-9428\(01\)01278-5](https://doi.org/10.1016/S0981-9428(01)01278-5)
- Udy, J. W., y Dennison, W. C. (1997). Growth and physiological responses of three seagrass species to elevated sediment nutrients in Moreton Bay, Australia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 217(2), 253-277. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(97\)00060-9](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(97)00060-9).
- USEPA (United States Environmental Protection Agency). (2012). National Coastal Condition Report IV. EPA-842-R-10-003. Office of Research and Development/Office of Water. Washington, DC. https://www.epa.gov/sites/default/files/2014-10/documents/0_nccr_4_report_508_bookmarks.pdf.
- Van Katwijk, M. M., Vergeer, L. H. T., Schmitz, G. H. W., y Roelofs, J. G. M. (1997). Ammonium toxicity in eelgrass *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series*, 157, 159-173. <https://doi.org/10.3354/meps157159>.
- van Tussenbroek, B. I. (2011). Dynamics of seagrasses and associated algae in coral reef lagoons. *Hidrobiológica*, 21(3), 293-310. https://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0188-88972011000300007.
- van Tussenbroek, B. I., Cortés, J., Collin, R., Fonseca, A. C., Gayle, P. M., Guzmán, H. M., Jácome, G. E., Juman, R., Koltés, K. H., Oxenford, H. A., Rodríguez-Ramírez, A., Samper-Villareal, J., Smith, S. R., Tschirky, J. J., y Weil, E. (2014). Caribbean-wide, long-term study of seagrass beds reveals local variations, shifts in community structure and occasional collapse. *PloS one*, 9(3), e90600. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0090600>.
- van Tussenbroek, B. I., Van Katwijk, M. M., Bouma, T. J., Van der Heide, T., Govers, L. L., y Leuven, R. S. E. W. (2016). Non-native seagrass *Halophila stipulacea* forms dense mats under eutrophic conditions in the Caribbean. *Journal of Sea Research*, 115, 1-5. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2016.05.005>.
- Vásquez-Elizondo, R. M., (2016). Caracterización fisiológica de las algas coralinas (Rhodophyta): absorción de luz, fotosíntesis y calcificación, un análisis comparativo en tres morfologías. Tesis doctoral. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México. 182 pp.
- Vásquez-Elizondo, R. M., y Enríquez, S. (2016). Coralline algal physiology is more adversely affected by elevated temperature than reduced pH. *Scientific Reports*, 6(1), 1-14. <https://doi.org/10.1038/srep19030>.

- Vásquez-Elizondo, R. M., y Enriquez, S. (2017). Light absorption in coralline algae (Rhodophyta): a morphological and functional approach to understanding species distribution in a coral reef lagoon. *Frontiers in Marine Science*, 4, 297. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00297>.
- Vásquez-Elizondo, R. M., Legaria-Moreno, L., Pérez-Castro, M. Á., Krämer, W. E., Scheufen, T., Iglesias-Prieto, R., y Enriquez, S. (2017). Absorbance determinations on multicellular tissues. *Photosynthesis research*, 132, 311-324. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00297>.
- Viana, I. G., Moreira-Saporiti, A., y Teichberg, M. (2020). Species-specific trait responses of three tropical seagrasses to multiple stressors: the case of increasing temperature and nutrient enrichment. *Frontiers in plant science*, 11, 571363. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.571363>.
- Victoria-Salazar, I., González, E. J., Meave, J. A., Ruiz-Zárate, M. Á., & Hernández-Arana, H. A. (2023). Stories told by corals, algae, and sea-urchins in a Mesoamerican coral reef: degradation trumps succession. *PeerJ*, 11, e14680. <https://doi.org/10.7717/peerj.14680>.
- Watson, D. J. (1947). Comparative physiological studies on the growth of field crops: I. Variation in net assimilation rate and leaf area between species and varieties, and within and between years. *Annals of Botany*, 11(41), 41-76.
- Waycott, M., Duarte, C. M., Carruthers, T. J., Orth, R. J., Dennison, W. C., Olyarnik, S., Calladine, A., Fourqurean J. W., Heck, K. L., Hughes, A. R., Kendrick, G. A., Kenworthy, W., J., Short, F. T., y Williams, S. L. (2009). Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(30), 12377-12381. <https://doi.org/10.1073/pnas.0905620106>.
- Westoby, M., Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A., y Wright, I. J. (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual review of ecology and systematics*, 33(1), 125-159. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150452>.
- Williams, G. J., Graham, N. A., Jouffray, J. B., Norström, A. V., Nyström, M., Gove, J. M., Heenan, A., y Wedding, L. M. (2019). Coral reef ecology in the Anthropocene. *Functional Ecology*, 33(6), 1014-1022. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13290>.
- Wouters, N., Dakos V., Edwards M., Serafim M. P., Valayer P. J., y Cabral H. N., (2015). Evidencing a regime shift in the North Sea using early-warning signals as indicators of critical transitions. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 152, 65-72. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2014.10.017>.
- Zuñiga-Rios, D., Vásquez-Elizondo, R. M., Caamal, E., y Robledo, D. (2021). Photosynthetic responses of *Halimeda scabra* (Chlorophyta, Bryopsidales) to interactive effects of temperature, pH, and nutrients and its carbon pathways. *PeerJ*, 9, e10958. <https://doi.org/10.7717/peerj.10958>.

4. Capítulo 4: Respuesta de la pradera marina de *Thalassia testudinum* al incremento de la fertilidad en el hábitat. Fases del proceso de eutrofización y bioindicadores ambientales

Capítulo 4: Respuesta de la pradera marina de *Thalassia testudinum* al incremento de la fertilidad en el hábitat. Fases del proceso de eutrofización y bioindicadores ambientales

Resumen:

Los cambios en las abundancias relativas de las especies dominantes de la comunidad de macrófitas de la pradera marina de *Thalassia testudinum*, así como de otros descriptores morfológicos, han sido asociados con el incremento de la disponibilidad de nutrientes en el hábitat arrecifal. El objetivo de este capítulo fue caracterizar la transformación que sufre la pradera marina en respuesta al incremento de nutrientes, identificando diferentes fases y diferentes bioindicadores específicos para cada fase. Además, se examinó también la variabilidad asociada al gradiente de profundidad que impone un máximo de biomasa o de área foliar a la comunidad de macrófitas, y en especial a *T. testudinum*, por lo que los cambios inducidos también deberían estar regulados por esta restricción funcional (autosombra de luz dentro del dosel). Los resultados revelaron que de las especies de la comunidad examinadas, *T. testudinum*, fue la especie con mayor capacidad para explicar los cambios de la pradera inducidos por el incremento de la disponibilidad de nutrientes, seguido de los cambios relativos en la abundancia de especies con capacidad de calcificar. Se identificaron tres atributos en *T. testudinum*: LAR, LAI y el tamaño del haz normalizado al área como los de mayor potencial para ser utilizados como bioindicadores de la respuesta de la pradera al enriquecimiento de nutrientes. Esta respuesta de la especie constructora de hábitat representa ajustes morfológicos asociados a cambios en la asignación de recursos, ya que se observó una disminución de biomasa subterránea y un aumento progresivo del tamaño del captador de luz (área foliar total). Dos parámetros ambientales (la concentración de nitrógeno inorgánico disuelto [NID] en la columna de agua y la materia orgánica en el sedimentos) se habían identificado en el Capítulo 2 como potenciales indicadores del gradiente de fertilidad. En este capítulo se examinó su capacidad explicativa de los cambios de la comunidad que se habían descrito en el Capítulo 3, para evaluar si era posible describir la trayectoria transicional de las diferentes fases que definirían el proceso de transformación del hábitat inducido por el incremento de la fertilidad. Se pudieron identificar cuatro fases de cambio,

siendo *T. testudinum*, *Halimeda* spp. y *Neogoniolithon* los taxones con mayor capacidad explicativa de los cambios en la comunidad. En una primera fase (I), en la que se mantiene todavía el estado oligotrófico de la laguna arrecifal, dominaría en la comunidad de macrófitas la especie constructora de hábitat, el pasto marino *T. testudinum*, que iría ganando en extensión y tamaño. En la siguiente fase (II), las algas calcificadoras irían adquiriendo dominancia, aunque se encontraron dos posibles estados alternativos, uno en el que dominarían los rodolitos (*Neogoniolithon* sp.) y otro en el que el género *Halimeda*, especialmente la especie *H. incrassata*, sería el grupo dominante. En una tercera fase (III), *T. testudinum* cambia su morfotipo, alcanzando valores anómalos de LAI para ambientes oligotróficos (por encima del modelo documentado por Enríquez *et al.*, 2019), y un gran tamaño de haz. Los rodolitos sufren una fuerte reducción hasta casi desaparecer, pero no *Halimeda* spp. que esta última mantiene su dominancia en la comunidad (en peso). En la última fase (IV) documentada en este estudio, que ya representaría un estado avanzado del proceso de eutrofización, nuevamente domina *T. testudinum*, pero esta especie empieza a experimentar una reducción significativa en su tamaño de haz y en los valores de LAI con respecto a la fase anterior. Los cambios morfológicos que se pudieron identificar en *T. testudinum* con mayor potencial para ser utilizados como posibles indicadores de respuesta a la fertilidad se asociaron principalmente al área foliar: LAR, LAI y el tamaño del haz. El análisis comparativo también permitió documentar otro valor máximo de LAI con la profundidad en condiciones de no limitación de nutrientes, para el máximo de colonización de *T. testudinum*, por lo que el modelo descrito por Enríquez *et al.*, (2019) explicaría la colonización máxima en ambientes oligotróficos.

4.1 Introducción

Las comunidades de macrófitas bentónicas de las praderas marinas de *Thalassia testudinum* se desarrollan en las costas del mar Caribe, en las lagunas arrecifales someras y oligotróficas (Cortés *et al.*, 2019) y están bien representadas en el Caribe mexicano (Enríquez y Pantoja-Reyes, 2005; Medina-Gómez *et al.* 2016; Enríquez *et al.*, 2019). Estas comunidades vegetales proporcionan hábitat, refugio y fuentes de alimento para una diversidad de especies asociadas a los ambientes arrecifales (Larkum *et al.*, 2006; Orth *et al.*, 2006; Molina-Hernández y van Tussenbroek, 2014) y están constituidas por una diversidad de especies de macroalgas calcificadoras, algas carnosas y otras especies de fanerógamas marinas (Littler *et al.*, 1989; Alcolado, 1990; Haas *et al.*, 2010). La pradera marina también contribuye al mantenimiento de la transparencia y calidad del agua de la laguna arrecifal al estabilizar los sedimentos y participar activamente en los ciclos biogeoquímicos de nutrientes (Iizumi y Hattori, 1982; Caffrey y Kemp, 1990; Hemminga y Duarte, 2000). Las diferentes especies de la comunidad de macrófitas incorporan diferencialmente los nutrientes del medio o de los sedimentos en forma de biomasa vegetal, mediante el proceso de fotosíntesis (Cornelisen y Thomas, 2004; Waycott *et al.*, 2005; De Boer, 2007; McGlathery, 2007). Los cambios en la temperatura del agua y en la disponibilidad ambiental de luz, además de los cambios en la disponibilidad de nutrientes, modulan la composición y las abundancias relativas de la comunidad de macrófitas bentónicas (Fong y Fong, 2018). Estos cambios estructurales en la pradera, además de las características específicas de la especie constructora de hábitat, pueden condicionar cambios funcionales importantes que afecten, por ejemplo, a su papel como estabilizadores del hábitat (Mellors *et al.*, 2002; Enríquez *et al.*, 2019), como refugio o alimento para diferentes comunidades de peces (Zarco-Perelló y Enríquez, 2019), o como filtros verdes (Mellors *et al.*, 2002). En ese sentido, los cambios en las comunidades de macrófitas del bentos de los ecosistemas costeros podrían servir de bioindicadores del impacto de los fuertes aumentos de los flujos de nutrientes y materia orgánica que entran a los ecosistemas costeros asociados al incremento de la presión antropogénica en todo el nivel planeta (Rabalais *et al.*, 2009; Howarth *et al.*, 2011), y mucho antes de que el impacto ambiental se observe como deterioro en la calidad del agua y del sedimento, o fuertes pérdidas de biodiversidad. Se han reportado entradas fuertes de nutrientes con anterioridad

en el Caribe mexicano (Hernández-Terrones *et al.*, 2011) y también se confirmaron en el **Capítulo 2** de este estudio. También se reportaron importantes cambios en la comunidad de macrófitas de las praderas en el **Capítulo 3**, tanto a nivel de la especie constructora de hábitat como a nivel de toda la comunidad o de especies representativas de los cambios que experimenta la comunidad. Los cambios más importantes que se han documentado en las comunidades de macrófitas del bentos suelen ser consecuencia de la disminución de la luz por la reducción de la calidad del agua (Dennison *et al.*, 1993; Leoni *et al.*, 2008; Collier *et al.*, 2016), pero no se ha podido documentar todavía cuáles son los inducidos específicamente por el aumento de la disponibilidad de nutrientes (“bottom-up” control), o el efecto de los herbívoros (“top-down” control; Lapointe *et al.*, 1997). Es más, la conclusión a la que se ha llegado es que estos ecosistemas son lo suficientemente complejos como para que ninguna de las dos opciones explique completamente su respuesta a la variabilidad ambiental (Olsen y Valiela, 2010; Fox *et al.*, 2010). Por otro lado, también se ha documentado que las comunidades vegetales experimentan cambios no lineales, apenas perceptibles en las primeras fases pero que pueden conducir a cambios abruptos repentinos en etapas posteriores (Andersen *et al.*, 2008).

Los programas de monitoreo de las condiciones ambientales y del estado de las comunidades biológicas implementados desde hace décadas (USEPA, 2012; Orfanidis *et al.*, 2014) están aportando información muy útil para entender los cambios en las comunidades de los ecosistemas a corto, medio y largo plazo. Esta información no sólo es útil para poder realizar un mejor manejo de los ecosistemas costeros, sino también para entender los procesos que rigen sus transformaciones. En la ecoregión del mar Caribe, donde está incluido México, CARICOMP es el programa y la red de monitoreo de los sistemas arrecifales más antiguo, pues está funcionando desde 1992 (Zieman *et al.*, 1997; Cortés *et al.*, 2019), y desde entonces han caracterizado la variabilidad temporal y espacial de las praderas marinas. Desafortunadamente, no se ha podido establecer una asociación clara entre la variabilidad documentada y el incremento de la disponibilidad de nutrientes en el ambiente (van Tussenbroek *et al.*, 2014). Estos estudios de monitoreo de monitoreo ambiental han dado quizás más peso al efecto modulador de los herbívoros (“bottom-up” control). A pesar de toda esta incertidumbre, desde la década de 1990, estos mismos programas reconocen la utilidad de las macrófitas bentónicas para reflejar las condiciones ambientales del hábitat,

mejor que la que podrían ofrecer otros organismos bentónicos y sésiles (Zieman *et al.*, 1997). Su rápida respuesta al enriquecimiento de nutrientes es una de las razones, la cual se refleja inicialmente en cambios en su biomasa relativa y en el contenido elemental de nutrientes que integran en sus tejidos (Lapointe *et al.*, 1992; González-de Zayas *et al.*, 2020). En el **Capítulo 3**, sin embargo, pude documentar que no todas las especies de la comunidad podrían ser buenas indicadoras de estos cambios. La variabilidad de respuestas que pueden observarse entre especies de una misma comunidad de macrófitas ya había sido reconocida antes (González-de Zayas *et al.*, 2020). Además, algunas especies responden rápidamente al ambiente y otras muestran respuestas más lentas al cambio de las condiciones ambientales (McGlathery *et al.*, 2007; Martínez-Crego *et al.*, 2008). Toda esta variabilidad afecta y reduce la utilidad de la información que se registra en los programas de monitoreo, que requieren de un diseño y selección de variables en común que permita evaluar la respuesta de las comunidades biológicas al ambiente. Como se mostró en los capítulos anteriores, los cambios relevantes pueden encontrarse en distintos niveles de organización biológica, y deben ir acompañados para su correcta identificación de la caracterización (monitoreo) de factores abióticos clave como las concentraciones de nutrientes del medio (Marbá *et al.*, 2013; Martínez-Crego *et al.*, 2008). El mismo avance del proceso de eutrofización provoca cambios en la respuesta de las macrófitas al enriquecimiento de nutrientes, pues una misma especie puede responder de forma distinta en las primeras etapas del proceso de fertilización, cuando los nutrientes son limitantes en el ambiente, que en un estado avanzado, cuando ya no lo son (Lee y Dunton, 2000; Ferdie y Fourqurean, 2004, Thomsen *et al.*, 2022).

Un elemento crítico para un buen diagnóstico de la condición del hábitat es contar con una referencia o línea de base del estado casi natural del ecosistema, antes de la influencia humana. Desafortunadamente, para la mayoría de los ecosistemas del planeta, incluyendo los arrecifales, se carece de esta información (Bruno *et al.*, 2014; Eddy *et al.*, 2018; Melo-Merino *et al.*, 2022). Como alternativa, los datos históricos disponibles en cada localidad pueden proporcionar descripciones útiles de las transformaciones que ha ido experimentado el hábitat, aunque los parámetros considerados o los métodos utilizados en estas caracterizaciones pueden diferir y complicar la capacidad de integrar esta información.

Por último, otra dificultad que reduce la capacidad en los programas de monitoreo para detectar cambios estructurales en el hábitat como respuesta a los cambios ambientales,

tróficos o de otra naturaleza, es la identificación de cambios asociados a gradientes ambientales que podrían interferir en el análisis. Las praderas de *T. testudinum* situadas a profundidades por encima de 2.5 m, experimentan cambios estructurales muy relevantes (Enríquez *et al.*, 2019) como respuesta a los cambios en la disponibilidad de la luz (e.g., cambios en el LAI y en el tamaño del haz normalizado por área, y también en la comunidad de macrófitas como resultado del fuerte incremento de la autosombreado dentro del dosel de la pradera), que podrían interferir con el análisis de los cambios en respuesta al incremento de nutrientes, el objetivo prioritario de este estudio. Es más, en un reciente estudio se documentó que los cambios en la disponibilidad de luz de la columna de agua, los cuales dependen de la profundidad y de las propiedades ópticas de la columna de agua, están fuertemente asociados con el patrón de variación de la biodiversidad de corales simbióticos en los arrecifes de coral de todo el planeta (López-Londoño *et al.*, 2021).

El objetivo de este capítulo es integrar la información generada en los capítulos anteriores con el fin de evaluar la posibilidad de establecer un modelo interpretativo de los cambios que experimenta la pradera marina de *Thalassia testudinum* en respuesta al aumento de la disponibilidad de nutrientes, identificando diferentes fases de transformación de la pradera y un conjunto de indicadores para cada fase. La identificación de los descriptores y las especies con la mayor capacidad de explicar la transformación que va experimentando la comunidad de macrófitas bentónicas en respuesta a la fertilización del hábitat nos permitiría reconocer también procesos clave determinantes de muchos de estos cambios (respuesta diferencial entre especies al incremento de nutrientes) o asociados también a posibles interacciones entre especies (facilitación/ competencia).

4.2 Material y método

Se realizó un análisis integrador de la base de datos que se había generado en los Capítulos I y II con las descripciones de las condiciones tróficas ambientales y de los cambios estructurales de la comunidad de macrófitas de la pradera marina, además de descriptores morfológicos específicos de *T. testudinum* y de otras especies dominantes de la comunidad. La mayor parte de la base de datos se derivó del trabajo de campo realizado en el periodo 2016-2018 en las costas del Caribe mexicano, pero también se incorporaron al análisis comparativo datos de descripciones previas realizadas en periodos anteriores en el laboratorio de fotobiología del ICMyL-UNAM UASA-Puerto Morelos para las mismas localidades, y datos de la literatura para las mismas especies y parámetros documentados para otras localidades del Caribe en diferentes periodos.

Se utilizaron ANOVAs de dos vías y pruebas post-hoc de Tukey para determinar el efecto de los cambios en el nitrógeno inorgánico disuelto (NID) y del fósforo inorgánico disuelto (PID) en los dos reservorios caracterizados, la columna de agua y el agua intersticial de los sedimentos, sobre los rasgos morfológicos de la especie constructora de hábitat, *T. testudinum*. Para describir las relaciones cuantitativas continuas entre los cambios de las concentraciones de nutrientes y del contenido de materia orgánica en los sedimentos con algunos de los cambios observados en los parámetros morfológicos de *T. testudinum* (e.g., densidad de haces, biomasa por encima del sedimento, tamaño del haz normalizado por área y peso, LAI, LAR), así como de la biomasa total de la comunidad, se utilizaron modelos lineales y no lineales (ajustes a funciones potencia). Asimismo, se utilizaron funciones exponenciales, para describir la variación con la profundidad del Índice de Área Foliar (LAI) de *T. testudinum* en la condición de máxima colonización del bentos por esta especie, tanto en condiciones oligotróficas como en condiciones de no limitación por nutrientes. Finalmente, se utilizaron ANOVAs de una vía para comparar las concentraciones de nutrientes en el ambiente y en el contenido de materia orgánica de los sedimentos, entre dos grupos de praderas caracterizadas en el periodo 2016-2018 a las que se había documentado un valor de LAI ajustado al modelo documentado por Enríquez *et al.* (2019) para condiciones oligotróficas, y otras que mostraron valores por encima de ese modelo.

Utilizando el modelo documentado en Enríquez y Pantoja-Reyes (2005) para estimar la variación del coeficiente de atenuación de luz (K_d ; m^{-1}) dentro del dosel de la pradera de *T. testudinum* en función de sus cambios morfológicos, se estimaron los K_d dentro del dosel de la pradera de acuerdo con la siguiente ecuación:

$$K_d (m^{-1}) \text{ dosel} = 0.0029 \pm 0.0009 * \text{densidad de haces (\# haces } m^{-2}) + 0.00014 \pm 0.00003 * \text{densidad de haces (\# haces } m^{-2}) * \text{tamaño del haz (cm}^2 \text{ haz}^{-1}).$$

Todos los análisis se realizaron utilizando el software R (R Core Team, 2020) y el software Kaleidagraph.

4.3 Resultados y discusión

4.3.1 Variación del morfotipo de *Thalassia testudinum* a lo largo de un gradiente ambiental de eutrofización en el Caribe mexicano

El análisis comparativo de la asociación entre la condición trófica de las praderas de fanerógamas marinas descritas en el **Capítulo 2** y los atributos estructurales de *Thalassia testudinum* permitieron identificar algunas variables con mayor valor informativo para ser utilizados como bioindicadores de cambios en el hábitat (**Cuadro 1**). Los rasgos de *T. testudinum* mejor asociados con el incremento en las concentraciones de NID en la columna de agua y en el agua intersticial del sedimento, que fueron los parámetros ambientales que en el **Capítulo 2** se identificaron como los mejores descriptores del gradiente ambiental de enriquecimiento de nutrientes, fueron los siguientes: la variación de LAR, de la biomasa por encima del sedimento, de LAI y del tamaño del haz normalizado por área foliar (**Cuadro 1, Figura 1A-D**). La variación de NID en el agua intersticial del sedimento explicó entre el 30% y el 70% de la variabilidad estructural de *T. testudinum*, es decir, un 10.7 ± 0.05 % más que la explicada por la concentración de nitrógeno (NID) en la columna de agua. Estos resultados indican que el incremento del área foliar es el parámetro que más claramente responde al enriquecimiento de nutrientes en el ambiente. Este aumento se produce fundamentalmente por un incremento del crecimiento vertical del haz (tamaño del haz), ya que no se observaron cambios significativos en el número de haces, y una disminución de la biomasa por debajo del sedimento. Las fanerógamas marinas son capaces de incorporar nutrientes de ambos reservorios, columna de agua y agua intersticial del sedimento. Por lo tanto, un incremento en la concentración de nutrientes en el sedimento reduce la necesidad de extender la biomasa

de raíces, las cuales absorben preferentemente amonio, mientras que las hojas son capaces de absorber tanto nitratos como amonio en la columna de agua (Tomasko y Lapointe 1991; Lee y Dunton, 1999; Cornelissen *et al.*, 2004). El incremento de LAR, por tanto, asociado al incremento de nutrientes respondería en principio a los cambios en la asignación de biomasa de la planta, la cual reduciría la asignación hacia las estructuras subterráneas en beneficio de la biomasa y área foliar. Este cambio en el morfotipo explicaría también el incremento del tamaño del haz y de LAI asociados a los incrementos de nitrógeno en el ambiente.

El LAR y el tamaño del haz fueron también los atributos de *T. testudinum* mejor explicados por el incremento ambiental de fósforo (**Cuadro 1**). En consistencia con lo observado para el nitrógeno, la concentración de fósforo en el agua intersticial del sedimento también explicó un mayor porcentaje de la variación de LAR que la concentración de la columna de agua (48% vs. 31%, respectivamente). Con respecto al tamaño del haz, se encontraron diferencias interesantes entre los dos reservorios de fósforo, ya que el PID del sedimento explicó el 16% de la variación del tamaño del haz normalizada a área, aunque su capacidad explicativa de la variación de este mismo parámetro normalizado a peso fue despreciable (**Cuadro 1**). Por otro lado, el PID de la columna de agua explicó el 14% de la variabilidad del tamaño del haz normalizado a peso y tampoco explicó la variabilidad del tamaño del haz normalizado al área (**Tabla 1**). Con respecto al otro parámetro propuesto en el Capítulo 1 como proxy ambiental del enriquecimiento de nutrientes, la variación del contenido de materia orgánica del sedimento (%MO), en este análisis también se encontraron asociaciones significativas con los descriptores de área foliar, LAR, LAI y el tamaño del haz normalizado a área, además de con la biomasa foliar por encima del sedimento. Estas asociaciones fueron capaces de explicar un porcentaje significativo de su variabilidad (**Cuadro 1**), especialmente para la variabilidad de LAR, que fue el atributo mejor explicado por los cambios en %MO (65%; **Figura 1 E-H**).

Los resultados de este análisis comparativo concuerdan con diversos estudios experimentales y de campo que han documentado un importante vínculo entre el incremento en la disponibilidad ambiental de nutrientes y el aumento en el tamaño de los haces para distintas especies de fanerógamas marinas, incluyendo *Thalassia testudinum*, así como un aumento de la biomasa por encima del sedimento y de la producción de hojas (Udy *et al.*, 1999; Lee y Dunton, 1999; Leoni *et al.*, 2006; Heber y Fourqurean, 2008; Darnell y Dunton,

2017). Sin embargo, a pesar del alto valor informativo detectado en este estudio para atributos como el LAI y el LAR, estos dos descriptores apenas son utilizados en estudios de ecología marina, por lo que una conclusión importante de este análisis comparativo es la sugerencia de incrementar su uso, especialmente en el monitoreo del impacto del enriquecimiento de nutrientes en praderas marinas.

Otros atributos como la densidad de haces, la biomasa subterránea y el área foliar específica (SLA) no mostraron ninguna asociación significativa con la variación de la concentración de nutrientes en el ambiente, columna de agua o sedimento, ni con los cambios en el contenido de la materia orgánica del sedimento. Originalmente, se esperaba que hubiera un incremento en los valores del área específica foliar (SLA) en función del enriquecimiento de nutrientes dado que es un atributo que puede reflejar distintas estrategias para la adquisición de recursos, especialmente por incrementos en la disponibilidad de nutrientes (Liu *et al.*, 2021, 2022). Además, es un atributo que se asocia fuertemente con las tasas relativas de crecimiento (RGR, Poorter y Remkes, 1990) y con la productividad (Poorter y Jong, 1999). Estos resultados sugieren que *T. testudinum* experimenta cambios más fuertes asociados con la asignación de recursos a nivel de la planta completa (LAR) que a nivel de sus hojas (SLA) en función del enriquecimiento de nutrientes. Asimismo, también se esperaba una reducción en la densidad de haces, como ha sido reportado en praderas de Florida (Fourqurean *et al.*, 1995).

Por otro lado, utilizando un ANOVA de dos vías para evaluar la interacción entre las concentraciones de nitrógeno y de fósforo sobre la variación de los atributos estructurales de *T. testudinum*, tanto para la columna de agua como para las concentraciones de nutrientes acumulados en los sedimentos (**Anexo 1**), se encontró que la densidad de haces y el tamaño del haz (por área) fueron los únicos atributos de *Thalassia testudinum* que mostraron un efecto significativo de la interacción entre las concentraciones de nitrógeno y fósforo, NID y PID, en el agua intersticial de los sedimentos (**Anexo 1**). Esta interacción es fundamental para el incremento de LAI, por lo que este resultado sugiere que el incremento de LAI está fundamentalmente regulado por el aumento ambiental de la disponibilidad de los dos nutrientes.

Cuadro 1. Parámetros de la ecuación, coeficiente de determinación- R^2 y probabilidad asociada de los modelos que describen las asociaciones de variación (regresiones lineales y no lineales-*power funcion*) entre los atributos estructurales de *Thalassia testudinum* y las concentraciones de nitrógeno NID y fósforo, PID de la columna de agua, del agua intersticial de los sedimentos y del contenido de materia orgánica del sedimento, respectivamente.

Atributo (Y, X)	Ecuación	R^2	P	N
Concentración de nutrientes en la columna de agua				
Biomasa por encima del sedimento vs. NID	$Y = 50.165 + 2.3827x$	0.28	0.01	36
Densidad de haces vs. NID	$Y = 626.8 * x^{(-0.0747)}$	0.09	0.20	36
Tamaño del haz por área vs. NID	$Y = 19.746 * x^{(0.16548)}$	0.21	0.01	36
Tamaño del haz por peso vs. NID	$Y = 0.1414 + 0.00233x$	0.13	0.02	36
LAI vs. NID	$Y = 0.795 * x^{(0.2414)}$	0.20	0.001	36
LAR vs. NID	$Y = 12.313 + 0.71855x$	0.65	0.001	16
Biomasa por encima del sedimento vs. PID	$Y = 34.29 + 72.431x$	0.18	0.001	36
Densidad de haces vs. PID	$Y = 592.82 - 48.262x$	0.004	0.70	36
Tamaño del haz por área vs. PID	$Y = 31.625 * x^{(0.188)}$	0.01	0.10	36
Tamaño del haz por peso vs. PID	$Y = 0.1042 * x^{(0.3521)}$	0.14	0.02	35
LAI vs. PID	$Y = 0.869 + 0.953x$	0.09	0.07	36
LAR vs. PID	$Y = 9.90 + 17.123x$	0.31	0.02	16
Concentración de nutrientes en el agua intersticial de los sedimentos				
Biomasa por encima del sedimento vs. NID	$Y = 53.791 + 1.8385x$	0.43	0.001	32
Densidad de haces vs. NID	$Y = 569.31 - 0.009x$	0.001	0.9	32
Tamaño del haz por área vs. NID	$Y = 17.101 * x^{(0.2025)}$	0.30	0.01	32
Tamaño del haz por peso vs. NID	$Y = 0.1612 + 0.0012x$	0.09	0.07	32
LAI vs. NID	$Y = 0.6608 * x^{(2925)}$	0.34	0.001	32
LAR vs. NID	$Y = 10.422 * x^{(276)}$	0.70	0.001	16
Biomasa por encima del sedimento vs. PID	$Y = 91.528 * x^{(0.6165)}$	0.18	0.01	32
Densidad de haces vs. PID	$Y = 742.24 - 191.24x$	0.08	0.10	32
Tamaño del haz por área vs. PID	$Y = 31.25 * x^{(0.49022)}$	0.16	0.01	32
Tamaño del haz por peso vs. PID	$Y = 0.126 + 0.0658x$	0.09	0.05	32
LAI vs. PID	$Y = 1.5407 * x^{(0.5584)}$	0.12	0.05	32
LAR vs. PID	$Y = 4.663 + 20.498x$	0.48	0.01	15
Contenido de materia orgánica en sedimentos				
Biomasa por encima del sedimento vs. OM%	$Y = 49.536 + 11.715x$	0.26	p<0.001	32
Densidad de haces vs. OM%	$Y = 571.08 * x^{(-0.0884)}$	0.02	p=0.05	32
Tamaño del haz por área vs. OM%	$Y = 21.38 * x^{(0.28)}$	0.24	p<0.01	32
Tamaño del haz por peso vs. OM%	$Y = 0.1795 * x^{(0.0278)}$	0.005	p>0.05	32
LAI vs. OM%	$Y = 0.906 * x^{(0.4094)}$	0.25	p<0.002	32
LAR vs. OM%	$Y = 6.641 + 4.562x$	0.65	p<0.001	15

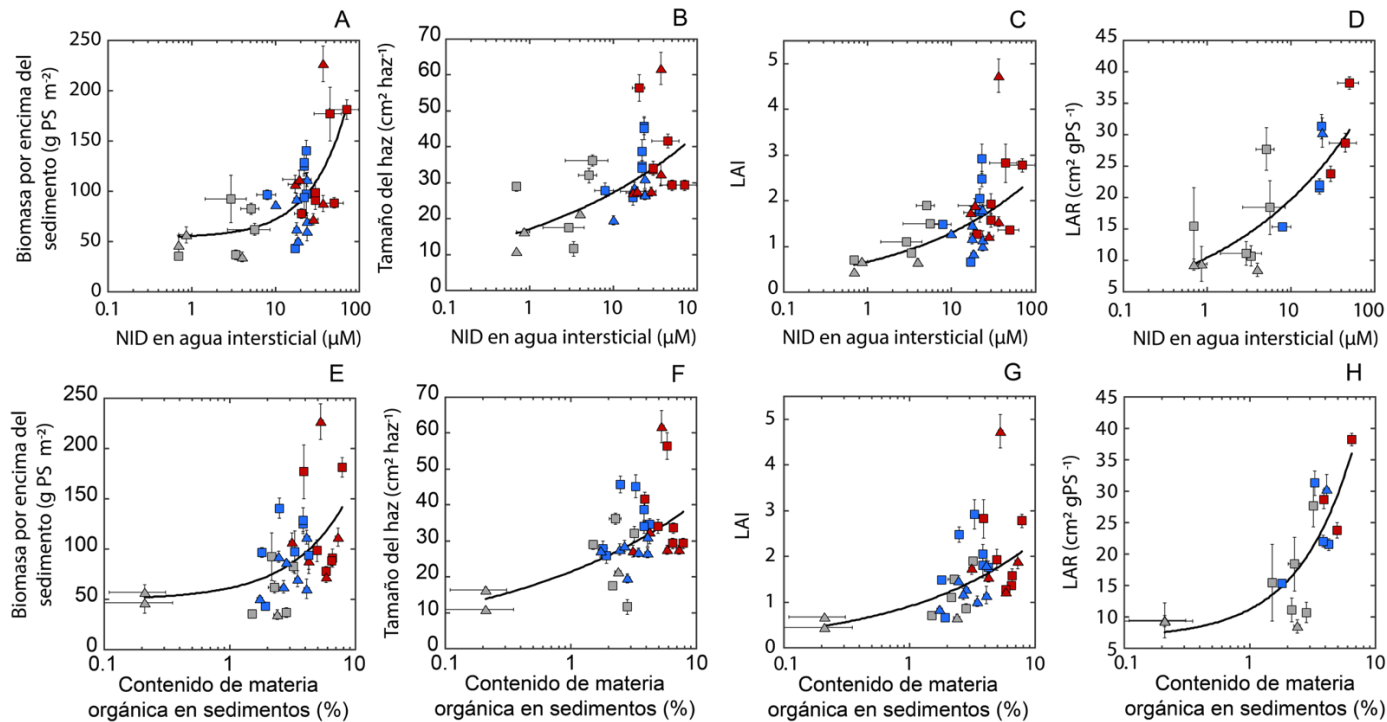


Figura 1. Relaciones funcionales entre atributos morfológicos de *Thalassia testudinum* y los cambios en la disponibilidad ambiental de nitrógeno, NID (μM), en el agua intersticial del sedimento y cambios en el contenido de materia orgánica de los sedimentos. (A) Variabilidad de la biomasa foliar de *T. testudinum* por encima del sedimento, la línea negra continua describe un modelo lineal ($R^2 = 0.44$; $p < 0.01$). (B) Variabilidad del tamaño del haz normalizado a área, la línea negra continua describe un modelo de ajuste no lineal ($R^2 = 0.18$; $p < 0.01$). (C) Variabilidad del Índice del Área Foliar, LAI, la línea negra continua describe un modelo de ajuste no lineal ($R^2 = 0.32$; $p < 0.01$). (D) Variabilidad del Cociente del Área Foliar, LAR, la línea negra continua describe un modelo de ajuste no lineal ($R^2 = 0.68$; $p < 0.01$). (E) Variabilidad de la biomasa por encima del sedimento, la línea negra continua describe un modelo lineal ($R^2 = 0.26$; $p < 0.01$); (F) tamaño del haz por área, la línea negra continua describe un modelo de ajuste no lineal ($R^2 = 0.24$; $p < 0.01$); (G) Variabilidad del Índice del Área Foliar, LAI, la línea continua negra describe un modelo de ajuste no lineal ($R^2 = 0.25$; $p < 0.01$) y (H) Variabilidad del Cociente del Área Foliar, LAR, la línea continua negra describe un modelo de ajuste lineal ($R^2 = 0.65$; $p < 0.01$).

