

**Análisis de la productividad de *Thalassia testudinum*
Banks ex Koenig y su relación con los factores
ambientales de la Reserva de la Biósfera Los Petenes,
Campeche.**

Tesis que presenta

Angélica Itai Mijangos Hernández

Para obtener el grado de

Maestro en Ciencias (Energía y Medio Ambiente)



**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA
UNIDAD IZTAPALAPA**

**CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
POSGRADO EN ENERGÍA Y MEDIO AMBIENTE**

**Análisis de la productividad de *Thalassia testudinum* Banks ex Koenig
y su relación con los factores ambientales de la Reserva de la Biósfera
Los Petenes, Campeche.**

TESIS

**Que para obtener el grado de
MAESTRO EN CIENCIAS
(ENERGÍA Y MEDIO AMBIENTE)**

PRESENTA:

Angélica Itai Mijangos Hernández

Directora:

Dra. Margarita E. Gallegos Martínez

Asesor:

Dr. Héctor Ocampo Alvarez

Ciudad de México, 11 de Julio 2018

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT; Becario 739594) por el apoyo económico recibido para la realización de la maestría en Energía y Medio Ambiente.

Al Consorcio de Investigación del Golfo de México (CIGOM) como parte del proyecto: “Estado de salud, conservación y vulnerabilidad de los ecosistemas de pastos marinos del litoral del Golfo de México” (Fondo SENER-CONACyT Hidrocarburos Proyecto No: 201441).

A la Dra. Margarita Gallegos por compartir sus conocimientos académicos, por su apoyo y dirección, y por enseñarme el mundo de los pastos marinos.

Al Dr. Héctor Ocampo por adentrarme en la fisiología fotosintética de los pastos marinos, por el tiempo invertido, consejos y revisiones para llevar a buen término este trabajo.

Al M. en C. Sergio Fuentes por todo su apoyo tanto en campo como en el escrito. Por la atención dedicado a este trabajo y las contribuciones que hizo en el mismo.

A la Dra. Elena Solana por el tiempo invertido y hacer comentarios tan precisos para mejorar esta tesis.

A la Dra. Paty Romero por su ayuda y observaciones hacia este trabajo.

Al laboratorio de pastos marinos por el apoyo con la colecta de datos y muestras de campo, así como en el análisis fotosintético y de nutrientes. En especial a Guille por enseñarme las técnicas de laboratorio para analizar las características demográficas de *Thalassia testudinum*; y a Ivanhoe por su ayuda con los análisis estadísticos, consejos y comentarios que ayudaron a complementar este trabajo.

A Marco por su ayuda en la elaboración de los mapas para los análisis.

A Laura por su ayuda con la edición de imágenes y gráficas.

Agradecimientos personales

A mis padres por sus apapachos, consejos y regaños, por ayudarme en los momentos más difíciles, por apoyarme en todo, por forzarme siempre a dar lo mejor de mí y ser una mejor persona. Los amo.

A mis hermanos por ser mis cómplices, mejores amigos y compañeros de vida. Por siempre escucharme, regañarme y aconsejarme, por estar siempre a mi lado. Los adoro.

A mis sobrinos por darle luz a mi vida y contagiarme con su alegría.

A mi familia por todo su apoyo, cariño, regaños y consejos.

A Diana, Karen, Laura, Betty, Adri, Ili y Marco por estos dos años y medio juntos. Por las pláticas, risas, lágrimas y peleas. Por compartir su vida conmigo y mis locuras.

A Ale por sus consejos, por alentarme a ser paciente y dar mi mayor esfuerzo para terminar la maestría.

Dedicatoria

A Freddy† por estar en mis mejores recuerdos de la infancia, por que gracias a ti me encantan los fuegos artificiales. Por enseñarme que cantando se puede liberar el alma y por mostrarme que con una sonrisa se puede cambiar el mundo. Gracias por ser un hermano para mi. Nunca te olvidaré.

*No se puede amar lo que no se conoce,
ni defender lo que no se ama.*
Anónimo

Comité Tutorial

Directora:

Dra. Margarita Elizabeth Gallegos Martínez. Departamento de Hidrobiología.
División de Ciencias Biológicas y de la Salud. Universidad Autónoma Metropolitana
Unidad Iztapalapa.

