

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO POSGRADO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MÁR Y LIMNOLOGÍA, UASA MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS

RESTAURACIÓN DE LAS PRADERAS DE PASTOS MARINOS AFECTADAS POR LAS MAREAS MARRONES DE *SARGASSUM* SPP. EN EL CARIBE MEXICANO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO ACADÉMICO DE: DOCTOR EN CIENCIAS

> PRESENTA: EDUARDO GABRIEL TORRES CONDE

TUTORA PRINCIPAL: DRA. BRIGITTA INE VAN TUSSENBROEK RIBBINK Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UASA

COMITÉ TUTOR:

DR. ROBERTO ANTONIO LINDIG CISNEROS Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM DR. JOHN SEVAMONY ARMSTRONG ALTRIN SAM Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, CU, CDMX

CD. UNIVERSITARIA, CD. MX., FEBRERO, 2025



Universidad Nacional Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

PROTESTA UNIVERSITARIA DE INTEGRIDAD Y HONESTIDAD ACADÉMICA Y PROFESIONAL

(Graduación con trabajo escrito)

De conformidad con lo dispuesto en los artículos 87, fracción V, del Estatuto General, 68, primer párrafo, del Reglamento General de Estudios Universitarios y 26, fracción I, y 35 del Reglamento General de Exámenes, me comprometo en todo tiempo a honrar a la institución y a cumplir con los principios establecidos en el Código de Ética de la Universidad Nacional Autónoma de México, especialmente con los de integridad y honestidad académica.

De acuerdo a lo anterior, manifiesto que el trabajo escrito titulado: RESTAURACIÓN DE LAS PRADERAS DE PASTOS MARINOS AFECTADAS POR LAS MAREAS MARRONES DE SARGASSUM SPP. EN EL CARIBE MEXICANO

Que presenté para obtener el grado de DOCTOR(A) EN CIENCIAS, es original, de mi autoría y lo realicé con rigor metodológico exigido por el Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, citando las fuentes de ideas, textos, imágenes, gráficos u otro tipo de obras empleadas para su desarrollo.

En consecuencia, acepto que la falta de cumplimiento de las disposiciones reglamentarias y normativas de la Universidad, en particular las ya referenciadas en el Código de Ética. Ilevará a la nulidad de los actos de carácter académico administrativo del proceso de obtención de mi grado académico.

Atentamente

EDUARDO GABRIEL TORRES CONDE No. de cuenta UNAM: 521462727



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO POSGRADO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MÁR Y LIMNOLOGÍA, UASA MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS

RESTAURACIÓN DE LAS PRADERAS DE PASTOS MARINOS AFECTADAS POR LAS MAREAS MARRONES DE *SARGASSUM* SPP. EN EL CARIBE MEXICANO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE: DOCTOR EN CIENCIAS

> PRESENTA: EDUARDO GABRIEL TORRES CONDE

TUTORA PRINCIPAL: DRA. BRIGITTA INE VAN TUSSENBROEK RIBBINK Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UASA

COMITÉ TUTOR:

DR. ROBERTO ANTONIO LINDIG CISNEROS Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM DR. JOHN SEVAMONY ARMSTRONG ALTRIN SAM Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, CU, CDMX

CD. UNIVERSITARIA, CD. MX., FEBRERO, 2025

• BIOLÓGICAS



COORDINACIÓN GENERAL DE ESTUDIOS DE POSGRADO COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BILÓGICAS FACULTAD DE CIENCIAS OFICIO: CGEP/CPCB/FC/0889/2024

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence Directora General de Administración Escolar, UNAM P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 7 de octubre de 2024 se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de DOCTOR EN CIENCIAS del estudiante TORRES CONDE EDUARDO GABRIEL con número de cuenta 521462727 con la tesis titulada: "Restauración de las praderas de pastos marinos afectadas por las mareas marrones de Sargassum spp. en el Caribe mexicano.", realizada bajo la dirección del DRA. BRIGITTA INE VAN TUSSENBROEK RIBBINK:

Presidente:	DR. ERICK DE LA BARRERA MONTPPELLIER
Vocal:	DRA. ELIANE CECCON
Vocal:	DR. PATRICIA MORENO CASASOLA BARCELÓ
Vocal:	DRA. MORELIA CAMACHO CERVANTES
Secretario:	DR. ROBERTO ANTONIO LINDIG CISNEROS

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

A T E N T A M E N T E "POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU" Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 03 de diciembre de 2024

COORDINADOR DEL PROGRAMA

DR. ARTURO CARLOS II BECERRA BRACHO

c. c. p. Expediente del alumno

ACBB/AAC/GEMF/EARR/gys



COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Unidad de Posgrado, Edificio D, 1º Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX Tel. (+5255)5623 7002 http://pcbiol.posgrado.unam.mx/

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por brindarme la oportunidad de realizar mis estudios de doctorado en un entorno académico de excelencia, promoviendo siempre el desarrollo del conocimiento científico y la investigación de vanguardia.

A la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) por el apoyo económico indispensable para mi sustento durante el desarrollo de este proyecto de tesis.

A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA), UNAM (Proyecto No. PAPIIT AG100321).

A mi directora de tesis, la Dra. Brigitta Ine van Tussenbroek, por su guía y apoyo, que fueron esenciales para el desarrollo de este proyecto. A los miembros de mi Comité de Tutores, el Dr. Roberto Antonio Lindig Cisneros y el Dr. John Selvamony Armstrong Altrin, por sus valiosos consejos y retroalimentaciones a lo largo del desarrollo de la tesis.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mi familia. A mi madre, mi faro y guía en cada paso de este camino; su amor incondicional, fortaleza y sacrificios silenciosos han sido el motor que impulsa mi vida. Gracias por enseñarme a soñar en grande y a nunca rendirme. A mi padre y a Silvia Patricia González Díaz, por su apoyo emocional y sus consejos valiosos durante el período de este proyecto. A mi querido perrito Cuqui, cuya memoria siempre será atesorada con amor, por enseñarme a disfrutar de las cosas más esenciales de la vida hasta su partida. A mis abuelos, que fueron siempre un sostén espiritual y que, desde algún lugar, celebran conmigo la realización de este gran sueño. Esta tesis es tan suya como mía.

Al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UASA, por proporcionarme los recursos técnicos y académicos indispensables para llevar a cabo mi investigación de doctorado y para mi crecimiento como científico.

A la Lic. Mariana Álvarez Rocha, por su constante compañía y apoyo en cada etapa de esta travesía, desde la planificación de las estrategias de restauración hasta el monitoreo y la redacción de los manuscritos que conforman esta tesis. Su dedicación, compromiso y participación fueron esenciales para alcanzar cada uno de los objetivos propuestos.

A la M.C. Rosa Elisa Rodríguez Martínez, por ser un pilar de apoyo inquebrantable en cada fase de este proceso. Por su enseñanza invaluable y guía constante, tanto en lo académico como en lo personal. Por estar a mi lado en los momentos de incertidumbre y dificultades de salud, siempre brindando su generosidad y sabiduría. Gracias por iluminar mi recorrido con su presencia y por inspirarme a mejorar cada día; una gran amiga.

A la M.C. María Guadalupe Barba Santos, por su constante apoyo técnico en el laboratorio y en el campo, su asesoría en las metodologías de análisis de sedimentos y logística de campo, y su acompañamiento personal invaluable.

A la M.C. Silvia Valery Ávila Mosqueda, por su frecuente apoyo en las actividades de restauración y monitoreo en campo, así como por compartir sus conocimientos sobre Sistemas de Información Geográfica.

A la Dra. Laura Ribas de Almeida, por su valiosa guía y enseñanzas en el manejo de Sistemas de Información Geográfica.

A Edgardo López Valerio, Monserrat Guitiérrez Castañeda, Evelyn Raquel Salas, Karla Cisneros, José Antonio López-Portillo Hurtado, Edgar Escalante Mancera y Miguel Ángel Gómez Reali, Luz Verónica Monroy Velázquez por su apoyo en las actividades de campo y por estar siempre dispuestos a colaborar en cualquier otra tarea del proyecto que se requiriera.

Al proyecto "Sostenibilidad del Caribe mexicano: Cambiando debilidades en fortalezas" por el financiamiento esencial para el desarrollo de este proyecto.

Al personal del Servicio Académico de Monitoreo Meteorológico y Oceanográfico (SAMMO), por su dedicación en la planificación, ejecución y procesamiento del vuelo de dron sobre el área de estudio.

Al complejo hotelero Moon Palace, en especial a los biólogos Fabián Mani Martínez, Gerardo Castañeda Ramírez y Antonio Ortiz, por facilitarnos la oportunidad de realizar la investigación en su playa y brindarnos apoyo logístico durante las salidas de campo.

Al Instituto de Ingeniería de la UNAM por su valioso apoyo en los análisis de granulometría de las muestras de sedimento del área de estudio.

Al Departamento de Sistemas Costeros del Real Instituto Neerlandés de Investigación del Mar; al Grupo de Ecología de la Conservación del Instituto de Ciencias de la Vida Evolutiva de la Universidad de Groninga; a Waardenburg Ecology; y a la empresa BESE, por proporcionar las unidades de sustrato artificial BESE originales utilizadas en el diseño del tratamiento de sustratos artificiales para esta investigación.

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	.3
INTRODUCCIÓN GENERAL	5
CAPÍTULO 1. CARACTERIZACIÓN DEL ÁREA A RESTAURAR	16
CAPÍTULO 2. RECOLONIZACIÓN ASISTIDA DE PASTOS MARINOS CERCANOS A LA	
COSTA	42
CAPÍTULO 3. RECUPERACIÓN DE UNA PRADERA DONANTE DE HALODULE WRIGHTII	43
DISCUSIÓN GENERAL	52
CONCLUSIONES GENERALES	58
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	60

RESUMEN

Desde el año 2011, las costas del Caribe han sufrido inundaciones masivas de Sargassum spp. holopelágicas, cuya descomposición genera un fenómeno conocido como marea marrón de sargazo. Las mareas marrones de sargazo han deteriorado la calidad del agua y provocado la muerte de las praderas de pastos marinos en las franjas cercanas a la costa. La recolonización natural de los pastos marinos en estas franjas puede extenderse durante décadas y resulta especialmente desafiante debido al movimiento de sedimentos y la energía de las olas de las zonas cercanas a la costa. Estas condiciones inhiben o ralentizan su establecimiento, incluso cuando se han mitigado las causas de su declive. Por lo tanto, es importante reestablecer un hábitat adecuado para restaurar pastos marinos, que se puede lograr entendiendo y explotanto las interacciones positivas inter e intraespecíficas (mecanismos de autofacilitación) de los pastos marinos y su ambiente. Ante la creciente necesidad de desarrollar técnicas efectivas y sostenibles para restaurar estos ecosistemas y sus servicios en estos ambientes desafiantes, la presente investigación tiene como objetivo acelerar la recolonización de los pastos marinos mediante la creación de un hábitat adecuado, a través de la reconstrucción de los procesos de retroalimentación positiva. El estudio se realizó en una franja cercana a la costa del Caribe mexicano donde los pastos marinos habían muerto debido a inundaciones masivas de sargazo, posterior a la colocación de una barrera de contención para evitar futuras inundaciones. Se realizó una caracterización de la costa de estudio para seleccionar sitios idóneos de restauración (capítulo 1). Para evaluar la eficacia de diferentes métodos en asistir la recolonización de los pastos marinos, se establecieron 15 parcelas experimentales de 4 x 10 m sin vegetación (pastos marinos y/o algas rizofíticas) (capítulo 2). Se asignaron aleatoriamente tres tratamientos a las parcelas: Sustratos Artificiales (AS: 90 sustratos subterráneos, artificiales, biodegradables de aproximadamente 15x15 cm), Trasplantes (TR: 90 núcleos de 4.5 cm de diámetro con la especie pionera de crecimiento rápido Halodule wrightii) y Control (C: sin manipulación), con cinco réplicas por tratamiento. A los seis meses, el 63% de los trasplantes de H. wrightii sobrevivieron en la zona de restauración, con una extensión media del rizoma de 7.6 cm, además, las parcelas comenzaron a

ser recolonizadas por individuos de *H. wrightii* provenientes de los parches naturales circundantes. A los seis-ocho meses, tanto las parcelas AS como TR mostraron condiciones de mayor luminosidad y acumularon más sedimentos que las de control. Después de 14 meses, se observó una recolonización significativamente mayor en las parcelas AS y TR, alcanzando una densidad media (±SE) de 4024 ±620 y 3484 \pm 360 brotes/m², respectivamente) y coberturas (\pm SE) de 60.3 \pm 3.85 % y 53.7 \pm 2.84 %, significativamente más altas en comparación con las parcelas de control (2043 ±381 brotes/m², 35.3 ±5.7 % de cobertura). El aumento en la densidad de *Halodule wrightii* en las parcelas AS y TR favoreció tanto la recolonización vegetativa como el establecimiento de plántulas de la especie clímax de crecimiento lento Thalassia testudinum, alcanzando promedios de 0.88 (±0.14) y 0.79 (±0.13) haces/m² y 2.07 (±0.15) y 1.87 (±0.18) plántulas/m² en AS y TR, respectivamente, significativamente mayores que los valores observados en los controles, con 0.20 (±0.22) haces/m² y 0.48 (±0.23) plántulas/m², acelerando así el proceso de sucesión de pastos marinos en la costa de estudio. Ambas técnicas demostraron ser efectivas y sostenibles para crear un hábitat adecuado para los pastos marinos y acelerar su recolonización en franjas cercanas a la costa, donde se mitigaron las causas de mortalidad; sin embargo, los sustratos artificiales requirieron menos esfuerzo y evitaron la cosecha de praderas donantes. En el capítulo 3, se evaluó la recuperación de la pradera donante de los trasplantes de H. wrightii, empleando diferentes densidades de extracción (Control (0), +9,+25,+64,+121 núcleos de 4.5 cm de diámetro) en parcelas de 1 m², con cuatro réplicas por tratamiento. La tasa de recolonización en las áreas de extracción fue 1-3 haces por mes, independientemente de la densidad de extracción. A los seis meses, la pradera donante de H. wrightii se había recuperado al alcanzar una densidad similar a la de los controles, incluso en los tratamiento de extracción más elevados, indicando que la técnica y densidad de extracción fueron adecuados. En conclusión, una vez mitigadas las mareas marrones de sargazo como causa de declive de las praderas marinas, es posible acelerar su recuperación en franjas cercanas a la costa, mediante los métodos de restauración evaluados (AS y TR), que demostraron ser eficaces y sostenibles para crear un hábitat adecuado para su establecimiento.

ABSTRACT

Since 2011, the Caribbean coasts have experienced massive inundations of holopelagic Sargassum spp. The decomposition of this seaweed generates a phenomenon known as sargasso brown tide, which deteriorates water quality and causes the mortality of seagrass meadows in near-shore fringes. Natural recolonization of seagrasses in these fringes can take decades and is particularly challenging due to sediment movement and wave energy, which inhibit or slow down their establishment, even when the causes of their decline have been addressed. Therefore, it is crucial to reestablish a suitable habitat for seagrass restoration, which can be achieved by understanding, and leveraging the positive inter- and intraspecific interactions (self-facilitation mechanisms) of seagrasses and their environment. Given the urgent need to develop effective and sustainable techniques to restore these ecosystems and their services in such challenging environments, this study aims to accelerate seagrass recolonization by creating a suitable habitat through the reconstruction of seagrass positive feedback processes. The study was conducted in a near-shore fringe of the Mexican Caribbean where seagrasses had died due to massive sargasso inundations, and where a containment barrier was placed to prevent future inundations. A characterization of the study coast was conducted to select suitable restoration sites (Chapter 1). To assess the effectiveness of different methods in assisting seagrass recolonization, 15 experimental unvegetated (seagrasses and/or algae) plots of 4 x 10 m were established (Chapter 2). Three treatments were randomly assigned to the plots: Artificial Substrates (AS: 90 artificial biodegradable underground substrates of approximately 15 x 15 cm), Transplants (TR: 90 cores with a diameter of 4.5 cm containing the fast-growing pioneer species Halodule wrightii), and Control (C: no manipulation), with five replicates per treatment. After six months, 63% of H. wrightii transplants survived in the restoration area, with a mean rhizome extension of 7.6 cm, and H. wrightii from natural surrounding patches started to recolonize the plots. After six-eight months, both AS and TR plots showed higher light conditions and had accumulated more sediment than the controls. After 14 months, recolonization was significantly more pronounced in the AS and TR plots, reaching higher mean (±SE)

density (respectively, 4024 ± 620 and 3484 ± 360 shoots/m²) and cover ($60.3 \pm 3.85\%$ and $53.7 \pm 2.84\%$), compared to the control plots (2043 ±381 shoots/m², 35.3 ±5.7% cover). The increase in Halodule wrightii density in the AS and TR plots promoted both vegetative recolonization and seedling establishment of the slow-growing climax species *Thalassia testudinum*, with averages of 0.88 (\pm 0.14) and 0.79 (\pm 0.13) shoots/m² and 2.07 (\pm 0.15) and 1.87 (\pm 0.18) seedlings/m² in AS and TR, respectively, significantly higher than the values observed in control plots (0.20 (± 0.22) shoots/m² and 0.48 (± 0.23) seedlings/m²), thereby accelerating the seagrass succession process on the study coast. Both techniques proved effective and sustainable in creating a suitable habitat for seagrasses and accelerating their recolonization in near-shore fringes where the causes of mortality had been addressed; however, the artificial substrates required less effort and avoided harvesting donor meadows. In Chapter 3, the recovery of the donor meadow used for H. wrightii transplants was evaluated by testing different extraction densities (Control (0), +9, +25, +64, +121 cores with a 4.5 cm diameter) in 1 m² plots, with four replicates per treatment. The recolonization rate in the extraction areas was 1-3 shoots per month, regardless of extraction density. After six months, the donor meadow of H. wrightii had recovered, reaching a density similar to the controls, even at the highest extraction treatments, indicating that both the extraction technique and density were appropriate. In conclusion, once the sargasso brown tides as a cause of seagrass decline have been addressed, the recovery of nearshore seagrasses can be accelerated using the evaluated restoration methods (AS and TR), which have proven to be effective and sustainable in creating suitable habitats for their establishment.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los pastos marinos se componen de diferentes especies de plantas con flores adaptadas al medio marino, capaces de formar extensas y densas praderas (van Tussenbroek et al., 2010). Se distribuyen ampliamente en las zonas costeras y en aguas poco profundas de casi todos los continentes, excepto la Antártida (Green y Short, 2003). Brindan numerosos servicios ecosistémicos como la protección costera contra la erosión, el reciclaje de nutrientes, la reducción de la fuerza del oleaje, la claridad de las aguas y la creación de ambientes con complejidad estructural que promueven la riqueza biológica (Hemminga y Duarte, 2000; Duffy, 2010; Fourqurean et al., 2012). Las praderas marinas se mantienen a través de múltiples interacciones bióticas y físicas, así como a procesos de retroalimentación intraespecíficos (mecanismos de autofacilitación) que son fundamentales para la estabilidad y funcionalidad de este ecosistema (Maxwell et al., 2017). Ejemplos de estas interacciones intraespecíficas incluyen la estabilización de sedimentos por las raíces y la atenuación de la energía de las olas por el dosel, que mantienen un hábitat adecuado para el establecimiento y crecimiento de diversas especies de pastos marinos (Maxwell et al., 2017). Por lo tanto, la pérdida de las praderas marinas puede generar condiciones de hábitat más adversas para su recuperación y desarrollo, como la movilización de sedimentos, la disminución de la disponibilidad de luz y un mayor impacto de la energía de las olas (Bos & van Katwijk, 2007; Carr et al., 2010; van Katwijk et al., 2016).