Los símbolos denotan la zonación de las praderas descritas, triángulos= arrecife posterior y cuadrados= media laguna. El color de los símbolos indica el periodo de muestreo y la región: rojo para el norte en 2016-18; azul para el sur en 2016-18; gris claro para praderas muestreadas el norte en el periodo 1999-2002.

Al aumentar el número de observaciones para estas asociaciones de variación con valores de estos parámetros documentados en la literatura, se encontró que la capacidad explicativa del gradiente de la disponibilidad de nutrientes en la columna de agua sobre los cambios morfológicos de *Thalassia testudinum* se incrementó significativamente. La disponibilidad de nitrógeno (NID) explicó mejor la variabilidad de la biomasa por encima del sedimento (de 28% a 35%), y también de LAI (de 20% a 31%) (Tabla 2, Figura 2). Con respecto al fósforo inorgánico disuelto (PID), este análisis también reveló nuevas asociaciones significativas con la densidad de haces y con LAI que no se habían observado en la anterior base de datos, que alcanzaron a explicar el 18% y 21%, respectivamente, de la variabilidad de cada parámetro (Tabla 2, Figura 2).

Cuadro 2. Parámetros de la ecuación, coeficiente de determinación- R^2 y probabilidad asociada de los modelos que describen la asociación lineal y no lineal entre los descriptores estructurales de *T. testudinum* y las concentraciones de NID y PID en la columna de agua de este estudio con datos de la literatura.

Atributo (Y, X)	Ecuación	R^2	P	n=	Referencia
Nutrientes en columna de agua					
Biomasa por encima del sedimento vs. NID	Y= 50.165 + 2.3827x	0.28	0.01	36	(Este estudio)
	Y=48.75 * x [^] (0.22)	0.35	0.001	44	a
LAI vs NID	Y=0.795* x [^] (0.2414)	0.20	0.001	36	(Este estudio)
	Y=0.85* x [^] (0.216)	0.31	≤ 0.05	43	a
Biomasa por encima del sedimento vs. PID	Y= 34.29 + 72.431x	0.18	0.001	36	(Este estudio)
	Y= 33.635 + 76.207x	0.34	≤ 0.05	43	a
Densidad de haces vs. PID	Y= 592.82 – 48.262x	0.004	> 0.70	36	(Este estudio)
	Y= 549.89* x [^] (0.238)	0.18	< 0.05	45	a, b, c
LAI vs. PID	Y= 1.5407* x [^] (0.5584)	0.12	> 0.05	32	(Este estudio)
	Y= 0.7283 +1.1282x	0.21	0.01	43	a

Referencias: a= Tomasko y Lapointe (1991); b= Carruthers *et al.*, (2005); c = Bustamante-López *et al.*, (2018).

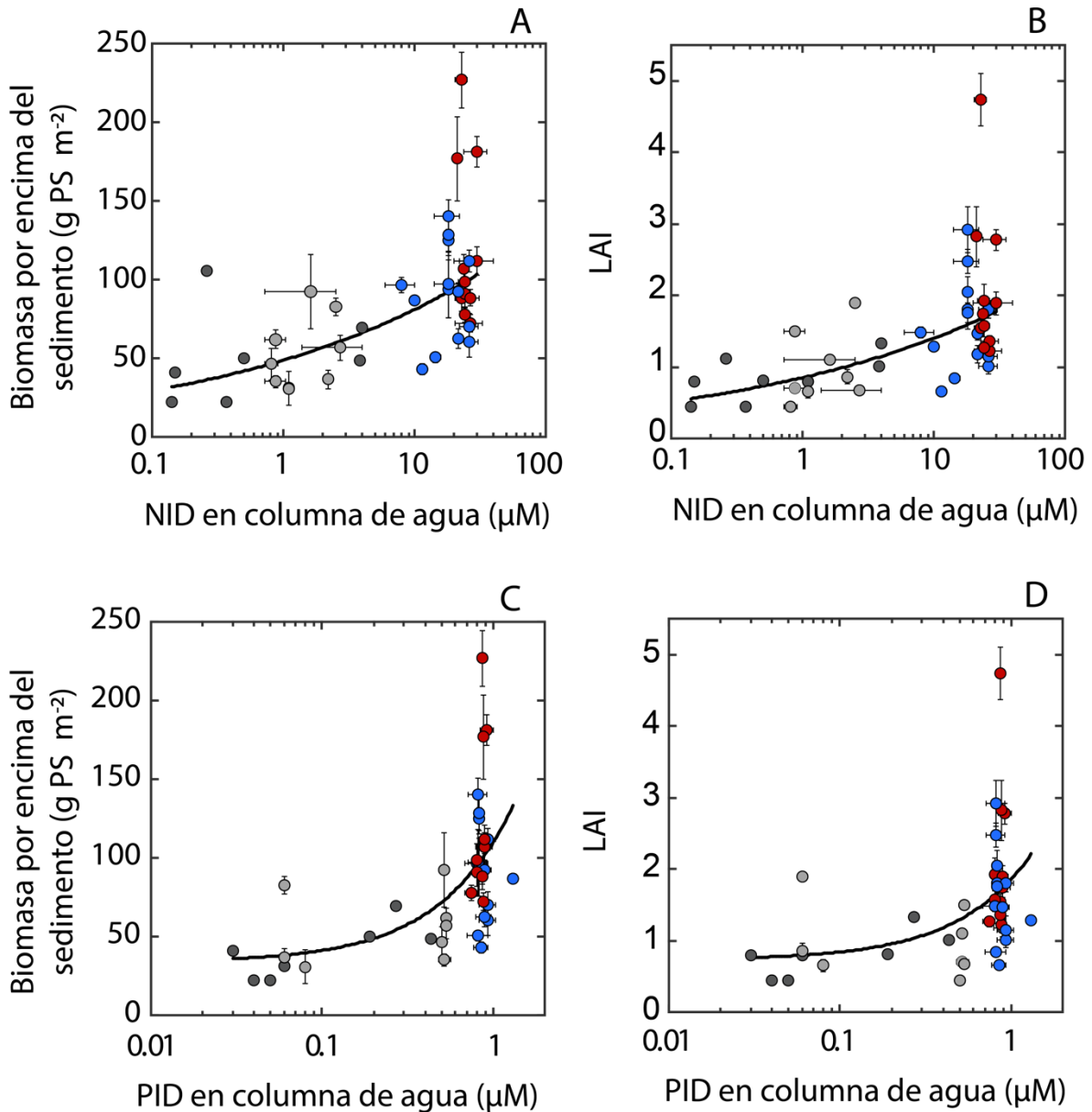


Figura 2. Relaciones funcionales entre atributos morfológicos de *Thalassia testudinum* y los cambios en la disponibilidad ambiental de nitrógeno, NID y PID en la columna de agua. (A) Biomasa por encima del sedimento en función del NID, la línea negra continua describe un modelo no lineal ($R^2 = 0.35$, $p < 0.01$); (B) LAI en función del NID, la línea continua negra describe un modelo de ajuste no lineal ($R^2 = 0.31$; $p < 0.01$). (C) Biomasa por encima del sedimento en función del PID, la línea negra continua describe un modelo lineal ($R^2 = 0.34$, $p < 0.01$); (B) LAI en función del PID, la línea continua negra describe un modelo de ajuste no lineal ($R^2 = 0.21$; $p < 0.01$). El color de los símbolos indica el periodo de muestreo y la región: rojo para el norte en 2016-18; azul para el sur en 2016-18; gris claro para el norte en 1999-2002 y gris oscuro para datos de la literatura.

4.3.2 Variabilidad de los tipos de praderas marinas identificadas a lo largo de un gradiente ambiental de enriquecimiento de nutrientes

Utilizando dos de los indicadores ambientales identificados en el **Capítulo 2** como descriptores potenciales de un gradiente ambiental de enriquecimiento de nutrientes a lo largo de la costa de Quintana Roo, la variación del NID de la columna de agua y la del contenido de OM% del sedimento, se determinó que las seis categorías de praderas identificadas en el **Capítulo 3** (A-F) podrían reflejar un grado diferente de transformación del hábitat como consecuencia del incremento de su estado trófico inducido por la fertilización. Los dos indicadores ambientales estaban correlacionados de forma no-lineal (**Figura 3A**). Es decir, los incrementos significativos iniciales en el nitrógeno inorgánico de la columna de agua ocurren sin reflejarse en cambios significativos en el contenido de materia orgánica del sedimento. Sin embargo, por encima de concentraciones de NID de alrededor de 20 μM , se observa durante el periodo 2016-2018 que el incremento de OM% en el sedimento es mucho más rápido que los cambios en el NID de la columna de agua (**Figura 3A**). Estos cambios ambientales no lineales indican que el NID de la columna de agua es un mejor *proxy* ambiental para diferenciar los grupos A, B, [CDE] y F (Fig. 3B), mientras que el contenido de OM% del sedimento es mejor *proxy* para diferenciar los tipos de praderas en etapas más avanzadas de fertilización/eutrofización del hábitat ([ABC], D, E y F; Fig. 3C).

Estas asociaciones de variación entre los cambios ambientales en el estado trófico del hábitat descritos en el **Capítulo 2** y los seis tipos de praderas identificados en el **Capítulo 3** (con bioindicadores específicos para cada uno de ellos), podrían ayudar a entender los cambios estructurales que experimenta la pradera marina de *Thalassia testudinum* en respuesta al enriquecimiento en nutrientes. El primer descriptor ambiental, la concentración de nitrógeno inorgánico total disuelto (NID) en la columna de agua, permite distinguir entre los dos primeros grupos de praderas marinas identificados en el **Capítulo 2** (A y B) y la última categoría (F), pero no entre los grupos intermedios (C, D y E). Por otro lado, el incremento en el contenido de materia orgánica del sedimento (OM%) sí permite diferenciar entre los grupos D, E y F, aunque no fue capaz de diferenciar entre las primeras categorías (Grupos A-C; **Figuras 3B-C**).

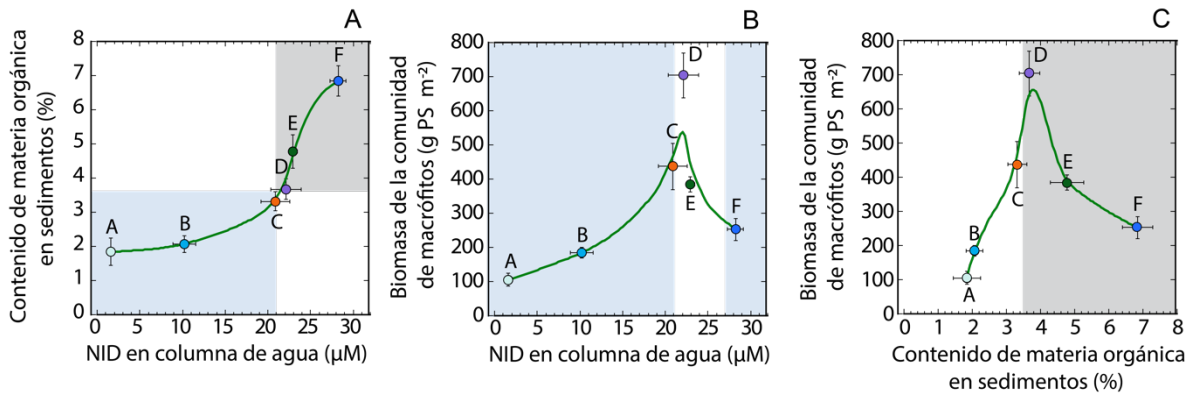


Figura 3. (A) Asociación del contenido de materia orgánica en los sedimentos en función del NID en la columna de agua. La línea continua describe una asociación no lineal ($Y = 1.5506 * e^{(0.045226x)}$, $R^2 = 0.86$, $F = 13.24$, $p < 0.02$). (B) Variación de la biomasa total de la comunidad de macrófitos según los grupos de praderas identificados en función del gradiente de DIN en la columna de agua. (C) Variación de la biomasa de la comunidad de macrófitos según los grupos de praderas identificados en función del contenido de materia orgánica en los sedimentos marinos carbonatados. El fondo de color señala el rango del gradiente con mayor capacidad para detectar cambios en el hábitat.

Según estas asociaciones, la mayoría de estos cambios progresivos son no lineales. Por ejemplo, si se observan a detalle las diferencias entre praderas descritas en el **Capítulo 3 (Figuras 4A-I)**, se puede apreciar que los cambios asociados al incremento de la fertilidad en la abundancia de algas calcificadoras, especialmente de rodolitos y *Halimeda spp.*, son no lineales, con abundancias mucho mayores en las categorías intermedias, C-D-E para especies del género *Halimeda spp.* (**Figura 4D**) y D para los rodolitos (**Figura 4E**), y disminuciones importantes tanto al inicio en condiciones oligotróficas, como en las condiciones de mayor progreso del proceso de eutrofización del hábitat. Asociado a estos incrementos en abundancia de las algas calcificadoras también se observa un incremento del área foliar de *T. testudinum* (tamaño del haz, LAI y LAR, **Figuras 4G-I**), aunque solo en LAR se observa un incremento progresivo, también no lineal, asociado a la fertilidad del hábitat. En el tamaño del haz y en LAI se observan también valores mayores en las praderas expuestas a una mayor fertilidad, pero la variabilidad en cada categoría es muy amplia y no se ven tan claras las diferencias entre categorías asociadas a la fertilidad.

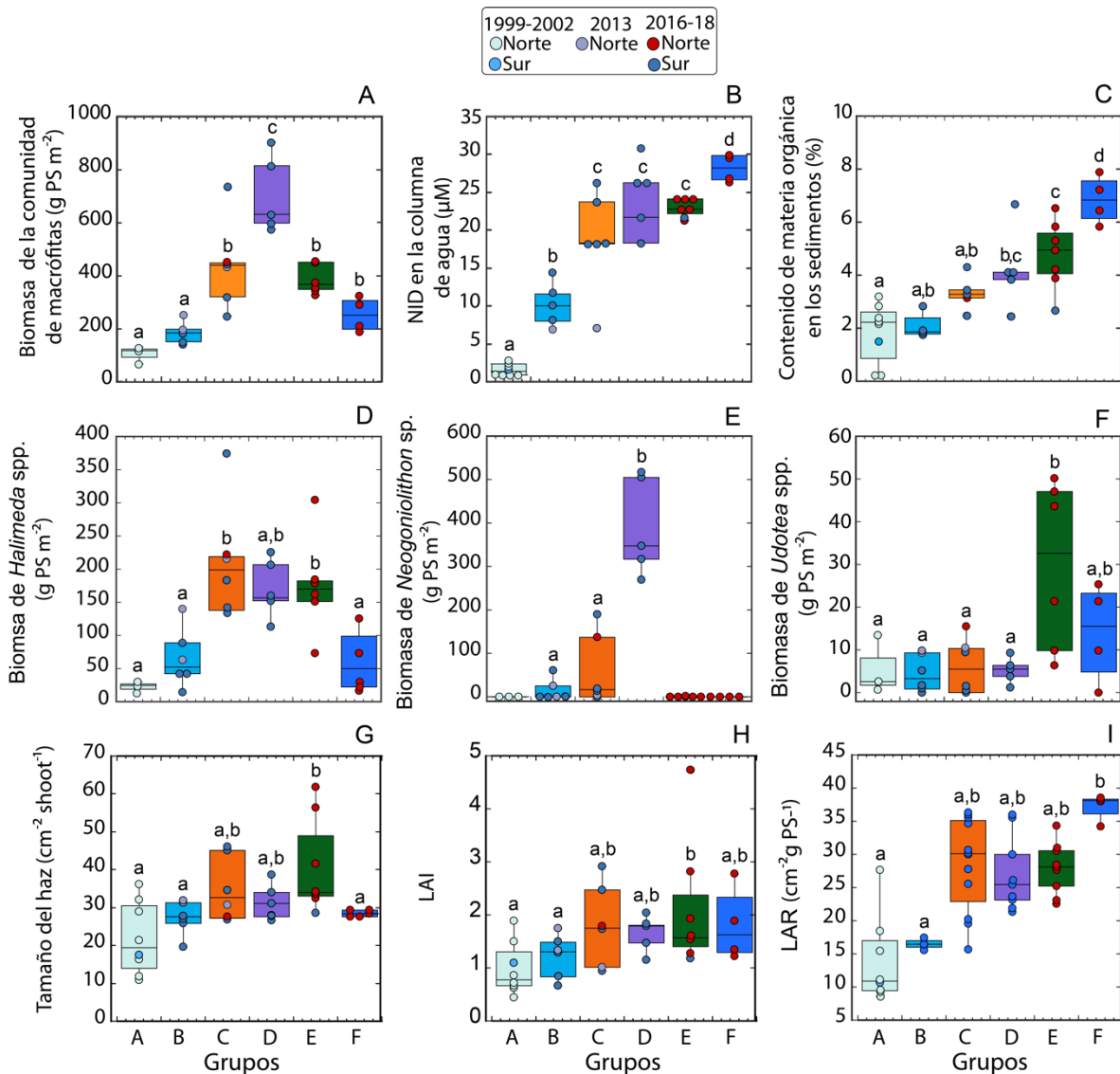


Figura 4. Variabilidad de diferentes atributos en las praderas marinas investigadas, en conjunto con cambios ambientales en las concentraciones de nitrógeno (DIN) en la columna de agua y el porcentaje de contenido de materia orgánica (%OM) en el sedimento. La comparación permitió establecer seis grupos que difieren en: **(A)** biomasa total de la comunidad. **(B)** Concentraciones de NID. **(C)** Contenido de materia orgánica en sedimentos. **(D)** Abundancia de *Halimeda* spp. (g PS m^{-2}). **(E)** abundancia de *Neogoniolithon* sp. (rodolito). **(F)** Abundancia de *Udotea* spp. **(G)** Tamaño de haz por área ($\text{cm}^2 \text{ haz}^{-1}$) de *T. testudinum*. **(H)** Índice del Área Foliar (LAI) de *T. testudinum*. **(I)** Cociente del Área Foliar (LAR) de *T. testudinum*. Diferentes letras indican diferencias significativas (Tukey HSD a $p \leq 0.05$).

Para entender mejor los cambios en LAI es necesario considerar también la profundidad de cada una de las praderas caracterizadas (entre 2.5m y 5m), ya que LAI no solo depende del incremento de la fertilidad sino que también cambia en función de la disponibilidad de luz. Como en este estudio no se observaron cambios significativos en la transparencia de la

columna de agua, la profundidad a la que se encontraba cada pradera fue lo que determinó las diferencias entre ellas en la disponibilidad de luz (Enríquez *et al.*, 2019).

4.3.3 Cambios de LAI con la profundidad

Para entender la variabilidad estructural de *T. testudinum* asociada al enriquecimiento de nutrientes se requiere considerar también diferencias en el gradiente lumínico al que están expuestas las praderas. En este estudio y a excepción del momento mismo de los arribazones de sargazo, no se encontraron diferencias en la atenuación de luz de la columna de agua. Sin embargo, sí se encontraron diferencias entre las praderas seleccionadas asociadas al rango de profundidad que se muestreó, que varió entre 2.5 m y 5 m. Suponiendo un valor promedio de K_d de la columna de agua de 0.2 m^{-1} (Enríquez y Pantoja-Reyes, 2005) y considerando la reducción exponencial de la luz con la profundidad, las diferencias en el porcentaje de luz (%Es) entre esas dos profundidades sería entre el 61% de la irradiancia en superficie a 2.5 m y el 37% a 5 m. De acuerdo con Enríquez *et al.* (2019), el LAI de la pradera disminuye a lo largo de ese gradiente de forma exponencial, determinando un valor máximo a cada profundidad para la máxima colonización del bentos por *T. testudinum*. Este estudio se realizó cuando la laguna arrecifal de Puerto Morelos tenía condiciones oligotróficas. El análisis comparativo realizado en nuestro estudio indica que el LAI experimental incrementos significativos cuando aumenta la disponibilidad de nutrientes en el ambiente. En este contexto anterior y con el fin de evaluar posibles cambios en el patrón de cambio de LAI con la profundidad descrito por Enríquez *et al.* (2019), incorporamos al análisis descripciones hechas para praderas situadas en la costa y se compararon con el modelo exponencial de reducción de LAI (Enríquez *et al.*, 2019), se observó que un número significativo de praderas, tanto en la región norte como en el sur, pero especialmente las situadas en el norte de Quintana Roo, tenían valores de LAI por encima de los límites del modelo reportado previamente para condiciones oligotróficas (**Figura 5A**). Incorporando a esta variabilidad determinaciones hechas en el laboratorio en 1999 y 2013 y datos publicados en la literatura para la variabilidad de LAI en praderas de *T. testudinum* (13 publicaciones y 149 observaciones; círculos blancos de menor tamaño), se encontró una gran variabilidad de LAI con la profundidad. Un número importante de observaciones documentaron valores de LAI inferiores a los predichos por el modelo de Enríquez *et al.* (2019), lo cual es explicable por ser praderas que no han llegado todavía a su máximo de colonización. Por otro lado,

también se encontró un número significativo de praderas con valores superiores a los predichos por el modelo de Enríquez *et al.* (2019) (**Figura 5B**). Las determinaciones previas realizadas en el laboratorio en 1999 y 2013 son consistentes con el nivel de colonización correspondiente a ambientes oligotróficos, con excepción de una pradera situada en media laguna, Petempich, y muestreadas en 1999 (N3.PMS-5L) que se encontraba próxima a una descarga de manglar (ver Enríquez y Pantoja-Reyes, 2005). Esta influencia “local” expuso la pradera a una mayor disponibilidad “natural” de nutrientes procedentes del manglar, lo que también se reflejó en su mayor tamaño del haz (Enríquez y Pantoja-Reyes, 2005). En el **Anexo 2** se muestra información adicional sobre los datos de LAI recopilados de la literatura (localidad, año de colecta, no de observaciones) utilizados en la figura 5B. Con la combinación de los datos generados en este estudio y los datos que se añadieron de la literatura y de determinaciones anteriores (n = 13 observaciones), se pudo definir un segundo máximo de LAI con la profundidad, que en principio podría establecerse en condiciones de no limitación o mayor disponibilidad de nutrientes (**Figura 5C**).

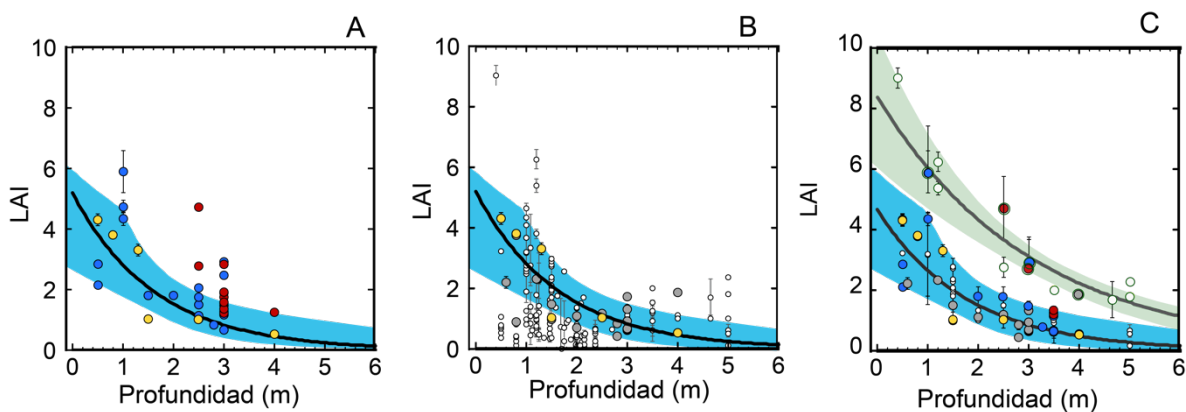


Figura 5. Relación funcional entre LAI y el nivel profundidad de las praderas de *T. testudinum*. Los paneles A y B muestran en círculos amarillos y con la línea negra continua, un ajuste no lineal del modelo de máxima colonización de *T. testudinum* para ambientes oligotróficos ($Y = 6.2771 * e^{(-0.63762x)}$, $R^2 = 0.96$, $p < 0.05$; Enríquez *et al.*, 2019), el fondo azul indica los intervalos de confianza al 95%. Las praderas colectadas en 2016-2018 se muestran en círculos rojos (norte) y círculos (azules) en el panel A y las praderas colectadas en 1999-2013 se muestran en círculos grises en panel B. En el panel C se muestra el modelo de Enríquez *et al.*, (2019) al que se le han integrado valores de este trabajo y de la literatura y la línea negra continua muestra el ajuste no lineal ($Y = 4.663 * e^{(-0.56456x)}$, $R^2 = 0.82$, $p < 0.05$), el fondo azul indica los intervalos de confianza al 95%. En este gráfico (C) también se muestra el nuevo modelo de máxima colonización bajo un régimen de nutrientes no limitado, con círculos de fondo blanco y contorno verde, la línea gris continua muestra un ajuste no lineal ($Y = 8.4022 * e^{(-0.3299x)}$, $R^2 = 0.91$, $p < 0.05$), el fondo verde indica los intervalos de confianza

al 95%. En este modelo se incluyó una pradera de 1999 (círculo gris y contorno verde) y cuatro praderas del 2016-2018 (círculos azules: sur, círculos rojos: norte).

Para determinar si este segundo modelo para la variación máxima de LAI de la pradera marina de *T. testudinum* con la profundidad sería el adecuado en condiciones de mayor disponibilidad de nutrientes, se compararon las variaciones de NID y del contenido de materia orgánica del sedimento en praderas marinas caracterizadas en este estudio y situadas en los modelos I (Enríquez *et al.*, 2019) y el nuevo modelo II (este análisis). Los resultados confirman que las mayores concentraciones de NID en el agua intersticial del sedimento ($F = 11.77, p < 0.05$), y en la columna de agua ($F = 24.46, p < 0.05$) se encontraron en las praderas explicadas por el modelo II (**Figura 6A**), al igual que se observaron mayores contenidos de materia orgánica, %OM, en el sedimento de esas praderas ($F = 4.73, p < 0.05$; **Figura 6B**). Los valores promedio de la comparación de las concentraciones de nutrientes en los reservorios de agua caracterizados y del contenido de materia orgánica de ambos modelos se muestran en el **Anexo 3**.

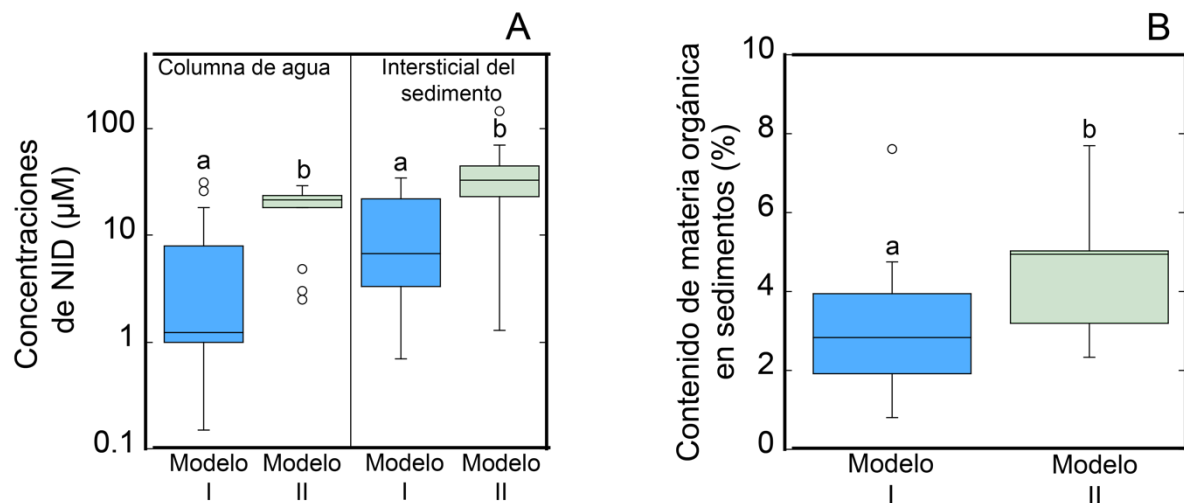


Figura 6. Comparación de las concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto y del contenido de materia orgánica en los sedimentos entre praderas de *T. testudinum* con distinto nivel de colonización. (A) Comparación de las concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto en columna de agua y en el agua intersticial de los sedimentos entre praderas del modelo I vs. Modelo II del nivel de máxima colonización de acuerdo con el nivel de profundidad. (B) Comparación de del contenido de materia orgánica en los sedimentos entre praderas del modelo I vs. Modelo II del nivel de máxima colonización de acuerdo con el nivel de profundidad. El tamaño de las cajas abarca los cuartiles 25 y 75% de todos los datos. La línea central corresponde a la mediana, y las barras se extienden al 95% y 5% de los intervalos de confianza.

También se observó en esta base de datos que un número importante de praderas situadas en ambas regiones (norte y sur) del estado tenían valores de LAI por encima de los límites del modelo I, pero aún no habían llegado a alcanzar los valores estimados en el modelo II. Estas praderas se muestran con color lila en la **Figura 7A**. Comparando los valores de NID en el agua intersticial y en el contenido de materia orgánica del sedimento en estas praderas con los estimados para las praderas situadas en los otros dos modelos, se encontraron diferencias significativas para estas praderas con las del modelo I, pero no con las praderas del modelo II (**Figura 7B y 7C**). Es más, teniendo en cuenta la disminución significativa en el tamaño del haz observada en el grupo F (Fig. 4), es posible que en este grupo se encuentren praderas en un estado “intermedio” de transformación, pero también praderas en una etapa más avanzada y que ya empiezan a sufrir disminuciones de LAI como consecuencia del deterioro ambiental (grupo F). Esto explicaría también el mayor valor encontrado para este grupo intermedio, en la mediana del contenido de materia orgánica del sedimento (**Figura 7C**). Por tanto, este resultado no permite concluir que las praderas situadas en esta región intermedia representen un estado “intermedio” de transformación inducido por el enriquecimiento de nutrientes.

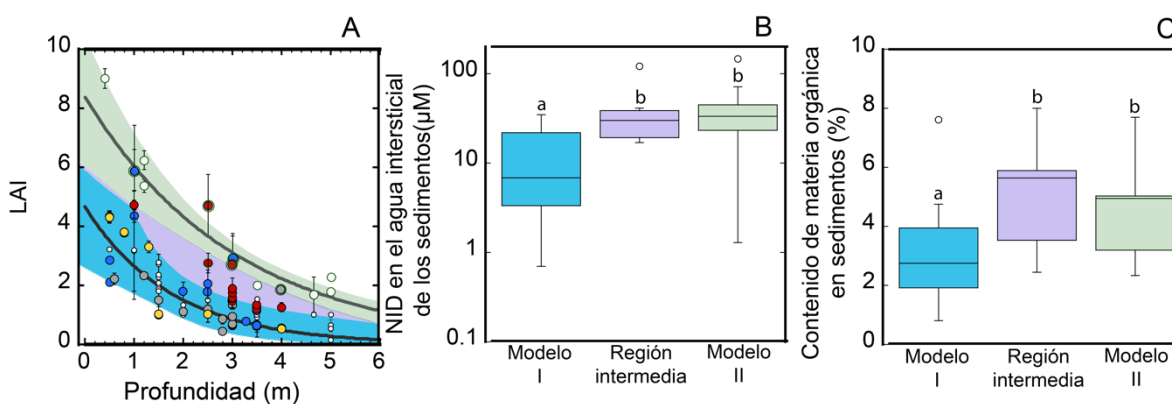


Figura 7. (A) Relación funcional entre LAI y el nivel profundidad de las praderas de *T. testudinum* donde se muestran las praderas del modelo I de máxima colonización para ambientes oligotróficos, las praderas del modelo II de máxima colonización para ambientes no limitados en nutrientes y la región intermedia entre ambos modelos. (B) Comparación de las concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto en el agua intersticial de los sedimentos en praderas del modelo I, praderas del modelo II de máxima colonización, y praderas de la región intermedia. (C) Comparación del contenido de materia orgánica en los sedimentos de en praderas del modelo I, praderas del modelo II y praderas de la región intermedia. La línea central en las cajas corresponde a la mediana, y las barras se extienden al 95% y 5% de los intervalos de confianza. Diferentes letras indican diferencias significativas (Tukey HSD a $p \leq 0.05$).