Asesor:

Dr. Héctor Ocampo Alvarez. Departamento de Ecología. Centro Universitario de
Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Universidad de Guadalajara.

El jurado designado por la
Comisión Académica del Posgrado en Energía y Medio Ambiente
de la Unidad Iztapalapa, aprobó la tesis que presentó
ANGÉLICA ITAI MIJANGOS HERNÁNDEZ

El día 11 de Julio del año 2018

Miembros del Jurado



Dra. Elena Solana Arellano

Presidente



Dra. Patricia Ramírez Romero

Secretario



M. en C. Sergio Armando Fuentes Agueda

Vocal

ÍNDICE

| | |
|---|----|
| RESUMEN..... | 1 |
| ABSTRACT | 2 |
| I. INTRODUCCIÓN | 3 |
| 1.1 Generalidades los pastos marinos | 3 |
| 1.1.1 Thalassia testudinum..... | 4 |
| 1.2 Eficiencia cuántica máxima | 6 |
| 1.3 Productividad de los pastos marinos..... | 8 |
| 1.3.1 Demografía de los pastos marinos | 9 |
| II. ANTECEDENTES | 11 |
| III. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN | 16 |
| IV. OBJETIVOS..... | 16 |
| 4.1 Objetivo general..... | 16 |
| 4.2 Objetivos particulares | 16 |
| V. ÁREA DE ESTUDIO | 17 |
| VI. MÉTODOS..... | 20 |
| 6.1 Muestreo | 20 |
| 6.2 Análisis de laboratorio | 22 |
| 6.2.1 Concentración de nutrientes..... | 22 |
| 6.2.2 Estado de salud de Thalassia testudinum medido como la eficiencia cuántica máxima del fotosistema II (Fv/Fm) | 22 |
| 6.2.3 Productividad primaria de Thalassia testudinum a partir del método de reconstrucción de la edad | 23 |
| 6.3 Análisis de datos | 24 |
| VII. RESULTADOS Y DISCUSIONES..... | 26 |
| 7.1 Caracterización ambiental..... | 26 |
| 7.1.1 Variación espacial y temporal..... | 31 |
| 7.2 Estado de salud de la pradera..... | 36 |

| | |
|--|----|
| 7.3 Características de la población..... | 40 |
| 7.4 Dinámica de la población | 43 |
| 7.4.1 Distribuciones de edad..... | 46 |
| 7.4.2 Tasas de crecimiento..... | 49 |
| 7.5 Análisis de las características demográficas en función de las variables ambientales | 53 |
| CONCLUSIONES..... | 62 |
| REFERENCIAS | 63 |

ÍNDICE DE TABLAS

| | |
|--|----|
| Tabla 1. Criterios para la selección de las variables del ACP (Tabachnick y Fidell, 2014). | 25 |
| Tabla 2. Promedio (\pm D.E.) de las variables ambientales de la RBLP en las tres temporadas de muestreo..... | 27 |
| Tabla 3. Matriz de carga de los factores principales para la temporada de secas en la RBLP. | 31 |
| Tabla 4. Matriz de carga de los factores principales para la temporada de lluvias en la RBLP. | 32 |
| Tabla 5. Matriz de carga de los factores principales para la temporada de nortes en la RBLP. | 33 |
| Tabla 6. Promedio (\pm D.E.) de las variables ambientales en cada una de las zonas establecidas en la RBLP para la temporada de secas. | 34 |
| Tabla 7. Promedio (\pm D.E.) de las variables ambientales en cada una de las zonas establecidas en la RBLP para la temporada de lluvias. | 35 |
| Tabla 8. Promedio (\pm D.E.) de las variables ambientales en cada una de las zonas establecidas en la RBLP para la temporada de nortes. | 36 |
| Tabla 9. Estado de salud de <i>Thalassia testudinum</i> medido como la eficiencia cuántica del fotosistema II (Fv/Fm) en las estaciones de la RBLP durante un ciclo anual. | 38 |
| Tabla 10. Promedio (\pm D.E.) de las características poblacionales de <i>Thalassia testudinum</i> en cada una de las estaciones de la RBLP. | 41 |
| Tabla 11. Floración de <i>Thalassia testudinum</i> en cada una de las estaciones de la RBLP... | 44 |
| Tabla 12. Productividad de <i>Thalassia testudinum</i> en cada una de las estaciones de la RBLP. | 45 |
| Tabla 13. Número de internodos de rizoma y longitud de rizoma entre vástagos de <i>Thalassia testudinum</i> para cada una de las estaciones de la RBLP..... | 50 |