A pesar de su valor ambiental y socioeconómico, se estima que cerca del 30-60% de las praderas de pastos marinos se han perdido a nivel mundial en los últimos 40-50 años, debido a actividades antropogénicas como la eutrofización y el desarrollo costero, así como a los impactos del cambio climático, como el aumento de la temperatura del agua del mar (Waycott et al., 2009; Arias-Ortíz et al., 2018; Bayraktarov et al., 2016; Unsworth et al., 2019). En el Caribe, las pérdidas habían sido menores (< 10%) o no reportadas hasta la década del 2010 (Waycott et al., 2009; van Tussenbroek et al., 2014). No obstante, desde entonces, la creciente urbanización costera (Barragán y De Andrés, 2015) y las

inundaciones masivas de *Sargassum* spp. holopelágicas (Wang et al., 2019), han amenazado significativamente estos ecosistemas bentónicos. La acumulación de miles de metros cúbicos de sargazo por kilómetro de playa y su posterior descomposición generan una gran cantidad de lixiviados y materia orgánica particulada, lo cual provoca un fenómeno conocido como marea marrón de sargazo (van Tussenbroek et al., 2017). Este fenómeno se caracteriza por condiciones de baja disponibilidad de luz, oxígeno y pH en franjas cercanas a la costa de aproximadamente 100 a 200 m de ancho, acompañadas de un aumento significativo en la concentración de sulfuros, amonio y materia orgánica en los sedimentos (van Tussenbroek et al., 2017). En consecuencia, se ha registrado una pérdida del 61.6% al 99.5% de la biomasa de pastos marinos en estas zonas (van Tussenbroek et al., 2017; Bartlett & Elmer, 2021). Debido a estos acontecimientos, cada vez se consideran más los esfuerzos de restauración (aplicación de procesos que permiten recuperar aquellos ecosistemas que hayan sido degradados y/o destruidos; SER, 2004) para recuperar tales pérdidas.

Además de los impactos humanos, las franjas cercanas a las costas representan entornos difíciles para los organismos bentónicos, debido a la acción de las olas que rompen y ascienden por la orilla arrastrando, consigo sedimentos (Hu et al., 2016; Sivapriya et al., 2022). La presencia de praderas marinas contribuye a mantener un entorno más tranquilo en estas áreas; no obstante, en su ausencia, estas condiciones desafiantes pueden dificultar su establecimiento (Maxwell et al., 2017; Infantes et al., 2022). Aunque el conocimiento sobre la restauración de praderas en franjas costeras es limitado, se ha demostrado que la restauración en áreas expuestas al oleaje, presenta desafíos significativos debido al desarraigo de los trasplantes y la erosión de las zonas plantadas (Bryars, 2008; Paulo et al., 2019; Wegoro et al., 2022). Estos factores, entre otros, han llevado a que muchos de los esfuerzos de restauración realizados en estos sistemas hayan sido inefectivos y con poco exitosos (Bryars, 2008; Paulo et al., 2019; Wegoro et al., 2022).

Para incrementar el éxito en los esfuerzos de restauración de pastos marinos van Katwijk et al. (2009) recomiendan: 1) mitigar la fuente de perturbación, 2) seleccionar adecuadamente el sitio a restaurar, 3)

elegir correctamente una pradera donante, 4) desarrollar y adaptar técnicas de restauración acordes a las características del sitio y de las poblaciones de pastos marinos, y 5) disminuir los riesgos ambientales aplicando réplicas de las técnicas en diferentes zonas y momentos. La selección del sitio a restaurar debe priorizar áreas con registros de presencia histórica de pastos marinos y de reciente colapso, además de contar con praderas existentes cercanas y cumplir con los requerimientos de hábitat de las especies a restaurar (van Katwijk et al., 2009; McDonald et al., 2020). En el caso del uso de trasplantes, es esencial elegir praderas donantes extensas con condiciones de hábitat adecuadas para su recuperación post-extracción, preferiblemente conformadas por especies tolerantes de rápido crecimiento (van Katwijk et al., 2020). También es crucial optar por una técnica de trasplante adecuada para favorecer una extracción sostenible de materia vegetal e incrementar la supervivencia en el sitio receptor (Hall et al., 2006; McDonald et al., 2020).

Varios autores recomiendan el uso de métodos de extracción de material vegetal con su sedimento natural, pues el trasplante preserva el medio de enraizamiento original de la pradera donante, lo cual facilita su anclaje y establecimiento en el sitio receptor (Hall et al., 2009; Paulo et al., 2019; McDonald et al., 2020). Los tepes y nucleadores han sido los métodos de extracción con sedimento más usados y efectivos, pero los nucleadores de pequeño tamaño son preferidos para disminuir el daño a la pradera donante (Verduin et al., 2012; Paulo et al., 2019; McDonald et al., 2020). Lamentablemente pocos estudios han cuantificado la recuperación de las praderas donantes y no se conoce lo suficiente sobre densidades adecuadas de extracción, lo que representa un vacío en el conocimiento de la restauración de pastos marinos.

Otros trabajos recientes han destacado que para incrementar el éxito de la restauración de pastos marinos es crucial crear un hábitat adecuado aprovechando las interacciones y retroalimentaciones positivas, tanto intraespecíficas como interespecíficas, debido a que estas pueden generar umbrales críticos de establecimiento dependientes de la densidad y el tamaño del parche en sistemas difíciles (Maxwell et al., 2017; Gagnon et al., 2020; Rehlmeyer et al., 2024). La reconstrucción de estas interacciones y

retroalimentaciones, mediante técnicas de restauración, podría mejorar significativamente el rendimiento de la restauración en zonas costeras, desempeñando un papel esencial en la reducción de factores de estrés físico como la energía de las olas y la movilización de sedimentos. Un ejemplo de restablecimiento de las interacciones interespecíficas es la incorporación de organismos bentónicos con asociaciones mutualistas como los bivalvos o las algas rizofíticas (Paoli et al., 2017; Gagnon et al., 2020; Álvarez-Rocha, 2024).

Por otro lado, las interacciones intraespecíficas de los pastos marinos (mecanismo de autofacilitación) podría potenciarse utilizando trasplantes de pastos marinos de cierto tamaño y a densidades críticas (Keulen et al., 2003; Mourato et al., 2023) o especies de rápido crecimiento (Balke et al., 2013; Infantes et al., 2022). Las especies de crecimiento rápido podrían acelerar la reconstrucción de los procesos de retroalimentación positiva y mejorar las condiciones del hábitat (por ejemplo, reducir la movilización de sedimentos y la energía del oleaje, mejorar la disponibilidad de luz), debido a que el aumento de la densidad refuerza los mecanismos de autofacilitación y, en consecuencia, mejora la calidad del hábitat (Maxwell et al., 2017). Asimismo, los sustratos artificiales diseñados para imitar las estructuras vegetativas de las praderas marinas (p.e., rizomas/raíces o haces foliares) también pueden restaurar los procesos de retroalimentación positiva y contribuir a la reducción de los factores físicos de estrés, al tiempo que reducen la necesidad de recolectar grandes cantidades de material donante.

En entornos dinámicos y físicamente desafiantes como las zonas costeras, donde las retroalimentaciones positivas son fundamentales para la estabilidad del sistema, la recolonización natural de los pastos marinos puede ocurrir durante una "ventana de oportunidad": un período suficientemente prolongado de condiciones favorables que permita el establecimiento y crecimiento de individuos aislados o pequeños clones (Balke et al., 2011; van der Heide et al., 2021). No obstante, estas ventanas de oportunidad son raras, especialmente en franjas cercanas a las costas, lo que hace que la recolonización natural pueda tardar décadas o más (Fonseca et al., 2004; Balke et al., 2011; Bourque et al., 2015).

Por ello, una estrategia prometedora para la restauración en estas áreas podría consistir en asistir la recolonización natural mediante la creación de hábitats adecuados que aprovechen las retroalimentaciones positivas clave del entorno a restaurar. Esta alternativa es más sostenible que los métodos tradicionales de restauración, que han intentado establecer praderas mediante plantaciones masivas de trasplantes sin considerar la vegetación circundante, resultando en prácticas costosas y laboriosas (van Katwijk et al., 2016).

En la zona de estudio, en el Caribe mexicano, se ha observado una recolonización natural gradual por especies pioneras de pastos marinos y algas rizofíticas en franjas cercanas a la costa tras las recurrentes inundaciones masivas de *Sargassum* spp. holopelágico (Manzo-Melchor, 2019; Ávila-Mosqueda, 2021). No obstante, la recolonización completa de las praderas marinas en estas franjas sigue siendo un desafío, no solo por su exposición constante al oleaje y a las inundaciones de sargazo, sino también por el impacto de olas de mayor magnitud generadas por los nortes, tormentas y ciclones tropicales característicos del Caribe. En este contexto, el uso de estrategias y técnicas de restauración podría acelerar tanto la recuperación de las praderas como la restauración de sus servicios ecosistémicos, además de contribuir al conocimiento sobre la restauración de ecosistemas marinos mexicanos, donde dicho conocimiento es aún limitado (López-Barrera et al., 2017).

La presente tesis tiene como objetivo acelerar la recuperación de las praderas marinas en una franja cercana a la costa en el Caribe mexicano, el cual ha sufrido mortalidad debido a eventos recurrentes de marea marrón de sargazo. En la zona de estudio, se ha mitigado la afluencia de sargazo mediante la colocación de una barrera de contención.

La tesis se estructura en tres capítulos. En el capítulo 1, titulado "Caracterización del área a restaurar", se combinan métodos tradicionales de muestro in situ junto con percepción remota para analizar la distribución y composición de la vegetación submarina existente, así como la composición de los sedimentos con el objetivo de identificar sitios idóneos para la aplicación de las técnicas de restauración.

9

En este capítulo se estudia el área para diseñar estrategias de restauración que se adapten a sus características.

En el capítulo 2, "Recolonización asistida de pastos marinos cercanos a la costa", se presenta un artículo de investigación publicado en la revista *Restoration Ecology*, donde examina si los trasplantes de núcleos de la especie pionera de crecimiento rápido *Halodule wrightii* Ascherson, 1868 o la colocación de sustratos artificiales biodegradables bajo sedimento contribuyen a crear condiciones de hábitat adecuadas mediante la reconstrucción de procesos de retroalimentación positiva, con el objetivo de acelerar las tasas de recolonización de las especies de pastos marinos escasos que persistieron en la zona. Se eligió la especie *H. wrightii* para los trasplantes debido a su amplia tolerancia a condiciones de baja luz por turbidez (14-33% de irradiancia superficial), a diversas salinidades (15-30) (McDonald et al., 2020), y a ambientes perturbados (Larkin et al., 2008), así como a su alta tasa de elongación del rizoma horizontal (80-361 cm por año; Gallegos et al., 1994; Marbà & Duarte, 1998). Estas características podrían ser esenciales para su establecimiento y rápida propagación en una zona donde la movilidad de los sedimentos y la energía del oleaje inhiben el establecimiento natural de los pastos marinos. Se utilizaron sustratos artificiales bajo sedimento debido a su demostrada eficacia en simular rizomas/raíces de pastos marinos que estabilicen sedimentos (Temmink et al., 2020; van der Heide et al., 2021, Rehlmeyer et al., 2024), así como por consideraciones prácticas.

En el capítulo 3, titulado "Recuperación de una pradera donante de *Halodule wrightii*," se presenta el artículo de requisito para la obtención de grado publicado en *Restoration Ecology*, donde evalúa la recuperación de la pradera donante del pasto marino pionero *H. wrightii* tras la extracción de núcleos de pequeño tamaño para su trasplante en el área a restaurar. Además, se exploran diferentes densidades de extracción para determinar una densidad que no comprometa la recuperación de la pradera donante y garantice la sostenibilidad de la extracción de material vegetal para esta especie. Se seleccionó una pradera donante de la especie pionera de pasto marino *H. wrightii* debido a su mencionada tolerancia a

ambientes perturbados (baja luz por turbidez, sedimentos inestables) y su alta tasa de elongación del rizoma horizontal, características que pueden favorecer su rápida recuperación.

HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

Hipótesis: Una vez mitigada la marea marrón de sargazo como causa del declive de las praderas marinas, su recuperación puede acelerarse a través de acciones de restauración.

Objetivo general: Implementar acciones de restauración de los pastos marinos en una franja cercana a la costa en la laguna arrecifal de Puerto Morelos, Caribe mexicano, y evaluar su recolonización.

Objetivos específicos

1. Identificar la zona más idónea para aplicar técnicas de restauración mediante la caraterización de la vegetación y los sedimentos del área de estudio.

2. Acelerar la recolonización de los pastos marinos mediante la aplicación de sustratos artificiales o núcleos de *Halodule wrightii* en sedimentos desprovistos de vegetación en franjas cercanas a la costa.

3. Evaluar la recuperación de una pradera donante del pasto marino *Halodule wrightii*, luego de realizar extracciones de núcleos para trasplantarlos.

ÁREA DE ESTUDIO

La laguna arrecifal de Puerto Morelos, en el Caribe Mexicano, se encuentra en la parte norte del Sistema Arrecifal Mesoamericano (20°48'33"N; 86°53'14.40"O). La laguna abarca una superficie de 12.5 km² y está protegida por un arrecife, situado a una distancia de 1.7 a 3.1 km de la costa de estudio. La profundidad media máxima de la laguna arrecifal oscila entre 3 y 4 metros. Su fondo está compuesto por arena calcárea, con praderas de pastos marinos intercaladas con dunas submarinas de arena calcárea desnuda (de Almeida et al., 2022). La especie clímax de pastos marinos del Caribe, *Thalassia testudinum*, Banks ex König, 1805 domina junto con especies pioneras como *Syringodium filiforme* Kützing, 1860, *H. wrightii* y algas rizofíticas (van Tussenbroek, 2011; Hedley et al., 2021).

El clima en Puerto Morelos es tropical, con temperaturas superficiales del agua que varían mensualmente entre 25.1°C en pleno invierno y 29.9°C a finales del verano (Rodríguez-Martínez et al., 2010). La zona costera presenta un régimen micromareal con rangos de marea semidiurna de sicigia y cuadratura de 0.32 y 0.07 metros respectivamente (Coronado et al., 2007). Las condiciones de oleaje son predominantemente moderadas con alturas significativas (Hs) que oscilan entre 1 y 1.5 metros y períodos cortos (Tm) de 4 a 7 segundos (Escudero-Castillo et al., 2018; Rioja-Nieto et al., 2018). Las olas de mar de fondo son infrecuentes, pero pueden ocurrir durante periodos específicos: de noviembre a abril debido a frentes fríos del norte o durante la temporada de huracanes de mayo a octubre, con Hs variables de 6 a 15 metros y Tm de 8 a 12 segundos (Escudero-Castillo et al., 2018; Rioja-Nieto et al., 2018).

Desde el año 2015, el sitio de estudio frente al Moon Palace Resort (20°59'7"N; 86°50'5"O, Fig. 0.1) ha experimentado inundaciones periódicas masivas de especies holopelágicas de *Sargassum* (sargazo), lo que ha provocado la mortalidad de praderas de pastos marinos cercanas a la costa y altos contenidos de materia orgánica en los sedimentos. Para proteger el sitio de estudio, y mitigar la causa de perturbación de las praderas marinas, el complejo hotelero instaló una barrera de contención a ~185-215 metros de la

línea de playa, abarcando los 2.2 kilómetros de playa del hotel a finales de 2019 (Fig. 0.2). Además, se desplegaron tres barcos para remover las algas acumuladas frente a la barrera (Fig. 0.3).



Figura 0.1. Ubicación del área de estudio en el complejo hotelero Moon Palace, Caribe mexicano. Representación de la laguna arrecifal adaptado de Cedeira-Estrada et al. (2022).



Figura 0.2. Barrera de contención de sargazo usada para mitigar la entrada excesiva de sargazo a la playa del Hotel Moon Palace.