4.3.4 Implicaciones funcionales de los cambios estructurales de *Thalassia testudinum*

Los incrementos de LAR y LAI encontrados en este estudio asociados al incremento de la fertilidad (**Figura 1C, D, G, H**) se muestran de nuevo en la **Figura 8**. Estos cambios morfológicos que experimenta *T. testudinum* al incrementarse la fertilidad del ambiente condicionan cambios funcionales muy importantes en la pradera. El primero es un cambio importante en el campo lumínico interno de la pradera que depende fuertemente de LAI (Enríquez y Pantoja-Reyes, 2005; Enríquez *et al.*, 2019), por lo que las especies con requerimientos de luz más altos van a verse especialmente desfavorecidas. En ese sentido, las estimaciones de los nuevos valores del coeficiente de atenuación de luz dentro del dosel de la pradera que permite calcular el modelo de Enríquez y Pantoja-Reyes (2005) con los cambios en LAI, permite concluir que para valores de LAI superiores a 2 (**Fig. 9A**) o con un tamaño del haz por encima de 20 cm² (**Fig. 9b**) y suponiendo que no ha habido cambios en el número de haces, el K_d alcanzaría valores cercanos a 6 m⁻¹ y superiores a 4 m⁻¹, respectivamente. Estos valores representan pérdidas en porcentaje de la luz superficial (%Es) de entre 40% y 63% para doseles de 20 cm de altura. Teniendo en cuenta las diferencias entre especies en los requerimientos mínimos de luz determinados en el **Capítulo 3**, algunas especies se van a ver más afectadas por este cambio estructural en el dosel de *T. testudinum* que otras. Por ejemplo, los rodolitos, los cuales presentan requerimientos de luz mínimos entre 25 y 58 fotones dependiendo de la temperatura ambiente (Vásquez-Elizondo y Enríquez 2016), y *Avrainvillea longicaulis* cuyos requerimientos de luz mínimos también muy altos (entre 36 y 61 fotones) (**Tabla 7, Capítulo 3**) estarían entre las especies más afectadas, mientras que especies como *Lobophora variegata* y algunas especies del género *Udotea* serían las menos, sin considerar que *Thalassia testudinum* es la especie que presenta los requerimientos menores de luz (Cayabyab y Enríquez, 2007) y, por tanto, la menos afectada por su propio incremento de LAI. Por otro lado, Vásquez-Elizondo y Enríquez (2016) también documentan que los rodolitos de esta laguna arrecifal necesitan un mínimo de 75-80 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para poder calcificar (una tasa de fotosíntesis mínima de 1.1 $\mu\text{mol O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$) y valores de irradiancia por encima de 750 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para poder alcanzar la máxima tasa de calcificación. Estos resultados indican que uno de los grupos especialmente vulnerables al incremento de LAI en la pradera marina serían los rodolitos.

El segundo cambio estructural de *T. testudinum* con implicaciones funcionales relevantes para la pradera es la reducción de su biomasa subterránea, ya que resulta en una reducción importante en su capacidad de sujetarse al sustrato. Con este cambio en el morfotipo de su constructor de hábitat, la pradera incrementa su vulnerabilidad frente a disturbios fuertes como los “nortes” y los huracanes, ya que la capacidad del ecosistema de sobrevivir a estos eventos se verá significativamente reducida. Estos fenómenos climáticos son comunes en esta región tropical y su impacto sobre las praderas de *T. testudinum* y la comunidad de macrófitas bentónica asociada ya se ha documentado para distintas localidades del Caribe (Arellano-Méndez *et al.*, 2011; Wilson *et al.*, 2019; Guimaraes *et al.*, 2021).

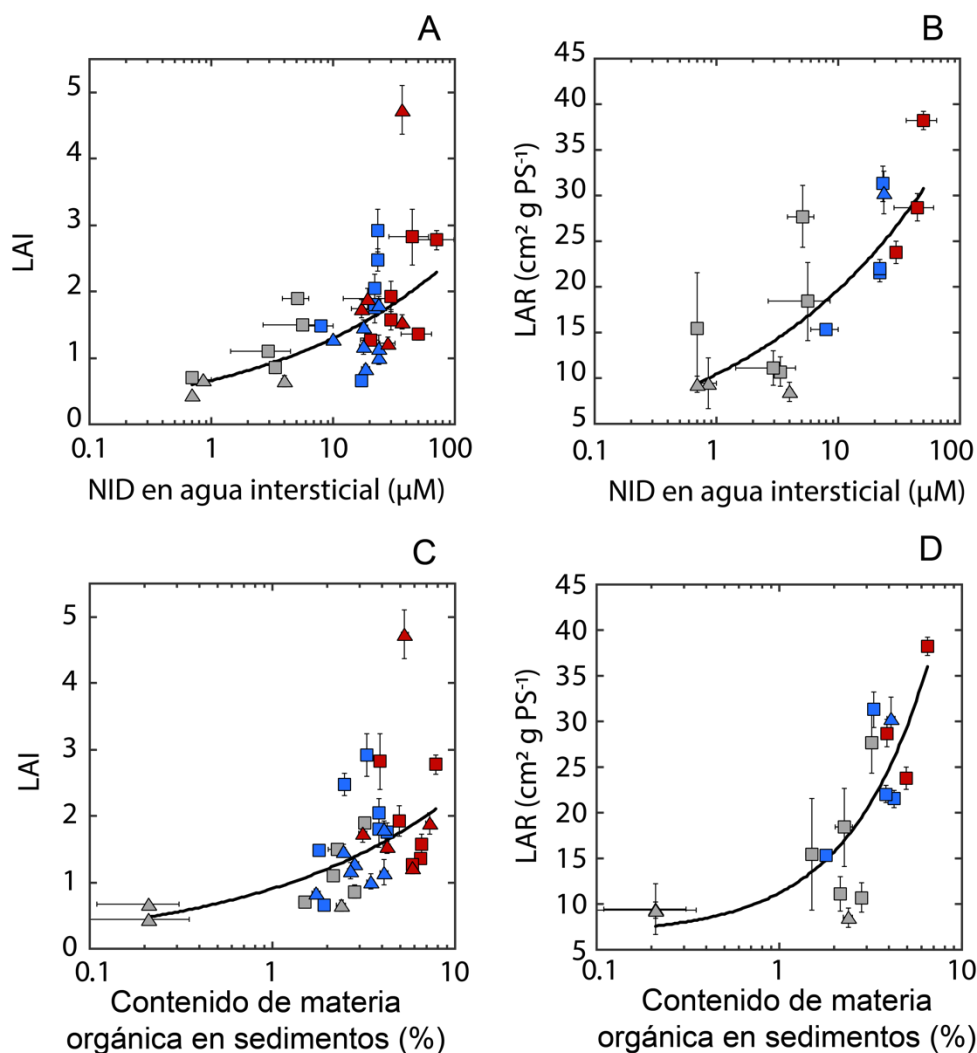


Figura 8. Asociaciones funcionales entre atributos LAI y LAR de *Thalassia testudinum* y los cambios en la disponibilidad ambiental de nitrógeno, NID, en el agua intersticial del sedimento y cambios en el contenido de materia orgánica de los sedimentos. (A) Variabilidad del Índice del Área Foliar, LAI,

la línea negra continua describe un modelo de ajuste no lineal ($R^2 = 0.32$; $p < 0.01$). **(B)** Variabilidad del Cociente del Área Foliar, LAR, la línea negra continua describe un modelo de ajuste no lineal ($R^2 = 0.68$; $p < 0.01$). **(C)** Variabilidad del del Índice del Área Foliar, LAI, la línea continua negra describe un modelo de ajuste no lineal ($R^2 = 0.25$; $p < 0.01$) y **(D)** Variabilidad del Cociente del Área Foliar, LAR, la línea continua negra describe un modelo de ajuste lineal ($R^2 = 0.65$; $p < 0.01$). Los símbolos denotan la zonación de las praderas descritas, triángulos= arrecife posterior y cuadrados= media laguna. El color de los símbolos indica el periodo de muestreo y la región: rojo para el norte en 2016-18; azul para el sur en 2016-18; gris claro para praderas muestreadas el norte en el periodo 1999-2002.

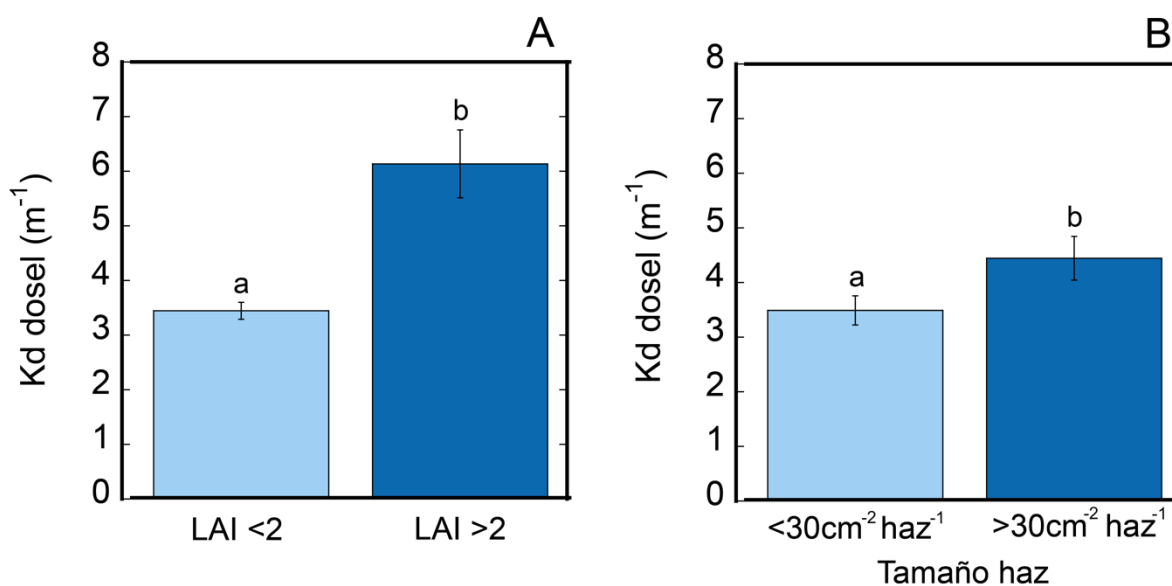


Figura 9. Comparación del coeficiente de atenuación vertical de luz en el agua (K_d , m^{-1}) dentro del dosel formado por *T. testudinum* estimado a partir del modelo descrito en Enríquez y Pantoja-Reyes (2005). **(A)** Comparación del K_d en función del LAI. **(B)** Comparación del K_d en función del tamaño del haz ($cm^2 haz^{-1}$). Las barras muestran la media ± 1 ES. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0.05$).

4.3.5 Cambios de fase en la pradera marina asociados al incremento de la fertilidad.

De acuerdo con los resultados descritos anteriormente, el incremento de nutrientes en el hábitat induce cambios en el morfotipo de *T. testudinum*, lo que a su vez condiciona cambios ambientales para la comunidad de macrófitas, independientemente de los cambios que también pueda inducir sobre ellas el incremento de la fertilidad. En condiciones oligotróficas, tanto la abundancia de *T. testudinum* como la de la comunidad de algas está limitada por nutrientes y presenta por tanto los menores valores ($< 100 g PS m^{-2}$). Este tipo de praderas han sido descritas en diversas localidades del Caribe en décadas anteriores,

incluyendo las primeras descripciones de praderas marina para el Caribe mexicano realizadas en 1974 por Nugent *et al.* (1978) y en años posteriores por van Tussenbroek (1996; 1998) y Rodríguez-Martínez *et al.* (2010). También hay descripciones disponibles para otros ambientes arrecifales similares en Cuba (Alcolado, 1990; Martínez-Daranas *et al.*, 2009) y en Estados Unidos (Zieman y Zieman, 1989; Zieman, *et al.*, 1989; Tomasko y Lapointe, 1991; Rose y Dawes, 1999).

Si se consideran indicadores ambientales para el gradiente ambiental de enriquecimiento de nutrientes, tanto el incremento de NID en la columna de agua como el incremento de la materia orgánica en el sedimento, lo que se observa es que *Thalassia testudinum* en una primera fase empezaría a incrementar su abundancia y su presencia en la laguna arrecifal con el inicio de la fertilización del hábitat (Morris y Virnstein, 2004). En esta etapa los cambios *in situ* serían apenas perceptibles, y también en la columna de agua, pues la rápida tasa de renovación del agua de la laguna por agua de la corriente de Yucatán (Coronado *et al.*, 2007) y la capacidad de la pradera de retener los nutrientes no permitiría que estos se reflejaran en incrementos significativos de nitrógeno y fósforo en la columna de agua. Por lo tanto, no se esperaría encontrar una asociación significativa entre las concentraciones de nutrientes en la columna de agua y los atributos morfológicos de *T. testudinum* (Tomasko y Lapointe, 1991), aunque si quizás en los cambios que se pueden ir produciendo en el sedimento. Esta primera fase podría extenderse en el tiempo según los flujos de entradas de nutrientes y el tamaño de la laguna arrecifal, con mayor o menor capacidad de extender la presencia de la pradera marina y neutralizar la entrada de fertilidad. En la siguiente fase, según los resultados de este análisis, la biomasa de *T. testudinum* sería superada en peso por la comunidad de algas con capacidad de calcificar, principalmente del género *Halimeda*, y los rodolitos. Esta situación ambiental ha sido documentada previamente por Mumby *et al.* (2014). En ese sentido, los resultados sugieren que la relación de la biomasa de las algas calcificadoras frente a la biomasa de *T. testudinum* podría ser un buen indicador de esta fase que implica un incremento significativo de la abundancia de las algas calcificadoras en la pradera marina (**Figura 10A**). La trayectoria de cada uno de los géneros dominantes puede seguir, sin embargo, una evolución diferente con el incremento de la fertilidad del hábitat (**Figura 10B-C**). En un primer momento parece que el género *Halimeda* es el que primero mostraría dominancia (grupo C), los resultados de la comparación del

impacto del sargazo (**Capítulo 2**) avalarían esta interpretación, para después ir ganando dominancia los rodolitos (grupo D). Sin embargo, los resultados no permiten diferenciar las condiciones ambientales que determinan la mayor presencia de *Halimeda* o de los rodolitos *Neogoniolithon spp.*, ni se puede concluir que exista una progresión lineal entre estos dos grupos a lo largo del proceso de transformación de la pradera. Cada uno de ellos también podría representar un estado alternativo de esta transformación determinado por factores, abióticos o bióticos, todavía no identificados. Las praderas con los valores más altos de abundancia de los rodolitos presentaron un patrón regional de distribución limitado a las localidades del sur del estado. Caracterizaciones de biomasa de este rodolito de hace más de 20 años (1996) para una localidad del Sur, Xahuayxol, reportaron valores de biomasa muy superiores a los registrados actualmente en este trabajo (en el rango de 2,937.6 a 5,889.7 gPS m⁻²; Ruíz-Zarate *et al.*, 2000). Esta localidad (Xahuayxol) tiene una fuerte influencia local de descargas de manglar.

El incremento en abundancia de las algas calcificadoras en relación con la biomasa de *T. testudinum* muestra cambios tipo “campana” con el incremento de la fertilidad (**Figura 10A**). Los valores de esta relación en condiciones oligotróficas (grupo A) son similares a los valores finales determinados para el grupo F ($0.86 \pm 0.22\%$ y $1.09 \pm 0.35\%$, respectivamente), aunque con concentraciones de nitrógeno disuelto en el ambiente indicadoras de una condición eutrófica. Esto se explica en parte por un importante declive que experimentan los rodolitos (grupo E-F), además de que se diversifica la presencia de especies del género *Udotea spp.*, al mismo tiempo que incrementa su abundancia. Esto explicaría por qué el uso de las algas calcificadoras como indicadores de enriquecimiento de nutrientes ha sido cuestionado o ignorado hasta la fecha. Estos cambios resultan en un retorno en la dominancia de *T. testudinum* en la comunidad en condiciones ambientales de alta fertilidad (**Figura 10B**), que adquiere en esta fase los valores más altos del tamaño del haz y de LAI, y a la vez va reduciendo su biomasa subterránea e incrementado su LAR. Según estos cambios, en esta fase (grupo E) esta especie cambia también su morfotipo de forma que la pradera marina podría alcanzar un nuevo máximo de LAI con la profundidad (modelo II de Hedley *et al.*, 2021). La dominancia de *T. testudinum* en la pradera volvería a ser tan alta como la observada en el grupo A ($46.0 \pm 8.70\%$ en grupo F, similar a $48.63 \pm 9.15\%$ registrado en grupo A, **Figura 10B**), pero con valores de biomasa y de área foliar mucho mayores. Los cambios en

LAI de *T. testudinum* y la consecuente reducción del ambiente lumínico en el interior del dosel podrían explicar el declive de los rodolitos y también la diversificación de especies del género *Udotea* spp., dando entrada a especies capaces de tolerar una menor disponibilidad de luz. Asimismo, el incremento de la abundancia de *Udotea* spp. no solo lo podría explicar su fisiología fotosintética (mayor eficiencia fotosintética y tolerancia a vivir a menores disponibilidades de luz), sino también su morfología, pues este género tiene mayor capacidad que los rodolitos y que *Halimeda* de incrementar su área del talo y por tanto el tamaño de su captador de luz. Tamaños mayores de su talo se observaron también en este grupo E para las especies del género *Udotea*.

Según esta interpretación, en las fases iniciales de la transformación de la pradera marina como consecuencia del incremento de la fertilidad del hábitat arrecifal (grupos A y B), *T. testudinum* sería la especie dominante de la comunidad, pero su presencia en la laguna no sería tan abundante en relación con otras especies como corales, gorgonáceos, esponjas además de las áreas ocupadas por arena sin consolidar y sin haber sido colonizada todavía por la pradera (Rützler y Macintyre, 1982). En estas fases iniciales (fases I y II), *T. testudinum* se iría expandiendo en el sedimento de la laguna arrecifal a medida que incrementa la fertilidad, llegando progresivamente pero diferencialmente en la laguna a su máximo de colonización, según lo documentado en el modelo I de Enríquez *et al.* (2019) y en Hedley *et al.* (2021). La variabilidad de la laguna dependería del hidrodinamismo y los procesos que determinan erosión y pérdida de hábitat, y las zonas de mayor entrada de nutrientes en la laguna (Fonseca *et al.*, 2019). En la fase I, la dominancia de *T. testudinum* y las algas calcificadoras se igualaría (grupo B), y en la fase II (grupos C y D) las algas calcificadoras superarían al pasto marino y alcanzarían su máximo de dominancia en la comunidad de algas de la pradera con valores de hasta 0.5 kg PS m⁻². La dominancia de los dos géneros principales, *Halimeda* spp. y rodolitos, podría representar estados alternativos en el progreso de la eutrofización del hábitat dependiendo de factores aún por determinar. En la fase II, el morfotipo de *T. testudinum* también se iría transformando, incrementando su crecimiento vertical (tamaño del haz) y sus valores de LAI y LAR (**Figuras 4H y 4I**). La fase III se podría identificar porque los valores de LAI han alcanzado ya un segundo máximo de acuerdo con la profundidad a la que se encuentra la pradera (Hedley *et al.*, 2021), donde la disponibilidad de nutrientes ya no es limitante y es la luz la que determina este nuevo máximo

(Leoni *et al.*, 2008; Adam *et al* 2016). Por ello, si hay cambios en la transparencia de la columna de agua en la laguna, el desarrollo de la pradera en este segundo máximo de LAI también se vería afectado. Este incremento de LAI y la pérdida de luz asociada conduciría al declive principalmente de los rodolitos que tienen mayores requerimientos de luz, pero además necesitan un mínimo de actividad fotosintética para calcificar (Vásquez-Elizondo y Enríquez, 2016). Estas condiciones también explicarían el aumento de la abundancia de *Udotea spp.* y de la diversidad de especies del género *Halimeda*. Cuando se analiza más detalladamente la trayectoria de cada género de algas calcificadoras en función de los indicadores ambientales (NID en la columna de agua y %MO del sedimento), y en términos del porcentaje relativo de cada género, se observa más claramente la necesidad de utilizar diferentes indicadores para explicar la transformación que va experimentando la pradera marina. Por ejemplo, para los valores absolutos determinados en este estudio para la columna de agua y considerando el enorme impacto causado por el sargazo, el NID permite reconocer en las primeras fases una relación inversa entre la disminución en abundancia de *T. testudinum* y el aumento de *Halimeda spp.*; y después, en la fase IV, permite visualizar nuevamente cuando *T. testudinum* gana nuevamente dominancia (**Figura 10B**). Por otro lado, los cambios en el sedimento reflejados en el incremento de la materia orgánica permiten visualizar mejor los cambios en las fases intermedias, y el pico de biomasa de los rodolitos en la fase II (**Figura 10C**). Esta variación también identifica un pico previo y posterior de *Halimeda spp.*, señalando la todavía dominancia de este género en la fase III sobre el pasto marino. Aunque en esta fase III la biomasa de *T. testudinum* no es aún dominante, es en ella donde se observaron los mayores valores para el tamaño de los haces y para LAI (**Cuadro 1, Figura 4G y 4H**). En la última fase (IV) que se ha podido describir en este análisis, *T. testudinum* recupera su dominancia en la comunidad de la pradera marina, pero muestra una disminución del tamaño de sus haces, (de $41.21 \pm 4.88 \text{ cm}^2 \text{ haz}^{-1}$ a $28.43 \pm 0.49 \text{ cm}^2 \text{ haz}^{-1}$; **Figura 4G**). Esta disminución se puede interpretar como consecuencia de una pérdida de crecimiento vertical del haz de *T. testudinum*, afectado negativamente por el incremento de la degradación del sedimento que alcanza valores de su contenido de materia orgánica de $6.84 \pm 0.44\%$. Estos resultados concuerdan con otros estudios como el de Lapointe *et al.*, (1994) donde reportan una disminución en las tasas de crecimiento del rizoma vertical y de su productividad en dos especies de pastos marinos, *T. testudinum* y *Halodule wright*, cuando

incrementa el enriquecimiento de nutrientes en el hábitat. El aumento de las demandas de oxígeno para la mineralización y la descomposición de este carbono orgánico reduce de forma importante el oxígeno disponible en el sedimento, promoviendo procesos anaeróbicos como la reducción de sulfatos y liberación de sulfuro, incrementando así la toxicidad de los sedimentos (Borum *et al.*, 2005). En esta fase (IV), algunas especies que mantuvieron una baja abundancia en la comunidad en fases anteriores como las del género *Udotea*, incrementan fuertemente en tamaño, pero también en diversidad, lo que indican que competían con menos éxito por nutrientes y por espacio dentro de la comunidad con los rodolitos y con especies del género *Halimeda*. Cuando estos disminuyen su dominancia en la comunidad y a pesar de la reducción del campo lumínico dentro del dosel de la pradera, especies del género *Udotea* se ven favorecidas en la comunidad de la pradera marina. Cuatro de estas especies, *U. dixonii*, *U. flabellum*, *U. fibrosa*, *U. wilsonii*, caracterizadas en este estudio, evidenciaron valores relativamente altos de %N en sus talos (2.65-3.30 %N)

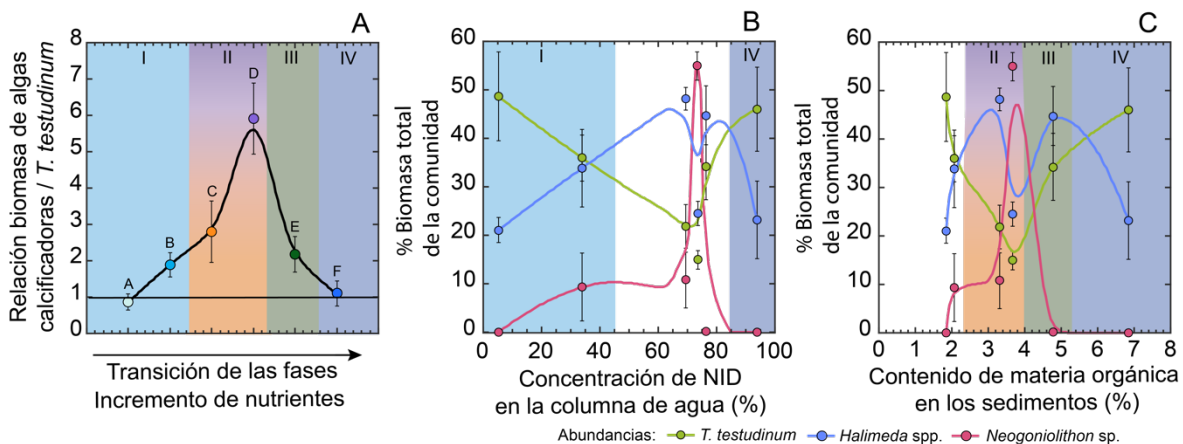


Figura 10. (A) Trayectoria sucesional de la comunidad de macrofitas mediante la relación de las biomasa de algas calcificadoras / *T. testudinum* en función del incremento de nutrientes. (B) Progresión de la biomasa de géneros dominantes de la comunidad de macrofitas en función del porcentaje de NID en el hábitat. (C) Progresión de la biomasa de géneros dominantes de la comunidad de macrofitas en función del porcentaje de materia orgánica acumulada en los sedimentos en el hábitat.

4.3.6 Modelo de transformación de la pradera marina inducido por el incremento de la fertilidad

A partir de la integración de todos estos cambios, a continuación, se muestra una representación esquemática de la transformación que experimentaría la pradera marina de *T. testudinum* y su comunidad de macrófitas bentónicas según este estudio, al incrementarse la disponibilidad de nutrientes. Estas transformaciones se describen para el Caribe mexicano y probablemente son extensibles a otras partes del Caribe. Las condiciones iniciales o control representarían el estado oligotrófico de estas praderas, donde la presencia de *T. testudinum* en la comunidad sería la dominante, aunque con baja biomasa y formando praderas discontinuas, en parches, con grandes espacios sin colonizar y ocupados por muchos otros organismos arrecifales como corales, esponjas, gorgonáceos, etc. En estas condiciones, *T. testudinum* tendría valores bajos de LAI en la laguna media y en la zona próxima al arrecife, pero no en la costa, pues se podría formar la pradera costera descrita en Enríquez et al. (2019). Los valores de LAR son los más bajos para todas las praderas, excepto en zonas de enriquecimientos naturales de nitrógeno, por ejemplo, en las zonas próximas a descargas de manglar. La distribución de la pradera en forma de parches/manchas “abiertas”, el pequeño tamaño de los haces y la notable presencia de arena blanca generan un ambiente arrecifal muy iluminado y mucho más diverso en el bentos. Esta pradera, sin embargo, al estar limitada en nutrientes responde muy rápido al incremento de la disponibilidad de nutrientes en el ambiente (Thomsen et al., 2023), y serían *T. testudinum* y *Halimeda* los grupos principalmente favorecidos. *T. testudinum* mantendría su dominancia sin cambios significativos en la pradera por un tiempo indeterminado, dependiendo de los flujos de entradas de nutrientes, aunque el área ocupada se iría incrementando. En este sentido, el análisis de los cambios a través de las imágenes satelitales propuesto por Hedley et al. (2021) sería la herramienta más útil para monitorear el progreso de la transformación de sistema arrecifal inducido por el incremento de la fertilidad en estas etapas tempranas. Otras especies que también resultarían favorecidas por la fertilidad en esta etapa son las algas calcificadoras, y especialmente del género *Halimeda* spp. que en la fase I empiezan a mostrar incrementos en su abundancia en la comunidad al mismo tiempo que *T. testudinum* pierde dominancia relativa de la biomasa expuesta a la columna de agua (por encima del sedimento). En estas fases tempranas también se observa que *T. testudinum* asigna más biomasa a sus módulos

subterráneos (Lee y Dunton, 2000), mayor biomasa de raíces y de rizomas (**Figura 11 A-C**). En la fase I se encontraron los valores máximos de biomasa subterránea, además de los incrementos en el tamaño de los haces. Si persiste la fertilidad, la pradera seguirá ganando en expansión horizontal hasta alcanzar el máximo de colonización de su biomasa a cada profundidad (modelo I de Hedley *et al.* 2021, descrito en Enríquez *et al.* 2019), a la vez que experimenta una nueva fase (II) con fuertes incrementos en abundancia de *Halimeda* y del rodolito *Neogoniolithon*. Este análisis no permitió explicar qué factor favorecería la mayor abundancia de un género u otro no, ni si son dos fases consecutivas o alternativas del proceso de transformación que experimenta la pradera marina, pero sí se puede concluir que en esta fase son las algas calcificadoras de estos dos géneros las que dominan en abundancia (peso) en la pradera marina.

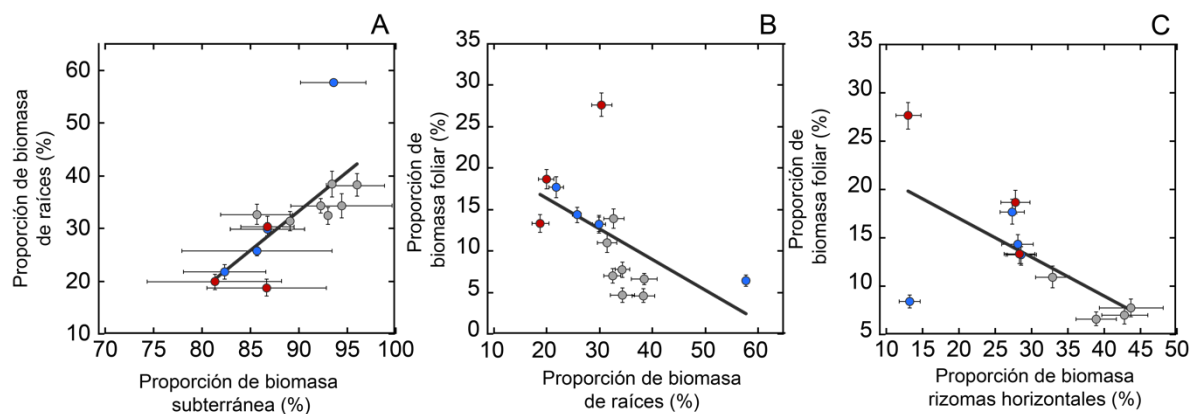


Figura 11. (A) Relación funcional entre la proporción de biomasa subterránea y la proporción de biomasa de raíces, la línea continua describe un modelo de ajuste lineal ($Y = -71.108 + 1.1398x$; $R^2 = 0.68$; $p < 0.01$). (B) Relación funcional entre la proporción de biomasa de raíces y la proporción de biomasa foliar, la línea continua describe un modelo de ajuste lineal ($Y = 23.675 - 0.36811x$; $R^2 = 0.30$, $p < 0.05$). (C) Relación entre la proporción de biomasa de rizomas horizontales y la proporción de biomasa foliar ($Y = 25.017 - 0.4008x$, $R^2 = 0.41$, $p < 0.05$).

Por otra parte, en esta fase *T. testudinum* sigue mostrando ligeros incrementos del tamaño del haz por área que conducen a incrementos en LAI (Tomasko y Lapointe, 1991), al mismo tiempo que se va reduciendo la biomasa subterránea, incrementando también en LAR. Se observan cambios morfológicos significativos en *T. testudinum* sobre todo en la fase III, en la que el incremento del crecimiento vertical de los haces origina aumentos

significativos en su tamaño, especialmente en el área foliar del haz, y fuertes incrementos en LAI, alcanzando valores superiores a 2 y máximos cercanos a 5, incluso a profundidades mayores a 2 m. Si bien hay pocos reportes previos de valores LAI para *T. testudinum*, hay pocos valores de LAI por encima de 2 para estos mismos rangos de profundidad (Dawes y Tomasko, 1988; Burdige y Zimmerman, 2002; Torres Conde y Martínez-Daranas, 2017). En la fase III, el LAR no presenta cambios significativos con respecto a la fase II, pero sí se observa una fuerte disminución de los rodolitos, probablemente como consecuencia de la fuerte disminución de la disponibilidad de luz dentro del dosel asociada al aumento de LAI. Los rodolitos desaparecen completamente de la comunidad en la fase IV y también se observa una gran disminución de las especies del género *Halimeda*, los grupos que dominaban en fases anteriores. En la fase IV, *T. testudinum* vuelve a ser dominante, pero con un morfotipo muy distinto pues su LAR aumenta significativamente debido a una fuerte disminución de la biomasa subterránea al mismo tiempo que se incrementa el área foliar, pero con haces más pequeños, lo que sugiere una disminución del crecimiento vertical (**Figura 12**).

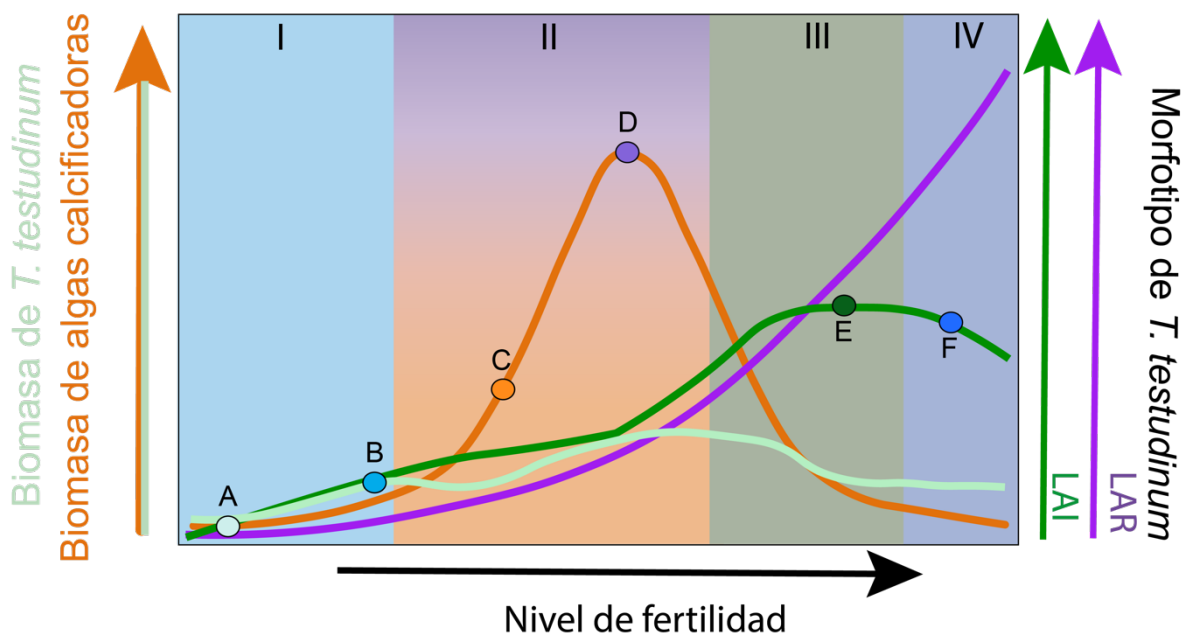


Figura 12. Esquema representativo de los cambios de fase en la comunidad de macrófitas bentónicas en las praderas marinas de *T. testudinum* en el Caribe Mexicano en función del incremento del nivel de fertilidad del hábitat.

4.4 Conclusiones

Los resultados de este capítulo permitieron identificar cuatro atributos estructurales de *Thalassia testudinum*: LAR, biomasa por encima del sedimento, LAI y el tamaño del haz normalizado por área foliar como los descriptores con mayor potencial para ser utilizados como bioindicadores del enriquecimiento de nutrientes en la pradera marina arrecifal de *Thalassia testudinum*.

De los descriptores ambientales examinados, las concentraciones de NID en el agua intersticial de los sedimentos mostraron la mayor capacidad para explicar las variaciones de los atributos morfológicos de *T. testudinum*, seguido de las concentraciones de NID en la columna de agua y la materia orgánica en los sedimentos.

Asociados al gradiente ambiental de nutrientes descrito para las praderas marinas de este estudio, se observaron cambios significativos en el morfotipo de *T. testudinum*, que mayormente se reflejaron en un fuerte incremento en el LAR, cuyos ajustes morfológicos implican una reducción en la asignación de recursos hacia las estructuras subterráneas (e.g. rizomas y raíces) y un importante incremento en el área foliar.

Asimismo, los resultados de este análisis confirman la utilidad de dos parámetros ambientales: la concentración de NID en la columna de agua y de la materia orgánica en los sedimentos, como dos indicadores ambientales potenciales del incremento de la fertilidad en el hábitat arrecifal (cambios tróficos) y su efecto sobre la comunidad de macrófitas bentónicas de la pradera marina de *Thalassia testudinum*, que va sufriendo una progresiva transformación. Ambos *proxies* están correlacionados de forma no lineal, de forma que la concentración de NID en la columna de agua refleja mejor los cambios en las primeras fases, mientras que el incremento de la materia orgánica en el sedimento es mejor indicador de las últimas fases de transformación del hábitat documentadas en este estudio.

El análisis de los cambios que experimenta LAI con la profundidad reveló un nuevo modelo de máxima colonización de *T. testudinum* en lagunas arrecifales someras que no están limitadas en nutrientes. Estos cambios conducen a una fuerte reducción del porcentaje de luz dentro del dosel de la pradera, con valores estimados entre 40% al 63% de la luz de la superficie, si no hay cambios en la transparencia de la columna de agua.

El modelo de transformación de la comunidad de macrófitas bentónicas de la pradera marina que se ha desarrollado en este estudio asociado al incremento de la fertilidad del hábitat, documenta una trayectoria transicional de 4 fases, desde una fase inicial (I) oligotrófica, que ya no se ha podido documentar en el periodo 2016-2018 en todo el Caribe mexicano, hasta una fase final (IV) que representaría un estado avanzado de eutrofización pero en el que todavía *T. testudinum* sigue siendo la especie dominante y constructora de hábitat. En las fases intermedias de esta transformación, las algas calcificadoras dominan en la comunidad de macrófitas, por lo que la razón entre su biomasa y la de la especie dominante *T. testudinum* podría ser un buen indicador para esta fase.

El modelo de transformación de la pradera marina inducida por el incremento de la fertilidad que se ha desarrollado en este estudio, indica que en la fase I domina *T. testudinum* sobre el resto de la comunidad y se observan los valores menores de atributos como LAI y LAR y también de la biomasa total de la comunidad como consecuencia de la limitación de nutrientes del ambiente oligotrófico arrecifal. En la fase I, el incremento en la disponibilidad de nutrientes estimula la expansión horizontal de la pradera marina, favoreciendo el crecimiento de *T. testudinum* y también el de especies del género *Halimeda*, principalmente *H. incrassata*. En la fase II, este género *Halimeda* spp. y también los rodolitos, *Neogoniolithon* sp., dominan en la comunidad de macrófitas. La importancia relativa de cada género en la comunidad podría representar estados alternativos de la misma fase II, resultado de situaciones ambientales todavía no identificadas. En la siguiente fase (III) el incremento de la disponibilidad de nutrientes induce importantes transformaciones en el morfotipo de *T. testudinum* que alcanza los valores máximos del tamaño del haz y de LAI, reduciendo significativamente la disponibilidad de luz dentro del dosel de la pradera, aunque la columna de agua no haya sufrido todavía un deterioro importante. La biomasa subterránea también se reduce por lo que LAR sigue incrementándose. La reducción de luz en el dosel está asociada a una drástica disminución de la abundancia de *Neogoniolithon* sp., pero no de *Halimeda* spp. Por último, en la última fase documentada en este estudio (IV), *T. testudinum* recupera nuevamente su dominancia en la comunidad, y se observa también una importante disminución de la abundancia de *Halimeda* spp. mientras que especies de los géneros *Penicillus* spp y *Udotea* spp se ven favorecidas, *Penicillus* en biomasa y *Udotea* en el tamaño

(área del talo) de los organismos. La biomasa subterránea de *T. testudinum* sigue disminuyendo a la vez que LAR sigue aumentando en esta fase.

4.5 Literatura citada

- Adams, M. P., Hovey, R. K., Hipsey, M. R., Bruce, L. C., Ghisalberti, M., Lowe, R. J., Gruber, R. K., Ruíz-Moya, L., Maxwell, P. S., Callaghan, D. P., Kendrick, G. A., y O'Brien, K. R. (2016). Feedback between sediment and light for seagrass: Where is it important?. *Limnology and Oceanography*, 61(6), 1937-1955. <https://doi.org/10.1002/lno.10319>.
- Alcolado, P. M. (1990). El bentos de la macrolaguna del Golfo de Batabanó. Editorial Academia. La Habana, 158 pp.
- Andersen, T., Carstensen, J., Hernandez-Garcia, E., y Duarte, C. M. (2009). Ecological thresholds and regime shifts: approaches to identification. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(1), 49-57.
- Arellano-Méndez, L. U., Liceaga-Correa, M. D. L. Á., Herrera-Silveira, J. A., y Hernández-Núñez, H. (2011). Impacto por huracanes en las praderas de *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) en el Caribe Mexicano. *Revista de Biología Tropical*, 59(1), 385-401.
- Bruno, J. F., Precht, W. F., Vroom, P. S., y Aronson, R. B. (2014). Coral reef baselines: how much macroalgae is natural?. *Marine Pollution Bulletin*, 80(1-2), 24-29. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.01.010>.
- Burdige, D. J., y Zimmerman, R. C. (2002). Impact of sea grass density on carbonate dissolution in Bahamian sediments. *Limnology and Oceanography*, 47(6), 1751-1763. <https://doi.org/10.4319/lo.2002.47.6.1751>.
- Bustamante López, C., Hernández-Fernández, L., González de Zayas, R., Dulce Sotolongo, L. B., y Pina Amargós, F. (2018). Pastos marinos de pasa caballones, Parque Nacional Jardines de la Reina, Cuba. <http://hdl.handle.net/1834/14980>.
- Caffrey, J. M., y Kemp, W. M. (1990). Nitrogen cycling in sediments with estuarine populations of *Potamogeton perfoliatus* and *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series*, 147-160. <https://www.jstor.org/stable/24844653>.
- Carruthers, T. J. B., Van Tussenbroek, B. L., y Dennison, W. C. (2005). Influence of submarine springs and wastewater on nutrient dynamics of Caribbean seagrass meadows. *Estuarine Coastal Shelf Science*, 64(2):191-199. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.01.015>.
- Cayabyab, N. M., y Enriquez, S. (2007). Leaf photoacclimatory responses of the tropical seagrass *Thalassia testudinum* under mesocosm conditions: a mechanistic scaling-up study. *New Phytologist*, 176(1), 108-123. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02147.x>.
- McKenzie, L. (2016). Thresholds for morphological response to light reduction for four tropical seagrass species. *Ecological Indicators*, 67, 358-366. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.02.050>.
- Cornelisen, C. D., y Thomas, F. I. (2004). Ammonium and nitrate uptake by leaves of the seagrass *Thalassia testudinum*: impact of hydrodynamic regime and epiphyte cover on uptake rates. *Journal of Marine Systems*, 49(1-4), 177-194. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2003.05.008>.
- Coronado, C., Candela, J., Iglesias-Prieto, R., Sheinbaum, J., López, M., y Ocampo-Torres, F. J. (2007). On the circulation in the Puerto Morelos fringing reef lagoon. *Coral Reefs*, 26(1), 149-163. <https://doi.org/10.1007/s00338-006-0175-9>.
- Cortés, J., Oxenford, H. A., Van Tussenbroek, B. I., Jordán-Dahlgren, E., Cróquer, A., Bastidas, C., y Ogden, J. C. (2019). The CARICOMP network of Caribbean Marine Laboratories (1985–2007): history, key findings, and lessons learned. *Frontiers in Marine Science*, 519. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00519>.

- Darnell, K. M., y Dunton, K. H. (2017). Plasticity in turtle grass (*Thalassia testudinum*) flower production as a response to porewater nitrogen availability. *Aquatic Botany*, 138, 100-106. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2017.01.007>
- Dawes, C. J., y Tomasko, D. A. (1988). Depth distribution of *Thalassia testudinum* in two meadows on the west coast of Florida; a difference in effect of light availability. *Marine ecology*, 9(2), 123-130.
- De Boer, W. F. (2007). Seagrass–sediment interactions, positive feedbacks, and critical thresholds for occurrence: a review. *Hydrobiologia*, 591, 5-24. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-0780-9>.
- Dennison, W. C., Orth, R. J., Moore, K. A., Stevenson, J. C., Carter, V., Kollar, S., Bergstrom, P. W., y Batiuk, R. A. (1993). Assessing water quality with submersed aquatic vegetation: habitat requirements as barometers of Chesapeake Bay health. *BioScience*, 43(2), 86-94.
- Eddy, T. D., Cheung, W. W., y Bruno, J. F. (2018). Historical baselines of coral cover on tropical reefs as estimated by expert opinion. *PeerJ*, 6, e4308. <https://doi.org/10.7717/peerj.4308>.
- Enríquez, S. (2014). Seagrass meadows as bioindicators of increases in nutrient levels. In Mumby, P. J., Flower, J., Chollet, I., Box, S. J., Bozer, Y-M, Fitzsimmons, C., Forster, J., Gill, D., Griffith-Mumby, R., Oxenford, H. A., Peterson, A. M., Stead, S. M., Turner, R. A., Townsley, P., Van Beukering, P. J. H., Booker, F. Brocke, H. J., Cabañillas-Terán, N., Canty, S. W. J., Carricart-Ganivet, J. P., Charlery, J., Dryden, C., van Duyl, F. C., Enríquez, S., den Haan, J., Iglesias-Prieto, R., Kennedy, E. V., Mahon, R., Muelle, B., Newman, S. P., Nugues, M. M., Cortéz-Núñez, J., Nurse, L. O., Paris, C. B., Petersen, D., Polunin, N. V. C., Sánchez, C., Schep, S., Steven, J. R., Vallés, H., Vermeij, M. J. A., Visser, P. M., Whittingham, E., y Williams, S. M., (2014) *Towards Reef Resilience and Sustainable Livelihoods: A handbook for Caribbean coral reef managers*. University of Exeter, Exeter. 172 pp. <http://hdl.handle.net/1893/30580>.
- Enríquez, S., y Pantoja-Reyes, N. I. (2005). Form-function analysis of the effect of canopy morphology on leaf self-shading in the seagrass *Thalassia testudinum*. *Oecologia*, 145(2), 234-242. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0111-7>.
- Enríquez, S., Olivé, I., Cayabyab, N., y Hedley, J. D. (2019). Structural complexity governs seagrass acclimatization to depth with relevant consequences for meadow production, macrophyte diversity and habitat carbon storage capacity. *Scientific Reports*, 9(1), 1-14. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-51248-z>.
- Ferdie, M., y Fourqurean, J. W. (2004). Responses of seagrass communities to fertilization along a gradient of relative availability of nitrogen and phosphorus in a carbonate environment. *Limnology and Oceanography*, 49(6), 2082-2094. <https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.6.2082>.
- Fong, C. R., y Fong, P. (2018). Nutrient fluctuations in marine systems: Press versus pulse nutrient subsidies affect producer competition and diversity in estuaries and coral reefs. *Estuaries and Coasts*, 41, 421-429. <https://doi.org/10.1007/s12237-017-0291-5>.
- Fonseca, M. S., Fourqurean, J. W., y Koehl, M. A. R. (2019). Effect of seagrass on current speed: importance of flexibility vs. shoot density. *Frontiers in Marine Science*, 6, 376. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00376>.
- Fourqurean, J. W., Powell, G. V., Kenworthy, W. J., y Zieman, J. C. (1995). The effects of long-term manipulation of nutrient supply on competition between the seagrasses *Thalassia testudinum* and *Halodule wrightii* in Florida Bay. *Oikos*, 349-358. <https://doi.org/10.2307/3546120>.
- Fox, S., Olsen, Y.S., Teichberg, M., Valiela, I (2010). Controls acting on benthic macrophyte communities in a temperate and a tropical estuary. In: *Coastal lagoons: Critical habitats of*

- environmental changes. Chapter 9. Eds.: Michael J. Kennish, Hans W. Paerl. CRC Press, Taylor and Francis group. 203-225 pp.
- González-De Zayas, R., Rossi, S., Hernández-Fernández, L., Velázquez-Ochoa, R., Soares, M., Merino-Ibarra, M., Castillo-Sandoval, F. S. y Soto-Jiménez, M. F. (2020). Stable isotopes used to assess pollution impacts on coastal and marine ecosystems of Cuba and México. *Regional Studies in Marine Science*, 39, 101413. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2020.101413>.
- Guimaraes, M., Zúñiga-Ríos, A., Cruz-Ramírez, C. J., Chávez, V., Odériz, I., van Tussenbroek, B. I., y Silva, R. (2021). The conservational state of coastal ecosystems on the Mexican Caribbean coast: Environmental guidelines for their management. *Sustainability*, 13(5), 2738. <https://doi.org/10.3390/su13052738>.
- Haas, A. F., Jantzen, C., Naumann, M. S., Iglesias-Prieto, R., y Wild, C. (2010). Organic matter release by the dominant primary producers in a Caribbean reef lagoon: implication for in situ O₂ availability. *Marine Ecology Progress Series*, 409, 27-39. <https://doi.org/10.3354/meps08631>.
- Herbert, D. A., y Fourqurean, J. W. (2008). Ecosystem structure and function still altered two decades after short-term fertilization of a seagrass meadow. *Ecosystems*, 11, 688-700. <https://doi.org/10.1007/s10021-008-9151-2>.
- Hedley, J. D., Velázquez-Ochoa, R., y Enríquez, S. (2021). Seagrass depth distribution mirrors coastal development in the Mexican Caribbean—an automated analysis of 800 satellite images. *Frontiers in Marine Science*, 1449. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.733169>.
- Hemminga, M. A., y Duarte, C. M. (2000). *Seagrass ecology*. Cambridge University Press.
- Hernández-Terrones, L., Rebolledo-Vieyra, M., Merino-Ibarra, M., Soto, M., Le-Cossec, A., y Monroy-Ríos, E. (2011). Groundwater pollution in a karstic region (NE Yucatan): baseline nutrient content and flux to coastal ecosystems. *Water, Air, & Soil Pollution*, 218(1), 517–528. <https://doi.org/10.1007/s11270-010-0664-x>.
- Howarth, R., Chan, F., Conley, D. J., Garnier, J., Doney, S. C., Marino, R., y Billen, G. (2011). Coupled biogeochemical cycles: eutrophication and hypoxia in temperate estuaries and coastal marine ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(1), 18-26. <https://doi.org/10.1890/100008>.
- Iizumi, H., y Hattori, A. (1982). Growth and organic production of eelgrass (*Zostera marina* L.) in temperate waters of the Pacific coast of Japan. III. The kinetics of nitrogen uptake. *Aquatic Botany*, 12, 245-256. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(82\)90020-1](https://doi.org/10.1016/0304-3770(82)90020-1).
- Lapointe, B. E., Tomasko, D. A., & Matzie, W. R. (1994). Eutrophication and trophic state classification of seagrass communities in the Florida Keys. *Bulletin of Marine Science*, 54(3), 696-717.
- Lapointe, B. E., Littler, M. M., y Littler, D. S. (1992). Nutrient availability to marine macroalgae in siliciclastic versus carbonate-rich coastal waters. *Estuaries*, 15, 75-82. <https://doi.org/10.2307/1352712>.
- Lapointe, B. E., Littler, M. M., y Littler, D. S. (1997). Macroalgal overgrowth of fringing coral reefs at Discovery Bay, Jamaica: bottom-up versus top-down control.
- Larkum, A. W., Orth, R. J., y Duarte, C. M. (2006). Seagrasses: biology, ecology, and conservation. *Phycologia*, 45(5), 5. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2983-7>.
- Lee, K. S., y Dunton, K. H., (1999). Inorganic nitrogen acquisition in the seagrass *Thalassia testudinum*: development of a whole plant budget. *Limnology and Oceanography*, 44, 1204–1215. <https://doi.org/10.4319/lo.1999.44.5.1204>.

- Lee, K. S., y Dunton, K. H. (2000). Effects of nitrogen enrichment on biomass allocation, growth, and leaf morphology of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Ecology Progress Series*, 196, 39-48. <https://doi.org/10.3354/meps196039>.
- Leoni, V., Pasqualini, V., Pergent-Martini, C., Vela, A., y Pergent, G. (2006). Morphological responses of *Posidonia oceanica* to experimental nutrient enrichment of the canopy water. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 339(1), 1-14.
- Leoni, V., Vela, A., Pasqualini, V., Pergent-Martini, C., y Pergent, G. (2008). Effects of experimental reduction of light and nutrient enrichments (N and P) on seagrasses: a review. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 18(2), 202-220. <https://doi.org/10.1002/aqc.842>.
- Littler, D. S., Littler, M. M., Bucher, K. E., y Norris, J. N. (1989). *Marine plants of the Caribbean; a field guide from Florida to Brazil*. Smithsonian Institution Press. 264 pp.
- Liu, Z., Dong, N., Zhang, H., Zhao, M., Ren, T., Liu, C., Westerband, A., y He, N. (2021). Divergent long-and short-term responses to environmental gradients in specific leaf area of grassland species. *Ecological Indicators*, 130, 108058. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.108058>.
- Liu, Z., Zhao, M., Zhang, H., Ren, T., Liu, C., y He, N. (2022). Divergent response and adaptation of specific leaf area to environmental change at different spatio-temporal scales jointly improve plant survival. *Global Change Biology*, 29(4), 1144-1159. <https://doi.org/10.1111/gcb.16518>.
- López-Londoño, T., Galindo-Martínez, C. T., Gómez-Campo, K., González-Guerrero, L. A., Roitman, S., Pollock, F. J., Pizarro, V., López-Victoria, M., Medina, M., y Iglesias-Prieto, R. (2021). Physiological and ecological consequences of the water optical properties degradation on reef corals. *Coral Reefs*, 40(4), 1243-1256. <https://doi.org/10.1007/s00338-021-02133-7>.
- Marbà, N., Krause-Jensen, D., Alcoverro, T., Birk, S., Pedersen, A., Neto, J. M., Orfanidis, S., Garmendia, J. M. Muxika, I., Borja, A., Dencheva, K., y Duarte, C. M. (2013). Diversity of European seagrass indicators: patterns within and across regions. *Hydrobiologia*, 704(1), 265–278. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1403-7>.
- Martínez-Crego, B., Vergés, A., Alcoverro, T., y Romero, J. (2008). Selection of multiple seagrass indicators for environmental biomonitoring, *Marine Ecology Progress Series*, 361, 93-109. [https://doi.org/10.3354\(meps07358](https://doi.org/10.3354(meps07358).
- Martínez-Daranas, B., Cabrera, R., & Pina-Amargós, F. (2009). Spatial and seasonal variability of *Thalassia testudinum* in Nuevitas Bay, Cuba. *Revista Ciencias Marinas y Costeras*, 1, 9-27.
- McGlathery, K. J., Sundbäck, K., & Anderson, I. C. (2007). Eutrophication in shallow coastal bays and lagoons: the role of plants in the coastal filter. *Marine Ecology Progress Series*, 348, 1-18.
- Medina-Gomez, I., Madden, C. J., Herrera-Silveira, J., y Kjerfve, B. (2016). Response of *Thalassia testudinum* morphometry and distribution to environmental drivers in a pristine tropical lagoon. *PLOS one*, 11(10), e0164014. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0164014>.
- Mellors, J., Marsh, H., Carruthers, T. J., y Waycott, M. (2002). Testing the sediment-trapping paradigm of seagrass: Do seagrasses influence nutrient status and sediment structure in tropical intertidal environments?. *Bulletin of Marine Science*, 71(3), 1215-1226.
- Melo-Merino, S. M., Lira-Noriega, A., González-Barrios, F. J., Reyes-Bonilla, H., y Álvarez-Filip, L. (2022). Functional divergence from ecological baselines on Caribbean coral reefs. *Ecography*, 2022(3), e05811. <https://doi.org/10.1111/ecog.05811>.

- Molina-Hernández, A. L., y van Tussenbroek, B. I. (2014). Patch dynamics and species shifts in seagrass communities under moderate and high grazing pressure by green sea turtles. *Marine Ecology Progress Series*, 517:143–157. <https://doi.org/10.3354/meps110687>.
- Morris, L. J., y Virnstein, R. W. (2004). The demise and recovery of seagrass in the northern Indian River Lagoon, Florida. *Estuaries*, 27(6), 915–922. <https://doi.org/10.1007/BF02803418>.
- Nugent, R.S., E. Jordan y R. de la Torre, 1978. Investigaciones preliminares de *Thalassia testudinum* König, en la costadel Caribe Mexicano: Nota Científica. *An. Centro Ciencias del Mar y Limnología*. UNAM, 5(1):247-254.
- Olsen, Y. S., y Valiela, I. (2010). Effect of sediment nutrient enrichment and grazing on turtle grass *Thalassia testudinum* in Jobos Bay, Puerto Rico. *Estuaries and Coasts*, 33, 769-783. <https://doi.org/10.1007/s12237-009-9256-7>.
- Orfanidis, S., Dencheva, K., Nakou, K., Tsioli, S., Papathanasiou, V., y Rosati, I. (2014). Benthic macrophyte metrics as bioindicators of water quality: towards overcoming typological boundaries and methodological tradition in Mediterranean and Black Seas. *Hydrobiologia*, 740, 61-78. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1938-x>.
- Orth, R. J., Carruthers, T. J., Dennison, W. C., Duarte, C. M., Fourqurean, J. W., Heck, K. L., y Williams, S. L. (2006). A global crisis for seagrass ecosystems. *Bioscience*, 56(12), 987-996. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[987:AGCFSE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[987:AGCFSE]2.0.CO;2).
- Poorter, H., y Remkes, C. (1990). Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia*, 83(4), 553-559. <https://doi.org/10.1007/BF00317209>.
- Poorter, H., y De Jong, R. O. B. (1999). A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *The New Phytologist*, 143(1), 163-176. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00428.x>.
- Rabalais, N. N., Turner, R. E., Díaz, R. J., y Justić, D. (2009). Global change and eutrophication of coastal waters. *ICES Journal of Marine Science*, 66(7), 1528-1537. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsp047>.
- R Core Team. (2020). R: A language and environment for statistical computing. R. Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <http://www.r-project.org/index.html>.
- Rodríguez-Martínez, R. E., Ruíz-Rentería, F., Tussenbroek, B. V., Barba-Santos, G., Escalante-Mancera, E., Jordán-Garza, G., y Jordán-Dahlgren, E. (2010). Environmental state and tendencies of the Puerto Morelos CARICOMP site, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 58, 23-43.
- Rose, C. D., y Dawes, C. J. (1999). Effects of community structure on the seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Ecology Progress Series*, 184, 83-95.
- Rützler, K., y Macintyre, I. G. (1982). The Atlantic barrier reef ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize, 1: structure and communities.
- Ruiz-Zárate, M. A., Espinoza-Avalos, J., Carricart-Ganivet, J. P., y Fragoso, D. (2000). Relationships between *Manicina areolata* (Cnidaria: Scleractinia), *Thalassia testudinum* (Anthophyta) and *Neogoniolithon* sp. (Rhodophyta). *Marine Ecology Progress Series*, 206, 135-146. <https://doi.org/10.3354/meps206135>.
- Tomasko, D. A., y Lapointe, B. E. (1991). Productivity and biomass of *Thalassia testudinum* as related to water column nutrient availability and epiphyte levels: field observations and experimental studies. *Marine ecology progress series*, 9-17.

- Thomsen, E., Herbeck, L., Teichberg, M., Wang, D. R., Chen, S. Q., y Jennerjahn, T. C. (2022). Species-specific phenotypic plasticity of two tropical seagrass species in response to in situ fertilisation under different trophic conditions. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 270, 107837. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2022.107837>.
- Torres Conde, E. G., y Martínez-Daranas, B. (2017). Los pastos marinos del golfo de Guanahacabibes, Pinar del Río, Cuba. <http://hdl.handle.net/1834/12435>.
- Udy, J. W., Dennison, W. C., Long, W. J. L., y McKenzie, L. J. (1999). Responses of seagrass to nutrients in the Great Barrier Reef, Australia. *Marine Ecology Progress Series*, 185, 257-271.
- USEPA (United States Environmental Protection Agency). (2012). National Coastal Condition Report IV. EPA-842-R-10-003. Office of Research and Development/Office of Water. Washington, DC. https://www.epa.gov/sites/default/files/2014-10/documents/0_nccr_4_report_508_bookmarks.pdf.
- Van Tussenbroek, B. I. (1996). Leaf dimensions of transplants of *Thalassia testudinum* in a Mexican Caribbean reef lagoon. *Aquatic Botany*, 55(2), 133-138. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(96\)01068-6](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(96)01068-6).
- Van Tussenbroek, B. I. (1998). Above-and below-ground biomass and production by *Thalassia testudinum* in a tropical reef lagoon. *Aquatic Botany*, 61(1), 69-82. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(98\)00058-8](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(98)00058-8).
- Van Tussenbroek, B. I., Cortés, J., Collin, R., Fonseca, A. C., Gayle, P. M., Guzmán, H. M., Jácome, G. E., Juman, R., Koltés, K. H., Oxenford, H. A., Rodríguez-Ramírez, A., Samper-Villareal, J., Smith, S. R., Tschirky, J. J., y Weil, E. (2014). Caribbean-wide, long-term study of seagrass beds reveals local variations, shifts in community structure and occasional collapse. *PloS one*, 9(3), e90600. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0090600>.
- Vásquez-Elizondo, R. M., y Enríquez, S. (2016). Coralline algal physiology is more adversely affected by elevated temperature than reduced pH. *Scientific Reports*, 6(1), 1-14. <https://doi.org/10.1038/srep19030>.
- Waycott, M., Longstaff, B. J., y Mellors, J. (2005). Seagrass population dynamics and water quality in the Great Barrier Reef region: A review and future research directions. *Marine*
- Wilson, S. S., Furman, B. T., Hall, M. O., y Fourqurean, J. W. (2020). Assessment of Hurricane Irma impacts on South Florida seagrass communities using long-term monitoring programs. *Estuaries and Coasts*, 43, 1119-1132. <https://doi.org/10.1007/s12237-019-00623-0>.
- Zarco-Perello, S., y Enríquez, S. (2019). Remote underwater video reveals higher fish diversity and abundance in seagrass meadows, and habitat differences in trophic interactions. *Scientific reports*, 9(1), 6596. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-43037-5>.
- Zieman, J. C., y Zieman, R. T. (1989). The ecology of the seagrass meadows of the west coast of Florida: a community profile (Vol. 85, No. 7). US Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, Research and Development.
- Zieman, J., Fourqurean, J. W., y Iverson, R. L. (1989). Distribution, abundance and productivity of seagrasses and macroalgae in Florida Bay. *Bulletin of Marine Science*, 44(1), 292-311.
- Zieman, J., Penchaszadeh, P., Ramírez, J. R., Pérez, D., Bone, D., Herrera-Silveira, J., Sánchez-Arguelles, R. D., Alcolado, P., Laydoo, R., García, J. R., Garzón-Ferreira, J., Díaz, G., Gayle, P., Gerace, D. T., Smith, G., Oxenford, H., Parker, C., Pors, L. P. J. J., Nagelkerken, J. A., van Tussenbroek, B., Smith, S. R., Varela, R., Koltés, K., y Tschirky, J. (1997). Variation in ecological parameters of *Thalassia testudinum* across the CARICOMP network. In *Proc 8th Int Coral Reef Sym*, (1), 663-668pp.

Conclusiones generales

1. En este estudio se detectaron condiciones alarmantes asociadas al progreso del proceso de eutrofización en las lagunas arrecifales del Caribe Mexicano en el periodo 2016-2018, especialmente en la región norte de Quintana Roo, como resultado del desarrollo turístico masivo en esa región y del impacto del sargazo en los últimos años, que se extiende a lo largo de las costas del Caribe Mexicano.
2. Los valores ambientales promedio de nutrientes caracterizados en el periodo 2016-2018 están ~3 por encima de los umbrales que propone la US EPA como indicadores máximos de nutrientes para la columna de agua, ya que por encima de ellos se compromete severamente la salud y supervivencia de los arrecifes de coral, lo que exige una rápida respuesta para controlar las entradas de nutrientes en forma de biomasa masiva de sargazo pero también en los vertidos urbanos y de la industria hotelera, principal actividad económica de la región.
3. La caracterización ambiental, en conjunto con algunos parámetros biológicos en especies dominantes de la comunidad, permitieron reconocer diferencias entre las localidades del norte y el sur examinadas, y también permitió proponer dos gradientes ambientales para monitorear el estado de progresión de la eutrofización en estos ambientes: (1) las concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto de la columna de agua, y (2) el contenido de materia orgánica del sedimento de la pradera marina en la laguna arrecifal.
4. La evaluación de la llegada masiva de Sargazo en una misma localidad durante dos veranos (con y sin sargazo) permitió estimar un incremento en las mayores de fósforo y de materia orgánica en el hábitat como consecuencia de los arribazones, así como cambios en especies dominantes como *T. testudinum* y *Halimeda* spp., y también permitió identificar la zona de media laguna como la zona que recibe el mayor impacto.

5. El análisis comparativo de los diferentes atributos biológicos caracterizados en este estudio y en combinación con la caracterización ambiental permitió identificar seis tipos de praderas marinas a lo largo del Caribe Mexicano, donde se reconocen bioindicadores específicos para cada una de ellas.
6. Los seis tipos de praderas podrían reflejar 5 fases diferentes del proceso de transformación que sufre la pradera marina de *Thalassia testudinum* en respuesta al incremento de la fertilidad en el ambiente, y quizás dos estados alternativos de una de las fases intermedias (fase III), donde los rodolitos (*Neogoniolithon* sp.) o las algas calcificadoras del género *Halimeda* serían dos opciones dominantes. Sin embargo, el estudio no permite concluir si este cambio en la comunidad en la fase III representa realmente dos estados alternativos fruto de factores bióticos o no bióticos todavía no identificados, o dos fases diferentes del proceso de transformación de la comunidad.
7. El proceso de transformación que sufre la pradera marina en respuesta a la fertilización del hábitat arrecifal sigue procesos no lineales, donde atraviesa primero por un pequeño incremento de la biomasa foliar por encima del sedimento de su constructor, *Thalassia testudinum*, y de la comunidad de algas calcificadoras, pero estos cambios en la comunidad llegan a un máximo de biomasa determinado por la luz y la profundidad, que puede ser reconocido por el máximo valor del Leaf Area Index (LAI) que alcanza la pradera a cada profundidad, ya documentado en Enríquez et al. (2019). Este máximo de biomasa y de LAI dificulta el seguimiento del avance del proceso en esta fase a través de caracterizaciones *in situ* de la comunidad de macrófitas de la pradera marina.
8. Estos resultados han facilitado el desarrollo de una herramienta para el análisis e interpretación de imágenes satelitales documentada en Hedley et al. (2021), que permite identificar no sólo el incremento inicial del área ocupada por la pradera marina en las primeras fases del proceso de fertilización, sino también los cambios en el máximo de profundidad en el Leaf Area Index, lo que incrementa poderosamente la capacidad de monitorear y dar seguimiento al avance del

proceso de eutrofización del hábitat arrecifal, utilizando la transformación de la pradera marina como indicador de este progreso.

9. El progreso del proceso de transformación de la pradera en respuesta al incremento de la fertilización del hábitat se puede detectar a través del incremento en abundancia de la comunidad de algas calcificadoras, que lo hace por encima de la abundancia del constructor de hábitat. Esta transformación genera dos tipos de praderas en este estado intermedio, en una domina el género *Halimeda* y en la otra dominan los rodolitos.
10. Durante este proceso, el constructor de hábitat *Thalassia testudinum* sufre también importantes transformaciones de su morfotipo que involucran una serie de ajustes morfológicos, principalmente el incremento de área foliar además de una disminución de la biomasa subterránea. Incrementos del tamaño del haz $> 40 \text{ cm}^2 \text{ haz}^{-1}$ y valores del LAI por encima del modelo propuesto por Enríquez et al. (2019) que determina el máximo valor alcanzable a cada profundidad de la laguna arrecifal, pueden ser utilizados como indicadores de progreso del proceso de eutrofización a una nueva tipología (grupo E). En este tipo de praderas, la dominancia de los rodolitos disminuye muy drásticamente, el género *Udotea* se diversifica y aumenta la dominancia del género *Halimeda* en la comunidad.
11. Estos cambios son consecuencia de la importante disminución del ambiente lumínico en el interior del dosel de la pradera generado por el fuerte incremento del área foliar, especialmente LAI, de *Thalassia testudinum*. Este estudio, por tanto, confirma la mayor competitividad por luz del constructor de hábitat en la comunidad de macrófitas de la pradera marina arrecifal, y el valor adaptativo para *T. testudinum* de mantener una fisiología fotosintética de sombra según lo documentado por Cayabyab y Enríquez (2007) y Enríquez et al. (2019).
12. Incrementos en el valor de otro atributo de *Thalassia testudinum*, LAR, por encima de $35 \text{ cm}^2 \text{ g PS}^{-1}$ se propone también como un indicador del progreso de la transformación de la pradera hacia la última fase del proceso descrita en este estudio, (fase V). Esta fase se puede también reconocer la desaparición total de

los rodolitos y la disminución del tamaño del haz de *T. testudinum* a valores inferiores a $35 \text{ cm}^2 \text{ haz}^{-1}$. El sedimento de la pradera ha alcanzado también valores altos de su contenido de materia orgánica, por encima de 5.5 %, poco frecuentes en un ambiente arrecifal. La disminución del crecimiento vertical de *T. testudinum* y el fuerte aumento de la demanda de oxígeno del sedimento, podrían ser indicadores de que el deterioro ambiental del sedimento podría explicar el inicio de una etapa de regresión del constructor de hábitat que culminaría con importantes mortalidades (die-offs) y su desaparición y sustitución por otras especies. Sin embargo, esta etapa de regresión, no se ha caracterizado en las praderas examinadas en este estudio.