Figura 0.3. Barcos especializados en la recogida de sargazo de la empresa Algeanova.

CAPÍTULO 1. CARACTERIZACIÓN DEL ÁREA A RESTAURAR

Introducción

El éxito en la restauración de pastos marinos depende en gran medida del conocimiento previo del área a intervenir. Por ello, resulta fundamental evaluar tanto el entorno ambiental como la distribución y composición de la vegetación marina en la zona objetivo antes de iniciar cualquier esfuerzo de restauración (Calumpong y Fonseca, 2001; Campbell, 2002; Short et al., 2002; Bertelli et al., 2021). La caracterización del área a restaurar es clave para verificar la reversión de las causas del declive de los pastos marinos, asegurar que se cumplen los requisitos mínimos del hábitat para su crecimiento y seleccionar las zonas más adecuadas para llevar a cabo la restauración (van Katwijk et al., 2009; van Katwijk et al., 2016; Bertelli et al., 2021). Esta evaluación proporciona la información necesaria para diseñar un plan de restauración específico y adaptado a las condiciones locales, lo cual permite optimizar los recursos humanos, financieros y técnicos, y concentrar los esfuerzos en las áreas con mayores probabilidades de éxito.

La literatura especializada en restauración recomienda evaluar varios parámetros ambientales para seleccionar sitios idóneos para la restauración: características fisicoquímicas del agua, salinidad, hidrodinámica, penetración de la luz, composición de los sedimentos y niveles de nutrientes (Zabarte-Maeztu et al., 2020; Bertelli et al., 2021). La hidrodinámica y el transporte de sedimentos son factores físicos clave que afectan la estructura espacial de los pastos marinos (van der Heide et al., 2010) y pueden determinarse mediante el análisis del sedimento. Por ejemplo, la granulometría de los sedimentos se relaciona directamente con la hidrodinámica y el transporte de sedimentos, debido a que las partículas más finas tienden a depositarse en áreas con menor energía de oleaje y corrientes, mientras que las partículas más gruesas y pesadas permanecen en zonas de mayor energía, siendo transportadas solo durante eventos extremos (Ochoa, 2013). El contenido de materia orgánica en los sedimentos es otro factor ambiental crucial, los sedimentos finos con altas concentraciones de materia orgánica pueden dificultar la restauración al

generar condiciones de inestabilidad física, asfixia y limitada penetración de luz (van der Heide et al., 2010; Zabarte-Maeztu et al., 2020).

El conocimiento de la distribución y composición de la vegetación marina, en el área objetivo, es fundamental para planificar estrategias de restauración que incrementen el éxito del proceso. Una herramienta tradicional para evaluar las características de la vegetación marina es el uso de transectos lineales, cuadrantes y puntos aleatorios, los cuales permiten estimar variables como la cobertura, densidad y abundancia de macrófitas (Saito y Atobe, 1970; Ganzon-Fortes, 2011). El diseño del muestreo debe adaptarse a los objetivos planteados y a las particularidades del área de estudio.

Los muestreos pueden realizarse in situ y combinarse con métodos de percepción remota, que posibiliten obtener información espacial de las praderas de pastos marinos mediante el procesamiento de imágenes satelitales o de ortomosaicos obtenidos con drones (Bull et al., 2021; de Almeida et al., 2022). Para obtener información espacial más precisa del área de estudio, se utilizaron los ortomosaicos generados a partir de vuelos con drones, debido a su alta resolución de imagen (< 10 cm), lo que facilita la creación de mapas detallados que muestran la distribución de los pastos marinos y la selección de sitios adecuados para la restauración y el monitoreo de los esfuerzos de restauración (Arellano-Méndez et al., 2016; Duffy et al., 2017; Chand y Bollard, 2021). Estos mapas pueden obtenerse mediante análisis de clasificación supervisada o no supervisada (Goodman et al., 2013).

La clasificación no supervisada agrupa píxeles con valores similares desde un punto de vista estadístico; sin embargo, las clases resultantes pueden no representar características ecológicas relevantes (Hochberg, 2011). En cambio, la clasificación supervisada define las clases previamente al utilizar datos georreferenciados, recopilados en el campo, que reflejan diversas características del fondo marino. Estos datos se emplean para formar polígonos que entrenan el algoritmo de clasificación (Goodman et al., 2013; de Almeida et al., 2022). Un método común para realizar análisis de clasificación es el basado en píxeles, que utiliza los valores de estos píxeles dentro de los polígonos de entrenamiento para representar diferentes clases (Núñez-Morales, 2021; de Almeida et al., 2022).

Considerando que el conocimiento de la zona a restaurar es esencial antes de iniciar un proyecto de restauración, este capítulo tiene como objetivo caracterizar el área de estudio utilizando transectos lineales, la elaboración de un mapa de clasificación de fondos (supervisada) y análisis de sedimentos que identifiquen los sitios más adecuados para establecer parcelas experimentales y aplicar las técnicas de restauración.

Materiales y Métodos

Distribución y abundancia de macrófitas

La caracterización inicial de la vegetación marina se llevó a cabo mediante el establecimiento de cinco transectos perpendiculares a la costa, cada uno de 200 metros de longitud, extendiéndose desde la línea de costa (0 m) hasta la barrera antisargazo. Estos transectos se separaron entre sí por 400 metros, cubriendo así los 2.2 kilómetros de costa en el sitio de estudio (Fig. 1).

Durante el recorrido de cada transecto, se tomaron fotografías (0.45 x 0.55 m) con cámaras Olympus Tough TG-6 y GoPro 4 u 8. Las fotos se capturaron cada 5 metros cuando el fondo estaba cubierto por vegetación densa (cobertura total de vegetación arraigada \geq 50%) o arena, y cada metro cuando el fondo estaba dominado por vegetación poco densa (cobertura total de vegetación arraigada del 1 al 35%), debido a su gran variabilidad. Este trabajo se realizó mediante buceo SCUBA entre septiembre y octubre de 2021.



Figura 1. Ubicación de los transectos en el área de estudio del Moon Palace. Las líneas moradas representan los transectos.

Transectos	Latitud	Longitud
1	20°59'26.40"N	86°49'30.92"O
2	20°59'14.23"N	86°49'35.97"O
3	20°59'1.83"N	86°49'39.85"O
4	20°58'49.42"N	86°49'43.89"O
5	20°58'36.80"N	86°49'47.37"O

Tabla 1. Coordenadas de los puntos iniciales por transecto.

Las fotos fueron evaluadas para estimar la abundancia de las especies de pastos marinos *Thalassia testudinum, Syringodium filiforme y Halodule wrightii*, y del grupo de algas rizofíticas mediante la asignación de puntajes cualitativos de la escala Braun-Blanquet usada por Molina Hernández y Van Tussenbroek (2014) (Tabla 2). Para evaluar los cambios de composición en la vegetación con respecto a la distancia de la costa se realizó un Análisis Multivariado de Varianza no Paramétrico (PERMANOVA). Se utilizó la abundancia (escala Braun-Blanquet) como variable respuesta, y los rangos de distancia de la costa (0-25, 25-50, 50-75, 75-100, 100-125, 125-150 y 150-175, 175-200) y los grupos (*T. testudinum, S. filiforme, H. wrightii* y algas rizofíticas) como factores. Posteriormente se realizó una prueba posthoc "Pairwise" de Wilcoxon para la comparación entre medias. Hipótesis nula: ausencia de diferencias significativas conforme la distancia desde la línea de costa. Se usó un nivel de significancia de 0.05. El análisis se llevó a cabo con el Software Libre R (Versión 1.4.1106).

Tabla 2. Escala de Braun-Blanquet (extraído de Molina & van Tussenbroek, 2014)

Abundancia	Escala	Cobertura
		(%)
Raro: 1 o 2 individuos	R (0.1)	0.05
Pocos individuos	+ (0.5)	0.5
Bastantes individuos, o Cobertura < 5%	1	3
Muchos individuos, o Cobertura 5-25%	2	15
Cobertura 25-50 %	3	37.5
Cobertura 50-75 %	4	62.5
Cobertura 75-100 %	5	87.5

Clasificación supervisada del Ortomosaico

Para completar la caracterización de la distribución espacial de los tipos de fondos caracterizados por las macrófitas en el sitio de estudio, se solicitó al Servicio Académico de Monitoreo Meteorológico y Oceanográfico (SAMMO) un ortomosaico de baja altitud de la zona. Este ortomosaico fue capturado el 22 de septiembre de 2022 a las 7:30 am, a una altitud de 200 metros, utilizando un dron MAVIC con cámara L1D-20c (10.26 mm). La captura se realizó con un traslape horizontal y vertical del 70%, y una resolución espacial de 0.05 x 0.05 metros por píxel, en tres bandas (roja, verde y azul).

Procesamiento del ortomosaico

Del vuelo del dron se obtuvo un ortomosaico de tres bandas (azul, verde y roja) con una resolución de 96 pulgadas por píxel. Para facilitar su manipulación, se redujo la resolución del ortomosaico ampliando el tamaño del píxel a 0.1 x 0.1 metros, utilizando el programa Agisoft Metashape Professional (Versión 1.6.2). Posteriormente, se crearon dos polígonos en el software QGIS (Versión 3.16.14): 1) el primer polígono para delimitar el área de interés (AOI) y 2) el segundo polígono para enmascarar los objetos no relevantes en el área (por ejemplo, embarcaciones, boyas, zonas de suspensión de sedimento). Para ello, se empleó la función ráster Land/Sea Mask en el software SNAP (Versión 8.0.0) (Sentinel Applications Platform).

Semillas para la clasificación supervisada

Las fotos de los transectos fueron utilizadas para la definición de las "semillas" para la clasificación supervisada de tipos de fondos. Las ubicaciones fueron determinadas a través de una boya de deriva diseñada por el SAMMO, la cual captura la ubicación geográfica y el tiempo cinco veces por minuto. En cada foto se estimó la abundancia (escala Braun-Blanquet) de algas rizofíticas, macroalgas diversas, vegetación muerta y de las especies de pastos marinos (*T. testudinum, S. filiforme y H. wrightii*). Se organizaron los datos en Microsoft Excel y fueron transformados mediante la aplicación de raíz cuadrada. Posteriormente, se procedió a explorar gráficamente los datos para la definición de las clases. Se realizó una gráfica de barras 100 % apiladas con los datos sin transformar en Microsoft Excel, y se ejecutó la matriz de datos transformados para la obtención de un dendograma de agrupación jerárquica con distancias de Bray-Curtis con el Software Libre R (Versión 1.4.1106). Los polígonos de las clases fueron creados basados en la ubicación inferida de los datos de campo mediante el programa QGIS (Versión 3.16.14).

Clasificación supervisada

Se utilizó el 70% de los polígonos de cada clase, seleccionados aleatoriamente, para llevar a cabo la clasificación supervisada en el software SNAP (versión 8.0.9) mediante el algoritmo Random Forest (Breiman, 2001). Esta clasificación se realizó en función de la capacidad de detección de la firma espectral de los pastos marinos. El 30% restante de los polígonos se empleó para evaluar la exactitud del mapa utilizando una matriz de confusión en el software ENVI (versión 5.3). Posteriormente, se extrajeron los valores para calcular el índice Kappa de la clasificación en Microsoft Excel. Según Cohen (1960), los criterios para interpretar el índice Kappa son los siguientes: ≤ 0 desacorde, 0.01-0.20 leve, 0.21-0.40 regular, 0.41-0.60 moderado, 0.61-0.80 sustancial, y 0.81-1.00 casi perfecto.

Caracterización de los sedimentos

Entre el 22 de septiembre y el 4 de octubre de 2021, se tomaron ocho muestras de sedimento superficial en cada transecto, cada cinco metros desde el borde de la pradera densa en dirección a la costa, y en tres puntos aleatorios adicionales (Fig. 2). El 16 de junio de 2022 se llevó a cabo una segunda colecta de sedimentos después de establecer las parcelas experimentales con sus respectivos tratamientos. Se tomó una muestra al sur de cada parcela, además de 18 muestras en puntos dispersos en el área (Fig. 2). La recolección de todas las muestras se realizó utilizando un "scoop" superficial, obteniendo aproximadamente 400 gramos de sedimento húmedo por muestra, las cuales se guardaron en bolsas ziplock previamente numeradas.



Figura 2. Puntos de la colecta de sedimento (transectos y extras) en el área de estudio frente al Hotel Moon Palace.

Procesamiento de las muestras de sedimento

Las muestras de sedimento de las dos colectas fueron colocadas en charolas numeradas y expuestas al sol durante 24 horas para eliminar el exceso de humedad. Posteriormente, se secaron en una estufa a 60°C durante 48 horas para eliminar la humedad restante. Finalmente, se removieron las partículas grandes, como conchas, rocas y material vegetal.

Para el análisis granulométrico, se separaron submuestras de 120-200 gramos de cada muestra, las cuales fueron enviadas al Laboratorio de Costas y Puertos del Instituto de Ingeniería de la UNAM. En este laboratorio, las submuestras fueron procesadas con un analizador de partículas Camsizer-L de Retsch Technology, obteniendo el diámetro granulométrico de 40 réplicas de cada muestra y el diámetro medio del grano (D50) por muestra. Posteriormente, las muestras se clasificaron según la Clasificación Norma DIN (Deutsches Institut für Normung) (Tabla 3).

Tabla 3. Clasificación Norma DIN utilizada para la composición de la granulometría de las muestras de sedimento.

Clasificación	Rango de diámetro granulométrico
	(mm)
Arcilla	<0.019
Limo Fino	0.002-0.0059
Limo Medio	0.006-0.019
Limo Grueso	0.02-0.059
Arena Fina	0.06-0.19
Arena Media	0.2-0.59
Arena Gruesa	0.6-1.9
Grava Fina	2.0-5.9
Grava Media	6.0-19.0
Grava Gruesa	20.0-59.0
Piedra	>60

Las muestras restantes de sedimento se destinaron a la determinación del porcentaje de materia orgánica mediante el método de ignición (L.O.I., por sus siglas en inglés, Loss-On-Ignition), siguiendo las consideraciones de Heiri et al. (2001) y el procedimiento estandarizado de Luczak et al. (1997). Las muestras se secaron durante 12 horas a 60°C y se tamizaron con una malla de 2 mm. Se colocaron 2 gramos de sedimento seco en crisoles de cerámica previamente secados y pesados con una balanza analítica (Ohaus EX 124), y posteriormente se colocaron en una mufla (Carbolite Gero ELF 11/14B) a 500°C durante 5 horas. Después de la ignición se volvió a pesar el crisol con la muestra y se utilizó la siguiente fórmula para calcular el porcentaje de materia orgánica:

% Materia orgánica = ((Peso inicial– Peso después de ignición) / Peso inicial) x 100

Se realizaron tres réplicas por muestra.

Para evaluar la relación entre el diámetro medio del grano (D50) y el porcentaje de materia orgánica con respecto a la distancia de la costa, se realizó una prueba de correlación por rangos de Spearman. Además, para comprobar la aleatoriedad del diseño experimental se llevó a cabo una prueba de ANOVA de una vía para cada variable (D50 y % de materia orgánica) con el objetivo de determinar si existen diferencias significativas entre tratamientos (descripción de tratamientos en Capítulo 3), utilizando un alfa de 0.05. Los análisis estadísticos se realizaron con el software libre R (Versión 1.4.1106).

Para determinar la variación espacial del D50 y del porcentaje de materia orgánica en el área de estudio, se introdujeron los puntos de colecta en el programa ArcGIS (Versión 10.2.2) con sus ubicaciones geográficas y se desarrollaron dos mapas de interpolación para cada variable utilizando el algoritmo Natural Neighbor (Sibson, 1981).

Elección de la zona receptora de las parcelas experimentales

La delimitación de la zona para la colocación de parcelas experimentales, destinadas a evaluar la asistencia en la recolonización de pastos marinos, se basó principalmente en identificar áreas desprovistas de vegetación, rodeadas por parches naturales de pastos marinos, agrupaciones o brotes (todos referidos como parches a partir de ahora). Además, se consideró una profundidad mínima de sedimento de 20 cm basada en la profundidad promedio de las raíces del pasto marino *H. wrightii* (6.5 cm; Duarte et al., 1998) y en pruebas experimentales anteriores (protocolo de Marcos-Benítez, tesis en proceso). La profundidad del sedimento se midió en 17 puntos aleatorios situados a 50-100 m de la costa (0 m en el punto de marea más alto), con una distancia de 30 m entre ellos. Para ello, se introdujo una varilla de 50 cm hasta que topó con sedimento consolidado y se midió la longitud de la varilla que sobresalía del nivel del sedimento.

La exploración del mapa de clasificación de fondos (supervisada) y el trabajo de campo se emplearon para localizar estas zonas sin vegetación con parches naturales de pastos marinos circundantes. Utilizando el mapa de clasificación supervisada, se identificaron áreas de vegetación agrupadas en la clase 7 (praderas densas de pastos marinos), clase 6 (praderas poco densas de pastos marinos) y clase 4 (praderas mixtas) para asignar puntos prospectivos fuera de estas zonas. Estos puntos fueron explorados en el campo y la ubicación se ajustó en caso de encontrar praderas de pastos marinos. Los mapas de interpolación del D50 y del porcentaje de materia orgánica se usaron para confirmar que la mayoría de las parcelas experimentales estuvieran ubicadas en sitios idóneos para la restauración.

Las parcelas experimentales se establecieron con una dimensión de 4 x 10 m, y una distancia \geq 10 m entre ellas. Para delimitar cada parcela, se utilizaron cuatro estacas de 50 cm de longitud en las esquinas, dos estacas de 50 cm para marcar el centro de los lados de 10 m y dos cuerdas de 4 m para unir las esquinas. Para facilitar la localización de cada parcela, se colocó una boya a media agua en las varillas centrales (Fig. 3)



Figura 3. Delimitación de las parcelas experimentales, marcadas con seis varillas de metal de 50 cm (representadas con color gris), y cuerdas de 4 m (representadas con color blanco y marcas negras). Se colocaron boyas a media agua en las varillas del centro de las parcelas para la facilitar localización en campo.