13. No obstante, la falta de control de las fuertes entradas de nutrientes en la costa de Quintana Roo, persiste y representa un peligro alarmante en la zona para el progreso del proceso de eutrofización. El mayor peligro son las llegadas masivas de sargazo pelágico, por la magnitud de la fertilidad y su efecto acumulativo, por lo que este estudio lamentablemente pronostica una nueva transformación, fase VI, que podría ser observada en los próximos años y que se caracterizaría por fuertes mortalidades de *T. testudinum* (die-offs), especialmente en el norte del estado y durante los veranos (incrementos de temperatura) y/o asociadas al deterioro de la columna de agua durante eventos de llegadas masivas (pérdida de luz).

Literatura citada

Cayabyab, N. M., y Enríquez, S. (2007). Leaf photoacclimatory responses of the tropical seagrass *Thalassia testudinum* under mesocosm conditions: a mechanistic scaling-up study. *New Phytologist*, 176(1), 108-123. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02147.x>.

Enríquez, S., Olivé, I., Cayabyab, N., y Hedley, J. D. (2019). Structural complexity governs seagrass acclimatization to depth with relevant consequences for meadow production, macrophyte diversity and habitat carbon storage capacity. *Scientific Reports*, 9(1), 1-14. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-51248-z>.

Hedley, J. D., Velázquez-Ochoa, R., y Enríquez, S. (2021). Seagrass depth distribution mirrors coastal development in the Mexican Caribbean—an automated analysis of 800 satellite images. *Frontiers in Marine Science*, 1449. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.733169>.

Anexos

Anexos del Capítulo 2

Anexo 1. Localidades y estaciones muestreadas sobre la costa en la región sur en el periodo 2016-2018.

Clave	Región	Localidad	Zona	No. estación	Fecha colecta	Profundidad
S.Xa-1C	Sur	Xahuayxol (S.Xa)	Costa	C1	Dic-2016	0.5 m
S.Xa-2C	Sur	Xahuayxol (S.Xa)	Costa	C2	Dic-2016	1 m
S.Xa-3C	Sur	Xahuayxol (S.Xa)	Costa	C3	Dic-2016	0.5 m
S6.H-1C	Sur	Huache	Costa	C1	Dic-2016	1.0 m
S5.U-1C	Sur	Uvero (S4.U)	Costa	C1	Sep-2017	1.0 m

Anexo 2. Resumen de los métodos utilizados para determinar las concentraciones de nutrientes en agua de mar y el contenido de materia orgánica en sedimentos.

Determinación	Generalidades del método
Nitrógeno inorgánico	
Amonio	La concentración de amonio total en las muestras de agua se determinó mediante la reacción con fenol e hipoclorito en presencia de nitroprusiato de sodio como catalizador para producir indofenol, un compuesto de color azul intenso, y en un espectrofotómetro se leyó la absorbancia a 640 nm (Riley, 1953).
Nitrito	La concentración de nitritos en las muestras de agua se determinó a través de la reacción de los nitritos con el reactivo sulfanilamida y NED diclorhidrato, la cual forma un asó compuesto de color púrpura rojizo y se leyó la absorbancia a 543 nm en un espectrofotómetro (Strickland y Parsons, 1972).
Nitrato	La concentración de nitrato en las muestras de agua se determinó mediante la reducción cuantitativa de nitratos a nitritos usando una columna repleta de gránulos de cadmio tratados con sulfato de cobre (CuSO ₄) (Strickland y Parsons, 1972).

Nitrógeno inorgánico disuelto.	La concentración de nitrógeno inorgánico disuelto total (NID) se obtuvo mediante la suma de sus formas inorgánicas: amonio, nitrito y nitrato.
--------------------------------	--

Fósforo inorgánico

Fosfatos	En este método se agrega una disolución de molibdato de amonio en ácido sulfúrico y una disolución de ácido ascórbico a la disolución de la muestra. Normalmente la reducción es lenta, pero la adición de un catalizador, en este caso el tartrato de antimonio hace que se lleve a cabo rápidamente la reducción, la cantidad de azul de molibdeno formado es proporcional a la concentración de fósforo como ortofosfatos presentes en la muestra (Fanning y Pilson, 1973).
----------	--

Materia orgánica en sedimentos

Contenido de materia orgánica	La pérdida de masas por ignición consiste en eliminar en un primer paso el 100% de la humedad de la muestra manteniendo las muestras a 110°C por 24 horas, y mediante una reacción donde la materia orgánica es oxidada y convertida a CO ₂ y a cenizas al mantenerla a 500-550°C por 4 horas (Dean, 1974). El tiempo de exposición para la combustión de la materia orgánica se ajusta con las características de la muestra (Heiri <i>et al.</i> , 2001).
-------------------------------	--

Anexo 3. Localidades de media laguna y arrecife posterior muestreadas entre 1999 y 2002 incluidas en este estudio.

Etiqueta	Región	Localidad	Nombre de estación	Zona	No. estación	Fecha colecta	Profundidad	Fuente:
N.PMS-1R*	Norte	Puerto Morelos Sur	UNAM	Arrecife posterior	E4	1999	3.0 m	Enríquez y
N.PMS-5L	Norte	Puerto Morelos Sur	Punta Caracol	Media laguna	E2	1999	4.0 m	Pantoja-
N.PMS-1L*	Norte	Puerto Morelos Sur	UNAM	Media laguna	E5	1999	2.8 m	Reyes (2005)
N.PMS-2R	Norte	Puerto Morelos Sur	Hotel desire	Arrecife posterior	E1	2002	3.0 m	Lab.
N.PMS-1R**	Norte	Puerto Morelos Sur	UNAM	Arrecife posterior	E1	2002	2.8 m	Fotobiología
N.PMS-6L	Norte	Puerto Morelos Sur	Petempich	Media laguna	E1	2002	1.5 m	UNAM
N.PMS-1L**	Norte	Puerto Morelos Sur	UNAM	Media laguna	E1	2002	3 m	
S.ESN-L	Sur	Sian Ka'an	Isla Techal	Media laguna	E1	2002	2 m	

Anexo 4. Localidades de costa muestreadas entre 1999 y 2002 incluidas en este estudio.

Etiqueta	Región	Localidad	Nombre de estación	Zona	No. estación	Fecha colecta	Profundidad
N.PMS-4C*	Norte	Puerto Morelos Sur	Tanchacte	Costa	E1	1999	1.2 m
N.PMS-1C*	Norte	Puerto Morelos Sur	UNAM	Costa	E3	1999	0.8 m
N.PMS-3C*	Norte	Puerto Morelos Sur	Ceiba	Costa	E6	1999	0.6 m
S.ESN-C	Sur	Sian Ka'an	Isla Techal	Costa	E1	2002	1.0 m

Anexo 5. Comparativo de las concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto y fósforo inorgánico disuelto de la columna de agua y del agua intersticial de los sedimentos de acuerdo con el periodo y región de colecta. Se excluye la zona de costa.

Año	Región	NID (μM)		Estadístico t-student	Valor <i>P</i>
		Columna de agua	Agua intersticial		
1999	North	1.93±0.42 (9)	4.13±0.5 (9)	11.1	0.03
2002	North	1.31±0.42 (12)	1.95±1.22 (12)	0.59	0.46
2016-18	North	25.07±0.85 (11)	34.93±4.78 (11)	4.67	0.04
2016-18	South	18.37±1.56 (14)	19.49±1.35 (14)	0.65	0.42
Año	Región	PID (μM)		Estadístico t-student	Valor <i>p</i>
		Columna de agua	Agua intersticial		
1999	North	0.06±0.001(9)	0.34±0.04 (9)	33.28	0.001
2002	North	0.52±0.07 (12)	0.55±0.01 (12)	0.18	0.21
2016-18	North	0.86±0.01 (11)	1.00±0.02 (11)	28.61	0.001
2016-18	South	0.89±0.03 (14)	1.08±0.0.3 (14)	14.08	0.001

Anexo 6. Promedio de las concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto y fósforo inorgánico disuelto en la columna de agua y en el agua intersticial de los sedimentos en distintas localidades del Caribe mexicano.

En zona, la letra R se refiere al arrecife posterior, L se refiere a la media laguna y C la costa.

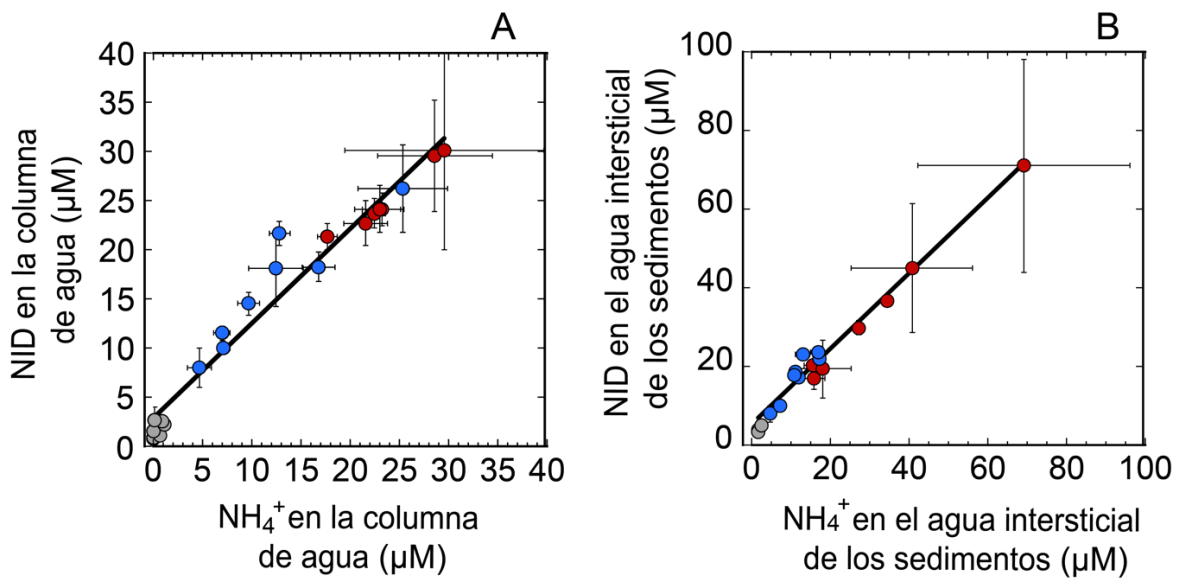
Región	Zona	NID en columna de agua (μM)	NID en agua intersticial (μM)	PID en columna de agua (μM)	DIP en agua intersticial (μM)
Puerto Morelos: 1999					
Norte	R +L+C	2.03±0.36(12)	3.88±0.55(12)	0.06±0.004(12)	0.33±0.03(12)
Norte	R + L	1.93±0.42 (9)	4.13±0.5 (9)	0.06±0.001(9)	0.34±0.04 (9)
Norte	R	1.11±0.09 (3)	4.0±0.85 (3)	0.08±0.01 (3)	0.44±0.1 (3)
Norte	L	2.35±0.15 (6)	4.2±0.87 (6)	0.06±0.1(6)	0.30±0.4 (6)
Norte	C	2.12±0.89(3)	3.63±1.34(3)	0.07±0.007(3)	0.32±0.057(3)
Puerto Morelos and Sian Ka'an: 2002					
Norte & Sur	R +L+C	1.38±0.25(21)	8.48±0.93(21)	0.50±0.01(21)	0.55±0.01(21)
Norte & Sur	R + L	1.37±0.36 (15)	2.17±0.96 (15)	0.52±0.005 (15)	0.54±0.01 (15)
Norte Sur	R + L	1.31±0.42 (12)	1.95±1.22 (12)	0.52±0.07 (12)	0.55±0.01 (12)
	L	1.61±0.89 (3)	2.95±1.5 (3)	0.52±0.09 (3)	0.5±.02 (3)
Norte	R	1.75±0.94 (6)	0.77±0.07 (3)	0.51±0.01 (6)	0.53±0.01 (6)
Norte	L	0.88±0.16 (6)	3.1±2.47 (6)	0.52±0.01 (6)	0.57±0.1 (6)
Norte	C	1.42±0.25(6)	24.27±19.52(6)	0.48±0.005(6)	0.58±0.04(6)
Quintana Roo: 2016-2018					
Norte & sur	R + L+ C	22.15±1.09(29)	34.61±5.59(29)	0.95±0.05(29)	1.10±0.06(29)
Norte & sur	R + L	21.31±1.15 (25)	26.28±2.68 (25)	0.87±0.02 (25)	1.05±0.02 (25)
Sur	R +L + C	19.40±1.31 (18)	32.77±8.67 (18)	0.91±0.03 (18)	1.05±0.03 (18)
Norte	R + L	25.07±0.85 (11)	34.93±4.78 (11)	0.86±0.01 (11)	1.00±0.02 (11)
Sur	R + L	18.37±1.56 (14)	19.49±1.35 (14)	0.89±0.03 (14)	1.08±0.0.3 (14)
Norte	R	25.12±1.41 (5)	27.58±4.16 (5)	0.88±0.005 (5)	0.97±0.04 (5)

Sur	R	20.94±2.41 (7)	19.34±1.87 (7)	0.96±0.06 (7)	1.16±0.04 (7)
Norte	L	25.03±1.16 (6)	41.05±7.48 (6)	0.95±0.02 (6)	1.03±0.01 (6)
Sur	L	15.79±1.61 (7)	19.64±2.1 (7)	0.82±0.004 (7)	1.0±0.03 (7)
Sur	C	23.04±1.14 (4)	79.25±31.08 (4)	0.98±0.11 (4)	0.97±0.11 (4)

Anexo 7. Resultados de un ANOVA de dos vías entre regiones y zonas de diferentes localidades del Caribe Mexicano en el periodo 2016-2018, aplicado a las concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto y fósforo inorgánico disuelto en columna de agua y agua intersticial de los sedimentos.

NID en columna de agua (μM)					
Fuentes de variación	Grados Libertad	Suma total de cuadrados	Cuadrados medios	Estadístico F	Valor <i>P</i>
Región	1	276.6	276.65	13.36	0.001
Zona	1	53.6	53.55	2.58	0.12
Región*Zona	1	39.2	39.16	1.89	0.18
Residuales	21	434.7	20.70		
NID en agua intersticial (μM)					
Fuentes de variación	Grados Libertad	Suma total de cuadrados	Cuadrados medios	Estadístico F	Valor <i>P</i>
Región	1	1468.2	1468.2	13.06	0.001
Zona	1	229.1	229.1	2.038	0.16
Región*Zona	1	265.9	265.9	2.365	0.14
Residuales	21	2360.5	112.4		
PID en columna de agua (μM)					
Fuentes de variación	Grados Libertad	Suma total de cuadrados	Cuadrados medios	Estadístico F	Valor <i>P</i>
Región	1	0.007	0.0072	0.847	0.36
Zona	1	0.05	0.056	6.66	0.01
Región*Zona	1	0.013	0.013	1.58	0.22
Residuales	21	0.178	0.008		
PID en agua intersticial (μM)					
Fuentes de variación	Grados Libertad	Suma total de cuadrados	Cuadrados medios	Estadístico F	Valor <i>P</i>
Región	1	0.034	0.034	3.66	0.07
Zona	1	0.029	0.029	3.166	0.89
Región*Zona	1	0.072	0.072	7.73	0.001
Residuales	21	0.198	0.009		

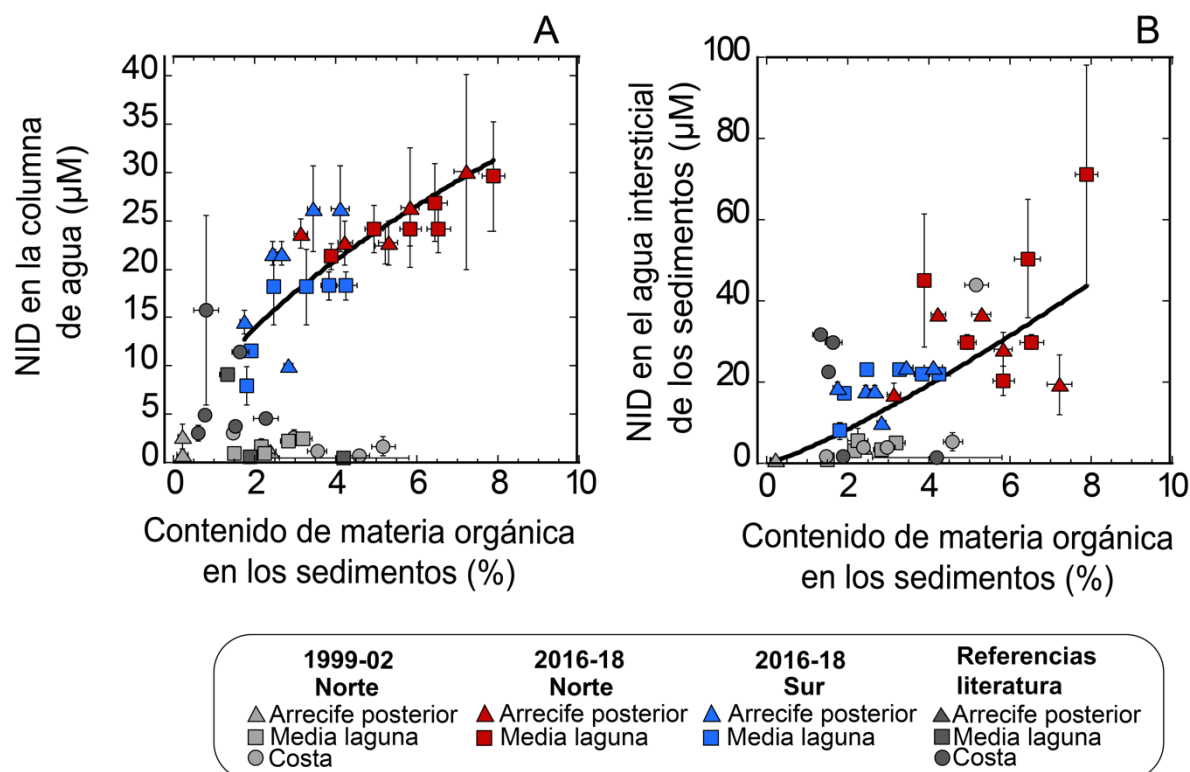
Anexo 8. Asociación de variación entre las concentraciones de NH_4^+ y las concentraciones de NID. (A) Asociación de variación caracterizada en la columna de agua (μM). (B) Asociación de variación caracterizada en el agua intersticial (μM). En la figura (A) Se encontró una asociación lineal entre NH_4^+ y DIN, $Y = 2.83 + 0.96642x$, $R^2 = 0.95$, $p < 0.05$; mientras que en la figura (B) se observó una asociación lineal entre NH_4^+ y DIN, $Y = 5.3031 + 0.956706x$, $R^2 = 0.96$, $p < 0.05$.



Anexo 9. Promedio de las diferentes especies del nitrógeno inorgánico agrupados por región y zona para la época 2016-2018.

Región	Zona	NH_4^+ (μM)	NO_3^- (μM)	NO_2^- (μM)	n=
Sur	(Arrecife posterior + media laguna)	14.67±1.83	3.64±0.75	0.05±0.002	14
Sur	Arrecife posterior	16.92±3.05	3.98±1.35	0.04±0.0002	7
Sur	Media laguna	12.43±1.87	3.30±0.74	0.06±0.001	7
Norte	(Arrecife posterior + media laguna)	23.79±1.02	1.13±0.23	0.15±0.045	11
Norte	Arrecife posterior	24.10±1.54	0.97±0.14	0.04±0.005	5
Norte	Media laguna	23.52±1.48	1.27±0.43	0.24±0.06	6

Anexo 10. (A). Asociación entre la concentración de NID en el agua en función de la variación del contenido de materia orgánica acumulada en los sedimentos. Anexo 10B. Asociación entre las concentraciones de NID en el agua de poro del sedimento en función del contenido de materia orgánica acumulada en sedimentos marinos. En la figura (A) la línea negra continua describe un ajuste de modelo no lineal ($R^2 = 45$, $p < 0.05$) aplicado únicamente para las muestras caracterizadas en el periodo 2016-18, mientras que en la figura (B) la línea negra continua describe un ajuste no lineal del modelo ($R^2 = 58$, $p < 0.05$). Se incluyen valores de costa para años anteriores para otras localidades del Mar Caribe.



Anexo 11. Comparativo de las concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto y fósforo inorgánico disuelto en Huache, antes (verano-2017) y durante (verano-2018) una llegada masiva de Sargazo pelágico.

Zona	NID en columna de agua (μM)		T-student,	Valores <i>P</i>
	2017	2018		
Arrecife posterior + media laguna	22.25±2.65(8)	31.0±1.30(9)	9.43	< 0.01
Arrecife posterior	26.24±4.46(4)	31.20±1.63(4)	1.08	> 0.05
media laguna	18.25±1.47(4)	30.84±2.12(5)	21.19	< 0.01
NID en agua intersticial (μM)				
	2017	2018		
Arrecife posterior + media laguna	22.82±0.85(6)	37.73±3.11(8)	10.76	< 0.01
Arrecife posterior	23.67±0.88(3)	34.35±5.89(4)	2.33	> 0.05
media laguna	21.97±1.45(3)	32.15±0.10(4)	80.10	< 0.01
PID en columna de agua (μM)				
	2017	2018		
Arrecife posterior + media laguna	0.87±0.06(8)	1.87±0.1(9)	71.76	< 0.01
Arrecife posterior	0.93±0.10(4)	1.95±0.10(4)	48.4	< 0.01
media laguna	0.82±0.009(4)	1.8±0.16(5)	41.98	< 0.01
PID en agua intersticial (μM)				
	2017	2018		
Arrecife posterior + media laguna	1.15±0.10(6)	2.21±0.07(8)	73.72	< 0.01
Arrecife posterior	1.23±0.16(3)	2.15±1.7(4)	27.8	< 0.01
media laguna	1.07±0.16(3)	2.27±0.10(4)	68.87	< 0.01

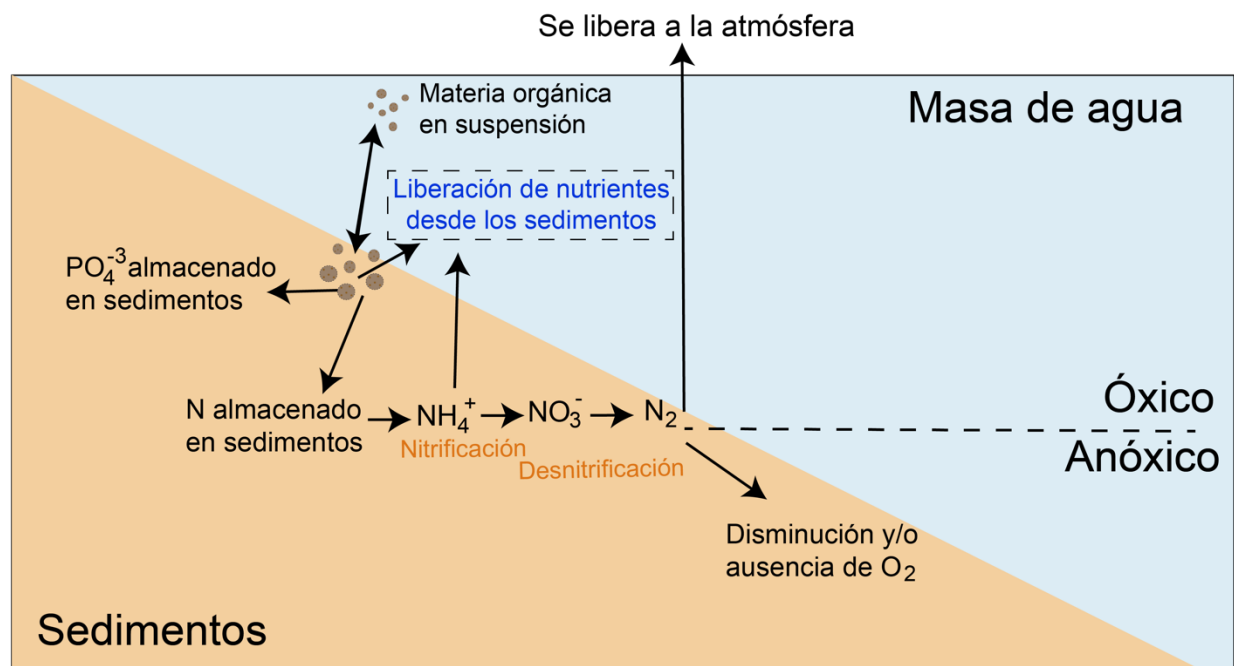
En negrita resaltan las comparaciones que presentaron diferencias significativas ($p < 0.05$).

Anexo 12. Compilado de las concentraciones de nutrientes en diferentes localidades del Caribe mexicano en diferentes épocas de colecta.

Región	Localidad	Zona	Año colecta	NID (μM)	PID (μM)	NID:PID	N	Fuente
Norte	Puerto Morelos	Media laguna y arrecife posterior	1999	1.93 \pm 0.42	0.06 \pm 0.006	30.73 \pm 8.55	3	Este trabajo
Norte Sur	Puerto Morelos and Isla Chal, Sian Ka'an	Media laguna y arrecife posterior	2002	1.22 \pm 0.36	0.52 \pm 0.005	2.62 \pm 0.68	5	Este trabajo
Norte	Punta Cancún, Punta Nizuc	De la costa al arrecife	2006-2007	3.01 \pm 0.82	0.28 \pm 0.04	11.15 \pm 3.46	24	Carriquiry-Beltrán (2010)
Norte	Cancún, Isla Mujeres	De la costa al arrecife	2009	2.65 \pm 0.35	0.57 \pm 0.07	4.73 \pm 0.38	18	Herrera-Silveira <i>et al.</i> (2015)
Norte	Cancún, Isla Mujeres	De la costa al arrecife	2010	2.60 \pm 0.27	0.44 \pm 0.04	6.05 \pm 0.38	18	Herrera-Silveira <i>et al.</i> (2015)
Norte	Cancún, Isla Mujeres	De la costa al arrecife	2011	2.73 \pm 0.26	0.37 \pm 0.04	7.59 \pm 0.52	18	Herrera-Silveira <i>et al.</i> (2015)
Norte	Cancún, Isla Mujeres	De la costa al arrecife	2012	2.61 \pm 0.25	0.30 \pm 0.03	9.53 \pm 1.0	18	Herrera-Silveira <i>et al.</i> (2015)
Norte	Isla Mujeres, Punta Cancún, Punta Nizuc, Puerto Morelos, Cozumel	Arrecife	2011-2012	3.64 \pm 0.68	0.27 \pm 0.02	11.89 \pm 1.77	21	Carriquiry <i>et al.</i> (2017)
Norte	Cancún, Isla Mujeres	De la costa al arrecife	2013	2.31 \pm 0.23	0.27 \pm 0.03	8.72 \pm 0.75	18	Herrera-Silveira <i>et al.</i> (2015)

Norte	Puerto Morelos	Media laguna	2013-2014	7.08±0.77	0.73±0.13	11.04±2.11	9	González-de Zayas <i>et al.</i> (2020)
Norte	Isla Mujeres, Punta Cancún, Punta Nizuc, Cozumel	Arrecife	2013-2014	3.42±0.79	0.25±0.02	11.55±2.17	18	Carriquiry <i>et al.</i> (2017)
Norte	Cancún, Isla Mujeres	De la costa al arrecife	2014	2.14±0.28	0.30±0.05	7.30±0.67	12	Herrera-Silveira <i>et al.</i> (2015)
Sur	Punta Herrero, Uvero, Huache, Xcalak	Media laguna y arrecife posterior	2016-2018	23.14±2.08	0.79±0.06	27.03±2.45	12	Este trabajo
Norte	Puerto Morelos, Cancún	Media laguna y arrecife posterior	2016-2018	19.61±1.93	1.03±0.10	19.71±1.68	14	Este trabajo
Norte	Cancún, Puerto Morelos	De la costa al arrecife	2018	6.33±1.19	1.81±0.45	4.08±0.54	6	Pérez-Gómez <i>et al.</i> (2019)
Norte	Punta Nizuc, Puerto Morelos, Isla Mujeres	De la costa al arrecife	2018-2019	30.95±6.9	2.32±0.90	36.49±17.27	6	Cejudo <i>et al.</i> (2021)

Anexo 13. Esquema de la trayectoria de la degradación de la materia orgánica y la interacción de las concentraciones de nutrientes en sedimentos anóxicos y óxicos. Esquema tomado de Rabalais (2002).



Trayectoria de la degradación:

(1) Incremento de las concentraciones de nutrientes → (2) Incremento de la productividad algal → (3) Mayor reciclaje de nutrientes y de materia orgánica



(3) Mayor desnitrificación

(2) Disminución de la productividad algal

(1) Disminución de las concentraciones de nutrientes

Trayectoria de la restauración:

Anexos del Capítulo 3

Anexo 1. Estaciones de muestreo caracterizadas en este estudio en el periodo 2016-2018.

Región	Localidad	Nombre de estación	Zona	No. estación	Fecha colecta	Clave localidad	Comunidad de macrófitas				T. testudinum	
							Caracterización de biomasa superficial, tamaño y diversidad de la comunidad	Contenido elemental de C, N, P y señal $\delta^{15}N$	Propiedades ópticas	Fisiología fotosintética	Densidad de haces	Biomasa por encima del sedimento
Norte	Punta Nizuc (PN)	Nizuc	Arrecife posterior	R1	Feb-17	N.PN.1R	✓				✓	
Norte	Punta Nizuc (PN)	Nizuc	Arrecife posterior	R2	May-17	N.PN.2R	✓	✓		✓	✓	
Norte	Punta Nizuc (PN)	Nizuc	Media laguna	L1	Feb-17	N.PN.1L	✓			✓	✓	
Norte	Punta Nizuc (PN)	Nizuc	Media laguna	L2	May-17	N.PN.2L	✓	✓		✓	✓	✓
Norte	Puerto Morelos Norte (PMN)	Limones	Arrecife posterior	R1	May-17	N.PMN.1R	✓	✓		✓	✓	
Norte	Puerto Morelos Norte (PMN)	Limones	Arrecife posterior	R2	May-17	N.PMN.2R	✓			✓	✓	
Norte	Puerto Morelos Norte (PMN)	Limones	Media laguna	L1	May-17	N.PMN.1L	✓	✓		✓	✓	
Norte	Puerto Morelos Norte (PMN)	Limones	Media laguna	L2	May-17	N.PMN.2L	✓			✓	✓	✓
Norte	Puerto Morelos Sur (PMS)	UNAM	Arrecife posterior	R1			✓	✓		✓	✓	
Norte	Puerto Morelos Sur (PMS)	UNAM	Media laguna	L1	Oct-16	N.PMS.1R	✓	✓	✓	✓	✓	
Norte	Puerto Morelos Sur (PMS)	Ojo	Ojo en Media laguna	L-O	Oct-16	N.PMS.1L	✓	✓		✓	✓	✓
Norte	Punta Herrero (PH)	PH	Arrecife posterior	R1	Oct-16	N.PMS.OL	✓	✓	✓	✓	✓	
Sur	Punta Herrero (PH)	PH	Arrecife posterior	R1	Sep-17	S.PH-1R	✓	✓	✓	✓	✓	

Sur	Punta Herrero (PH)	PH	Media laguna	L1	Sep-17	S.PH-1L	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
Sur	Uvero (U)	Uvero	Arrecife posterior	R1	Aug-17	S.U-1R		✓	✓	✓	✓	✓	
Sur	Uvero (U)	Uvero	Arrecife posterior	R2	Aug-17	S.U-2R	✓				✓	✓	
Sur	Uvero (U)	Uvero	Media laguna	L1	Aug-17	S.U-1L	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
Sur	Uvero (U)	Uvero	Media laguna	L2	Aug-17	S.U-2L	✓				✓	✓	
Sur	Huache (H)	Huache	Arrecife posterior	R1	July-17	S.H-1R	✓	✓			✓	✓	✓
Sur	Huache (H)	Huache	Arrecife posterior	R2	July-17	S.H-2R	✓				✓	✓	
Sur	Huache (H)	Huache	Arrecife posterior	R3	July-18	S.H.3R	✓	✓	✓	✓	✓	✓	
Sur	Huache (H)	Huache	Media laguna	L1	July-17	S.H.1L	✓	✓			✓	✓	✓
Sur	Huache (H)	Huache	Media laguna	L2	July-17	S.H.2L	✓				✓	✓	
Sur	Huache (H)	Huache	Media laguna	L3	July-18	S.H.3L	✓	✓	✓	✓	✓	✓	
Sur	Xcalak (Xc)	Xcalak	Arrecife posterior	R1	July-18	S.Xc.1R	✓	✓	✓	✓	✓	✓	
Sur	Xcalak (Xc)	Xcalak	Media laguna	L1	July-18	S.Xc.1L	✓	✓	✓	✓	✓	✓	

Anexo 2. Protocolo utilizado para la determinación de las propiedades ópticas de especies representativas de la comunidad de macrófitas bentónicas.

El protocolo a seguir para estimar las propiedades ópticas en especies de la comunidad de macrófitas bentónicas se ajustó en función de las propiedades morfológicas de cada especie y fueron determinadas espectrofotométricamente mediante estimaciones directas o por técnicas combinadas según el caso. Uno de los criterios está en función del grosor del tejido o talo, donde especies cuyo grosor es <1 mm como *T. testudinum*, se realizan determinaciones directas de espectros de transmisión. Un segundo criterio aplicado era la presencia de estructuras de carbonato de calcio en las paredes celulares de las especies, lo cual les confiere una mayor dispersión de luz residual que la observada en especies con estructura más simple (Vásquez-Elizondo *et al.*, 2017).

Anexo 2.1 Determinación de espectros de transmisión.

Las determinaciones de los espectros de transmisión (T) se realizaron por espectrofotometría (ocean optics, USB 2000) para el rango de absorción de luz entre 400 y 750 nm (PAR), con ayuda de una esfera integradora y siguiendo el método del “opal glass” propuesto por Shibata (1959) para reducir la dispersión residual.

1. En las especies seleccionadas que cumplieron con el primer criterio de selección para esta metodología (grosor < 1 mm, un tamaño de grosor del tejido/talo que es capaz de transmitir luz), se cortaron distintos segmentos, y a la par, algunos de ellos fueron blanqueados (baño en cloro comercial al 15%), mismo que se utilizó como “blanco” en cada determinación para corregir la absorción de componentes no fotosintéticos y la dispersión de luz residual (Enríquez y Jensen, 2003).
2. El segmento de muestra pigmentada (≈ 1 cm²) era colocado en una celda de plástico 3 ml con agua de mar filtrada y con ayuda de un soporte de plástico eran fijadas a una de las caras de la celda y se situaba entre la luz emisora y la esfera integradora.
3. El “opal glass” era colocado más cerca posible del “detector” o bien entre la fuente de luz y la muestra, seleccionando la posición del opal glass que lograra la

mayor reducción de la dispersión residual, lo cual también dependía del tipo de muestra.

4. Los valores de transmisión se obtienen mediante la siguiente fórmula: $T = 10^{-D}$, donde D = absorbancia, medida por espectrofotometría en unidades relativas de densidad óptica (O.D. units: optical density) y referidas a la atenuación de la luz (absorbancia aparente). Si la dispersión residual y/o reflectancia son altas estas determinaciones no miden la absorbancia real, sino que la sobrestiman, pero si se mantiene dentro de unos límites aceptables (< 15 - 20%), es posible hacer una corrección con los valores de atenuación por la longitud de onda 750 nm para estimar la absorbancia real a partir de la absorbancia aparente (ver Vásquez-Elizondo *et al.*, 2017).
5. Los espectros de transmisión en especies de mayor grosor o con estructura de carbonato de calcio, se determinaron utilizando un sensor de irradiancia (Diving-PAM), calibrado previamente por un sensor de luz (LI-190SA, LI-COR, USA) y siguiendo las indicaciones de Vasquez-Elizondo *et al.*, (2017) que indican los errores del método propuesto por Beer *et al.*, (1998) y cuantifican la magnitud de la sobreestimación de la absorción de luz si no se utiliza una referencia blanca. Las muestras se colocaban en un contenedor con fondo negro con agua de mar filtrada fijadas con un clip entre el sensor de irradiancia (Diving-PAM) y una fuente de luz externa. De la misma manera, se utilizó una muestra no-pigmentada como “blanco” para corregir la absorción de componentes no fotosintéticos y la dispersión de luz residual. La transmisión (T) se calculó siguiendo las siguientes fórmulas: $T = LT/L0$, para la muestra pigmentada y $TW = LT/L0'$ para el blanco; en donde LT = luz transmitida y $L0$ y $L0'$ = luz incidental total.

Anexo 2.2 Determinación de espectros de reflectancia

Nuevamente, en muestras de mayor grosor o con estructura de carbonato de calcio se realizaron determinaciones de espectros de reflectancia (R) por espectroradiómetro (ocean optics, USB 2000).

1. Los segmentos de tejido fotosintético seleccionados se colocaron en un contenedor negro con agua de mar filtrada.

2. Alrededor y dentro del contenedor se colocaron varias fuentes de luz (e.g. halógena, anillo de leds y luz comercial) situadas a 25 cm del tejido y en un ángulo de 45° con respecto a la muestra con el objetivo iluminarla directamente y evitando la autosombra.
3. La parte superior el contenedor era semi-cubierto por una semi-esfera de color blanco (altamente reflectante) con el objetivo de lograr una iluminación homogénea de la muestra con luz difusa.
4. Se colocó una fibra óptica de 2 mm de diámetro conectada al espectrómetro y situada a menos de ≈ 2 cm del tejido para capturar la luz reflejada por el tejido medido sin causar autosombra.
5. La reflectancia se determinó como el cociente entre la radiación reflejada por la superficie del tejido y la radiación reflejada por una superficie altamente reflectante ($> 96\%$). En este caso se utilizó teflón como superficie reflectante.
6. Al igual que en los espectros de transmisión se utiliza la longitud de onda de 750nm para cuantificar las pérdidas de luz de la determinación (dispersión residual), que en este caso es el valor de reflectancia a 750nm. Bajas pérdidas indican ($< 10\%$) valores de reflectancia próximos al 100% en este rango del espectro de mínima absorción de luz.
7. Finalmente, los espectros de reflectancia fueron transformados siguiendo la formula $D^* = \log(1/R)$, de acuerdo a Shibata (1969) y Enríquez et al. (2005), este descriptor es equivalente a la absorbancia (D) que se obtiene en las medidas de transmisión, con el objetivo de comparar los espectros.

Una vez que finalizaba la determinación de las propiedades ópticas, el tejido se dividía en dos partes e inmediatamente cada parte fue escaneado junto a una que servía de escala para las estimas de área foliar. Una parte era inmediatamente congelada a -78 °C para la determinación del contenido de clorofila, mientras que la segunda parte se secaba en la estufa a 60 °C para medir posteriormente su peso seco. Esto permitió el contenido de pigmentos por área proyectada y estar el peso seco.

2.3 Determinación de absorptancia (A)

La absorptancia (A), es un descriptor de la capacidad de absorción de luz de los organismos fotosintéticos, la cual se define como la fracción de luz incidente absorbida por una superficie pigmentada, en este caso el tejido fotosintético. Por tanto, la absorptancia cuantifica la cantidad de energía solar que potencialmente puede ser utilizada para la fijación de carbono orgánico durante el proceso fotosintético (Vasquez-Elizondo *et al.*, 2017) y se obtiene a través de la siguiente fórmula general:

$$1. (A) = 1 - T - R$$

donde:

A= absorptancia; **R**= reflectancia; **T**= transmitancia; y **1**=estandarización del total de luz incidente que es el 100% de la que se absorbe, se refleja y se transmite.

Únicamente para los organismos que carecen de un esqueleto de CaCO₃, se comprobó que tenían la mayoría de ellas, reflectancia (R) inferior al error analítico de la determinación (R<1%). Para estos tejidos, A se calculó de acuerdo a la siguiente fórmula,:

$$2. (A) = 1 - T$$

A= Absorptancia; T=Transmitancia, R=<1%, =0;

En organismos que poseen una estructura de carbonato de calcio, donde la transmisión es cercana a 0, se realizaron determinaciones directas de Reflectancia, a través de la siguiente ecuación:

$$3. (A) = 1 - R$$

Anexo 3. Especies, localidades y fecha de colecta, y temperatura a las que se realizaron le determinaron distintos parámetros mediante curvas fotosíntesis-irradiación en macrófitas bentónicas de las praderas de *T. testudinum* en el periodo 2016-2018.

El símbolo √ confirma la determinación de los parámetros señalados.

Especie	T°C	P _{max}	R _L	Alpha	EC	EK	n=	Region	Clave	Locación	Zona	Fecha
Pastos marinos												
<i>Thalassia testudinum</i>	30°C	√	√				8	Sur	S4.PH	Punta Herrero	Arrecife posterior	Sep-17
<i>T. testudinum</i>	30°C	√	√				8	Sur	S4.PH	Punta Herrero	Media laguna	Sep-17
<i>T. testudinum</i>	30°C	√	√				5	Sur	S4.PH	Punta Herrero	Costa	Sep-17
<i>T. testudinum</i>	30°C	√	√				8	Sur	S5.U	Uvero	Arrecife posterior	Aug-17
<i>T. testudinum</i>	30°C	√	√				12	Sur	S5.U	Uvero	Media laguna	Aug-17
<i>T. testudinum</i>	30°C	√	√				6	Sur	S5.U	Uvero	Costa	Aug-17
<i>T. testudinum</i>	28°C	√	√				4	Sur	S6.H	Huache	Arrecife posterior	July-18
<i>T. testudinum</i>	28°C	√	√				6	Sur	S6.H	Huache	Media laguna	July-18
<i>T. testudinum</i>	28°C	√	√				5	Sur	S7.Xc	Xcalak	Media laguna	July-18
Macroalgae												
Chlorophyta												
<i>Dictyosphaeria cavernosa</i>	28°C	√	√	√	√	√	4	Norte	N3.PMS	Puerto Morelos	Costa	Sep-16
<i>Halimeda incrassata</i>	26°C	√	√	√	√	√	6	Norte	N1.PN	Nizuc	Arrecife posterior	May-17
<i>H. incrassata</i>	26°C	√	√	√	√	√	5	Norte	N1.PN	Nizuc	Media laguna	May-17
<i>H. incrassata</i>	26°C	√	√	√	√	√	6	Norte	N2.PMN	Puerto Morelos Norte	Arrecife posterior	May-17
<i>H. incrassata</i>	26°C	√	√	√	√	√	5	Norte	N2.PMN	Puerto Morelos Norte	Media laguna	May-17
<i>H. incrassata</i>	26°C	√	√	√	√	√	10	Norte	N3.PMS	Puerto Morelos Sur	Costa	Oct-16

<i>H. incrassata</i>	30°C	√	√				8	Norte	N3.PMS	Puerto Morelos Sur	Arrecife posterior	Oct-16
<i>H. incrassata</i>	30°C	√	√				8	Norte	N3.PMS	Puerto Morelos Sur	Media laguna	Oct-16
<i>H. incrassata</i>	30°C	√	√	√	√	√	6	Norte	N3.PMS	Puerto Morelos Sur	Costa	Oct-16
<i>H. incrassata</i>	30°C	√	√				6	Sur	S4.PH	Punta Herrero	Arrecife posterior	Sep-17
<i>H. incrassata</i>	28°C	√	√				6	Sur	S6.H	Huache-18	Arrecife posterior	July-18
<i>H. incrassata</i>	28°C	√	√				6	Sur	S6.H	Huache-18	Media laguna	July-18
<i>H. incrassata</i>	28°C	√	√				5	Sur	S7.Xc	Xcalak	Media laguna	July-18
<i>Udotea flabellum</i>	26°C	√	√	√	√	√	6	Norte	N1.PN	Nizuc	Arrecife posterior	May-17
<i>U. flabellum</i>	26°C	√	√	√	√	√	6	Norte	N3.PMS	Puerto Morelos Sur	Costa	Oct-16
<i>U. flabellum</i>	30°C	√	√				8	Norte	N3.PMS	Puerto Morelos Sur	Arrecife posterior	Oct-16
<i>U. flabellum</i>	28°C	√	√				2	Sur	S6.H	Huache	Arrecife posterior	July-18
<i>U. flabellum</i>	28°C	√	√				5	Sur	S6.H	Huache	Media laguna	July-18
<i>U. flabellum</i>	28°C	√	√				6	Sur	S7.Xc	Xcalak	Arrecife posterior	July-18
<i>U. flabellum</i>	28°C	√	√				4	Sur	S7.Xc	Xcalak	Media laguna	July-18
<i>U. cyathiformis</i>	26°C	√	√	√	√	√	6	Norte	N2.PMN	Puerto Morelos Norte	Media laguna	May-17
Phaeophyta												
<i>Avrainvillea longicaulis</i>	26°C	√	√	√	√	√	6	Norte	N2.PMN	Puerto Morelos Norte	Media laguna	May-17
<i>A. longicaulis</i>	26°C	√	√	√	√	√	4	Norte	N3.PMS	Puerto Morelos Sur	Costa	Oct-16
<i>A. longicaulis</i>	28°C	√	√				6	Sur	S6.H		Arrecife posterior	July-18
<i>A. longicaulis</i>	28°C	√	√				3	Sur	S6.H	Huache	Media laguna	July-18

<i>A. longicaulis</i>	28°C	√	√				4	Sur	S7.Xc	Xcalak	Media laguna	July-18
<i>A. longicaulis</i>	30°C	√	√				6	Norte	N3.PMS	Puerto Morelos Sur	Costa	Oct-16
<i>Lobophora variegata</i>	26°C	√	√	√	√	√	4	Norte	N3.PMS	Puerto Morelos Sur	Costa	Oct-16
<i>Lobophora variegata</i>	28°C	√	√	√	√	√	8	Norte	N3.PMS	Puerto Morelos Sur	Costa	Oct-16
<i>Padina sanctae- crucis</i>	26°C	√	√	√	√	√	4	Norte	N3.PMS	Puerto Morelos Sur	Costa	Oct-16
<i>Padina sanctae- crucis</i>	28°C	√	√	√	√	√	9	Norte	N3.PMS	Puerto Morelos Sur	Costa	Oct-16

Anexo 4. Metodología utilizada para la determinación de Curvas P-E en plantas acuáticas. Se describen a detalle los protocolos para la determinación de Curvas P-E descritos en Enríquez *et al.* (2002), Cayabyab y Enríquez (2007) y Enríquez *et al.* (2019) y ajustados para este estudio.

1. **Selección de especies:** se eligieron especies representativas y dominantes de fanerógamas marinas (e.g. *T. testudinum*), algas calcificadoras (e.g. *Halimeda incrassata*, *Udotea flabellum*) y algas carnosas (e.g. *Avrainvillea longicaulis*, *Lobophora varieagata*).
2. **Selección de especímenes:** En cada pradera seleccionada, de las especies elegidas se colectaron especímenes en condiciones “óptimas”, criterio basado en observaciones directas de sus características morfológicas: nivel de pigmentación, tamaño, madurez del tejido y cantidad aparente de epifitas adheridas.
3. **Aclimatación de los especímenes:** Los especímenes colectados se cepillaron cuidadosamente para limpiar de algas epifitas, se mantuvieron en pequeños acuarios con aireación, se realizaron los cortes de aproximadamente 2 cm² de tejido joven y se dejaron en recuperación una noche antes de las determinaciones.
4. **Calibración de equipo:** Previamente, se filtraron muestras de agua de mar con una bomba de vacío, y en botellas de 500ml se pusieron en un baño con un termocirculador de agua hasta alcanzar la temperatura deseada (Fisher Scientific, USA). La temperatura elegida para las determinaciones era similar a la registrada durante su colecta. Para eliminar el error analítico de los electrodos se midieron los cambios en las concentraciones de oxígeno en muestras de agua de mar en cámaras cerradas y sin muestras biológicas. Asimismo, se realizaron dos puntos de calibración (1) bajo condiciones de saturación de aire (cámara abierta) y (2) bajo condiciones con concentraciones de Oxígeno al 0%, las cuáles se lograron reduciendo las concentraciones de Oxígeno de la muestra de agua de mar por la adición de N₂ gaseoso.
5. **Curvas fotosíntesis- irradiancia (curvas P-E):** Los cambios en la evolución de oxígeno fueron medidos polarográficamente con un electrodo tipo Clark en cámaras

cerradas (Hansatech, U.K.), conectadas a un termocirculador y mediante el software Labscribe. Previamente, se añadieron nuevas muestras de agua de mar filtrada en las cámaras y se les redujo un 30-40% de las concentraciones de O₂ para prevenir una posible saturación de oxígeno inducida por la producción de oxígeno por la planta durante la incubación. Posteriormente, se introdujeron las muestras de los especímenes seleccionados en las cámaras y se cerraron. Cada cámara estaba controlada individualmente por un pequeño agitador magnético para producir una agitación moderada. Todo el sistema estaba conectado a un baño de recirculación con un sistema de temperatura controlada (Fisher Scientific). Inicialmente los talos seleccionados fueron expuestos a la oscuridad durante 15 minutos, luego fueron expuestos progresivamente a 13 diferentes intensidades de luz de 8, 14, 21, 37, 61, 104, 122, 238, 344, 593, 866, 1123 a 2245 $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, el tiempo de exposición para cada intensidad fue de 5 minutos y después fueron expuestos nuevamente 15 minutos en la oscuridad. Las luces se seleccionaron cubriendo dos zonas de la curva (1) Zona de no saturación lumínica y (2) Zona bajo irradiancias de saturación.

6. **Obtención de parámetros:** (1) **Respiración en oscuridad (R_d):** se refiere a las tasas de respiración en oscuridad y se expresa en $\mu\text{mol O}_2 \text{ cm}^2 \text{ h}^{-1}$; (2) **eficiencia fotosintética (denominada alpha):** se refiere a la pendiente inicial de la curva de fotosíntesis representada por la pendiente de una regresión lineal y se expresa en $(\mu\text{mol O}_2 \text{ cm}^2 \text{ h}^{-1}) (\mu\text{mol quanta}^{-2} \text{ s}^{-1})$; (3) **el punto de compensación de O₂/CO₂ (EC):** valor en el que la concentración de O₂ es igual a la de CO₂ se obtiene dividiendo R_d entre el valor de alpha y se expresa en $\mu\text{mol quanta}^{-2} \text{ s}^{-1}$; (4) **la irradiancia de saturación (E_K):** se refiere al inicio de la zona de saturación de luz observada en la curva y se expresa en $\mu\text{mol quanta}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y se obtiene dividiendo el valor de P_{max} entre el valor de alpha; (5) **fotosíntesis máxima (P_{max}):** se refiere a al valor de fotosíntesis máxima obtenido una vez que la curva ha pasado la saturación de luz y se expresa en $\mu\text{mol O}_2 \text{ cm}^2 \text{ h}^{-1}$; (6) **respiración post-iluminación (R_l):** se refiere respiración después de un periodo de iluminación (saturación) y se expresa en $\mu\text{mol O}_2 \text{ cm}^2 \text{ h}^{-1}$.

Una vez finalizadas las determinaciones, el tejido de la muestra era dividido en dos partes, una destinada para obtener el su peso seco en gramos y la otra mitad era guardada inmediatamente en un congelador a -79°C hasta su análisis de clorofila-a.

Anexo 5. Praderas marinas caracterizadas en Puerto Morelos Sur en 2013.

Región	Localidad	Fecha colecta	Nombre de estación	Zona	No. estación	Clave	Profundidad (m)
Norte	Puerto Morelos Sur	2013	UNAM	Arrecife posterior	E1	N.PMS-1R***	3.0
			Ceiba	Media laguna	E2	N.PMS-3A***	3.0
			Ceiba	Media laguna	E3	N.PMS-3L***	2.8

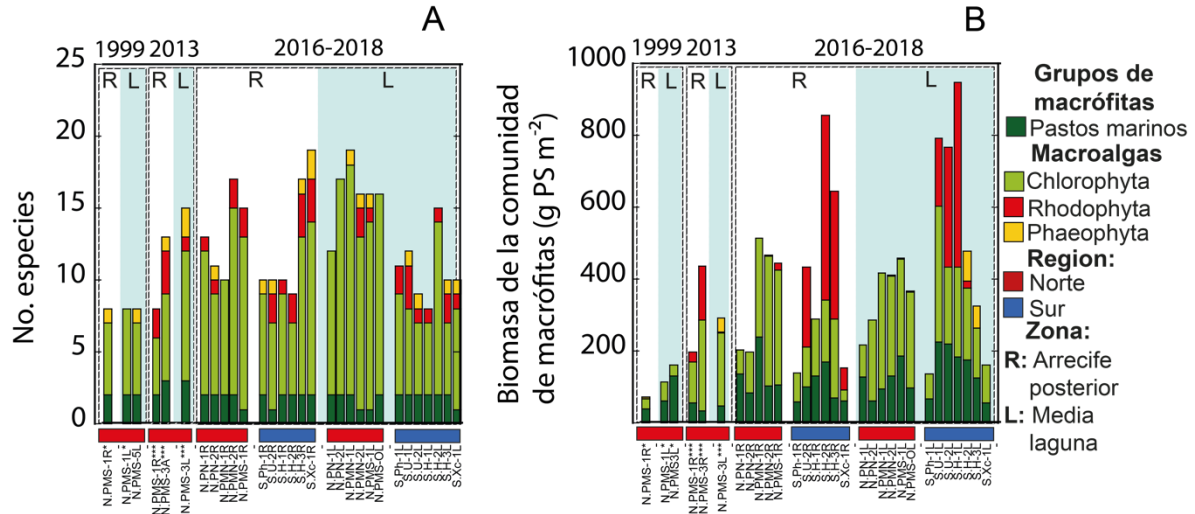
Anexo 6. Listado de especies de macrófitos bentónicos de las praderas marinas del Caribe mexicano identificadas en este estudio en diferentes localidades y épocas.

La x denota presencia mientras que el 0 denota ausencia de la especie en la localidad muestreada.

	N.PMS.1R*	N.PMS.1L*	N.PMS.3L*	N.PMS.1R***	N.PMS.3R***	N.PMS.3L***	N.PN.1R	N.PN.2R	N.PMN.1R	N.PMN.2R	N.PMS.1R	S.Ph.R	S.U.2R	S.H.1R	S.H.2R	S.H3.R	S.Xc.1R	N.PN.1L	N.PN.2L	N.PMN.1L	N.PMN.2L	N.PMS.1L	N.PMS.OL	S.Ph.1L	S.U.1L	S.U.2L	S.H.1L	S.H.2L	S.H.3L	S.Xc.1L		
	1999	1999	1999	2013	2013	2013	2016-18	2016-18	2016-18	2016-18	2016-18	2016-18	2016-18	2016-18	2016-18	2016-18	2016-18	2016-18	2016-18	2016-18	2016-18	2016-18	2016-18	2016-18	2016-18	2016-18	2016-18	2016-18	2016-18			
Chlorophyta																																
<i>Avrainvillea</i>																																
<i>elliottii</i>	0	0	0	0	0	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>A. longicaulis</i>	0	0	0	0	0	0	0	X	X	X	X	X	0	X	0	X	0	X	X	X	X	0	X	0	0	X	X	X	X	X	0	
<i>A. nigrigans</i>	0	X	0	0	0	0	0	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Caulerpa</i>																																
<i>cupressoides</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	X	0	0	0	0	0	0	0	X	0	0		
<i>C. lanuginosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>C. prolifera</i>	0	0	0	0	0	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	X	0	0	0	0	0		
<i>Dictyosphaeria</i>																																
<i>cavernosa</i>	0	0	0	0	X	X	0	0	0	X	0	0	X	X	0	X	X	0	0	0	0	0	X	0	0	0	X	X	X	X		
<i>Halimeda</i>																																
<i>discoidea</i>	0	0	0	0	0	0	0	X	X	X	X	0	X	0	0	0	0	X	X	X	X	0	X	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>H. incrassata</i>	0	0	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
<i>H. monile</i>	X	X	X	0	0	0	0	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	0	X	0	X	X	X	0	X	X	X	X	X	X	x	
<i>H. opuntia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	X	0	0	0	0	0	0	X	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Halimeda</i> sp.	0	0	0	0	0	0	X	0	X	X	0	0	0	X	X	X	X	X	X	X	X	0	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
<i>H. tuna</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	X	0	0	0	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Penicillus</i>																																
<i>dumetosus</i>	0	0	0	0	0	0	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	X	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>P. lamourouxii</i>	X	X	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>P. pyriformis</i>	0	0	0	0	0	0	X	0	0	X	X	0	0	0	0	X	X	X	0	X	0	X	0	X	0	0	0	0	0	0		
<i>P. capitatus</i>	0	X	X	X	X	X	X	0	X	X	X	X	0	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	0	0	X	0	X	
<i>Rhypocephalus</i>																																
<i>phoenix</i>	X	0	0	X	X	X	0	X	X	0	X	0	0	0	0	0	X	X	0	0	0	X	X	0	0	0	0	X	0	0		
<i>R. phoenix</i> var																																
<i>brevifolius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	X	0	0	0	0	0	0	0	0		

<i>Udotea</i>																													
<i>abbottium</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>U. caribaea</i>	0	0	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	X	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>U. conglutinada</i>	0	X	0	0	0	0	0	0	0	0	X	0	0	0	0	0	0	0	X	X	0	X	0	0	0	0	0	0	0
<i>U. cyanthiformis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	X	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>U. dixonii</i>	0	0	0	0	0	0	X	0	0	0	X	0	0	0	X	X	0	0	X	X	X	X	X	0	0	0	0	0	0
<i>U. fibrosa</i>	0	0	0	0	0	0	X	0	0	0	X	X	0	X	X	X	X	X	X	X	X	X	0	0	X	0	0	X	0
<i>U. flabellum</i>	X	0	0	0	0	0	X	0	0	X	0	X	X	0	0	X	X	0	X	X	X	X	X	0	X	0	0	0	0
<i>U. loensis</i>	0	0	0	0	0	0	X	0	0	X	X	0	0	0	0	0	0	X	0	0	X	X	X	0	0	0	0	0	0
<i>U. occidentalis</i>	0	0	0	X	X	X	X	0	0	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	X	0	X	0	0	0	0	0	X	0
<i>Udotea</i> sp. 1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	X	0	0	0	0	0	0	0	0	X	X	X	0	0	0	0	X	0	0	0
<i>Udotea</i> sp. 2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>U. spinulosa</i>	X	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	X	0	0	0	0	0	0
<i>U. wilsonii</i>	0	0	0	0	0	0	0	X	X	X	0	X	0	0	0	0	0	0	X	X	X	0	X	0	x	0	0	0	0
<i>Valonia</i>																													
<i>aegagropila</i>	0	0	0	0	X	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>V. macrophysa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	X	0
<i>V. ventricosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	X	0	X	X	0	0	0	X	0	0
* Alga verde no identificada.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rhodophyta																													
<hr/>																													
<i>Acanthophora</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Amphiroa</i> sp.	0	0	0	0	X	0	0	0	0	X	0	0	X	0	X	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	X	X	0
<i>Jania</i> sp.	0	0	0	X	X	0	X	X	0	0	X	0	0	0	0	0	0	0	0	X	X	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Neogonolithon</i> sp.	0	0	0	X	X	X	0	0	0	X	X	0	X	X	X	X	0	0	0	0	0	0	0	0	X	0	X	X	X
*Alga roja no identificada sp.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0
* Alga roja no identificada sp.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Phaeophyta																													
<hr/>																													
<i>Dictyota</i> sp.	0	0	0	0	X	X	0	X	0	0	0	X	X	0	0	X	X	0	0	X	X	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ectocarpus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	X	X	0	0	0
<i>Lobophora</i> <i>variegata</i>	X	0	X	0	0	X	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	X	0	0	X	X	0	0
<i>Padina</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Fanerógamas marinas																													
<hr/>																													
<i>Halodule wrightii</i>	0	0	0	0	X	X	0	0	X	0	0	0	0	0	0	0	0	X	X	X	X	X	X	0	0	0	0	0	0
<i>Syringodium filiforme</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	0	X	X	X	X	X	X	X	X	0	0	X	X	X	X	X	X	0
<i>Thalassia testudinum</i>	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X

Anexo 7. (A) Número de especies identificadas de acuerdo a su grupo ecológico y taxonómico de las praderas marinas del Caribe mexicano. (B) Biomasa relativa de la comunidad de macrofitas de las praderas marinas del Caribe mexicano en diferentes épocas de colecta.



Anexo 8. Resultados de ANOVA de dos vías para probar las diferencias entre regiones y zonas en la diversidad de especies de la comunidad de macrofitas de las praderas marinas en el periodo 2016-2018.

Fuentes de variación	Grados libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Estadístico F	Valor <i>P</i>
Región	1	138.32	138.32	9.57	0.005*
Zona	1	1.42	1.42	0.098	0.75
Región*Zona	1	13.23	13	0.915	0.35
Residuales	20	288.9	14.45		

Anexo 9. Resultados de la prueba de análisis de similitudes (ANOSIM) mediante comparaciones por pares de la composición y abundancia de especies de la comunidad de macrófitas de las praderas marinas entre los periodos de colecta, sin considerar factores como región y/o zonación.

Factor	Estadístico R	Probabilidad de R	No. permutaciones
Global	0.379	0.002	999
1999, 2013	0.889	0.001	10
1999, 2016-18	0.55	0.001	999
2013, 2016-18	0.166	0.09	999

Generalmente, los valores del estadístico R se interpretan siguiendo los siguientes rangos: cuando $R > 0.75$ diferencias estructurales claras; $R > 0.50 < 0.75$ como diferencias estructurales; para $R > 0.25 < 0.50$ comunidades con estructuras ligeramente diferentes, $R > 0.1 < 0.25$, estructuras similares (Clarke y Gorley, 2015).

Anexo 10. Resultados de la prueba de análisis de similitudes (ANOSIM) mediante comparaciones por pares de la composición y abundancia de especies de la comunidad de macrófitas de las praderas marinas entre los periodos de colecta, sin considerar factores como región y/o zonación.

Factor	Estadístico R	Probabilidad de R	No. permutaciones
Global	0.36	0.01	999
1999, 2013	0.782	0.04	210
1999, 2016-18	0.511	0.01	999
2013, 2016-18	0.076	0.22	999

Esta comparativa incluye praderas de la costa de 1999 (Enríquez y Pantoja-Reyes, 2005). Las fuentes de variación con un efecto significativo ($p < 0.05$) se señalan en negrita. Generalmente, los valores del estadístico R se interpretan siguiendo los siguientes rangos: cuando $R > 0.75$ diferencias estructurales claras; $R > 0.50 < 0.75$ como diferencias estructurales, para $R > 0.25 < 0.50$ comunidades con estructuras ligeramente diferentes, $R > 0.1 < 0.25$, estructuras similares (Clarke y Gorley, 2015).

Anexo 11. Porcentaje de la varianza total explicada por cada uno de los autovalores del análisis de componentes principales. En negritas se destacan las correlaciones más altas (carga $> \pm 0,1$) entre parámetros y componentes principales.

Género	PC1	PC2	PC3
<i>Thalassia</i>	0.105	-0.322	0.313
<i>Syringodium</i>	0.071	-0.028	0.410
<i>Halodule</i>	0.005	0.005	-0.030
<i>Halimeda</i>	0.271	-0.844	0.075
<i>Udotea</i>	-0.055	-0.183	-0.269
<i>Penicillus</i>	-0.119	-0.109	-0.541
<i>Rhipocephalus</i>	-0.015	-0.032	-0.188
<i>Neogoniolithon</i>	0.937	0.233	-0.093
<i>Amphiroa</i>	0.068	0.052	-0.070
<i>Jania</i>	0.036	-0.013	-0.101
<i>Avrainvillea</i>	-0.049	-0.269	-0.039
<i>Lobophora</i>	-0.066	-0.039	0.275
<i>Dictyota</i>	0.044	0.02	-0,054
<i>Caulerpa</i>	0.004	-0.013	0.013
Proporción de la varianza	55.3%	16.5%	7.1%
Proporción acumulada	55.3%	71.8%	78.9%

Anexo 12. Resultados del análisis SIMPER (porcentajes de similitud) mostrando únicamente las especies que contribuyeron mayormente a la similitud/ disimilitud entre periodos de colecta y que en su conjunto explican más del 70% de las diferencias.

Año	Promedio de similitud	Especies	Promedio de abundancia	Promedio de similitud	Contribución (%)	Contribución acumulada (%)
1999	53.59	<i>Thalassia testudinum</i>	54.97	31.21	58.22	58.22
		<i>Halimeda</i> spp.	23.07	12.65	23.61	81.83
2013	46.64	<i>Halimeda</i> spp.	123.75	23.70	50.82	50.82
		<i>Thalassia testudinum</i>	33.64	7.56	16.22	67.03
		<i>Penicillus</i> spp.	19.63	4.48	9.6	76.63
2016-18	53.05	<i>Halimeda</i> spp.	151.37	22.67	42.73	42.73
		<i>Thalassia testudinum</i>	112.37	21.75	41.01	83.74
Año	Promedio de disimilitud	Especies	Promedio de abundancia	Promedio de disimilitud	Contribución (%)	Contribución acumulada (%)
1999 vs 2013	63.66	<i>Halimeda</i> spp.	23.07	21.9	34.46	34.46
		<i>Neogoniolithon</i> sp.	0	11.24	17.65	52.11
		<i>T. testudinum</i>	54.97	6.58	10.34	62.46
		<i>Penicillus</i> spp.	3.96	4.48	7.03	69.49
		<i>Udotea</i> spp.	5.42	4.07	6.40	75.89
1999 vs 2016-18	62.07	<i>Halimeda</i> spp.	23.07	22.81	36.75	36.75
		<i>Thalassia testudinum</i>	54.97	12.32	19.85	56.60
		<i>Neogoniolithon</i> sp.	0	11.39	18.35	74.95
2013 vs 2016-18	52.67	<i>Halimeda</i> spp.	123.75	13.25	25.17	25.17
		<i>Neogoniolithon</i> sp.	54.81	13.18	25.02	50.18
		<i>Thalassia testudinum</i>	33.64	10.33	19.62	69.80
		<i>Udotea</i> spp.	20.54	2.61	4.95	74.76

Anexo 13. Resultados del análisis SIMPER (porcentajes de similitud) mostrando únicamente las especies que contribuyeron mayormente a la similitud/ disimilitud entre regiones y zonas de colecta en el periodo 2016-2018 y que en su conjunto explican más del 70% de las diferencias.