Resultados

Distribución y abundancia de macrófitas

En los transectos se identificaron las especies de pastos marinos *Thalassia testudinum*, *Syringodium filiforme* y *Halodule wrightii*, así como las algas rizofíticas *Caulerpa* spp., *Halimeda incrassata*, *Udotea* spp., *Penicillus/Rhipocephalus* spp. y *Avrainvillea* spp. Los transectos uno, dos y tres mostraron las menores abundancias de *T. testudinum* y *S. filiforme*, mientras que los transectos cuatro y cinco presentaron los valores más altos.

La composición de la vegetación mostró un gradiente significativo desde la playa hasta la barrera de contención de sargazo (N=25, F=23.67, p=0.001) (Fig. 4). Las menores abundancias se encontraron en las zonas más cercanas a la costa (menos de 100 m), dominadas por una vegetación poco densa, compuesta principalmente por la especie pionera de pastos marinos *H. wrightii* y por algas rizofíticas, en una escala de Braun-Blanquet de 0.1 a 2 (Fig 5). Entre los 100 y 150 m, la abundancia de la vegetación comenzó a aumentar, siendo moderadamente densa, con la presencia de *H. wrightii, S. filiforme, T. testudinum* y algas rizofíticas, en una escala de Braun-Blanquet de na zonas más alejadas de la costa (más de 150 m), donde la vegetación fue más densa y estuvo dominada principalmente por praderas multiespecíficas de T. testudinum, en una escala de Braun-Blanquet de 3 o más (Fig. 5). Finalmente, se detectó la presencia de vestigios de sistemas de raíces de *T. testudinum* bajo el sedimento entre los 50 y 120 m de la costa (Fig. 6).


Figura 4. Abundancia promedio (Escala Braun-Blanquet) de las especies de pastos marinos *Thalassia testudinum*, *Syringodium filiforme* y *Halodule wrightii*, y del grupo de algas rizofítcias por rangos de distancia de la costa (0 m en el punto de marea más alto). Letras diferentes indican diferencias significativas de la abundancia entre distancias de la costa mediante la prueba de Pairwise Wilcoxon con un nivel de significancia de 0.05.



Figura 5. (A) Zona de vegetación densa posterior a los 150 m de la costa, (B) zona de vegetación moderadamente densa entre los 100-150 m de la costa, y (C y D) zona de vegetación poco densa o desprovista de vegetación entre los 0-100 m de la costa, frente al Hotel Moon Palace, Puerto Morelos.



Figura 6. Vestigios del sistema de raíces de *Thalassia testudinum* encontrados in situ bajo el sedimento entre los 50 y 120 m de la costa.

Clasificación supervisada del ortomosaico

Se establecieron ocho clases de fondo marino que fueron usadas para el entrenamiento de la clasificación supervisada a partir de la exploración de los datos (Tabla 4) (Fig. 7).

Tabla 4. Composición (abundancia Braun-Blanquet) de las diferentes clases de fondo marino. Clase 1. Arenal con rara vegetación. Clase 2. Arenal con poca vegetación. Clase 3. Arenal con algas rizofíticas. Clase 4. Pradera mixta. Clase 5. Macroalgas diversas. Clase 6. Pastos marinos poco densos. Clase 7. Pradera de pastos marinos densos. Clase 8. Vegetación muerta. AR: Algas rizofíticas, OA: Otras algas, HW: *Halodule wrightii*, SF: *Syringodium filiforme*, TT: *Thalassia testudinum*, VM: Vegetación Muerta.

Clases	AR	OA	HW	SF	TT	VM
Clase1	r-1	r-1	r-1	r-1	r	r

Clase2	r-2	r-2	r-2	r-1	r-1	r
Clase3	2-3	r-1	r-1	r-1	r-1	r
Clase4	r-1	3-4	2	2	2	r
Clase5	r	3-5	r -1	r-1	r-1	r
Clase6	r-1	r-1	2-3	r-2	r-2	r
Clase7	1-2	1-2	1-2	2-3	3-4	r
Clase8	r	r	r	r	r	3-5



Figura 7. Clases de fondo marino utilizadas para la clasificación supervisada.

La clasificación supervisada mostró una precisión general del 74 % y un índice Kappa de 0.73 (Fig. 8). El 26 % de la clasificación es incierta. La matriz de confusión mostró seis clases con una buena clasificación y dos clases con una deficiente clasificación (Tabla 5). La clase dos (Arenal con poca vegetación) y la clase seis (Pastos marinos poco densos) fueron las clases que mayor confusión presentaron.



Figura 8. Clasificación supervisada del área de estudio Moon Palace con el algoritmo Random Forest. Clase 1. Arenal con rara vegetación. Clase 2. Arenal con poca vegetación. Clase 3. Arenal con algas rizofíticas. Clase 4. Pradera mixta. Clase 5. Macroalgas diversas. Clase 6. Pradera de pastos marinos poco denso. Clase 7. Pradera de pastos marinos denso. Clase 8. Vegetación muerta. Nan. Sin clasificación. Objetos retirados del área (p.e., boyas, barcos). Imagen de clasificación supervisada realizada por Álvarez-Rocha (2024).

Clases reales/clases clasificación	1	2	3	4	5	6	7	8	Total
1	257	15	10	0	0	9	11	0	302
2	16	33	0	0	0	25	1	0	75
3	2	9	22	0	0	0	0	0	33
4	0	0	0	122	0	2	3	0	127
5	0	0	0	0	36	0	0	0	36
6	3	25	0	1	0	4	1	0	34
7	0	5	0	6	0	12	44	0	67
8	10	0	0	0	0	0	3	107	120
Total	288	87	32	129	36	52	63	107	794

Tabla 5. Matriz de confusión de las clases reales y clasificadas

Caracterización de los sedimentos

La composición general de los sedimentos en el área de estudio consistió en arenas gruesas, con una media y desviación estándar del diámetro medio del grano (D50) de 0.27 ± 0.08 mm. El D50 mostró un incremento significativo desde la playa hasta la barrera de contención de sargazo, presentando diámetros mayores a más de 100 metros de la costa (R=0.30, p=0.01) (Fig. 9). Según el mapa de

interpolación, la distribución espacial del D50 fue heterogénea en el área de estudio, confirmando un incremento gradual de los valores desde las zonas más someras hasta las más alejadas de la costa, además de un aumento de los valores de la zona sur hacia la zona norte del área de estudio (Fig. 10). El D50 varió entre 0.18 y 0.41 mm en todas las parcelas experimentales (detalladas en el capítulo 3) y no mostró diferencias significativas entre los tratamientos asignados aleatoriamente a las parcelas (N=5, F=0.23, p=0.78).



Figura 9. Relación entre el diámetro medio del grano (D50) y la distancia de la costa (0 m en el punto de marea más alto). Línea azul indica la media y la sombra el intervalo de confianza.



Figura 10. Mapa de interpolación que muestra la variación espacial del diámetro medio del grano (D50) de los sedimentos en el área de estudio frente al Hotel Moon Palace (22 de septiembre, 2022). El mapa se obtuvo mediante el método de interpolación utilizando el algoritmo Natural Neighbor.

La materia orgánica en los sedimentos osciló entre un 2.34% y un 5.64%, con una media y desviación estándar de $3.47 \pm 0.89\%$. Se observó un incremento significativo de la materia orgánica desde la playa hasta la barrera de contención de sargazo, con cargas más elevadas en los primeros 75 metros de la costa (R= -0.42, p=0.000) (Fig. 11). Según el mapa de interpolación, la distribución espacial del contenido de materia orgánica en los sedimentos fue heterogénea en el área de estudio, confirmando valores más altos en los primeros 75 metros de la costa y mostrando valores más elevados en la zona sur del área de estudio (Fig. 12). El contenido de materia orgánica en los sedimentos de las parcelas

experimentales varió entre un 2.94% y un 6.18%, sin mostrar diferencias significativas entre los tratamientos asignados aleatoriamente a las parcelas (N=5, F=0.34, p=0.58).



Figura 11. Relación entre el porcentaje de materia orgánica y la distancia de la costa (0 m en el punto de marea más alto). Línea azul indica la media y la sombra el intervalo de confianza.



Figura 12. Mapa de interpolación que muestra la variación espacial del contenido de materia orgánica en de los sedimentos en el área de estudio frente al Hotel Moon Palace (22 de septiembre, 2022). El mapa de obtuvo a través del método de interpolación usando el algoritmo Natural Neighbor.

Elección de la zona receptora de las parcelas experimentales

Mediante el mapa de clasificación de fondos (supervisada) y las verificaciones de campo, se localizaron praderas cercanas a la costa y a la barrera de contención de sargazo, así como arenales con escasa vegetación entre los 75 y 100 m de la costa (0 m en el punto de la marea más alta). Las parcelas experimentales se colocaron en estos arenales entre el transecto 2 y 4 (Fig. 13), abarcando aproximadamente 1 km de costa, con preferencia por sitios con sedimentos arenosos y moderados

contenidos de materia orgánica (ver Fig. 10 y 12). Estas se dispusieron equitativamente a una distancia de aproximadamente 1 a 3 m de parches naturales de *H. wrightii* y *T. testudinum*.



Figura 13. Ubicación de las parcelas experimentales (rectángulos) en el área de estudio del Moon Palace. Tratamientos: Control (C); TR: trasplantes de *Halodule wrightii*; AS: sustratos artificiales. Las líneas negras representan los transectos.

Discusión

La prospección del área a restaurar mediante transectos lineales, la elaboración de un mapa de clasificación de fondos (supervisada) y los análisis de los sedimentos resultaron fundamentales, pues permitieron caracterizar el estado actual de las praderas de pastos marinos, su distribución y composición, y documentar las variaciones en factores ambientales relevantes, como la granulometría

y el contenido de materia orgánica de los sedimentos, lo cual en su conjunto resultó esencial para identificar sitios idóneos para la aplicación de técnicas de restauración. La inversión de tiempo en la caracterización y documentación del punto de partida del sitio a restaurar fue un aspecto esencial para diseñar estrategias efectivas de restauración, además de permitir la optimización de los recursos humanos, financieros y técnicos al enfocar los esfuerzos en las áreas con mayores probabilidades de éxito.

El mapa de clasificación de fondos (supervisada) del área de estudio mostró una precisión general sustancial según Cohen (1960), con una concordancia del 74% entre las unidades estimadas mediante el procesamiento digital de imágenes y los datos de campo. La incertidumbre restante del 26% puede atribuirse a la resuspensión de sedimentos en zonas específicas, lo que podría alterar la reflectancia de los objetos clasificados. La clase siete, correspondiente a praderas densas de pastos marinos (*Thalassia testudinum* y *Syringodium filiforme*, con una cobertura ≥ 2 en la escala de Braun-Blanquet), presentó una distribución heterogénea con mayor presencia a más de 150 metros (0 m en el punto de marea más alto) de la costa (Fig. 8), en concordancia con los datos de abundancia de vegetación obtenidos en los transectos (Fig. 4).

Esta distribución de las praderas marinas densas podría ser consecuencia de las mareas marrones de sargazo que afectaron la costa antes de la instalación de la barrera de contención, coincidiendo con lo reportado por Van Tussenbroek et al. (2017) para las costas del Caribe mexicano. Estos autores indican que el fenómeno de la marea marrón de sargazo ha causado la mortalidad de praderas densas de *S. filiforme* y de la especie clímax *T. testudinum* (\geq 2 en la escala de Braun-Blanquet) previamente establecidas en las franjas cercanas a la costa (100-200 m de ancho), desplazándolas hacia áreas más alejadas y menos afectadas. No obstante, la presencia de estas praderas densas en proximidad al área de restauración constituye un requisito fundamental para aumentar el éxito de los esfuerzos de restauración, según la literatura especializada (van Katwijk et al., 2009, 2016). Además, se registraron

vestigios de sistemas de raíces de *T. testudinum* bajo el sedimento entre los 50 y 120 metros de la costa, lo que podría indicar la presencia histórica de estas praderas maduras en zonas más cercanas a la costa, cumpliendo con otro de los criterios establecidos en la literatura (van Katwijk et al., 2009, 2016). Esta información fue corroborada por observaciones históricas realizadas mediante métodos de percepción remota por el Laboratorio de Pastos Marinos del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de Puerto Morelos.

Las clases con predominio de arenales y escasa presencia de pastos marinos (r-2 *Halodule wrightii* y r-3 algas rizofíticas en la escala de Braun-Blanquet), que comprenden las clases 1 (arenal con vegetación rara), 2 (arenal con vegetación escasa) y 3 (macroalgas rizofíticas), mostraron una distribución heterogénea en toda el área de estudio, con mayor presencia entre los 0 y 100 metros de la costa (Fig. 8), en concordancia con los datos de abundancia registrados en los transectos (Fig. 4). La predominancia de estas clases en las zonas más cercanas a la costa podría deberse a un proceso de sucesión secundaria posterior a las perturbaciones provocadas por la marea marrón de sargazo, donde las algas rizofíticas y el pasto marino pionero *H. wrightii* comienzan a colonizar los espacios desnudos y perturbados. Un fenómeno similar fue observado en Mirador Nizuc, en el Caribe mexicano, donde, tras los influjos masivos de sargazo, los sedimentos desnudos cercanos a la costa fueron recolonizados por *H. wrightii* y algas rizofíticas (van Tussenbroek et al., 2017).

Por otro lado, entre los transectos 1 y 2, en la zona norte del área de estudio, se registró la predominancia de clases con arenales, incluso, en las zonas más alejadas de la costa (> 150 m). Esto se atribuye a la presencia de una lengua de arena conspicua, que podría estar generando condiciones de elevada energía hidrodinámica, impidiendo el establecimiento de los pastos marinos.

Las zonas más cercanas a la costa (< 75 m, 0 m desde el punto de marea más alto) y la zona sur presentaron sedimentos más finos y un mayor contenido de materia orgánica en comparación con el

resto del área de estudio (Fig. 9, 10, 11 y 12). Estas áreas parecen estar experimentando procesos de lodificación (sedimentos lodosos con alto contenido de materia orgánica) como resultado de las mareas marrones de sargazo que afectaron la zona, antes de la instalación de la barrera de contención. La alta concentración de sedimentos finos y materia orgánica en los primeros metros de la costa podría atribuirse al efecto del oleaje que tiende a transportar partículas finas, tanto orgánicas como inorgánicas, hacia las zonas más someras (Ochoa, 2003; Rutten et al., 2021). Además, el intercambio con la arena emergida de la playa también pudo haber favorecido estos altos valores en esta zona, dado que la playa emergida recibe y acumula detritos orgánicos de diversas fuentes, como sargazo, restos de pastos marinos arrastrados a la costa y residuos humanos, los cuales se descomponen e incorporan en la arena, enriqueciendo su contenido orgánico (Schlacher et al., 2008).

Los altos niveles de materia orgánica en la zona sur del área de estudio podrían deberse al depósito continuo de sargazo en los extremos norte y sur de la barrera de contención, conocidas como "zonas de sacrificio". Esto estaría facilitando el ingreso de materia orgánica desde estas zonas hacia el área de estudio, a través de mareas y corrientes, afectando especialmente la zona sur. Además, la presencia de sedimentos finos suele ser un indicador de zonas de deposición en áreas costeras (Ochoa, 2013); por lo tanto, la mayor concentración de estos sedimentos en la zona sur podría sugerir que se trata de un área de deposición con baja incidencia de la energía del oleaje, lo que explicaría la mayor acumulación de materia orgánica en esta área en particular.

La selección de los sitios para la colocación de parcelas experimentales destinadas a evaluar la asistencia en la recolonización de pastos marinos se basó principalmente en la identificación de zonas sin vegetación rodeadas por parches naturales de pastos marinos. El mapa de clasificación de fondos (supervisada) permitió localizar puntos prospectivos en áreas fuera de la vegetación más densa, que luego fueron verificados in situ para ajustar con precisión la ubicación de las parcelas experimentales.

Estas se instalaron en áreas sin vegetación entre los transectos 2 y 4, a una distancia de entre 75 y 100 m de la costa (0 m en el punto de marea más alto) (Fig. 13).

Las parcelas se dispusieron equitativamente a aproximadamente 1-3 m de parches naturales circundantes de *H. wrightii* o *T. testudinum*, con el fin de evaluar el posible efecto de los tratamientos (detallados en el capítulo 3) en la asistencia a su recolonización. Se seleccionaron zonas con sedimentos lo más arenosos posible y con contenido moderado de materia orgánica (Fig. 10, 12), debido a que los sedimentos muy lodosos generan condiciones de inestabilidad física, resuspensión de sedimentos y poca penetración de luz, lo que puede dificultar la recolonización natural y las actividades de restauración y monitoreo (Conley et al., 2017; Zabarte-Maeztu et al., 2020). Además, se evitó la zona al norte del transecto 2, debido a la presencia de una lengua de arena conspicua que podría comprometer el éxito de la restauración al crear condiciones de elevada energía hidrodinámica.

CAPÍTULO 2. RECOLONIZACIÓN ASISTIDA DE PASTOS MARINOS CERCANOS A LA COSTA

Artículo de investigación

Torres-Conde, E.G., Álvarez-Rocha, M., van der Heide, T., Didderen, K., Lenkeek, W., van Tussenbroek, B.I. (2025). Assisting recolonization of near-shore seagrasses. *Restoration Ecology*, e14374. https://doi.org/10.1111/rec.14374.

El presente artículo fue publicado en la revista Restoration Ecology y acceso restringido.