Region, Zone	Promedio de similitud	Especies	Promedio de abundancia		Promedio de similitud	Contribución (%)	Contribución acumulada (%)
Arrecife posterior, norte.	72.96	<i>Thalassia testudinum</i>	5.96		24.03	32.94	32.94
		<i>Halimeda</i> spp.	6.10		23.17	31.75	64.69
		<i>Penicillus</i> spp.	2.87		11.08	15.18	79.88
Arrecife posterior, sur.	66.09	<i>Thalassia testudinum</i>	5.20		21.23	32.12	32.12
		<i>Halimeda</i> spp.	5.05		20.58	31.13	63.26
		<i>Neogoniolithon</i> sp.	4.73		12.63	19.11	82.37
Media laguna, norte	74.70	<i>Halimeda</i> spp.	6.27		24.44	32.72	32.72
		<i>Thalassia testudinum</i>	5.39		21.0	28.11	60.83
		<i>Penicillus</i> spp.	2.91		9.98	13.37	74.20
4. Media laguna, sur	63.33	<i>Thalassia testudinum</i>	6.0		25.54	40.33	40.33
		<i>Neogoniolithon</i> sp.	5.38		22.59	35.67	76.01

Año	Promedio de disimilitud	Especies	Promedio de abundancia		Promedio de disimilitud	Contribución (%)	Contribución acumulada (%)
			Arrecife posterior, norte	Arrecife posterior, sur.			
Arrecife posterior, norte vs. Arrecife posterior, sur.	37.30	<i>Neogoniolithon</i> sp.	0.54	4.73	10.72	28.75	28.75
		<i>Halimeda</i> spp.	6.10	5.05	4.72	12.66	41.41
		<i>Penicillus</i> spp.	2.87	1.49	4.60	12.32	53.73
		<i>Thalassia testudinum</i>	5.96	5.20	3.66	9.82	63.55

		<i>Avrainvillea</i> spp.	1.22	1.03	2.95	7.91	71.46
<hr/>							
			Arrecife posterior, norte.	Media laguna, norte			
Arrecife posterior, norte vs. Media laguna, norte	24.79	<i>Halimeda</i> spp.	6.10	6.27	3.66	14.77	14.77
		<i>Avrainvillea</i> spp.	1.22	2.31	3.40	13.71	28.47
		<i>Syringodium filiforme</i>	1.29	1.64	3.22	13.0	41.47
		<i>Halimeda</i> spp.	5.96	5.39	3.03	12.24	53.71
		<i>Thalassia testudinum</i>	2.23	2.33	2.54	10.23	63.95
		<i>Udotea</i> spp.	2.87	2.91	2.38	9.59	73.54
		<i>Penicillus</i> spp.					
<hr/>							
			Arrecife posterior, norte	Media laguna, sur			
Arrecife posterior, norte vs. Media laguna, sur	36.57	<i>Neogoniolithon</i> sp.	0.54	2.96	6.61	18.07	18.07
		<i>Penicillus</i> spp.	2.87	1.30	4.87	13.32	31.39
		<i>Udotea</i> spp.	2.23	0.56	3.95	10.81	42.20
		<i>Halimeda</i> spp.	6.10	6.0	3.76	10.27	52.48
		<i>Syringodium filiforme</i>	1.29	1.57	3.32	9.07	61.54
		<i>Thalassia testudinum</i>	5.96	5.38	3.17	8.67	70.22
<hr/>							
			Arrecife posterior, sur	Media laguna, sur			
Arrecife posterior, sur vs. Media laguna, sur	35.18	<i>Neogoniolithon</i> sp.	4.73	2.96	9.17	26.07	26.07
		<i>Penicillus</i> spp.	1.49	1.30	3.87	11.0	37.07
		<i>Halimeda</i> spp.	5.05	6.0	3.44	9.78	46.85
		<i>Thalassia testudinum</i>	5.20	5.38	3.04	8.65	55.50
		<i>Syringodium filiforme</i>	0.88	1.57	2.89	8.21	63.71
		<i>Thalassia testudinum</i>	0.0	1.23	2.89	8.21	71.92

Lobophora variegata

			Media laguna, norte	Media laguna, sur			
Media laguna, norte	37.35	<i>Neogoniolithon</i> sp.	0.0	2.96	6.56	17.55	17.55
vs.		<i>Penicillus</i> spp.	2.91	1.30	4.89	13.10	30.65
Media laguna, sur		<i>Udotea</i> spp.	2.33	0.56	4.45	11.92	42.56
		<i>Avrainvillea</i> spp.	2.31	0.67	4.24	11.35	53.92
		<i>Lobophora variegata</i>	0.15	1.23	2.92	7.82	61.74
		<i>Halimeda</i> spp.	6.27	6.0	2.92	7.81	69.55
		<i>Syringodium</i> <i>filiforme</i>	1.64	1.57	2.75	7.35	76.91

Anexo 14. Resultados de la ANCOVA para determinar diferencias entre los interceptos y pendientes de las asociaciones de variación entre el contenido de N en función del contenido de C almacenado en el tejido o talo de las macrófitas bentónicas.

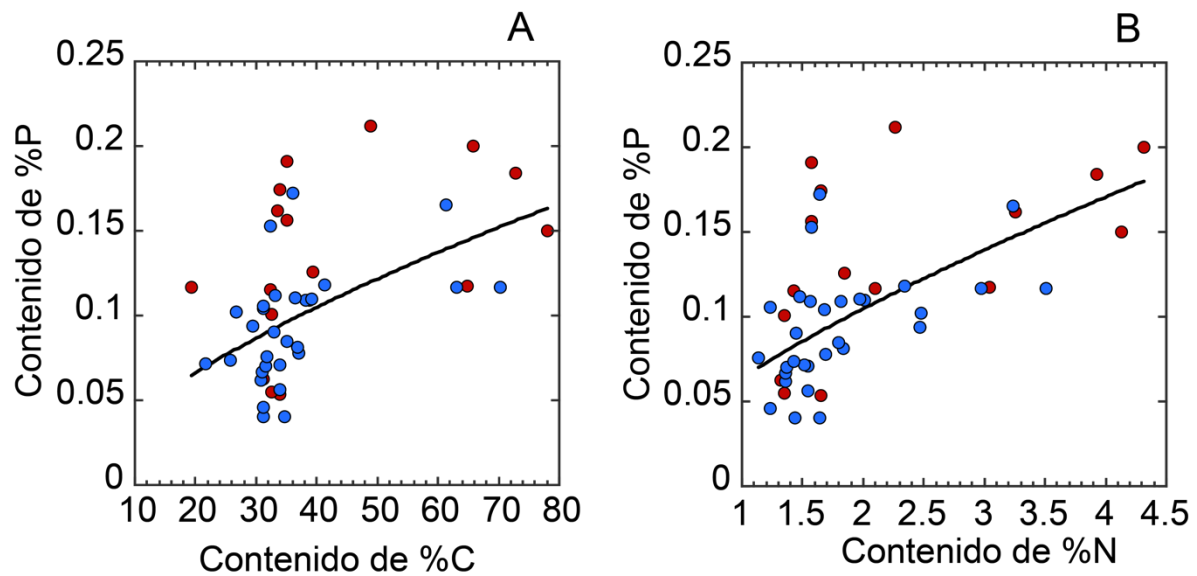
Fuente de variación	Df	SM	MS	Estadístico <i>F</i>	Valor <i>P</i>
Contenido elemental	1	135.54	135.54	406.57	0.002
Géneros	7	63.7	9.10	27.29	0.001
Contenido elemental* géneros	7	19.61	2.8	8.40	0.003
Residuales	231	77.01	0.33		

Se muestran únicamente los resultados del modelo y no las comparaciones individuales de pendientes. En negritas se muestran diferencias significativas ($p < 0.05$).

Anexo 15. Parámetros (ecuación), coeficiente de determinación-R² y probabilidad asociada-p) describiendo la asociación lineal del contenido de N en función del contenido de C en el tejido de macrófitas bentónicas del Caribe mexicano caracterizadas en este estudio de acuerdo con su capacidad para almacenar N.

Grupo, género o especie	Ecuación	N	R²	Estadístico F	Valor P
Capacidad alta					
<i>Avrainvillea</i>	Y= -0.25891 + 0.11662x	13	0.70	26.4	< 0.01
<i>Halimeda</i>	Y= -0.32555 + 0.10987x	29	0.80	204	0.001
<i>H. discoidea</i>	Y= -0.4458 + 0.1222x	10	0.92	167	< 0.01
<i>Penicillus</i>	Y= -0.21668 + 0.094475x	22	0.81	42.8	< 0.01
<i>Rhipocephallus</i>	Y= -0.52208 + 0.1087x	8	0.86	29.3	< 0.01
<i>Udotea</i>	Y= -0.46477 + 0.1107x	40	0.81	170.7	< 0.001
Capacidad moderada					
<i>Avrainvillea</i>	Y= -0.09588 + 0.050495x	5	0.99	129	< 0.01
<i>Halimeda</i>	Y= 0.079807 + 0.0421x	55	0.86	180	< 0.001
<i>T. testudinum</i>	Y= 0.039176 + 0.05024x	46	0.70	47.23	< 0.01
<i>S. filiforme</i>	Y= 0.44038 + 0.02989x	22	0.70	50.92	< 0.01
Capacidad baja					
<i>L. variegata</i>	Y= 0.71529 + 0.0042499x	6	0.09	0.39	0.56

Anexo 16. (A) Asociación de la variabilidad del contenido elemental de P en función del contenido de C en hojas de *T. testudinum*. (B) Asociación de la variabilidad del contenido elemental de P en función del contenido de N en hojas de *T. testudinum*.



En la figura (A) la línea negra muestra una asociación no lineal que describe un $R^2 = 0.24$, $p < 0.05$, mientras que en la figura (B) . La línea negra muestra una asociación no lineal que describe un $R^2 = 0.32$, $p < 0.05$. Círculos rojos representan muestras de localidades del norte y círculos azules del sur del estado de Quintana Roo.

Anexo 17. Promedio de la absorptancia del talo (A_{PAR}) y de la absorptancia en el pico rojo de la clorofila *a* (Absorptancia, A_{675}).

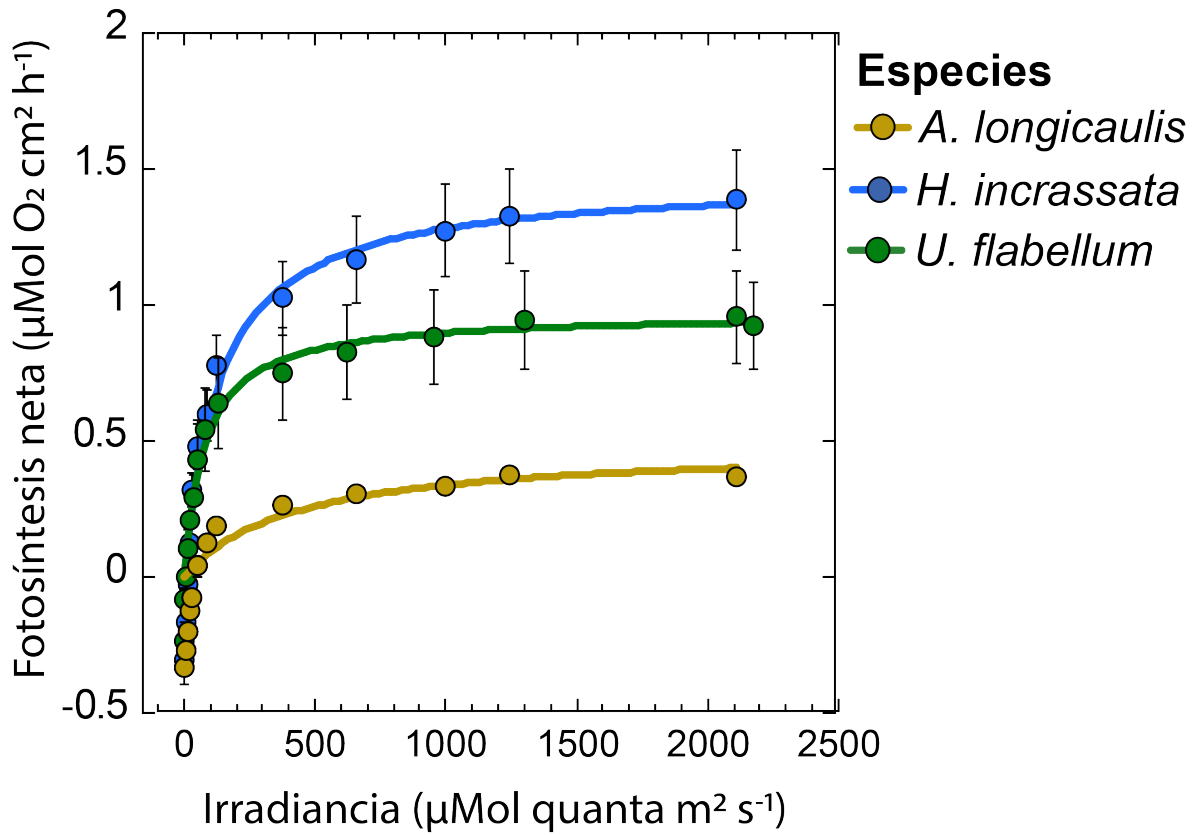
Localidad	Zona	Especie	A_{PAR} (%)	A_{675} (%)	N
Puerto		<i>Avrainvillea</i>			
Morelos Sur	Media laguna	<i>longicaulis</i>	70.58±1.04	72.27±0.57	3
Uvero	Media laguna	<i>A. longicaulis</i>	75.74±0.13	77.02±0.02	2
Xcalak	Media laguna	<i>A. longicaulis</i>	81.30±0.87	83.93±0.43	2
		<i>Halimeda</i>			
Huache-18	Arrecife posterior	<i>incrassata</i>	69.44±1.67	77.51±1.51	9
Huache-18	Media laguna	<i>H. incrassata</i>	69.55±2.01	75.41±2.3	8
Punta Herrero	Arrecife posterior	<i>H. incrassata</i>	53.96±4.07	55.38±5.18	4
Uvero	Arrecife posterior	<i>H. incrassata</i>	67.97±1.16	72.81±2.38	4
Xcalak	Arrecife posterior	<i>H. incrassata</i>	78.72±1.52	84.40±1.72	11
Xcalak	Media laguna	<i>H. incrassata</i>	70.87±3.32	79.29±3.65	6
Xcalak	Arrecife posterior	<i>H. tuna</i>	64.17±3.07	70.81±3.85	7
		<i>Thalassia</i>			
Punta Herrero	Arrecife posterior	<i>testudinum</i>	47.07±2.34	50.46±4.42	9
Punta Herrero	Costa	<i>T. testudinum</i>	53.24±1.73	68.51±3.0	9
Punta Herrero	Media laguna	<i>T. testudinum</i>	51.02±1.92	63.16±1.71	7
Uvero	Costa	<i>T. testudinum</i>	48.25±0.74	71.68±1.34	8
Uvero	Media laguna	<i>T. testudinum</i>	47.24±2.61	63.49±3.81	5
		<i>Udotea</i>			
Huache-18	Arrecife posterior	<i>cyathiformis</i>	75.60±2.27	81.55±1.63	7
Huache-18	Media laguna	<i>Udotea flabellum</i>	85.68±0.69	88.23±0.64	5
Uvero	Arrecife posterior	<i>U. flabellum</i>	85.00±1.64	90.10±1.28	10
Xcalak	Arrecife posterior	<i>U. flabellum</i>	75.87±1.36	79.94±1.32	6

Anexo 18. Descriptores que describen la asociación fotosíntesis vs. Irradiancia (Curvas P-E) en especies de macrofitas bentónicas de las praderas marinas de *T. testudinum*.

Especie	Alpha ($\mu\text{Mol O}_2 \text{ cm}^2 \text{ h}^{-1}$)/ ($\mu\text{Mol quanta m}^2 \text{ s}^{-1}$)	EC ($\mu\text{Mol quanta m}^2 \text{ s}^{-1}$)	EK ($\mu\text{Mol quanta m}^2 \text{ s}^{-1}$)	P_{max} bruta ($\mu\text{Mol O}_2 \text{ cm}^2 \text{ h}^{-1}$)	R_L ($\mu\text{Mol O}_2 \text{ cm}^2 \text{ h}^{-1}$)
Fanerógamas marinas					
<i>Thalassia testudinum</i>				2.15±0.17 (58)	0.91±0.11 (60)
Macroalgas					
Chlorophyta					
<i>Avrainvillea longicaulis</i>	0.007±0.001 (10)	83.23±6.66 (10)	108.11±11.7 (9)	1.45±0.11 (22)	0.57±0.06 (22)
<i>Dictyosphaeria cavernosa</i>	0.004±0.001 (4)	38.42±11.6 (4)	181.67±30.3 (4)	1.18±0.18 (4)	0.50±0.08 (4)
<i>Halimeda incrassata</i>	0.012±0.001 (43)	36.92±2.92 (37)	94.19±4.62 (41)	2.28±0.16 (74)	0.89±0.06 (74)
<i>Udotea cyathiformis</i>	0.010±0.001 (6)	55.81±6.18 (6)	122.4±9.35 (6)	1.93±0.54 (4)	0.95±0.34 (4)
<i>Udotea flabellum</i>	0.020±0.004 (16)	32.84±3.62 (16)	113.99±10.31 (16)	3.36±0.33 (51)	1.49±0.17 (51)
Phaeophyta					
<i>Lobophora varieagata</i>	0.013±0.001 (12)	17.08±1.5 (12)	70.52±8.65 (11)	1.55±0.07 (11)	0.43±0.06 (11)
<i>Padina</i> sp.	0.009±0.001 (4)	23.33±3.32 (4)	109.23±19.15 (4)	2.39±0.18 (13)	0.49±0.03 (13)

Valores estan expresados en promedio±error estandar y el número de réplicas en paréntesis.

Anexo 19. Respuesta fotosintética a la luz (curvas P vs E por unidad de área) de tres especies representativas de la comunidad de macrófitas de bentónicas de las praderas marinas de *T. testudinum* colectadas en Puerto Morelos Norte (Limonas).



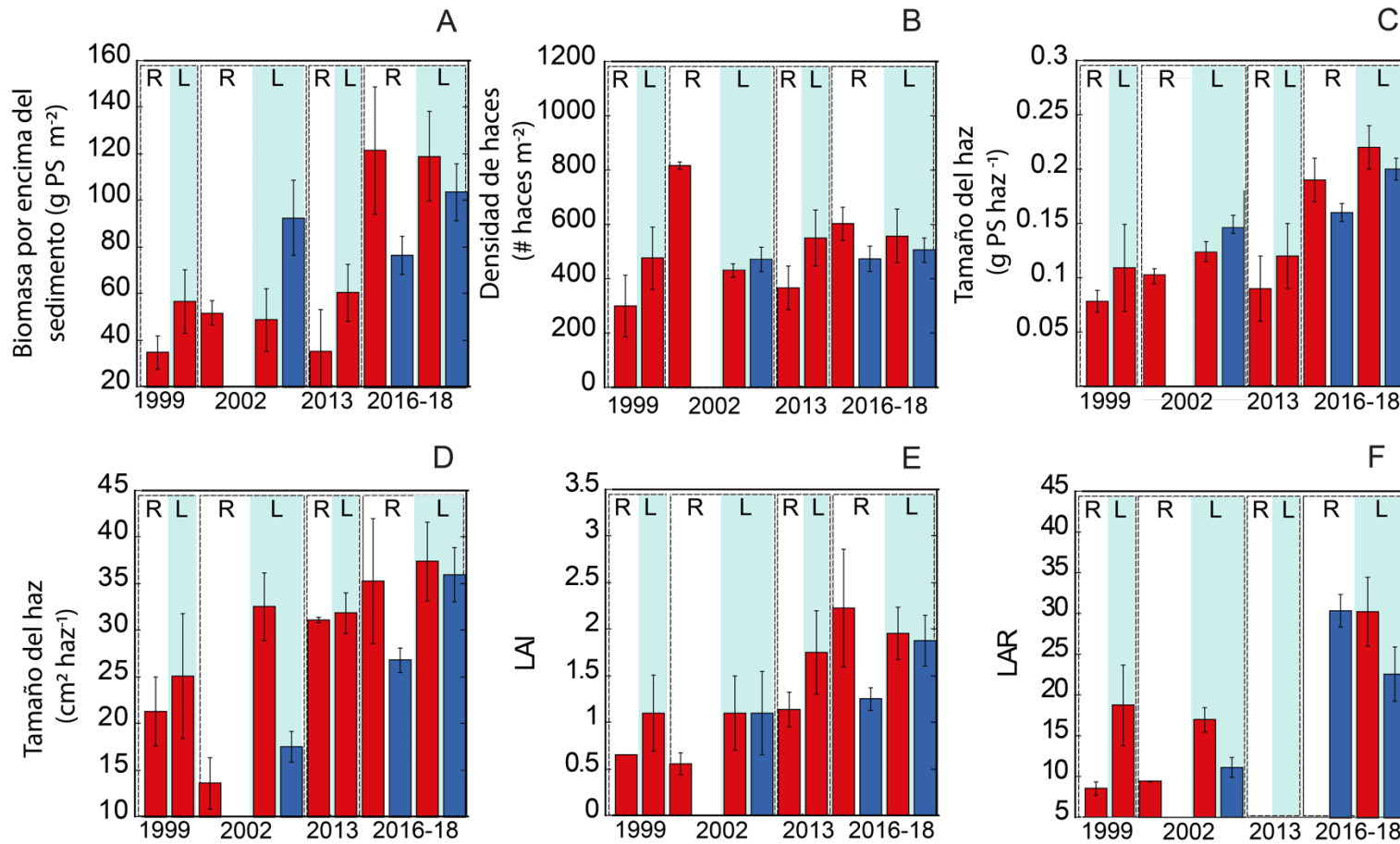
Anexo 20. Atributos que describen la asociación fotosíntesis vs. Irradiancia (Curvas P-E) en especies de macrófitas bentónicas de las praderas marinas de *T. testudinum* por localidad de colecta. Valores están expresados en promedio±error estándar y el número de réplicas en paréntesis.

Especie	Localidad	Alpha	EC	EK	P _{max} bruta	R _L	N
Fanerógamas marinas							
<i>Thalassia testudinum</i>	Punta Herrero				2.45±0.32	1.46±0.22	27
	Uvero				1.90±0.25	0.70±0.11	26
	Huache-18				1.38±0.10	0.32±0.04	10
	Xcalak				1.53±0.11	0.22±0.06	5
Macroalgas							
Chlorophyta							
<i>Avrainvillea longicaulis</i>	Puerto						6, 4
	Morelos Norte	0.009±0.001	90.61±9.86	112.26±20.9	1.92±0.25	0.81±0.17	
	Puerto						4,4
	Morelos Sur	0.004±0.0003	72.17±4.63	102.92±8.75	0.85±0.04	0.39±0.02	
	Uvero				1.58±0.18	0.80±0.16	4
<i>Dictyosphaeria cavernosa</i>	Huache-18				1.55±0.22	0.57±0.10	9
	Xcalak				1.25±0.19	0.28±0.03	4
	Puerto						4
	Morelos Sur	0.041±0.001	38.42±11.6	181.6±30.30	0.50±0.08	1.18±0.2	
	Puerto						11
<i>Halimeda incrassata</i>	Morelos Norte	0.011±0.001	57.32±3.8	81.78±3.34	1.67±0.09	0.77±0.08	
	Nizuc	0.010±0.003	36.34±4.9	112.27±9.14	3.58±1.01	1.27±0.34	12,11
	Puerto						16
	Morelos Sur	0.016±0.002	23.7±2.6	91.21±8.91	2.08±0.14	0.73±0.10	
	Punta Herrero				1.58±0.16	0.92±0.09	5
	Uvero				2.48±0.20	1.31±0.11	17
<i>Udotea cyathiformis</i>	Xahuayxol	0.014±0.001	34.58±1.8	89.29±3.26	1.42±0.12	0.58±0.07	4,3
	Puerto						6
<i>Udotea flabellum</i>	Morelos Norte	0.010±0.003	55.81±6.2	122.4±9.36	1.94±0.55	0.95±0.35	
	Nizuc	0.036±0.01	32.44±4.0	140.18±19.2	7.63±1.92	3.08±0.84	6

	Puerto						6
	Morelos Sur	0.012±0.001	22.34±3.9	87.51±9.8	1.51±0.16	0.52±0.09	
	Uvero				4.15±0.38	2.27±0.20	9
	Huache-18				1.88±0.13	0.59±0.10	7
	Xcalak				2.15±0.28	0.59±0.08	10
	Xahuayxol	0.01±0.001	49.20±6.4	114.4±16.5	1.80±0.17	0.83±0.08	4
<hr/>							
Phaeophyta							
<hr/>							
	Puerto						11
<i>Lobophora varieagata</i>	Morelos Sur	0.013±0.002	17.08±1.57	70.52±8.66	1.55±0.14	0.43±0.05	
	Puerto						13
<i>Padina</i> sp.	Morelos Sur	0.010±0.002	23.33±1.84	38.31±10.6	2.40±0.18	0.49±0.04	

Unidades en que se expresan alpha: ($\mu\text{Mol O}_2 \text{ cm}^2 \text{ h}^{-1}$) / ($\mu\text{Mol quanta m}^2 \text{ s}^{-1}$), EC: ($\mu\text{Mol quanta m}^2 \text{ s}^{-1}$); **EK:** $\mu\text{Mol quanta m}^2 \text{ s}^{-1}$, **P_{max} bruta:** $\mu\text{Mol O}_2 \text{ cm}^2 \text{ h}^{-1}$ y RL: $\mu\text{Mol O}_2 \text{ cm}^2 \text{ h}^{-1}$.

Anexo 21. Variabilidad de los parámetros estructurales de *T. testudinum* de acuerdo con la zona, región y época de colecta. Los gráficos A y B muestra la variabilidad de la biomasa por encima del sedimento y la densidad de haces, respectivamente. Los gráficos C y D muestran el tamaño del haz por unidad de peso y de área, respectivamente. Los gráficos E y F muestran la variabilidad de los parámetros LAI y LAR, respectivamente.



Anexo 22. Resultados de ANOVA de dos vías para comprobar las diferencias entre regiones y zonas en parámetros estructurales de *T. testudinum* para el periodo 2016-2018.

Biomasa por encima del sedimento (gPS m ⁻²)					
Fuentes de variación	Grados libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Estadístico F	Valor de P
Región	1	5576	5576	3.340	0.0819
Zona	1	1246	1246	0.746	0.3975
Región*zona	1	1326	1326	0.794	0.3829
Residuales	21	35060	1670		
Densidad de haces (# haces m ⁻²)					
Fuentes de variación	Grados libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Estadístico F	Valor de P
Región	1	49001	49001	1.882	0.18
Zona	1	1	1	0.0	0.99
Región*zona	1	9520	9520	0.36	0.55
Residuales	21	546887	26042		
Tamaño del haz por área (cm ² haz ⁻¹)					
Fuentes de variación	Grados libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Estadístico F	Valor de P
Región	1	156.81	156.81	1.764	0.198
Zona	1	229.8	229.78	2.584	0.123
Región*zona	1	77.9	77.95	0.877	0.360
Residuales	21	1867.2	88.91		
Tamaño del haz por peso (gPS haz ⁻¹)					
Fuentes de variación	Grados libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Estadístico F	Valor de P
Región	1	0.0052	0.0052	2.23	0.15
Zona	1	0.0082	0.0082	3.575	0.072
Región*zona	1	0.00013	0.00013	0.056	0.8159
Residuales	21	0.4869	0.00232		
LAI					
Fuentes de variación	Grados libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Estadístico F	Valor de P
Región	1	1.626	1.626	2.402	0.136
Zona	1	0.337	0.3372	0.498	0.488
Región*zona	1	1.246	1.245	1.84	0.19
Residuales	21	14.217	0.677		
LAR (cm ² g PS ⁻¹)					
Fuentes de variación	Grados libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Estadístico F	Valor de P
Región	1	70.37	70.37	1.481	0.278
Zona	1	48.60	48.60	1.023	0.358
Residuales	5	237.56	47.51		

Las fuentes de variación con un efecto significativo ($p < 0.05$) se señalan en negrita.

Anexo 23. Comparación de los rasgos fisiológicos y estructurales de la comunidad de praderas marinas; de la especie constructora de hábitat *T. testudinum* y de los géneros/especies dominantes para seis categorías de praderas marinas propuestas.

Todos los valores se expresan como media±SE, el número de réplicas de cada determinación también se muestra para cada descriptor y de acuerdo con el grupo (N). Cuando el número de réplicas es superior al número de praderas marinas caracterizadas para cada categoría, significa que la comparación se realizó con todas las réplicas agrupadas por categoría y no por los valores promedio por pradera. Las comparaciones múltiples se determinaron mediante la prueba no paramétrica de análisis de varianza por rangos de una vía de Kruskal-Wallis ($p < 0.05$).

Las concentraciones de nutrientes determinadas en muestras de agua de mar se expresan en μM y el contenido de materia orgánica en sedimentos marinos en porcentaje. Todos los parámetros de biomasa se expresan en gPS m^{-2} . Las unidades en la que se expresan el resto de atributos estructurales analizados son las siguientes: Densidad de haces (# haces m^{-2}); Tamaño del haz estandarizado por peso (gPS haz^{-1}), tamaño del talo por peso (gPS talo^{-1}); Tamaño del haz por área ($\text{cm}^2 \text{ haz}^{-1}$), tamaño del talo por área ($\text{cm}^2 \text{ talo}^{-1}$); LAI (Índice de área foliar: área unilateral de tejido fotosintético por unidad de superficie del suelo, $\text{m}^2 \text{ m}^{-2}$), LAR (Relación de área foliar: área foliar por unidad de masa vegetal, $\text{cm}^2 \text{ gPS planta}^{-1}$), SLA (Área foliar específica: tamaño del haz o tamaño del talo normalizado por área entre el tamaño del haz o talo normalizado por peso, $\text{cm}^2 \text{ gPS}^{-1}$); Carga de epífitas (peso seco de la carga de epífitas por área bilateral de tejido fotosintético, $\text{mg epífitas cm}^{-2} \text{ brote}^{-1}$). El contenido elemental de N y P en el tejido o talo se expresa en porcentaje. La concentración de clorofila a, se expresa en Chl[a] (mg m^{-2}). Fotosíntesis máxima neta, P_{max} Neta, la fotosíntesis máxima bruta, P_{max} bruta, y la respiración potenciada por la luz, R_L , se expresan en $\mu\text{mol O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$.

Parámetros	Grupo A	Grupo B	Grupo C	Grupo D	Grupo E	Grupo F	N	C.V. (%)	F-estadístico, Valor P
Periodo colecta	1999/2002	2013 / 2016-18	2016-18	2016-18	2016-18	2016-18	A,B,C,D,E,F		
No. praderas marinas	8	6	6	5	7	4			
Profundidad (m)	2.76±0.26 ^a	2.83±0.11 ^a	2.83±0.12 ^a	2.30±0.25 ^a	3.07±0.17 ^a	2.88±0.12 ^a	8,4,6,5,7,4	18.87	0.21, p=0.95
K _d Dosel (m^{-1})	4.18±0.50 ^a	3.03±0.39 ^a	3.9±0.58 ^a	3.83±0.27 ^a	4.50±0.84 ^a	4.37±0.83 ^a	8,4,6,5,7,4	37.20	0.73, p=0.60
Condiciones tróficas									
NID en columna de agua	1.59±0.28 ^a	10.22±1.33^b	18.60±2.69^c	22.12±1.79^c	22.96±0.45^c	28.22±0.93^d	8,5,6,5,7,4	61.58	28.72, p<0.01
NID en agua intersticial	2.91±0.7 ^a	13.45±2.62^b	21.80±1.23^c	21.84±1.069^c	30.90±3.62 ^{cd}	42.20±11.6^d	8,5,6,5,7,4	74.92	14.92, p<0.01
PID en columna de agua	0.35±0.08 ^a	0.88±0.11^b	0.82±0.02^b	0.87±0.02^b	0.83±0.02^b	0.88±0.01^b	8,5,6,5,7,4	41.66	26.91, p<0.01
PID en agua intersticial	0.46±0.04 ^a	1.00±0.01^b	1.02±0.06^b	1.13±0.04^b	1.01±0.01^b	1.04±0.01^b	8,5,6,5,7,4	38.66	18.84, p<0.01
M.O. (%)	1.84±0.39 ^a	2.07±0.25 ^{ab}	3.32±0.28 ^{ab}	3.66±0.30^{bc}	4.77±0.48^c	6.84±0.45^d	8,4,5,5,7,4	52.22	18.18, p<0.01
Atributos praderas									
No. especies	8±0.0 ^a	14.33±1.4 ^a	13.17±1.13 ^a	11±1.94 ^a	19.17±1.13^b	13.25±0.85 ^a	3,6,6,5,6,4	32.22	6.05, p<0.001

Biomasa total comunidad	105.0±18.97 ^a	184.51±16.4 ^{ab}	437.47±67.8^c	703.42±65.21^d	384.84±22.4^b	252.41±32.3^b	3,6,6,5,6,4	58.74	15.25, p<0.01
Biomasa pastos marinos	62.21±16.27 ^a	67.70±8.63 ^a	109.30±19.0^b	117.65±17.83^b	122.53±22.18^b	129.48±24.7^b	8,6,6,5,7,4	46.03	2.93, p<0.01
Biomasa algas calcificadoras	37.66±3.12 ^a	110.83±13.10 ^a	293.73±67.6^b	572.9±61.64^c	228.98±34.19 ^{ab}	105.16±24 ^a	3,6,6,5,6,4	82.20	12.49, p<0.01
Relación biomasa algas calcificadoras / biomasa <i>T. testudinum</i>	0.86±0.22 ^a	1.89±0.33 ^a	6.02±3.29 ^{ab}	5.91±0.97^b	2.23±0.50 ^a	1.10±0.35 ^a	3,6,6,5,6,4	127.6	7.61, p<0.01
Biomasa de <i>Neogoniolithon</i> sp.	0±0	14.44±10.15 ^a	59.91±33.44 ^a	390.92±50.37^b	0.41±0.041 ^a	0±0	3,6,6,5,6,4	191.4	32.63, p<0.01
Atributos <i>Thalassia testudinum</i>									
Biomasa por encima del sedimento	55.87±7.83 ^a	65.04±8.79 ^{ab}	87.64±16.9 ^{ab}	103.56±12.4 ^{ab}	119.78±22.6^b	113.51±24 ^b	8,6,6,5,7,4	50.24	2.74, p<0.001
Biomasa subterránea	667.15±55.7 ^{ab}	841.83±29.6^b	675.07±26.3 ^{ab}	560.01±46.38 ^a	653.75±41.23 ^{ab}	645.4±26.2 ^{ab}	8,3,9,6,9,3	19.77	3.17, p<0.001
Densidad de haces	697.23±75.7 ^a	454.24±62.97 ^a	503.62±55.9 ^a	520.93±54.41 ^a	513.29±67.39 ^a	634.56±117 ^a	8,6,6,5,7,4	33.01	1.87, p=0.12
Tamaño del haz por peso	0.15±0.02 ^a	0.14±0.01 ^a	0.16±0.01 ^{ab}	0.19±0.02 ^{ab}	0.23±0.02^b	0.17±0.008 ^{ab}	8,6,6,5,7,4	34.79	2.04, p=0.10
Tamaño del haz por área	21.82±3.37 ^a	27.30±1.81 ^a	35.04±3.48 ^{ab}	31.58±2.19 ^{ab}	41.21±4.88^b	28.43±0.48 ^a	8,6,6,5,7,4	33.87	4.39, p=0.003
Carga de epífitas	N.D.	1.99±0.11 ^a	1.36±0.01 ^a	1.37±0.08 ^a	1.38±0.15 ^a	0.72±0.02^b	0,4,5,5,7,4	33.54	11.18, p<0.01
LAI	0.92±0.16 ^a	1.06±0.19 ^a	1.98±0.32 ^{ab}	1.65±0.15 ^{ab}	2.15±0.47^b	1.81±0.35 ^{ab}	8,6,6,5,7,4	52.28	2.27, p=0.04
LAR	13.83±2.32 ^a	16.49±0.54 ^a	28.47±2.07 ^{ab}	27.0±1.86 ^{ab}	27.82±1.27 ^{ab}	36.90±1.32^b	8,3,9,6,9,3	46.10	14.92, p<0.01
SLA	210.55±32.7 ^a	197.13±22.73 ^a	166.9±7.85 ^a	175.54±7.4 ^a	181.02±10.14 ^a	164.84±3.48 ^a	8,6,6,5,7,4	27.27	0.99, p=0.42
Contenido de N	1.60±0.04 ^a	1.53±0.08 ^a	1.79±0.12 ^{ab}	2.18±0.28 ^{ab}	2.67±0.4^b	1.71±0.12 ^{ab}	5,5,6,5,7,4	35.81	3.28, p<0.01
Contenido de P	0.19±0.02^a	0.06±0.005 ^b	0.10±0.009 ^b	0.09±0.008 ^b	0.11±0.007 ^b	0.13±0.01 ^b	5,4,5,5,7,4	40.67	12.59, p<0.01
Relación C: N	15.51±2.15 ^{1a}	21.88±0.7 ^a	20.22±1.23 ^a	18.74±1.61 ^a	18.12±1.56 ^a	22.11±0.12 ^a	0,5,6,5,7,4	16.67	2.47, p=0.16
Relación N:P	9.08±1.75 ^a	23.60±2.95^b	18.08±2.20 ^{ab}	21.13±2.44^b	18.65±1.75^b	14.58±2.93 ^{ab}	5,4,5,5,7,4	37.25	4.78, p<0.001
δ ¹⁵ N	0.60±0.43 ^{2a}	0.62±0.17 ^a	1.63±0.63 ^a	1.20±0.25 ^a	1.40±0.60 ^a	3.41±0.19^b	0,4,5,5,7,4	81.52	3.50, p=0.002
Contenido de CaCO ₃	15.88±0.49 ^{3a}	13.87±0.70 ^{ab}	14.07±0.71 ^{ab}	11.88±1.01^{bc}	12.65±0.38^{bc}	10.24±0.10^c	1,4,5,5,7,4	14.94	16.8, p<0.001
Concentración de Chl [a]	96.87±11.56^{4a}	54.76±3.4 ^b	45.06±4.7 ^b	58.24±2.44 ^b	53.27±3.8 ^b	N.D.	0,55,14,29,9	28.11	7.36, p<0.01
P _{max} Neta	2.04±0.06 ^{5a}	1.27±0.1^b	1.25±0.19 ^{bc}	0.88±0.09^c	0.71±0.06^c	N.D.	0,26,9,19,9	46.14	5.31, p<0.001