CAPÍTULO 3. RECUPERACIÓN DE UNA PRADERA DONDANTE DE HALODULE

WRIGHTII

Artículo de investigación de requisito

Torres-Conde, E.G., Álvarez-Rocha, M., Lindig-Cisneros, R., van Tussenbroek, B.I. (2023). Recovery of a *Halodule wrightii* donor meadow. *Restoration Ecology*, e14042. <u>https://doi.org/10.1111/rec.14042</u>.

El presente artículo fue publicado en la revista Restoration Ecology y es de libre acceso.





RESEARCH ARTICLE

Recovery of a *Halodule wrightii* donor meadow

Eduardo Gabriel Torres-Conde^{1,2,3}, Mariana Alvarez-Rocha¹, Roberto Lindig-Cisneros⁴, Brigitta I. van Tussenbroek1

Few restoration studies have quantified the recovery of the donor meadow. We evaluated the recovery of a monospecific donor meadow of Halodule wrightii, the second most commonly used transplanting species, and assessed the possible effect of 24 plots of 1 m^2 placed in an approximately 3,400 m^2 large monospecific meadow with a mean cover of 45%, foliar shoot density of 1,280 shoots/m², and 16 cm canopy height. Extraction densities were 9, 25, 64, and 121 small-sized extraction cores (4.5 cm diameter, 20 cm depth), with control and procedural control without extractions (N = 4 per treatment). After 6 months, even the plots with the highest extraction densities recovered, as indicated by the shoot number in the extraction areas and seagrass cover in the plots approaching the levels in the controls. The recovery occurred under the environmental conditions: light availability (22,000 ± 51 lx), relatively stable sediments (0.8-1.16 cm) with a fine sandy composition (mean grain diameter, D50: 0.5 ± 0.22 mm), and low organic matter ($0.22 \pm 0.012\%$). The recolonization rate was 1–3 shoots per month in the 4.5 cm diameter extraction areas, independent of the extraction level. Thus, approximately 20% of the *H. wrightii* meadow (corresponding with 121 cores/m²) could be extracted in our study area. This high extraction intensity can be attributed to the adequate selection of donor species, meadow, and size of the planting unit.

Key words: core transplants, extraction density, recolonization, seagrass restoration, sediments

Implications for Practice

- For the selection of seagrass donor meadows, if possible, select a donor species with high rhizome elongation rates, allowing for fast recovery.
- Consider opting for a donor site with a large vegetation area to maintain positive feedback process
- Consider the selection of a donor site with as optimal environmental conditions as possible.
- Take into consideration the use of the smallest-sized core extraction to obtain a viable planting unit.

harvesting/extraction densities. This constitutes a gap in the knowledge of seagrass restoration.

From a donor meadow perspective, it is better to use fastergrowing species (having higher rhizome extension rates) if more seagrass species are available, as the donor meadow of such species is likely to recover faster (Marbá et al. 2004; Uhrin et al. 2009). In addition, faster-growing species may be more suitable for transplants as they tend to have a higher tolerance to different environmental conditions than species with lower rhizome elongation rates (Burkholder et al. 1994; Fonseca et al. 1994; Marbá & Duarte 1998). Transplant host sites usually have difficult conditions for transplant establishment, such as

Introduction

Transplanting vegetative plant material from donor meadows to damaged areas has been among the most widely used methods for seagrass restoration (Fonseca et al. 1998; Paling et al. 2009; Pereda-Briones et al. 2018). However, the impact of the extraction of seagrass plants from the donor meadows has been understudied, even though various works have emphasized that information on the recovery of donor meadows is essential in deciding whether the removal of plant material is sustainable (Short & Wyllie-Echeverría 1996; Paling et al. 2009; van Katwijk et al. 2009). van Katwijk et al. (2016) reported that only 15% of the restoration studies using transplants mentioned the state of the donor meadow after extractions. Few published articles have quantified the recovery (Table 1), and even less is known concerning suitable

Restoration Ecology

Author contributions: EGTC, BIVT, RLC conceived and designed the research; EGTC, MAR, BIVT performed the experiments; EGTC, BIVT, MAR, RLC wrote and edited the manuscript.

¹Unidad Académica de Sistemas Arrecifales-Puerto Morelos, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Puerto Morelos, Quintana Roo, Mexico ²⁴Unidad de Posgmado, Edificio D, 1º Piso, Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria, Coyoacán, C.P. 04510, Distrito Federal, México ³Address correspondence D E. G. Torres-Conde, email etorresconde2@gmail.com ⁴Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Antigua Carretera Pátzcuaro No. 8701, Sin Nombre, Morelia, Michoacán, Mexico

© 2023 The Authors. Restoration Ecology published by Wiley Periodicals LLC on behalf of Society for Ecological Restoration. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution-NonCommercial-NDEPriv License, which permits use and distribution in any medium, provided the original work is properly cited, the use is non-commercial and no nodifications or adaptations are made. Marginality of adaptions of adaptions of mater.
 doi: 10.111/rec.14042
 Supporting information at: http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/rec.14042/suppinfo

1 of 8

Species	Rhizome elongation rate (cm/yr)	Location	Harvesting technique	PU size	No. PU	Total extracted area (m ²)	Donor meadow size (m²)	Recovery time (months)	Source
H. wrightii	81–365	USA	Rhizome	100, 630,	12	1.29	NA	~12	Fonseca et al.
S. filiforme	52-182	USA	Rhizome	100, 630,	12	1.29	NA	~12	Fonseca et al.
Z. noltei	10-127	Spain	Sods	$1,026 \text{ cm}^2$	17	1.74	NA	12	Valle et al.
Z. muelleri	<i>L</i> 6– <i>L</i> L	New Zealand	Mats	10 cm^2	25	1.5	1,440	6	Matheson et al.
Z. muelleri	<i>T9–TT</i>	New Zealand	Rhizome	10 cm^2	25	1.5	1,440	6	Matheson et al.
Z. muelleri	<i>L</i> 6– <i>L</i> L	New Zealand	excavanon Sods	10 cm^2	25	1.5	1,440	6	Matheson et al.
Z. marina	22–31	USA	Rhizome	3-5 cm	250×10^3	NA	60,000	~12	Davis and Shor
Z. marina	22–31	China	excavation Rhizome	100-	40	4.4	2,000,000	L~	Zhang et al.
Z. marina	22–31	China	Rhizome	1 600 cm ²		2.4	2,000,000	~12	Zhang et al.
P. australis	9–10	Australia	Cores	8.3 cm		NA	NA	~48	Verduin et al. (2012)
P. sinuosa	2–6	Australia	Cores	8.3 cm		NA	NA	~48	Verduin et al. (2012)

2 of 8

Restoration Ecology

poor sediment stability, high turbidity, or poor light penetration due to the losses of seagrasses (van Katwijk et al. 2009, 2016).

Vegetative transplants can be obtained by several means, such as beached plant sections (Terrados et al. 2013), uprooted shoots (Zhou et al. 2014), cultivated plants from a land-based nursery (Tanner & Parham 2010), or harvesting wild plants from donor meadows (Paulo et al. 2019). The first three methods do not involve extraction from a donor meadow. The fourth method can damage the donor meadow and, in addition, generate changes in local sediment dynamics with erosive impacts, which may impair or delay the recolonization (Maxwell et al. 2017; Githaiga et al. 2019). Plants can be extracted from a donor meadow with or without sediments, but the introduction of transplants with the original sediments preserves the rooting environment and provides better anchorage, resulting in successful transplant establishment (Paling et al. 2001; Hall et al. 2006; McDonald et al. 2020). Paulo et al. (2019) comment that the failure rate of using sediment-free methods has been high (e.g., 100% failure for Zostera marina, Zostera noltei, and Cymodocea nodosa in Portugal) and recommend using seagrass harvesting methods with their natural sediment. Sods and cores/plugs are the most common and effective extraction methods with sediments, but small-sized cores are preferred if the damage to the donor meadow should be minimized (Verduin et al. 2012; Paulo et al. 2019; McDonald et al. 2020).

For the selection of the donor meadow, the following guidelines have been recommended; however, for logistic reasons, it is often not possible to follow all: (1) proximity to the transplant site; (2) large vegetation area; (3) suitable environmental conditions; and (4) sufficient genetic variation (Fonseca et al. 1998; van Katwijk et al. 2009; Cunha et al. 2012). A donor meadow close to the transplant site increases the presence of locally adapted gene complexes (Sinclair et al. 2013; van Katwijk et al. 2016). This also favors a plant material with a better physiological state for planting and a lower investment cost as transport times and distances are short (van Katwijk et al. 2009, 2016). A meadow with a large vegetation area could provide sufficient plant material for harvesting and diminish the impact of the extractions. A large donor meadow could also favor the recovery through seagrass-positive feedback processes, which are density-depending auto-facilitation processes (e.g., roots stabilizing sediments for better establishment of new shoots) (van Katwijk et al. 2009: Maxwell et al. 2017). Likewise, a donor site with a habitat with sufficient light and appropriate sediments (e.g., fine sandy, stable, low organic matter load) has suitable environmental conditions for meadow recovery (van Katwijk et al. 2009; Valle et al. 2015; van Katwijk et al. 2016). Plants from a genetically variable meadow are preferred, as they are thought to adapt to environmental changes and avoid inbreeding, but such studies are costly (van Katwijk et al. 2009).

This study analyzes the recovery of a donor meadow of *Halodule wrightii* in relation to the extraction density of small cores in a Mexican Caribbean reef lagoon. We test the hypothesis that the higher the extraction density, the recolonization rate would be reduced. *H. wrightii* is the second most used seagrass species in restoration efforts (58 trials) after *Z. marina* (202) (van Katwijk et al. 2016). *H. wrightii* is a faster-growing species

(horizontal rhizome extension rate of 80–365 cm/year; Marbá & Duarte 1998) and is tolerant to low light conditions due to water turbidity (14–33% surface irradiance) and variable salinity conditions (15–30) and can persist in unstable and disturbed environments (Larkin et al. 2008; McDonald et al. 2020).

Methods

Study Area

The Puerto Morelos reef lagoon, in the Mexican Caribbean, stretches from the coastline to the coral reef, ranging from approximately 350–3,100 m with a maximal depth of 3–4 m (8 m in navigation channels). The lagoon has well-developed seagrass meadows, composed of *Thalassia testudinum* and *Syringodium filiforme, Halodule wrigthii*, and rhizophytic algae (van Tussenbroek 2011). The studied monospecific *Halodule wrigthii* donor meadow (20°59.431'N, 86°49.272'O) was approximately 700 m from the shoreline and approximately 1 km from the nearshore target area for restoration. The meadow was in the area of marine sand waves or dunes (Fig. 1A) and had an area of approximately 3,400 m² and an average depth of 2.5 m.

Characterization of the Donor Meadow

H. wrightii foliar shoot density, percent cover, and canopy height (mm) were measured by randomly placing 13 quadrats of 0.25 m^2 . For each quadrat, the foliar shoots (i.e., leaf-bearing shoots) were counted, and their density (no. foliar shoots/m²) was determined. Percent cover was visually estimated, and the lengths of the 10 longest leaves of haphazardly selected foliar shoots were measured with a ruler, and the mean was considered as a proxy of canopy height (cm).

Four sediment surface samples (approximately 400 g wet) were randomly taken by scoops. In the laboratory, large particles were removed (e.g., shells, rocks, plant material), and the samples were placed in a drying oven for 48 hours at 60°C. For granulometric analysis, 120–200 g of sediment was separated from each sample and was processed with a Camsizer-L Retsch Technology particle analyzer to obtain the sediment grain size distribution, including mean grain diameter (D50). Forty replicates were performed per sample. For organic matter analysis, 2 g of sediment was separated, and % organic matter was determined following the standard procedure of loss-on-ignition of Heiri et al. (2001). Five replicates were performed per sample.

To measure luminance (lux), a logger (model UA-002-08, HOBO; Onset Computer Corp.; Bourne, MA, USA) was placed 3 cm above the donor meadow canopy. The HOBO was calibrated to capture data every 15 min. Data from daylight peaks (between 10 and 13 h) for 3 months were used.

Experimental Design

Twenty-four 1 m² (1 \times 1 m) plots were established in the interior of the donor bed by SCUBA diving at a minimal distance of 2 m from one another. The plots were delimited with metal rods and nylon string. Six treatments, consisting of distinct



Figure 1. (A) Donor meadow of the seagrass *Halodule wrightii*; (B) coring in process for 121 extractions; (C) close-up image of a core inserted in the seagrass meadow; (D) placement of the circular frame where a core was extracted, indicating the extraction area; (E) plot of *H. wrightii* after the extraction of 121 cores; (F) cover in the same plot after 6 months.

levels of extraction (expressed as the number of extracted cores per plot), a procedural control, and control, were assigned randomly to the numbered plots, with four replicates per treatment. The extraction treatment had four levels of 9, 25, 64, and 121 cores (see below) per plot; the procedural control consisted of nine insertions of the corer without removing the seagrasses, and the control had no manipulation (Table 2). The cores were extracted following a regular spacing pattern in grids. The grids were established by spanning cords equally spaced across the quadrants; the number of cords depended on the extraction treatment (Table 2; Fig. 1). In total, 876 cores were extracted.

Core Extractions

H. wrightii was extracted using 40-cm long PVC corers with a diameter of 4.5 cm (Fig. 1B & 1C). The cores were buried 20 cm, taking sediment and *H. wrightii* (between 3 and 10 foliar shoots per core), and two caps were placed on the extremes of them to allow for transport to the target site for restoration. The sediments consisted of loose sand, and it was not necessary to backfill the holes generated by the cores because the fine sandy sediments quickly filled them without intervention. The cores were inserted in the same manner for the procedural control, but no *H. wrightii* foliar shoots or sediment was extracted.

Restoration Ecology

Table 2. Extraction treatments and levels (number of 4.5 diameter core extractions) of *Halodule wrightii*. The procedural control consisted of nine insertions of the cores without extraction, and the control did not receive any manipulation. The plot area was 1 m², and there were four plots per treatment.

Extraction treatments	Level (no. extractions)	Extracted area per plot (cm ²)	% of area extracted
Control	0	0	0
Proc. control	0	0	0
Minimal density	9	143.1	1.4
Low density	25	397.6	4.0
High density	64	1,017.9	10.2
Maximal density	121	1924.4	19.2

Nine extraction areas per plot were marked (in the same approximate position per plot), immediately after removal of the core, using 25 cm tall wooden stakes with attached circular frames (diameter 4.5 cm), that indicated the precise location of the areas of extraction. The wooden stakes were buried 18 cm, leaving 7 cm above the sediment (Fig. 1D). Extractions were made during the second half of July 2022 and were completed on 25 July, which was considered as the starting date of the observations on recovery.

Monitoring the Recovery

Monthly or bimonthly (every 2 months) surveys were conducted to observe the recovery of the *H. wrightii* donor meadow from July 2022 to January 2023. The foliar shoots were counted in the nine circular frames per plot that marked the precise location of core extraction. The cover of *H. wrightii* in the plots was determined by placing a 1 m² square frame with 0.2 m² subdivisions as a guide. Five photographs covering the 0.2 m² areas arranged diagonally in the plot were taken with a GoPro 9 camera. The cover percent in each photo was estimated with a 10×10 grid. In addition, the lengths of the wooden stakes above the sediment were measured with a ruler (0.1 mm accuracy) to estimate changes in sediment level.

Statistical Analysis

The mean number of foliar shoots, in the marked nine extraction areas per plot, was determined and an increase in number was considered as recolonization. A *t*-Student test was performed for the number of foliar shoots after 1 month, between the control and the procedural control, to test for a possible effect of the core manipulation on the number of foliar shoots. Since differences were not statistically significant (t = 0.505, df = 6, p = 0.183), the procedural controls were not further considered in the analyses. The recovery at the meadow level was expressed as changes in the percent of the mean cover of *H. wrightii* per plot. Changes in the sediment levels were defined as the mean difference in the lengths of the nine stakes (per plot) between the observed time and those measured in the previous months (or 2 months).

Possible differences in the recovery of *H. wrightii* among treatments and time were tested with repeated measures ANOVA with a number of foliar shoots in extracted areas and cover of *H. wrightti* in the plots as response variables and

Restoration Ecology

treatments and months as factors. The post hoc SNK (Student–Newman–Keuls) test was used to compare pairs of means. The same analysis was applied to determine possible differences in sediment levels among treatments and time. A significance level of 0.05 was used for all tests. All analyses were done in R (R Core Team 2023) using packages: ggpubr (Kassambara 2020) and GAD (Sandrini-Neto & Camargo 2012). The data complied with the assumptions of homogeneity of variances (Levene test) and normality (Shapiro–Wilk test).

Results

Characterization of the Donor Meadow

At the beginning of the experiment, the meadow had a mean (\pm standard error) coverage of $45 \pm 5.2\%$ (N = 13), foliar shoot density of $1,280 \pm 102.2$ shoots/m² (N = 13), and canopy height of 16 ± 1.5 cm (N = 13). The sediments presented a fine and sandy composition (D50: 0.5 ± 0.22 mm, N = 40) (Fig. S1), with an organic matter content of $0.22 \pm 0.012\%$ (N = 5). The irradiation at canopy level was $22,000 \pm 51$ lx (N = 1,440) between 10 and 13 h from 10 January 2023 to 10 March 2023.

Recolonization of the Extraction Areas

The number of foliar shoots increased significantly in the extraction areas over time (F = 104.20, df = 5, p < 0.001), independently of the extraction density (F = 1.45, df = 3, p = 0.099; Fig. 2A), approaching those in the controls after 6 months. Most plots showed a mean increment of 1–3 shoots per month in the 4.5-cm diameter extraction areas.