P _{max} Bruta	2.21±0.06 ^{5a}	2.30±0.27 ^a	2.04±0.38 ^{ab}	1.26±0.07^b	1.09±0.05^b	N.D.	0,32,9,18,7	67.95	3.94, p<0.001
R _L	0.17±0.01 ^{5a}	1.04±0.20^b	0.68±0.16 ^{ab}	0.35±0.02^a	0.37±0.04 ^{ab}	N.D.	0,32,12,18,8	109.8	6.06, p<0.001
Atributos de <i>Halimeda</i> spp.									
<i>(H. discoidea, H. incrassata, H. monile, H. tuna, Halimeda sp.)</i>									
Biomasa de <i>Halimeda</i> spp.	22.36±5.18 ^a	65.21±18.10 ^a	210.59±35.9^b	170.95±20.2 ^{ab}	175.32±30.6 ^b	60.74±24.6 ^a	3,6,6,5,6,4	69.14	29.77, p<0.01
Tamaño de <i>Halimeda</i> spp. normalizado por área	N.D.	7.23±0.69 ^a	10.96±0.82^b	7.19±0.38 ^a	6.95±0.24 ^a	7.98±0.85 ^a	0,136,210,484,800,124	110.60	10.25, p<0.01
Tamaño de <i>Halimeda</i> spp. normalizado por área SLA	N.D.	0.53±0.05 ^a	0.82±0.07^b	0.50±0.02 ^a	0.42±0.01 ^a	0.46±0.05 ^a	0,136,210,484,800,124	113.74	22.60, p<0.01
	N.D.	15.80±1.21 ^a	15.27±0.46 ^a	15.9±0.36 ^a	17.87±0.28 ^{ab}	19.0±0.85^b	0,136,210,484,800,124	50.97	8.89, p<0.01
Contenido de N	0.49±0.02 ^{6a}	1.08±0.17 ^a	1.47±0.20 ^a	1.08±0.14 ^a	1.23±0.15 ^a	1.01±0.16 ^a	5,10,22,12,37,8	65.75	1.01, p=0.40
Contenido de P	0.02±0.00 ^{6a}	0.14±0.02 ^b	0.21±0.03 ^b	0.25±0.06 ^b	0.23±0.2 ^b	0.20±0.05 ^b	5,18,31,14,48,11	90.48	0.84, p=0.50
Relación C: N	25.29±2.15 ^{6a}	22.38±1.66 ^a	12.83±1.04^b	15.12±1.87 ^{ab}	16.43±1.17 ^{ab}	16.25±2.75 ^{ab}	5,10,22,12,37,8	42.77	3.79, p<0.01
Relación N:P	31.27±6.8 ^{6a}	10.43±3.70 ^a	35.12±9.11 ^a	25.48±10.7 ^a	18.39±5.51 ^a	9.43±1.81 ^a	0,10,22,10,35,8	153.03	2.05, p=0.09
δ ¹⁵ N	1.68±0.62 ^{7ab}	0.5±0.47 ^a	1.48±0.19 ^{ab}	1.08±0.27 ^{ab}	2.14±0.24^b	1.95±0.14 ^{ab}	5,10,22,12,37,8	81.88	4.97, p<0.01
Contenido de CaCO ₃	80.17±2.25 ^{8a}	81.34±0.90 ^a	81.16±0.39 ^{ab}	79.56±1.03 ^{ab}	78.96±0.91 ^{ab}	76.79±0.30^b	8,4,5,5,7,4	38.13	4.14, p=0.01
<i>H. incrassata</i> traits									
Tamaño de <i>H. incrassata</i> normalizado por área	N.D.	10.04±1.28 ^a	11.12±1.01 ^a	8.31±0.63 ^a	9.35±0.83 ^a	9.15±1.43 ^a	0,58,125,130,143,65	103.97	1.36, p=0.24
Tamaño de <i>H. incrassata</i> normalizado por peso	N.D.	0.73±0.09 ^{ab}	0.84±0.08 ^a	0.52±0.03^b	0.52±0.042^b	0.50±0.07^b	0,58,125,130,143,65	109.60	5.36, p<0.01
SLA	N.D.	13.78±0.58 ^a	14.89±0.43 ^a	17.31±0.63^b	17.81±0.36^b	19.98±1.30^b	0,58,125,130,143,65	44.06	9.05, p<0.01
Contenido de %N	N.D.	1.23±0.13 ^a	1.06±0.10 ^a	1.82±0.49 ^a	0.98±0.17 ^a	1.42±0.01 ^a	0,4,5,5,7,4	48.28	2.18, p=0.15
Contenido de %P	N.D.	0.17±0.05 ^a	0.45±0.01^b	0.48±0.03^b	0.41±0.02^b	0.33±0.006^b	0,4,5,5,7,4	32.38	13.7, p<0.01
Relación C:N	N.D.	21.61±2.8 ^a	16.78±1.03 ^{ab}	13.62±1.9 ^{ab}	15.1±1.77 ^{ab}	9.33±0.30^b	0,4,5,5,7,4	34.05	5.08, p<0.001
Relación N:P	N.D.	12.35±5.01 ^a	2.36±0.42^b	3.67±1.18^b	2.77±0.72^b	5.58±0.41 ^{ab}	0,4,5,5,7,4	107.58	4.13, p=0.01
δ ¹⁵ N	N.D.	0.23±0.81 ^a	2.17±0.22^b	1.70±0.18 ^{ab}	2.23±0.41^b	1.75±0.06 ^{ab}	0,4,5,5,7,4	63.57	3.49, p=0.001
Concentración de Chl [a]	N.D.	207.95±7.46 ^a	226.54±10.1 ^a	231.37±24.78 ^a	218.76±12.68 ^a	242.25±20.2 ^a	0,35,9,44,40,15	28.41	1.76, p>0.05

P _{max} neta	N.D.	1.18±0.14 ^a	1.06±0.09 ^{ab}	1.49±0.09 ^{ab}	1.26±0.08 ^{ab}	2.08±0.62^b	0,12,16,20,34,11	62.82	3.05, p=0.02
P _{max} bruta	N.D.	1.78±0.12 ^a	2.10±0.27 ^{ab}	2.40±0.16 ^b	2.14±0.11 ^{ab}	3.58±1.01^b	0,10,9,20,35,10	56.89	3.23, p<0.01
R _L	N.D.	0.60±0.09 ^a	1.30±0.17^b	0.91±0.11 ^{ab}	0.88±0.07 ^{ab}	1.27±0.33 ^{ab}	0,12,9,20,36,11	62.90	2.91, p=0.002
Udotea spp. traits (<i>U. flabellum</i> , <i>U. fibrosa</i> , <i>U. wilson</i> , <i>Udotea</i> sp.)									
Biomasa de <i>Udotea</i> spp.	5.69±3.98 ^a	4.46±1.76 ^a	6.22±2.67 ^a	5.28±1.36 ^a	29.8±8^b	14.15±5.75 ^{ab}	3,6,6,5,6,4	121.0	4.86, p<0.001
Tamaño de <i>Udotea</i> spp. normalizado por área	N.D.	5.70±1.17 ^a	9.58±2.26 ^{ab}	8.30±3.28 ^a	9.56±0.67 ^{ab}	17.5±2.43^b	0,14,19,30,131,32*	106.5	4.80, p<0.001
Tamaño de <i>Udotea</i> spp. normalizado por peso SLA	N.D.	0.21±0.05 ^{ab}	0.36±0.08 ^{ab}	0.17±0.05 ^a	0.33±0.03 ^{ab}	0.43±0.06^b	0,14,19,30,131,32*	97.0	3.48, p<0.001
	N.D.	30.16±4.31 ^a	31.3±3.11 ^a	58.46±8.05 ^a	39.58±4.13 ^a	45.38±3.59 ^a	0,14,19,30,131,32*	98.77	2.01, p=0.09
Contenido de %N	0.80±0.03 ^{9a}	0.91±0.11 ^a	2.36±0.64 ^{ab}	3.31±1.04^b	2.75±0.31^b	3.02±0.09^b	3,4,10,4,19,8*	57.52	2.36, p=0.002
Contenido de %P	0.069±0.004 ^{9a}	0.02±0.002^b	0.03±0.004^b	0.03±0.007^b	0.03±0.009^b	0.02±0.003^b	3,7,17,4,24,11*	92.03	2.49, p<0.01
Relación C:N	N.D.	16.23±1.72 ^a	13.53±1.29^b	13.88±2.31^b	10.66±0.63^c	9.87±0.45^c	0,410,4,19,8*	30.25	4.54, p=0.004
Relación N:P	N.D.	36.72±3.9 ^a	69.70±13.9 ^a	45.86±11.41 ^a	98.55±17.7 ^a	181.21±28.0^b	0,4,9,4,17,8*	76.38	5.68, p=0.001
δ ¹⁵ N	1.5 ^{10a}	1.59±0.42 ^a	2.49±0.33 ^{ab}	3.28±0.35^b	3.15±0.41 ^{ab}	2.35±0.15 ^{ab}	0,4,10,4,19,8*	50.93	2.28, p=0.04
Contenido de CaCO ₃	N.D.	75.07±2.11 ^a	66.25±1.54 ^a	66.9±1.39 ^a	65.68±1.53 ^a	71.04±1.76 ^a	11,32,25,51,12*	13.66	1.64, p=0.19
Concentración de Chl [a]	N.D.	223.77±11.5 ^a	198.38±15.5 ^a	246.52±9.44 ^a	242.1±11.2 ^a	259.23±23.0 ^a	18.12,42,44,7*	27.87	1.81, p=0.13
P _{max} neta	N.D.	1.56±0.21 ^a	0.98±0.16 ^a	1.73±0.14 ^{ab}	1.52±0.14 ^a	4.55±1.1^b	0,10,8,16,18,6*	86.74	3.87, p=0.001
P _{max} bruta	N.D.	2.14±0.27 ^a	1.51±0.15 ^a	3.15±0.35 ^{ab}	2.90±0.35 ^{ab}	7.63±1.75^b	0,10,8,16,18,6*	78.10	3.71, p<0.001
R _L	N.D.	0.58±0.08 ^a	0.52±0.09 ^a	1.53±0.24 ^{ab}	1.47±0.22 ^{ab}	3.0±0.22^b	0,10,8,16,18,6*	75.19	3.68, p<0.001
Atributos de <i>Penicillus</i> spp. (e.g. <i>P. capitatus</i> , <i>P. dumetosus</i> , <i>P. pyriformis</i>)									
Biomasa de <i>Penicillus</i> spp.	7.56±3.21 ^{ab}	23.85±6.65 ^{ab}	12.58±10.45 ^{ab}	4.12±1.81 ^a	19.26±4.42 ^{ab}	27.53±7.76^b	3,6,6,5,6,4	102.2	1.55, p=0.21
Tamaño de <i>Penicillus</i> spp. normalizado por área	N.D.	4.22±0.27 ^a	5.82±0.67 ^{ab}	5.58±1.46 ^{ab}	5.39±0.42 ^{ab}	7.12±0.99^b	0,72,61,7,102,49	59.10	2.89, p<0.01
Tamaño de <i>Penicillus</i> spp. normalizado por peso	N.D.	0.40±0.03 ^a	0.45±0.04 ^{ab}	0.41±0.13 ^a	0.4±0.02 ^a	0.63±0.08^b	0,72,61,7,102,49	70.57	3.72, p<0.01
SLA	N.D.	14.45±1.5 ^a	13.56±0.72 ^a	15.72±1.56 ^a	14.27±0.63 ^a	17.96±3.6 ^a	0,72,61,7,102,49	25.67	0.93, p=0.44

Contenido de %N	N.D.	2.63±0.86 ^a	2.06±0.35 ^a	2.61±0.57 ^a	1.46±0.32 ^a	2.14±0.50^a	0,3,8,4,8,4	49.23	1.38, 0.26
Contenido de %P	N.D.	0.03±0.002 ^a	0.08±0.03 ^a	0.02±0.003 ^a	0.05±0.01 ^a	0.03±0.008^a	0,3,12,7,11,4	123.3	1.26, 0.24
Relación C:N	N.D.	9.29±1.04 ^a	11.33±0.45 ^a	11.18±0.41 ^a	15.79±2.03 ^b	12.57±1.28^{ab}	0,3,8,4,8,4	31.37	3.12, p<0.01
Relación N:P	N.D.	82.17±30.55 ^a	88.89±34.36 ^a	162.32±43.46 ^a	52.04±19.20 ^b	80.52±20.82^a	0,3,8,4,8,4	82.39	1.59, p=0.21
δ ¹⁵ N	N.D.	0.26±0.04 ^a	1.76±0.24 ^a	1.41±0.32 ^a	3.55±0.52 ^b	2.43±0.70^b	0,3,8,4,8,4	70.75	7.37, p<0.01
Atributos de <i>Avrainvillea</i> spp.									
(e.g. <i>A. elliotii</i>, <i>A. longicaulis</i>, <i>A. nigrigans</i>)									
Biomasa de <i>Avrainvillea</i> spp.	3.68±3.67 ^a	2.76±2.76 ^a	4.94±2.71 ^a	5.10±3.08 ^a	21.90±8.73 ^a	13.54±7.19 ^a	3,6,6,5,6,4	149.7	1.15, p=0.33
Tamaño de <i>Avrainvillea</i> spp. normalizado por área	N.D.	13.30±3.38 ^a	13.36±2.64 ^a	9.76±4.76 ^a	10.52±0.63 ^a	16.0±4.0 ^a	0,4,13,8,117,15*	88.87	1.65, p=0.16
Tamaño <i>Avrainvillea</i> spp. normalizado por peso SLA	N.D.	0.99±0.40 ^{ab}	0.66±0.14 ^{ab}	0.36±0.18 ^{ab}	0.25±0.02^a	0.79±0.21 ^b	0,4,13,8,117,15*	163.9	10.87, p<0.01
	N.D.	15.83±2.50 ^a	20.36±0.84 ^a	31.97±5.7 ^a	62.34±3.28^b	26.45±3.06 ^a	0,4,13,8,117,15*	50.9	11.06, p<0.01
N (%)	2.25±0.46 ^{9a}	1.89±0.02 ^a	2.56±0.38 ^a	2.99±0.56 ^a	2.79±0.46 ^a	N.D.	0,2,6,6,8,0*	42.11	0.47, p=0.70
P (%)	0.09±0.01 ^{9a}	0.036±0.006^b	0.021±0.001^b	0.022±0.001^b	0.026±0.005^b	N.D.	0,3,8,9,5,0*	31.20	4.19, p=0.001
Relación C: N	N.D.	11.18±0.11 ^a	15.79±2.4 ^a	11.72±2.22 ^a	12.10±8 ^a	N.D.	0,2,6,6,8,0*	42.10	0.75, p=0.53
Relación N:P	N.D.	52.78±12.88 ^a	117.78±12.1 ^a	135.7±27.12 ^a	92.02±23.72 ^a	N.D.	0,2,6,6,8,0*	46.78	1.71, p=0.21
δ ¹⁵ N	N.D.	0.19±0.018 ^a	-0.074±0.42 ^a	0.56±0.42 ^a	2.56±1.20 ^a	N.D.	0,2,6,6,8,0*	221.6	1.86, p=0.17
Concentración de Chl [a]	N.D.	282.66±3.85	207.35±35.63	209.41±16.68	188.93±10.67	N.D.	0,2,6,12,16,0*	28.56	1.71, p=0.18
P _{max} neta	N.D.	0.97±0.11 ^a	0.78±0.07 ^a	0.98±0.12 ^a	0.73±0.11 ^a	N.D.	0,2,4,9,9,0*	37.04	1.08, p=0.37
P _{max} bruta	N.D.	1.25±0.19 ^a	1.58±0.18 ^a	1.55±0.22 ^a	1.31±0.24 ^a	N.D.	0,2,4,9,9,0*	38.5	0.37, p=0.77
R _L	N.D.	0.27±0.03 ^a	0.80±0.15 ^a	0.57±0.1 ^a	0.60±0.11 ^a	N.D.	0,4,4,9,8,0*	55.02	2.16, p=0.12

Referencias: ¹ Valores del cociente C:N en hojas de *Thalassia testudinum* colectadas en Puerto Morelos 1991 (Gallegos et al., 1993); ² Señal-δ¹⁵N en hojas de *Thalassia testudinum* colectada en Cayo Grande, Bahamas, entre los años de 1998-1999 (Kieckbusch et al., 2004); ³ valores del contenido de CaCO₃ para hojas de *T. testudinum* leaves collected from back-reef of Puerto Morelos reef lagoon in 1995 (Enríquez y Schubert, 2014); ⁴ Valores del contenido de pigmentos (Chl-a) en hojas de *T. testudinum* colectadas en Puerto Morelos en 1999-2000 (Enríquez, 2005); ⁵ Determinaciones de las tasas de P_{max} Neta, P_{max} bruta and Rd en hojas *T. testudinum* colectadas en Puerto Morelos en 1995 (Enríquez et al., 2002); ⁶ Contenido elemental de %N en el talo de *Halimeda opuntia* colectada Belice y en Jamaica en los años de 1985-1987 (Lapointe 1997; Lapointe et al, 1987); ⁷ Señal-δ¹⁵N de *Halimeda* sp. colectada en Florida, EE, UU en los años 2003-2004 (Lamb et al. 2012). ⁸ Contenido de CaCO₃ en el talo de *H. incrassata* colectado de Puerto Morelos en 1998 (van Tussenbroek and van Dijk, 2007); ⁹ Contenido

elemental de %N en el talo de *Udotea* spp. y de *Avrainvillea* sp. colectadas en las Islas Seychelles en 1989 (Littler et al., 1991).¹⁰ Valores de $\delta^{15}\text{N}$ en el talo de *Udotea* sp. colectadas en la bahía de Biscayne, Florida, EE UU, en los años de 1998-1999 (Kieckbusch et al., 2004)

Anexos del Capítulo 4

Anexo 1. Resultados del ANOVA de dos vías para comprobar las diferencias entre las concentraciones de NID y PID en atributos estructurales de *T. testudinum*.

Biomasa por encima del sedimento (gPS m ⁻²)					
Fuentes de variación	Grados libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Estadístico F	Valor P
NID en la columna de agua	1	23.154	29428	23.154	0.002
PID en la columna de agua	1	1655	1655	1.302	0.26
NID*PID	1	525	525	0.413	0.52
Residuales	36	45756	1271		
Biomasa por encima del sedimento (gPS m ⁻²)					
Fuentes de variación	Grados libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Estadístico F	Valor P
NID en agua intersticial del sedimento	1	27019	27019	24.468	0.005
PID en agua intersticial del sedimento	1	8	8	0.0007	0.93
NID*PID	1	424	424	0.384	0.54
Residuales	31	34232	1104		
Densidad de haces (# haces m ⁻²)					
Fuentes de variación	Grados libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Estadístico F	Valor P
NID en la columna de agua	1	90087	90087	2.240	0.14
PID en la columna de agua	1	272924	272924	6.787	0.01
NID*PID	1	8160	8160	0.203	0.65
Residuales	36	1608570	40214		
Densidad de haces (# haces m ⁻²)					
Fuentes de variación	Grados libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Estadístico F	Valor P
NID en agua intersticial del sedimento	1	60	60	0.002	0.96
PID en agua intersticial del sedimento	1	62392	62392	2.095	0.15
NID*PID	1	124838	124838	4.192	0.04
Residuales	31	923221	29781		
LAI					

Fuentes de variación	Grados libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Estadístico F	Valor P
NID en la columna de agua	1	7.917	7.917	15.167	0.004
PID en la columna de agua	1	0.057	0.057	0.109	0.74
NID*PID	1	0.549	0.549	0.109	0.74
Residuales	36	18.791	0.522		
LAI					
Fuentes de variación	Grados libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Estadístico F	Valor P
NID en agua intersticial del sedimento	1	7.473	7.473	14.880	0.005
PID en agua intersticial del sedimento	1	0.004	0.004	0.009	0.92
NID*PID	1	1.094	1.094	2.178	0.15
Residuales	29	14.565	0.502		
LAR (cm ² g PS ⁻¹)					
Fuentes de variación	Grados libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Estadístico F	Valor P
NID en la columna de agua	1	759.1	759.1	17.231	0.001
PID en la columna de agua	1	64.4	64.4	1.462	0.25
NID*PID	1	0	0	0	0.98
Residuales	12	528.7	44.1		
LAR (cm ² g PS ⁻¹)					
Fuentes de variación	Grados libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Estadístico F	Valor P
NID en agua intersticial del sedimento	1	809.8	809.8	18.129	0.001
PID en agua intersticial del sedimento	1	0.6	0.6	0.015	0.90
NID*PID	1	5.8	5.8	0.131	0.72
Residuales	12	536.0	44.7		
Tamaño del haz (cm ² haz ⁻¹)					
Fuentes de variación	Grados libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Estadístico F	Valor P
NID en la columna de agua	1	110	109.7	0.825	0.39
PID en la columna de agua	1	265	265	1.993	0.16
NID*PID	1	701	700.9	5.272	0.027
Residuales	36	4787	133.0		
Tamaño del haz (cm ² haz ⁻¹)					

Fuentes de variación	Grados libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	Estadístico F	Valor <i>P</i>
NID en agua intersticial del sedimento	1	701.9	701.9	8.716	0.006
PID en agua intersticial del sedimento	1	73.7	73.7	0.915	0.346
NID*PID	1	698.4	698.4	8.672	0.006
Residuales	29	2333.4	80.5		

En negro se resaltan las fuentes de variación con un efecto significativo ($p < 0.05$). Las fuentes de variación con un efecto significativo ($p < 0.05$) se señalan en negrita.

Anexo 2. Referencias de la literatura utilizados en la asociación LAI de *T. testudinum* en función de la profundidad.

País	Localidad	Año colecta	No. observaciones LAI	Medicioens de nutrientes	Fuente
Bahamas	Islas Lee Stocking y Exuma	2000	4		Burdige y Zimmerman (2002)
Belice	Man of war	1990	2	✓	Tomasko y Lapointe (1991)
Colombia	Cartagena	2001	2		Díaz y Gómez-Lopez, (2003)
	Guajira	2006	3		Albis-Salas et al.(2010)
Costa Rica	Grandoca-Manzanillo	2005-2006	17	✓	Krup et al. (2009)
Cuba	Golfo de Guanahacabibes	2014	15		Torres Conde y Martínez-Daranas (2017)
Estados Unidos	Florida	1987	4		Dawes y Tomasko (1988)
	Florida	1998-1999	20		Hackney (2003); Hackey y Durako(2005)
	Florida	1990	11		Tomasko y Lapointe (1991)
	Florida	1991	48		Dixon y Leverone (1995)
Honduras	Roatán	1990	2	✓	Tomasko y Lapointe (1991)
Jamaica	Puerto de Kingston	1995-1996	6	✓	Green y Webber (2003)
México	Cozumel	1990	2	✓	Tomasko y Lapointe (1991)
	Puerto Morelos	1999	9	✓	Enríquez y Pantoja-Reyes (2005)
	Puerto Morelos	2004	6		Enríquez et al. (2019)
	Veracruz	2004	3	✓	Terrados et al. (2008)
	Sían Ka'an (Bahía Ascención)	<2011	4	✓	Arellano-Méndez et al. (2011)
Venezuela	Mar de las Antillas	2008	6		del Mónaco et al. (2010)

El simbolo ✓ señala si el estudio cuenta con mediciones de nutrientes (nitrógeno inorgánico disuelto y fósforo inorgánico disuelto) para las misms praderas

Anexo 3. Comparación del estado trófico de las praderas marinas de acuerdo con el nivel de colonización de *T. testudinum* basado en la relación LAI en función de la profundidad.

Descriptor ambiental	Modelo I	Modelo II	Estadístico F	Valor <i>P</i>
Columna de agua				
NID (μM)	1.35±0.22 (37) ^a	18.14±3.03 (15) ^b	24.46	< 0.05
PID (μM)	0.65±0.08 (26) ^a	0.86±0.02 (13) ^a	2.89	0.09
Agua intersticial de los sedimentos				
NID (μM)	11.39±2.45 (18) ^a	41.82±9.58 (14) ^b	11.77	< 0.05
PID (μM)	0.68±0.1 (24) ^a	0.87±0.07 (15) ^a	2.04	0.16
Contenido de materia orgánica en sedimentos (%)	3.16±0.47 (13) ^a	4.72±0.53 (13) ^b	4.73	< 0.05

El modelo I representa la máxima colonización de *T. testidum* en ambientes oligotróficos descrito por Enríquez et al., (2019); el modelo II describe la máxima colonización de *T. testudinum* en ambientes sin limitación de nutrientes. Diferentes letras indican diferencias significativas $p < 0.05$.

Literatura citada en anexos del Capítulo 1.

Carruthers, T. J. B., Barnes, P. A., Jacome, G., y Fourqurean, J. W. (2005). Lagoon scale processes in a coastally influenced Caribbean system: implications for the seagrass *Thalassia testudinum*. *Caribbean Journal of Science*, 41(3), 441-455.

Carriquiry-Beltran, J.D. (2010). Monitoreo del bentos, nutrientes e isótopos en relación a la salud arrecifal de áreas naturales protegidas del norte de Quintana Roo con mayor vulnerabilidad al cambio de fase arrecifal: Primera Etapa. Universidad Autónoma de Baja California. Instituto de Investigaciones Oceanológicas. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. DM012. México, D.F.

Carriquiry-Beltran, J. D., Villaescusa, J. A., Cupul-Magaña, A. L., Rodríguez-Zaragoza, F. A. (2017). Monitoreo del bentos, nutrientes e isótopos en relación a la salud arrecifal de áreas naturales protegidas del norte de Quintana Roo con mayor vulnerabilidad al cambio de fase arrecifal: Segunda Etapa. Universidad Autónoma de Baja California. Instituto de Investigaciones Oceanológicas. Informe final SNIB-CONABIO, Proyecto No. GM006. Ciudad de México.

Cejudo, E., Acosta-González, G., Ortega-Camacho, D., Ventura-Sanchez, K. (2021). Water quality in natural protected areas in Cancun, Mexico: A historic perspective for decision makers. *Regional Studies of Marine Science*, 48, 102035. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2021.102035>.

Darnell, K. M., Carruthers, T. J., Biber, P., Georgiou, I. Y., Michot, T. C., y Boustany, R. G. (2017). Spatial and temporal patterns in *Thalassia testudinum* leaf tissue nutrients at the Chandeleur Islands, Louisiana, USA. *Estuaries and Coasts*, 40(5), 1288-1300. <https://doi.org/10.1007/s12237-017-0229-y>.

González-de Zayas, R., Rossi, S., Hernández-Fernández, L., Velázquez-Ochoa, R., Soares, M., Merino-Ibarra, M., Castillo-Sandoval, F., Soto-Jiménez, M. F. (2020). Stable isotopes used to assess pollution impacts on coastal and marine ecosystems of Cuba and México. *Regional Studies of Marine Science*, 39, 101413. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2020.101413>.

Herrera-Silveira, J. A., Cortés Balán, T. O., Ramírez, J., y I. Osorio. (2015). Monitoreo de la condición trófica de la columna de agua de los ambientes costeros del Parque Nacional Costa Occidental de Isla Mujeres, Punta Cancún y Punta Nizúc: Segunda Etapa. Proyecto Centro de Investigación y de Estudios Avanzados-Mérida. Informe final SNIB- CONABIO, proyecto No. GQ002, México D.F.

Pérez-Gómez, J. A., García-Mendoza, E., Olivos-Ortiz, A., Paytan, A., Rebolledo-Vieyra, M., Delgado-Pech, B., Almazán-Becerril, A. (2020). Indicators of nutrient enrichment in coastal ecosystems of the northern Mexican Caribbean. *Ecological Indicators*, 118, 106756. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106756>.

Terrados, J., Ramírez-García, P., Hernández-Martínez, Ó., Pedraza, K., y Quiroz, A., (2008). State of *Thalassia testudinum* Banks ex König meadows in the Veracruz Reef System, Veracruz, Mexico. *Aquatic Botany*. 88(1), 17-26. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2007.08.003>.

Literatura citada en anexos del Capítulo 2.

Cayabyab, N. M., y Enríquez, S. (2007). Leaf photoacclimatory responses of the tropical seagrass *Thalassia testudinum* under mesocosm conditions: a mechanistic scaling-up study. *New Phytologist*, 176(1), 108-123. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02147.x>.

Clarke, K. R., y Gorley, R. N. (2015). Getting started with PRIMER v7. *PRIMER-E*: Plymouth, Plymouth Marine Laboratory, 20 (1).

Enríquez, S. (2005). Light absorption efficiency and the package effect in the leaves of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Ecology Progress Series*, 289, 141-150. <https://doi:10.3354/meps289141>.

Enríquez, S., y Schubert, N. (2014). Direct contribution of the seagrass *Thalassia testudinum* to lime mud production. *Nature communications*, 5(1), 3835. <https://doi.org/10.1038/ncomms4835>.

Enríquez, S., Merino, M., e Iglesias-Prieto, R. (2002). Variations in the photosynthetic performance along the leaves of the tropical seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Biology*, 140, 891-900. <https://doi.org/10.1007/s00227-001-0760-y>.

Enríquez, S., Olivé, I., Cayabyab, N., y Hedley, J. D. (2019). Structural complexity governs seagrass acclimatization to depth with relevant consequences for meadow production, macrophyte diversity and habitat carbon storage capacity. *Scientific Reports*, 9(1), 1-14. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-51248-z>.

Gallegos, M. E., Merino, M., Marbá, N., y Duarte, C. M. (1993). Biomass and dynamics of *Thalassia testudinum* in the Mexican Caribbean: elucidating rhizome growth. *Marine Ecology Progress Series*, 185-192.

Kieckbusch, D. K., Koch, M. S., Serafy, J. E., y Anderson, W. T. (2004). Trophic linkages among primary producers and consumers in fringing mangroves of subtropical lagoons. *Bulletin of Marine Science*, 74(2), 271-285.

Lamb, K., Swart, P. K., y Altabet, M. A. (2012). Nitrogen and carbon isotopic systematics of the Florida reef tract. *Bulletin of Marine Science*, 88(1), 119-146. <https://doi.org/10.5343/bms.2010.1105>.

Lapointe, B. E., Littler, M. M., y Littler, D. S. (1987). A comparison of nutrient-limited productivity in macroalgae from a Caribbean barrier reef and from a mangrove ecosystem. *Aquatic Botany*, 28(3-4), 243-255.

Lapointe, B. E., Littler, M. M., y Littler, D. S. (1997). Macroalgal overgrowth of fringing coral reefs at Discovery Bay, Jamaica: bottom-up versus top-down control. *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium*, 1:927-932.

Littler, M. M., Littler, D. S., y Titlyanov, E. A. (1991). Comparisons of N-and P-limited productivity between high granitic islands versus low carbonate atolls in the Seychelles Archipelago: a test of the relative-dominance paradigm. *Coral Reefs*, 10, 199-209.

Shibata, K. (1959). Spectrophotometry of translucent biological materials—opal glass transmission method. *Methods of biochemical analysis*, 77-109.

Vásquez-Elizondo, R. M., Legaria-Moreno, L., Pérez-Castro, M. Á., Krämer, W. E., Scheufen, T., Iglesias-Prieto, R., y Enríquez, S. (2017). Absorptance determinations on multicellular tissues. *Photosynthesis research*, 132, 311-324.
<https://doi.org/10.1007/s11120-017-0395-6>.

Van Tussenbroek, B. I., y Van Dijk, J. K. (2007). Spatial and temporal variability in biomass and production of Psammophytic *Halimeda incrassata* (bryopsidales, chlorophyta) in a Caribbean reef lagoon 1. *Journal of Phycology*, 43(1), 69-77.