Cover of Halodule wrightii

Overall, the cover in the plots increased significantly over time (F = 45.82, df = 5, p < 0.001) and varied significantly among the levels of extraction density (F = 78.58, df = 4, p < 0.001). The plots with 0 (control), 9, and 25 extractions always displayed a similar cover. In the beginning, the cover in the plots where 64 and 121 cores were extracted was significantly lower than those in the controls, showing an initial 22% and 30% cover losses, respectively (Fig. 1E). In the following months, cover increased in these plots by 6.1 and 7.1% per month, respectively. The cover in these plots with the

1526/000, Q. Downloaded from thys://sailinelibitys:wiley.com/doi/011111/net_4042 by Cochanne Menico, Wiley Online Libury on [0 f0 / 0 / 203]. See the Farms and Conditions (https://sailinelibitys:wiley.com/doi/01/111/net_40/abs/set/abs/



Figure 2. (A) Number of *Halodule wrightii* foliar shoots (mean \pm SE) per core area (diameter 4.5 cm), and (B) percent cover in five treatments with different numbers of extraction cores over a 6-month monitoring period on a donor seagrass meadow. The number of replicas per treatment was 4. Different letters indicate significant differences between treatments per month using the Student–Newman–Keuls test at the 0.05 significance level.

highest extraction densities approached the cover in the control plots after 6 months (Figs. 1F & 2B).

Sediment Levels

The sediment levels did not vary over time during the observation period (F = 1.21, df = 5, p = 0.092), independently of the extraction density level (F = 0.47, df = 4, p = 0.591). The plots showed a mean increment in sediment level of 0.8–1.16 cm during the study period.

Discussion

The *Halodule wrightii* donor meadow recovered its seagrass cover 6 months after the core extractions, and the recolonization rate of the extracted areas was independent of the density of the core extractions. The recovery period was shorter than that registered for the same species in the U.S.A. (approximately 12 months; Fonseca et al. 1994). Other seagrass species with somewhat lower rhizome elongation rates, such as *Syringodium filiforme* (Fonseca et al. 1994), *Zostera noltei* (Valle et al. 2015), *Zostera muelleri* (Matheson et al. 2017), and *Zostera marina* (Davis & Short 1997; Zhang et al. 2021) recovered between 9 (exceptionally 7) and 12 months. Species with low rhizome

elongation rates, such as *Posidonia australis* and *Posidonia sinuosa* needed 3–4 years to fully colonize a small extraction area of 26 cm² (Verduin et al. 2012). Thus, the selection of donor meadows of species with high to medium rhizome elongation rates could be adequate for sustainable extractions and rapid recovery (\leq 1 year). The highest extraction density of 121 cores, corresponding with the extraction of almost 20% of the *H. wrightii* donor meadow, did not approach a critical threshold for its collapse (Carr et al. 2010). Often, seagrasses present a slowdown in their recovery after disturbance when approaching this critical threshold (critical slowing down) (El-Hacen et al. 2018). *H. wrightii*, even in the plots with the highest extraction density, showed a similar recovery trajectory (approximately 1–3 shoots per month) as the lower extraction density levels.

H. wrightii has the highest horizontal rhizome extension rate among Mexican Caribbean seagrass species (220 cm/year; Gallegos et al. 1994) and is known to recover rapidly after low to moderate disturbances (Larkin et al. 2008). High light availability, typical of the reef lagoon (Naumann et al. 2013), reduced self-shading (due to low canopy height), and relatively stable and fine sands likely favored fast regrowth. Probably the size of the donor meadow (approximately 3,400 m²) maintained favorable environmental conditions for self-facilitating recovery through positive feedback processes (e.g., abundant rhizome and roots to stabilize the sandy sediments and foliar shoots to attenuate waves and trap resuspended particles increasing light availability).

The position of the extraction points within a meadow may also be of relevance; in this study, the plots were established in the center of the H. wrightii meadow. Zhang et al. (2021) reported faster recolonization in extraction areas in the interior of the donor meadow than at its edge. However, this may be contextdependent as other authors found that rhizome growth rates on the edge of the seagrass meadows were higher than in the interior, as seagrasses inside are denser and can affect shoot growth by self-shading and space competition (Marbà et al. 1996; Greve et al. 2005). Furthermore, the use of small-sized cores (4.5-cm diameter) for extraction also likely facilitated the rapid recovery of H. wrigthtii, as the smaller the extraction patch size, the faster recovery due to the increase in the area/edge ratio, favoring the expansion of neighboring rhizomes into the bare area (El-Hacen et al. 2018). This is consistent with Zhang et al. (2021), who reported fast recolonization in small extraction units ($\leq 0.25 \text{ m}^2$) of Z. marina, promoting shoot production in the donor meadow. The core size must be adequate to extract a viable planting unit, which likely depends on the size of the seagrass species. However, Verduin et al. (2012) already advocated for small-sized core extraction (8.3 cm), even for larger (and slower-growing) species such as Posidonia oceanica and P. australis.

This study provides evidence that up to 20% of a stable *H. wrightii* meadow under the study's environmental conditions can be extracted using small cores (4.5-cm diameter) for obtaining plant material from the donor meadow without affecting its capacity for recovery. As *H. wrightii* is the second most widely used seagrass species for coastal zone restoration (van Katwijk et al. 2016), this study provides useful information for future efforts.

Restoration Ecology

This paper is part of the requirements of the first author for obtaining a Doctoral degree at the Posgrado de Ciencias Biológicas, UNAM. The first author thanks Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT) for the graduate scholarship during his studies. We thank the Hotel Moon Palace staff for their support; Edgar Escalante, Miguel Gómez Reali, Guadalupe Barba-Santos, Evelyn Raquel Salas Acosta, and Silvia Valery Ávila Mosqueda of the Unidad Académica de Sistemas Arrecifales-Puerto Morelos for technical support; and Instituto de Ingeniería de la UNAM, for the grain analysis of the sediments. The study received financial support from DGAPA (Dirección General de Asuntos del Personal Académico, UNAM, Project No. PAPIIT AG100321).

LITERATURE CITED

- Burkholder JM, Glasgow HB, Cooke JE (1994) Comparative effects of water-column nitrate enrichment on eelgrass Zostera marina, shoalgrass Halodule wrightii, and widgeongrass Ruppia maritima. Marine Ecology Progress Series 105:121–138. https://doi.org/10.3354/meps105121
- Carr JD, D'Odorico P, Wiberg P (2010) Stability and bistability of seagrass ecosystems in shallow coastal lagoons: role of feedbacks with sediment resuspension and light attenuation. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences 115:1–14. https://doi.org/10.1029/2009JG001103
- Cunha AH, Marbá NN, van Katwijk MM, Pickerell C, Henriques M, Bernard G, Ferreira MA, Garcia S, Garmendia JM, Manent P (2012) Changing paradigms in seagrass restoration. Restoration Ecology 20:427–430. https:// doi.org/10.1111/j.1526-100X.2012.00878.x
- Davis RC, Short FT (1997) Restoring eelgrass, Zostera marina L., habitat using a new transplanting technique: the horizontal rhizome method. Aquatic Botany 59:1–15. https://doi.org/10.1016/S0304-3770(97)00034-X
- El-Hacen M, Bouma TJ, Fivash GS, Sall AA, Piersma T, Olff H, Govers LL (2018) Evidence for critical slowing down in seagrass: a stress gradient experiment at the southern limit of its range. Scientific Reports 8:17263. https://doi.org/10.1038/s41598-018-34977-5
- Fonseca MS, Kenworthy WJ, Courtney FX, Hall MO (1994) Seagrass planting in the southeastern United States: methods for accelerating habitat development. Restoration Ecology 2:198–212. https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.1994.tb00067.x
- Fonseca MS, Kenworthy WJ, Thayer GW (1998) Guidelines for the conservation and restoration of seagrasses in the United States an adjacent waters. NOAA Coastal Ocean Office, Silver Spring, MD, USA
- Gallegos M, Merino M, Rodríguez A, Marbà N, Duarte CM (1994) Growth patterns demography of pioneer Caribbean seagrass *Halodule wrightii* and *Syringodium filiforme*. Marine Ecology Progress Series 109:99–104. https://doi.org/10.3354/meps109099
- Githaiga MN, Frouws AM, Kairo JG, Huxham M (2019) Seagrass removal leads to rapid changes in fauna and loss of carbon. Frontiers in Ecology and Evolution 7:62. https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00062
- Greve TM, Krause-Jensen D, Rasmussen MB, Christensen PB (2005) Means of rapid eelgrass (*Zostera marina* L.) recolonization in former dieback areas. Aquatic Botany 82:143–156. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2005.03.004
- Hall LM, Hanisak MD, Virnstein RV (2006) Fragments of the seagrasses Halodule wrightii and Halophila johnsonii as potential recruits in Indian River Lagoon, Florida. Marine Ecology Progress Series 310:109–117. https:// doi.org/10.3354/meps310109
- Heiri O, Lotter AF, Lemeke G (2001) Loss on ignition as a method for estimating organic and carbonate content in sediments: reproducibility and comparability of results. Journal of Paleolinnology 25:101–110. https://doi.org/ 10.1023/A:1008119611481

Restoration Ecology

Kassambara A (2020) Ggpubr: 'ggplot2' based publication ready plots. https:// cran.r-project.org/web/packages/ggpubr/index.html (accessed 10 Feb 2023)

- Larkin PD, Heideman KL, Parker JE, Hardegree B (2008) Genetic structure of Halodule wrightii population from the Laguna Madre Region in the Western Gulf of Mexico. Gulf of Mexico Science 26:124–129. https://doi.org/ 10.18785/GOMS.2602.04
- Marbà N, Cebrián J, Enríquez S, Duarte CM (1996) Growth patterns of Western Mediterranean seagrasses: species-specific responses to seasonal forcing. Marine Ecology Progress Series 133:203–215. https://doi.org/10.3354/ meps133203
- Marbá N, Duarte CM (1998) Rhizome elongation and seagrass clonal growth. Marine Ecology Progress Series 174:269–280. https://doi.org/10.3354/ meps174269
- Marbá N, Duarte CM, Alexandre A, Cabaco S (2004) How do seagrasses grow and spread? Pages 11–18. In: Borum J, Duarte C, Krause-Jensen D, Greve T (eds) European seagrasses: an introduction to monitoring and management. The M&MS Project, Copenhagen
- Matheson FE, Reed J, Dos Santos VM, Mackay G, Cummings VJ (2017) Seagrass rehabilitation: successful transplants and evaluation of methods at different spatial scales. New Zeland Journal of Marine and Freshwater Research 51:96–109. https://doi.org/10.1080/00288330.2016.1265993
- Maxwell PS, Eklof JS, van Katwijk MM, O'Brien KR, de la Torre-Castro M, Bostrom C, Bouma TJ, Krause-Jensen D, Unsworth RKF (2017) The fundamental role of ecological feedback mechanisms for the adaptive management of seagrass ecosystems—a review. Biological Reviews 92: 1521–1538. https://doi.org/10.1111/brc.12294
- McDonald AM, Christiaen B, Major KM, Cebrian J (2020) The influence of seagrass donor source on small-scale transplant resilience. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 30:730–742. https://doi.org/10. 1002/aqc.3283
- Naumann MS, Jantzen C, Haas AF, Iglesias-Prieto R, Wild C (2013) Benthic primary production budget of a Caribbean reef lagoon (Puerto Morelos, Mexico). PLoS One 8:e82923. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082923
- Paling EI, Fonseca M, van Katwijk MM, van Keulen M (2009) Seagrass restoration. Pages 687–713. In: Perillo G, Wolanski E, Cahoon D, Brinson M (eds) Coastal Westlands: an integrated ecosystem. Elsevier, Amsterdam
- Paling EI, van Keulen M, Wheeler K, Philips J, Dyberg R (2001) Mechanical seagrass transplantation in Western Australia. Ecological Engineering 16: 331–339. https://doi.org/10.1016/S0925-8574(00)00119-1
- Paulo D, Cunha AH, Boavida J, Serrao EA, Goncalves EJ, Fonseca M (2019) Open coast seagrass restoration. Can we do it? Large scale seagrass transplants. Frontiers in Marine Science 6:52. https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00052
- Pereda-Briones L, Tomas F, Terrados J (2018) Field transplantation of seagrass (*Posidonia oceanica*), seedlings: effects of invasive algae and nutrients. Marine Pollution Bulletin 134:160–165. https://doi.org/10.1016/j. marpolbul.2017.09.034
- R Core Team (2023) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria https://www.Rproject.org
- Sandrini-Neto L, Camargo MG (2012) GAD based publication ready plots. https:// cran.r-project.org/web/packages/GAD/index.html (accessed 10 Feb 2023)
- Short FT, Wyllie-Echeverría S (1996) Natural and human-induced disturbance of seagrasses. Environmental Conservation 23:17–27. https://doi.org/10. 1017/S0376892900038212
- Sinclair EA, Verduin JJ, Krauss SL, Hardinge J, Anthony J, Kendrick GA (2013) A genetic assessment of a successful seagrass meadow (*Posidonia australis*) restoration trial. Ecological Management and Restoration 14:68–71. https://doi.org/10.1111/emr.12028
- Tanner CE, Parham T (2010) Growing Zostera marina (eelgrass) from seeds in land-based culture systems for use in restoration projects. Restoration Ecology 18:527–537. https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2010.00693.x
- Terrados J, Marín A, Celdrán D (2013) Use of Posidonia oceanica seedlings from beach-cast fruits for seagrass planting. Botanica Marina 56:185–195. https://doi.org/10.1515/bot-2012-0200

7 of 8

1536/000, Q. Downloaded from https://calimalibitys:wiley com/doi/101111/set.14042 by Cochanne Menico, Wiley Online Libary or [26/0/2023]. See the Terms and Conditions (https://calimalibitys.wiley com/ens-and-conditions) on Wiley Online Libary for rule of use; O A strictes are governed by the applicable Centric Commons Lisense

- Turner SJ, Thrush SF, Wilkinson MR, Hewitt JE, Cummings VJ, Schwarz A-M, Morrisey DJ, Hawes I (1996) Patch dynamics of the seagrass Zostera novazelandica at three sites in New Zealand. Pages 21–31. In: Kuo J, Walker DI, Kirkman H (eds) Seagrass biology: scientific discussion from an international workshop. The University of Western Australia, Perth
- Uhrin AV, Hall MO, Merello MF, Fonseca MS (2009) Survival and expansion of mechanically transplanted seagrass sods. Restoration Ecology 17:359–368. https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2008.00376.x
- Valle M, Garmendia JM, Chust G, Franco J, Borja A (2015) Increasing the chance of successful restoration of *Zostera noliii* meadows. Aquatic Botany 127:12–19. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2015.07.002
- van Katwijk MM, Bos AR, de Jonge VN, Hanssen LSAM, Hermus DCR, de Jong DJ (2009) Guidelines for seagrass restoration: importance of habitat selection and donor population, spreading of risks, and ecosystem engineering effects. Marine Pollution Bulletin 58:179–188. https://doi.org/10. 1016/j.marpolbul.2008.09.028
- van Katwijk MM, Thorhaug A, Marbá N, Orth RJ, Duarte CM, Kendrick GA, et al. (2016) Global analysis of seagrass restoration: the importance of large-scale planting. Journal of Applied Ecology 53:567–578. https://doi. org/10.1111/1365-2664.12562

Coordinating Editor: Stephen Murphy

van Tussenbroek B (2011) Dynamics of seagrasses and associated algae in coral reef lagoons. Hidrobiológica 21:293–310

- Verduin JJ, Paling EI, van Keulen M, Rivers LE (2012) Recovery of donor meadows of *Posidonia sinuosa* and *Posidonia australis* contributes to sustainable seagrass transplantation. International Journal of Ecology 2012: 837317. https://doi.org/10.1155/2012/837317
- Zhang Y-H, Li C, Zhao J-S, Li W-T, Zhang P-D (2021) Seagrass resilience: where and how to collect donor plants for ecological restoration of eelgrass *Zostera marina*. Ecological Engineering 158:106029. https://doi.org/10. 1016/j.ecoleng.2020.106029
- Zhou Y, Liu P, Liu B, Liu X, Zhang X, Wang F (2014) Restoration eelgrass (Zostera marina L.) habitats using a simple and effective transplanting technique. Plos One 9:e92982. https://doi.org/10.1371/ journalpone0092982

Supporting Information

The following information may be found in the online version of this article: Figure S1. Particle size distribution of the sediments sampled on the donor meadow.

Received: 19 May, 2023; First decision: 20 September, 2023; Revised: 2 October, 2023; Accepted: 3 October, 2023

DISCUSIÓN GENERAL

En la presente tesis se ofrece evidencia de que, una vez mitigadas las causas del declive de las praderas marinas, es posible acelerar su recuperación en ambientes desafiantes mediante acciones de restauración. La asistencia de la recolonización de escasos pastos marinos persistentes, a través de técnicas de restauración que mejoraron las condiciones del habitat, demostró ser una estrategia prometedora para rehabilitar las praderas. Manipulando las parcelas desprovistas de vegetación de 40 m² mediante la instalación de sustratos artificiales bajo sedimento (AS) o el trasplante de núcleos pequeños de *Halodule wrightii* (TR), se aceleró la recolonización de los pastos marinos en la franja cercana a la costa de estudio. Esta zona, aunque protegida por una barrera de contención de sargazo que mitigaba la marea marrón de sargazo, que fue la causa de mortalidad de la pradera marina, enfrentaba otros desafíos debido a la energía de las olas y el movimiento de los sedimentos. La presencia de una barrera de contención de sargazo redujo el aporte de materia orgánica y proporcionó condiciones hidrodinámicas más benignas durante el período de estudio, generando condiciones favorables de crecimiento de los pastos marinos. Esto señala la importancia de abordar las causas del declive de los pastos, para incrementar el rendimiento global de la restauración y optimizar su logística.

La caracterización de la franja cercana a la costa de estudio fue esencial para comprender su entorno y diseñar la estrategia de restauración que aceleró la recuperación de las praderas marinas, optimizando las probabilidades de éxito. La franja costera presentaba desafíos significativos debido a la acción de las olas rompientes y la alta dinámica sedimentaria. Además, la descomposición del sargazo en los años previos a la instalación de la barrera de contención había incrementado el contenido de materia orgánica (> 5%) en los sedimentos, lo cual creó condiciones adversas para su crecimiento, como la depleción de oxígeno y la resuspensión de sedimentos finos e inestables, que provocaban turbidez y reducían la disponibilidad de luz (van Tussenbroek et al., 2017).

La combinación de métodos tradicionales de muestreo in situ con transectos lineales y la elaboración de un mapa de clasificación de fondos (supervisada) mediante percepción remota permitió identificar zonas fragmentadas y desprovistas de vegetación entre los transectos 2 y 4 (aprox. 1 km), entre los 75 y 100 m de la costa (0 m en el punto de marea más alto), adecuadas para determinar la ubicación de parcelas experimentales. Los análisis de la composición de los sedimentos permitieron identificar y evitar áreas con sedimentos demasiado finos y alta concentración de materia orgánica en los primeros 70 metros de la costa y en la zona sur (luego del transecto 4), lo cual contribuyó a que todas las parcelas, al estar ubicadas en zonas con cantidades moderadas de nutrientes, experimentaran una recuperación favorable.

La planificación de las dimensiones de las parcelas experimentales fue importante para acelerar la recuperación de los pastos marinos en la zona costera. Cada parcela, de 40 m², se diseñó teniendo en cuenta el área total destinada a la restauración (aprox. 1 km), con la intención de que las áreas bajo restauración abarcaran entre el 10% y el 20% de la superficie desprovista de vegetación. Además, las parcelas de mayor tamaño influyen más significativamente en la modificación de las condiciones ambientales, aumentando así la probabilidad de generar un entorno propicio para el crecimiento y expansión de los pastos marinos. La orientación de las parcelas (4 x 10 m), con los lados más largos (10 m) paralelos a la línea de costa, aumentó su exposición a la energía de las olas, lo cual pudo haber potenciado el efecto de las unidades experimentales en la reducción de la movilización de sedimentos, favoreciendo de este modo la recolonización natural.

La movilización de sedimentos es un factor limitante para la recolonización natural de pastos marinos en áreas costeras, debido a que impide el asentamiento y crecimiento de pequeños clones aislados (Bouma et al., 2016; Maxwell et al., 2017; Cao et al., 2018; van der Heide et al., 2021). Tanto los sustratos artificiales (AS) como los trasplantes de *H. wrightii* (TR) contribuyeron de manera similar a la acumulación de sedimentos, a pesar de ocupar inicialmente solo el 5,1% y el 0,4% de la superficie total de las parcelas (40 m²), respectivamente. Esta intervención fue suficiente para restablecer las

retroalimentaciones positivas de los pastos marinos, desencadenando la recolonización de la especie pionera de rápido crecimiento *H. wrightii* desde parches naturales circundantes. Con el tiempo, las praderas más densas en las parcelas de AS y TR presentaron mayor disponibilidad de luz, lo cual se vió favorecido por la estabilización de sedimentos por los rizomas y raíces, así como por la reducción del oleaje y la captura de partículas en suspensión por los haces foliares. Las condiciones mejoradas en las áreas recolonizadas por *H. wrightii* facilitaron la recolonización vegetativa de la especie clímax de crecimiento lento *Thalassia testudinum*, además del establecimiento de plántulas de *T. testudinum*, acelerando así el proceso de sucesión de pastos marinos en la costa objeto de estudio.

Las técnicas de restauración implementadas, tanto con trasplantes de H. wrightii (TR) como con sustratos artificiales (AS), demostraron ser igualmente eficaces en acelerar la recolonización de las especies de pastos marinos en la franja costera estudiada, al tiempo que minimizaron o evitaron daños a la pradera donante de estudio. La eficacia de los trasplantes de H. wrightii, bajo condiciones ambientales adversas (altos niveles de materia orgánica en los sedimentos, baja disponibilidad de luz y oleaje considerable), en comparación con las condiciones más favorables de la pradera donante de estudio (alta disponibilidad de luz, sedimentos estables con bajo contenido de materia orgánica) se atribuye a la elección acertada de la especie, la densidad de plantación, la proximidad entre núcleos y el método de trasplante empleado. H. wrightii, que posee la mayor tasa de elongación horizontal de rizomas entre los pastos marinos del Caribe Mexicano (80-361 cm por año; Gallegos et al., 1994; Marbà y Duarte, 1998), muestra una notable tolerancia a condiciones ambientales desfavorables, como la resuspensión de sedimentos y la limitada disponibilidad de luz (Larkin et al., 2008; McDonald et al., 2020). Estas características no solo contribuyeron al éxito de los trasplantes en la franja costera, con una tasa de supervivencia general del 69%, a los seis meses, y una elongación promedio de rizomas de 7 cm, en cinco meses, sino que también favorecieron la rápida recuperación de la pradera donante en el mismo período, independientemente de las densidades experimentales de extracción (+9, +25, +64, +121 núcleos por m²), asegurando tanto el establecimiento de los trasplantes como la sostenibilidad de la extracción de material vegetal. La rápida propagación de *H. wrightii* fue determinante en el éxito de la recolonización asistida y la recuperación de la pradera donante, debido a que el incremento de la densidad en ambas áreas fortaleció los mecanismos de auto-facilitación (Maxwell et al., 2017), acelerando tanto el establecimiento de una pradera pionera amplia, en el área de restauración, como la recuperación de la densidad y cobertura perdidas de la pradera donante, lo cual redujo el riesgo de retroceso o de entrar en un estado sin vegetación, respectivamente.

El trasplante de H. wrightii utilizando núcleos (4.5 cm de diámetro) que contenían sedimentos originales del área donante, promovió un desarrollo favorable en la franja costera de estudio al preservar el entorno natural de enraizamiento y proporcionar un mejor anclaje. El uso de núcleos de pequeño tamaño (4,5 cm de diámetro) resultó ventajoso, debido a que redujo significativamente los costos, las demandas laborales y el impacto sobre la población donante en comparación con parches de trasplante de mayor tamaño utilizados en otros métodos (p.e., tepes/mantas de 10 a 100 cm de diámetro; Fonseca et al., 1998; van Katwijk et al., 2016; Mourato et al., 2023). Este método probablemente también contribuyó a la rápida recuperación de la pradera donante, independientemente de las densidades de extracción experimentales, dado que cuanto menor es el tamaño del área de extracción, más rápida es la recolonización debido al aumento en la relación área/borde, lo que facilita la expansión de los rizomas vecinos hacia el área desnuda (El-Hacen et al., 2018). Además, la extracción de los núcleos de pequeño tamaño en el centro de la pradera donante pudo haber sido igualmente relevante, debido a que estudios previos han reportado una recolonización más rápida en áreas de extracción situadas en el interior de la pradera donante, en comparación con su borde (Zhang et al., 2021). De este modo, al utilizar este método este método fue posible extraer, de manera sostenible, hasta un 20% de una pradera donante extensa (3400 m²) de la especie pionera de rápido crecimiento H. wrightii, en condiciones ambientales favorables para el crecimiento de los pastos marinos, sin comprometer su capacidad de recuperación.

La densidad de trasplante de H. wrightii en el área receptora, con 90 núcleos por 40 m² y distancias entre núcleos de 50-55 cm, se estableció en un estudio piloto previo en la laguna arrecifal de Puerto Morelos (Hunahpu Benítez y van Tussenbroek, datos no publicados). La optimización de la densidad de plantación y la distancia entre trasplantes probablemente permitió promover los procesos de autofacilitación dentro de las parcelas de restauración, al tiempo que redujo significativamente los costos potenciales y las demandas laborales (van Katwijk et al., 2016). Para estandarizar los tratamientos de trasplante (TR) y sustratos artificiales (AS), se utilizó la misma densidad para los sustratos artificiales. El tamaño de los sustratos asumió que los trasplantes de H. wrightii se expandirían aproximadamente 15 cm en varios meses, basándose en ensayos piloto previos (Hunahpu Benítez y van Tussenbroek, datos no publicados) y en las tasas de extensión de rizomas publicadas para esta especie (Gallegos et al., 1994). El uso de sustratos artificiales de pequeño tamaño (15 x 15 x 2 cm) bajo sedimento, que imitan el sistema de raíces y rizomas de los pastos marinos (Temmink et al., 2020; van der Heide et al., 2021; Rehlmeyer et al., 2024), creó un hábitat favorable para la recolonización de las especies de pastos marinos circundantes y resultó particularmente eficiente en términos de esfuerzo. La aplicación exclusiva de sustratos artificiales para asistir la recolonización de los pastos marinos escasos presentes evitó la necesidad de cosechar pastos marinos existentes, lo que redujo los costos, el esfuerzo, y eliminó cualquier daño a las poblaciones donantes. Por ejemplo, la instalación de los sustratos requirió solo la mitad de tiempo de buceo (~ dos horas por parcela) comparados con los trasplantes (TR), los cuales requirieron ~ 3-4 horas por parcela, sin considerar el esfuerzo de extracción y transporte de los pastos marinos. Además, el uso de unidades pequeñas ofreció una ventaja práctica en comparación con las láminas originales más grandes (por ejemplo, BESE: 91 x 45 x 2 cm; van der Heide et al., 2021), debido a que resultaron más fáciles de incrustar y adaptarse a los contornos del fondo marino.

Por último, frente a la constante amenaza de las inundaciones masivas de sargazo pelágico en las costas de más de 15 países del Caribe y el creciente desarrollo costero (Barragán y De Andrés, 2015; Wang et al., 2019), esta tesis propone una estrategia sostenible para la restauración a gran escala de pastos marinos

en las franjas cercanas a la costa de las lagunas arrecifales de la región, donde se hayan mitigado las causas de mortalidad. Esta estrategia, además, podría aplicarse a otras áreas donde la movilidad del sedimento impida el establecimiento de los pastos marinos. No obstante, es esencial llevar a cabo estudios experimentales adicionales que se enfoquen en diferentes entornos y especies, con el fin de ampliar la aplicabilidad de la estrategia propuesta.

CONCLUSIONES GENERALES

-La eliminación de la marea marrón de sargazo como causas del declive de las praderas marinas, mediante la colocación de una barrera de contención de sargazo en la franja cercana a la costa de estudio, fue crucial antes de implementar técnicas de restauración. Mantener esta barrera es igualmente crucial para la preservación de las praderas nativas mientras persistan las arribazones de sargazo.

-La caracterización de la franja cercana a la costa de estudio mediante transectos lineales, la elaboración de un mapa de clasificación de fondos (supervisada) y el análisis de sedimentos permitió identificar zonas fragmentadas sin vegetación con moderadas cargas de materia orgánica, idóneas para la aplicación de los tratamientos de restauración. Esta caracterización también contribuyó en optimizar la logística de la intervención al concentrar los esfuerzos en las áreas con mayor probabilidad de éxito.

-Es posible extraer hasta un 20% de material vegetal de manera sostenible de una pradera donante extensa de *Halodule wrightii*, con condiciones favorables (disponibilidad de luz, sedimentos arenosos y estables) para el crecimiento de pastos marinos, utilizando núcleos de pequeño tamaño (4.5 cm de diámetro) extraídos del centro de la pradera.

-Es posible acelerar la recolonización natural de las especies de pastos marinos en franjas cercanas a la costa, moderadamente dinámicas, si se reduce el movimiento de los sedimentos mediante ténicas de restauración.

- El movimiento de los sedimentos puede ser reducido mediante el trasplante de núcleos de pequeño tamaño, de especies de crecimiento rápido, o la colocación de sustratos artificiales de pequeño tamaño bajo el sedimento en densidades críticas.

-La recolonización de especies de pastos marinos de rápido crecimiento puede favorecer el establecimiento natural de especies clímax.

58

- El uso estratégico de pequeñas unidades de sustrato artificial bajo el sedimento puede suponer una ventaja frente a los trasplantes, debido a que puede reducir el esfuerzo de la restauración y evitar daños a las poblaciones donantes.

REFERENCIAS

Álvarez-Rocha, M. (2024). Incorporando interacciones facilitadoras de macroalgas rizofíticas en la restauración de pastos marinos en el Caribe Mexicano. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), México.

Arellano-Méndez, L.U., Bello-Pineda, J., Aké-Castillo, J.A., Pérez-España, H., Martínez-Cardenas, L. (2016). Distribución espacial y estructura morfométrica de las praderas de *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) en dos arrecifes. *Revista de Biología Tropical*, 64(2): 427-448. https://doi.org//10.15517/rbt.v64i2.19810.

Arias-Ortíz, A., Serrano, O., Masqué, P., Lavery, P. S., Mueller, U., Kendrick, G. A., et al. (2018). A marine heatwave drives massive losses from the world's largest seagrass carbon stocks. *Nature Climate Change*, 8: 338-344. <u>https://doi.org//10.1038/s41558-018-0096-y</u>.

Ávila-Mosqueda, S.V. (2021). Variabilidad especial en comunidades de pastos marinos asociada a afluencias masivas de *Sargassum* spp. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), México.

Barragán, J.M., De Andrés, M. (2015). Analysis and trends of the world's coastal cities and agglomerations. *Ocean & Coastal Management*, 114: 11-20. https://doi.org//10.1016/j.ocecoaman.2015.06.004.

Balke T, Bouma TJ, Horstman EM, Webb EL, Erftemeijer P, Herman PMJ (2011) Window of opportunity: Thresholds to mangrove seedling establishment on tidal flats. *Marine Ecology Progress Series* 440: 1-9. DOI: 10.3354/MEPS09364.

Balke, T., Webb, E.L., van den Eizen, E., Galli, D., Herman, P.M., Bouma, T.J. (2013). Seedling establishment in a dynamic sedimentary environment: a conceptual framework using mangroves, *Journal of Applied Ecology*, 50: 740-747. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12067.

Bartlett, D., Elmer, F. (2021). The impact of *Sargassum* inundations on the Turks and Caicos Islands. *Phycology*, 1(2): 83-104. https://doi.org//10.3390/phycology1020007.

Bayraktarov, E., Saunders, M.I., Abdullah, S., Mills, M., Beher, J., Possingham, H.P., Mumby, P.J.,L ovelock, C.E. (2016). The cost and feasibility of marine coastal restoration. *Ecological Applications*, 26: 1055-1074. <u>https://doi.org/10.1890/15-1077</u>.

Bertelli, C., Bull, J., Finger, A., Glover, A., Inman, I., Jackson, E., McCormick, H., Nuuttila, H.,
ONeill, L., Unsworth, R., Ward, E., Gamble, C. (2021). Getting Started: Restoration project Design,
Planning, Permitting, Licensing and Funding en Gamble, C., Debney, A., Gover, A., Bertelli, C.,
Green, B., Hendy, I., Lilley, R., Nuuttila, H., Potouroglou, M., Ragazzola, F., Unsworth, R., & Preston,
J. (Eds.), Seagrass Restoration Handbook (pp.2-15). Zoological Society of London, UK., London, UK.

Bouma, T., van Belzen, J., Blake, T., van Dalen, J., Klaassen, P., Hartog, A., Callaghan, D., Hu, Z., Stive, M., Temmerman, S. (2016). Short-term mudflat dynamics drive long-term cyclic salt marsh dynamics. *Limnology & Oceanography*, 61: 2261-2275. https://doi.org//10.1002/lno.10374.

Bourque, A.S., Kenworthy, W.J., Fourqurean, J.W. (2015). Impacts of physical disturbance on ecosystem structure in subtropical seagrass meadows. *Marine Ecology Progress Series*, 540: 27-41. https://doi.org//10.3354/meps11532.

Bos, A.R., van Katwijk, M.M. (2007). Planting density, hydrodynamic exposure and mussel beds affect survival of transplanted intertidal eelgrass. *Marine Ecology-Progress Series*. 336: 121–129. https://doi.org//<u>10.3354/meps336121</u>. Breiman, L. (2001). Random Forests. Machine Learning 45, 5-32. https://doi.org//<u>10.1023/A:1010933404324</u>.

Bryars, S. (2008). Restoration of Coastal Seagrass Ecosystems: *Amphibolis antarctica* in Gulf St Vincent, South Australia. Adelaide: South Australian Research and Development Institute.

Bull, J., Burton, S., Collins, K., Debney, A., Finger, A., Gamble, C., Glover, A., Jones, B., Lilley, R.,
Thomas, O., Ward, E., Preston, J. (2021). Seagrass Restoration: An introduction en Gamble, C.,
Debney, A., Glover, A., Bertelli, C., Green, B., Hendy, I., Lilley, R., Nuuttila, H., Potouroglou, M.,
Ragazzola, F., Unsworth, R. & Preston, J. (Eds.), Seagrass Restoration Handbook (pp. 2-15).
Zoological Society of London, UK., London, UK.

Campbell, M.L. (2002). Getting the foundation right: a scientifically based management framework to aid in the planning and implementation of seagrass transplant efforts. *Bulletin of Marine Science*, 71: 1405–1414.

Calumpong, H.P., Fonseca, M.S. (2001). Seagrass transplantation and other seagrass restoration methods. In: Short, F.T., Coles, R.G. (Eds.), Global Seagrass Research Methods. Elsevier, Amsterdam, pp. 425–443.

Carr, J.D., Odorico, P., Wiberg, P. (2010). Stability and bistability of seagrass ecosystems in shallow coastal lagoons: Role of feedbacks with sediment resuspension and light attenuation. *Journal of Geophysical Research*, 115(G3). <u>https://doi.org//10.1029/2009JG001103</u>.

Chand, S., Bollard, B. (2021). Low altitude spatial assessment and monitoring of intertidal.

Cohen, J. (1960). A coefficient of agreement for nominal scales. *Educational and Psychological Measurement*, 20(1). https://doi.org//10.1177/001316446002000104.

Conley, D., Agustin, D., Davidson, I., Buscombe, D., Masselink, G. (2017). Grain size selection in seagrass beds. *Coastal Dynamics*, 200: 1-10.

Coronado, C., Candela, J., Iglesias-Prieto, R., Sheinbaum, J., López, M., Ocampo-Torres, F.J. (2007). On the circulation in the Puerto Morelos fringing reef lagoon. *Coral Reefs*, 26: 149–163. https://doi.org//10.1007/s00338-006-0175-9.

De Almeida, L.R., Ávila-Mosqueda, S.V., Silva, R., Mendoza, E., van Tussenbroek, B.I. (2022). Mapping the struture of mixed seagrass meadows in the Mexican Caribbean. *Frontiers in Marine Science*, 9. https://doi.org/10.3389/fmars.2022.1063007.

Duffy, J.E. (2006). Biodiversity and the functioning of seagrass ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 311: 233-250. <u>https://doi.org//10.3354/meps311233</u>.

Duffy, J., Pratt, L., Anderson, K., Land, P., Shutler, J. (2017). Spatial assessment of intertidal seagrass meadows using optical imaging systems and a lightweight drone. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 200: 169-180. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.11.001.

El-Hacen, M., Bouma, T.J., Fivash, G.S., Sall, A.A., Piersma, T., Olff, H., Govers, L.L. (2018). Evidence for critical slowing down in seagrass: a stress gradient experiment at the southern limit of its range. *Scientific Reports*, 8:17263. <u>https://doi.org/10.1038/s41598-018-34977-5</u>.

Escudero-Castillo, M., Felix-Delgado, A., Silva, R., Mariño-Tapia, I., Mendoza, E. (2018). Beach erosion and loss of protection environmental services in Cancun, Mexico. *Ocean & Coastal Management*, 156: 183–197. <u>https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2017.06.015</u>.
Fonseca, M.S., Kenworthy, W.J., Paling, E. (1998). Restoring Seagrass Ecosystems in High Disturbance Environments. In Ocean Community Conference. Washington, DC: Marine Technology Society. <u>https://doi.org/10.3354/meps171109</u>.

Fourqurean, J.W., Duarte, C.M., Kennedy, H., Marbà, N., Holmer, M., Mateo, M.A., Apostolaki, A.T., et al. (2012). Seagrass ecosystems as a globally significant carbon stock. *Natural Geoscience*, 5: 505–509. <u>https://doi.org/10.1038/ngeo1477</u>.

Gagnon, K., Rinde, E., Bengil, E.G.T., Carugati, L., Christianen, M.J.A., Danovaro, R., Gambi, C., Govers, L.L., Kipson, S., Meysick, L., Pajusalu, L., Tuney, I., van de Koppel, J., van der Heide, T., van Katwijk, M.M., Bostrom, C. (2020). Facilitating foundation species: the potential for plant-bivalve interactions to improve habitat restoration success. *Journal of Applied Ecology*, 57: 1161-1179. https://doi.org/10.1111/1365-2664.13605.

Gallegos, M., Merino-Ibarra, M., Rodríguez, A., Marbà, N., Duarte, C.M. (1994). Growth patterns and demography of pioneer Caribbean seagrass *Halodule wrightii* and *Syringodium filiforme*. *Marine Ecology Progress Series*, 109: 99-104. <u>https://doi.org/10.3354/meps109099</u>.

Ganzon-Fortes, E.T. (2011). Assessment of seagrass-seaweed community using the line transectquadrant method. Methods for Ecological Observation, pp: 153-162.

Goodman, J.A., Samuel, J.P., Stuart, R.P. (2013). Coral reef remote sensing. A guide for mapping, monitoring, and management. pp. 436.

Green, E.P., Short, F.T. (2003). World Atlas of Seagrasses. xii 298 pp. Berkeley, CA: UNEPWCMC, University of California pres.

Hall, L.M., Hanisak, M.D., Virnstein, R.V. (2006). Fragments of the seagrasses Halodule wrightii and Halophila johnsonii as potential recruits in Indian River Lagoon, Florida. *Marine Ecology Progress Series*, 310: 109-117. <u>https://doi.org/10.3354/meps310109</u>.

Hedley, J.D., Velázquez-Ochoa, R., Enríquez, S. (2021). Seagrass depth distribution mirrors coastal development in the Mexican Caribbean – an automated analysis of 800 satellite images. *Frontiers in Marine Science*, 8. <u>https://doi.org/10.3389/fmars.2021.733169</u>.

Heiri, O., Lotter, A.F., Lemeke, 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. <u>https://doi.org/10.1023/A:1008119611481</u>.

Hemminga, M.A., Duarte, C.M. (2000). Seagrass Ecology. Cambridge University Press, Cambridge.

Hochberg, E.J. (2011). Remote sensing of coral reef processes. In: Dubinsky, Z., Stambler, N. (eds) Coral Reefs: An ecosystem in transition. Springer, Dordrecht.

Hu, R., Ma, F., Wu, J., Zhang, W., Jiang, Sh., Xu, Y., Zhu, L., Wang, N., Liu, A. (2016). Sediment transport in the nearshore area of Phoenix Island. *Journal of Ocean University of China*, 15(5): 767-782. https://doi.org/10.1007/s11802-016-2967-z.

Infantes, E., Hoeks, S., Adams, M., van der Heide, T., van Katwijk, M., Bouma, T.J. (2022). Seagrass roots strongly reduce cliff erosion rates in sandy sediments. *Marine Ecology Progress Series*, 700: 1-2. https://doi.org/10.3354/meps14196.

Keulen, M., Paling, E., Walker, C.J. (2003). Effect of planting unit size and sediment stabilization on seagrass transplants in Western Australia. *Restoration Ecology*, 11(1): 50-55. https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.2003.00036.x. Larkin, P.D., Heideman, K.L., Parker, J.E., Hardegree, B. (2008). Genetic Structure of *Halodule wrightii* Population from the Laguna Madre Region in the Western Gulf of Mexico. *Gulf of Mexico science*, 26(2):124-129. https://doi.org/10.18785/GOMS.2602.04.

López-Becerra, F., Martínez-Garza, C., Ceccon, E. (2017). Ecología de la restauración en México: estado actual y perspectivas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88. <u>https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.10.001</u>

Luczak, Ch., Janquin, M., Kupka, A. (1997). Simple standard procedure for the routine determination of organic matter in marine sediment. *Hidrobiología*, 345: 87-94.

Manzo-Melchor, S. (2019). Recuperación parcial de los pastos marinos después de la marea marrón de sargassum de 2015 en el Caribe Mexicano. Tesis de Maestría. Colegio de la Frontera Sur Chetumal, México.

Marbá, N., Duarte, C.M. (1998). "Rhizome elongation and seagrass clonal growth." *Marine Ecology Progress Series*, 174: 269–280. https://doi.org/10.3354/meps174269.

Maxwell, P.S., Eklof, J.S., van Katwijk, M.M., O'Brien, K.R., de la Torre-Castro, M., Bostrom, Ch., Bouma, T.J., Krause-Jensen, D., Unsworth, R.K.F. (2017). The fundamental role of ecological feedback mechanisms for the adaptive management of seagrass ecosystems – a review. *Biological Reviews*, 92 (3). <u>https://doi.org/10.1111/brv.12231</u>.

McDonald, A.M., Christiaen, B., Major, K.M., Cebrian, J. (2020). The influence of seagrass donor source on small-scale transplant resilience. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems. https://doi.org/10.1002/aqc.3283. Molina-Hernández, A.L., 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. <u>https://doi.org/10.3354/meps11068</u>.

Mourato, C.V., Padrao, N., Serrao, E.A., Paulo, D. (2023). Less is More: Seagrass Restoration Success Using Less Vegetation per Area. *Sustainability* 15: 12937. https://doi.org/ <u>10.3390/su151712937</u>.

Núñez-Morales, N.D. (2021). Cartografía y monitoreo de cobertura bentónica arrecifal mediante sensores remotos emergentes. Universidad Nacional Autónoma de México.

Paoli, H., van der Heide, T., van den Berg, A., Silliman, B.R., van de Koppel, J. (2017). Behavioral self-organization underlies the resilience of a coastal ecosystem. *PNAS*, 114 (30): 8035-8040. https://doi.org/10.1073/pnas.1619203114.

Ochoa, R.T. (2013). Hidrología hidráulica y socavación en puentes. Ecoe Ediciones. Technology & Engineering.

Paulo, D., Cunha, A.H., Boavida, J., Serrao, E.A., Goncalves, E.J., Fonseca, M. (2019). Open coast seagrass restoration. Can we do it? Large scale seagrass transplants. *Frontiers in Marine Science*, 6(52). <u>https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00052</u>.

R Core Team. (2024). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <u>https://www.R-project.org.</u>

Rehlmeyer, K., Franken, O., Van Der Heide, T., Holthuijsen, S.J., Meijer, K.J., Olff, H., Lengkeek,
W., Didderen, K., Govers, L.L. (2024). Reintroduction of self-facilitating feedbacks could advance
subtidal eelgrass (*Zostera marina*) restoration in the Dutch Wadden Sea. *Frontiers in Marine Science*,
11: 1253067. https://doi.org/ 10.3389/fmars.2024.1253067.

Rioja-Nieto, R., Garza-Pérez, R., Álvarez-Filip, L., Mariño-Tapia, I., Enríquez, C. (2018). "The Mexican Caribbean: From Xcalak to Holbox," in *World seas: An environmental evaluation volume I: Europe, the americas and West Africa*. Ed. Sheppard C. (London: Elsevier), 637–653. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-805068-2.00033-4.

Rodríguez-Martínez, R.E., Ruíz-Rentería, F., van Tussenbroek, B., Barba-Santos, G., Escalante-Mancera, E., Jordán-Garza, G. (2010). Environmental state and tendencies of the Puerto Morelos CARICOMP site, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 58: 23–43. https://doi.org/10.15517/rbt.v58i0.20039.

Rutten, J., Arraiga, J., Montoya, L.D., Mariño-Tapia, I.J., Escalante-Mencera, E., Mendoza, E.T., van Tussenbroek, B.I., Appendini, C.M. (2021). Beaching and natural removal dynamics of pelagic *Sargassum* in a fringing-reef lagoon. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 126 (11), 1-16. https://doi.org/10.1029/2021JCO17636.

Saito, Y., Atobe, S. (1970). "Phytosociological study of intertidal marine algae I. Usujiri Benten-Jima, Hokkaido". Bulletin of the Faculty of Fisheries, Hokkaido University 21: 37-69.

SAMMO. (2024). Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Servicio Académico de Monitoreo Meteorológico y Oceanográfico, Puerto Morelos Q. Roo México. <u>http://www.sammo.icmyl.unam.mx</u>.

Schlacher, T. A., Dugan, J., Schoeman, D. S., Lastra, M., Jones, A., Scapini, F., McLachlan, A. (2008). Sandy beach ecosystems: Key features, sampling issues, management challenges, and climate change impacts. *Marine Ecology*, *29*(Suppl 1), 70–90. http://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2007.00204.x. Short, F.T., Davis, R.C., Kopp, B.S., Short, C.A., Burdick, D.M. (2002). Site-selection model for optimal transplantation of eelgrass *Zostera marina* in the northeastern US. *Marine Ecology Progress Series*, 227: 253–267. https://doi.org/10.3354/meps227253.

Sivapriya, V., Radhakrishnan, K., Hussain, S.M. (2022). Benthos and its interaction with marine and estuarine ecosystem. *Ecology and Biodiversity of Benthos*, 315-336. https://doi.org/ <u>10.1016/B978-0-</u><u>12-821161-8.00008-8</u>.

Temmink, R.J.M., Christianen, M.J.A., Fivash, G.S., Angelini, C., Boström, C., Didderen, K., Engel, S.M., Esteban, N., Gaeckle, J.L., Gagnon, K., Govers, L.L., Infantes, E., van Katwijk, M.M., Kipson, S., Lamers, L.P.M., Lengkeek, W., Silliman, B.R., van Tussenbroek, B.I., Unsworth, R.K.F., Yaakub, S.M., Bouma, T.J., van der Heide, T. (2020). Mimicry of emergent traits amplifies coastal restoration success. *Nature Communications*, 11: 3668. https://doi.org/10.1038/s41467-020-17452-6.

Unsworth, R.K.F., McKenzie, L.J., Collier, C.J., Cullen-Unsworth, L.C., Duarte, C.M., Eklof, J.S., Jarvis, J.C., Jones, B.L., Nordlund, L.M. (2019). Global challenges for seagrass conservation. *Ambio*, 48: 801-815. https://doi.org/10.1007/s13280-019-01183-y.

Valdéz, S.R., Zhang, Y.S., van der Heide, T., Vanderklift, M.A., Tanquinio, F., Orth, R.J., Silliman,
B.R. (2020). Positive Ecological Interactions and the Success of Seagrass Restoration. *Frontiers in Marine Science*, 7: 1-11. <u>https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00091</u>.

Van der Heide, T., Bouma, T. J., van Nes, E.H., van de Koppel, J., Scheffer, M., Roelofs, J. G. M., van Katwijk, M. M., Smolders, A. J. P. (2010). Spatial self-organized patterning in seagrasses along a depth gradient of an intertidal ecosystem. *Ecology*, 91(2): 362-369. <u>https://doi.org/10.1890/081567.1</u>.

Van der Heide, T., Temmink, R.J.M., Fivash, G.S., Bouma, T.J., Bostrom, C., Didderen, K., Esteban, N., Gaeckle, J., Gagnon, K., Infantes, E., van de Koppel, J., Lengkeek, W., Unsworth, R., Christianen,

M.J.A. (2021). Coastal restoration success via emergent trait-mimicry is context dependent. *Biological Conservation*, 264: 109373. https://doi.org/ <u>10.1016/j.biocon.2021.109373</u>.

Van Katwijk, M.M., Bos, A.R., de Jonge, V.N., Hanssen, L.S.A.M., Hermus, D.C.R., de Jong, D.J. (2009). Guidelines for seagrass restoration: importance of habitat selection and donor population, spreading of risks, and ecosystem engineering effects. *Marine Pollution Bulletin*, 58: 179–188. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2008.09.028.

Van Katwijk, M.M., Thorhaug, A., Marbá, 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, Sh., Kiswara, W., Komatsu, T., Lardicci, C., Lee, K., Meinesz, A., Nakaoka, M., O'Brien,
K.R., Paling, E.I., Pickerell, Ch., Ransijn, A.M.A., Verduin, J.J. (2016). Global analysis of seagrass
restoration: the importance of large-scale planting. *Journal of Applied Ecology*, 53: 567-578.
https://doi.org/10.1111/1365-2664.12679.

Van Tussenbroek, B.I., Guadalupe, M., Santos, B., Gonzálo, J., Wong, R., Kornelis Van Dijk, J., Waycott, M. (2010). Aguide to the tropical seagrasses of the western Atlantic. En Universidad Nacional Autónoma de México. Del Coyoacá, México. https://www.seagrassrestorationnow.com/docs/vanTussenbroeketal2020CaribbeanSeagrassGuide.pdf

Van Tussenbroek, B.I. (2011). Dynamics of seagrasses and associated algae in coral reef lagoons. *Hidrobiológica*, 21(3): 293-310.

Van Tussenbroek, B.I., Corte´s, J., Collin, R., Fonseca, A.C., Gayle, P.M.H., et al. (2014). Caribbean-Wide, Long-Term Study of Seagrass Beds Reveals Local Variations, Shifts in Community Structure and Occasional Collapse. *PLoS ONE*, 9(3): e90600. <u>https://doi.org/10.1371/journal.pone.0090600</u>. Van Tussenbroek, B.I., Hernández-Arana, H.A., Rodríguez-Martínez, R.E., Espinoza-Avalos, J., Canizales-Flores, H.M., González-Godoy, C.E., Barbara-Santos, M.G., Vega-Zepeda, A., Collado-Vides, L. (2017). Severe impacts of brown tides caused by Sargassum spp. on near-shore Caribbean seagrass communities. *Marine Pollution Bulletin*, 272: 281. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.03.032.

Verduin, J.J., Paling, E.I., van Keulen, M. y Rivers, L.E. (2012). Recovery of donor meadows of Posidonia sinuosa and Posidonia australis contributes to sustainable seagrass transplantation. *International Journal of Ecology*, 2012: 5. https://doi.org/ 10.1155/2012/937053.

Wang, M., Hu, Ch., Barnes, B.B., Mitchun, G., Lapointe, B.E., Montoya, J.P. (2019). The great Atlantic *Sargassum* belt. *Science*, 365(6448): 83-87. https://doi.org/ 10.1126/science.aaw7912.

Waycott, M., Duarte, C.M., Carruthers, T.J.B., Orth, R.J., Dennison, W.C., Olyarnik, S. et al. (2009). Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106: 12377-12381. https://doi.org/10.1073/pnas.0905620106.

Wegoro, J., Pamba, S., George, R., Shaghude, Y., Hollander, J., Lugendo, B. (2022). Seagrass restoration in a high-energy environment in the Western Indian Ocean. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 278: 108119. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2022.108119.

Zabarte-Maeztu, I., Matheson, F.E., Manley-Harris, M., Davies-Colley, R.J., Hawes, I. (2021). Fine sediment effects on seagrasses: A global review, quantitative syinthesis and multi-stressor model. *Marine Environmental Research*, 171, 105480. https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2021.105480.

Zhang, Y.H., Li, C., Zhao, J.S., Li, W.T., Zhang, P.D. (2021). Seagrass resilience: where and howtocollect donor plants for ecological restoration of eelgrass *Zostera marina*. *Ecological Engineering*, 158:106029. https://doi.org/10. 1016/j.ecoleng.2020.106029.