| | |
|---|----|
| Tabla 14. Tasa de crecimiento vertical de <i>Thalassia testudinum</i> para cada una de las estaciones de la RBLP. | 52 |
| Tabla 15. Matriz de carga de los factores principales para los parámetros demográficos de <i>Thalassia testudinum</i> en la RBLP. | 53 |
| Tabla 16. Promedio (\pm D.E.) de cada una de las zonas establecidas para las características demográficas de <i>Thalassia testudinum</i> en la RBLP. | 56 |
| Tabla 17. Matriz de carga de los factores principales de las variables ambientales, estado de salud y demografía de <i>Thalassia testudinum</i> en la RBLP. | 57 |

INDICE DE FIGURAS

| | |
|---|----|
| Figura 1. Morfología general de los pastos marinos (Modificado de Duarte <i>et al.</i> , 1994). .. | 4 |
| Figura 2. Estructura de la membrana tilacoidal (Tomado de Khan, 2018). | 7 |
| Figura 3. Distribución de los pastos marinos en el Golfo de México (Gallegos <i>et al.</i> , 2017). | 12 |
| Figura 4. Ubicación y delimitación de la Reserva de la Biósfera de Los Petenes dentro del Golfo de México. | 17 |
| Figura 5. Precipitación (mm) y temperatura (°C) promedio mensual de la RBLP durante el 2001-2017 (CONAGUA, 2017). | 19 |
| Figura 6. Ubicación geográfica de los sitios de muestreo dentro de la Reserva de la Biósfera de Los Petenes. Donde: A indica los sitios cercanos a la costa (0.5 km); B son los sitios medianamente alejados de la costa (4 km) y C son los sitios externos (11 km). | 20 |
| Figura 7. Profundidad promedio (\pm D.E.) en los transectos paralelos a la costa de la RBLP en las tres temporadas de muestreo. | 26 |
| Figura 8. Temperatura promedio (\pm D.E.) en los transectos paralelos a la costa de la RBLP en las temporadas de secas (A) y lluvias (B). | 28 |
| Figura 9. Salinidad promedio (\pm D.E.) en los transectos paralelos a la costa de la RBLP en la temporada de Nortes. | 29 |
| Figura 10. Análisis de componentes principales para la temporada de secas (A), lluvias (B) y nortes (C) de la RBLP. | 33 |
| Figura 11. Clúster de las estaciones y mapa de zonación de la RBLP para la temporada de secas. | 34 |
| Figura 12. Clúster de las estaciones y mapa de zonación de la RBLP para la temporada de lluvias. | 35 |
| Figura 13. Clúster de las estaciones y mapa de zonación de la RBLP para la temporada de nortes. | 36 |

| | |
|--|----|
| Figura 14. Fv/Fm promedio (\pm D.E.) en los transectos paralelos a la costa de la RBLP en las tres temporadas de muestreo. | 39 |
| Figura 15. Estructura de edades de <i>Thalassia testudinum</i> de la RBLP. | 47 |
| Figura 16. Estructura de edades de <i>Thalassia testudinum</i> en cada una de las estaciones de la RBLP. | 48 |
| Figura 17. Tasa de crecimiento vertical de <i>Thalassia testudinum</i> de la RBLP. | 51 |
| Figura 18. Análisis de componentes principales de las características demográficas de <i>Thalassia testudinum</i> de la RBLP. | 54 |
| Figura 19. Clúster de las estaciones y mapa de zonación de las características demográficas de <i>Thalassia testudinum</i> de la RBLP. | 55 |
| Figura 20. Análisis de componentes principales de las variables ambientales, estado de salud y demografía de <i>Thalassia testudinum</i> de la RBLP. | 58 |

RESUMEN

Los pastos marinos son angiospermas que conforman el único grupo de plantas vasculares con características morfológicas y fisiológicas necesarias para realizar todo su ciclo de vida completamente sumergidas en agua de mar. Estos ecosistemas cumplen una gran variedad de funciones ecológicas entre las que destacan las interacciones con arrecifes de coral y manglares que modifican el ambiente hidrodinámico, producción de fuentes directas e indirectas de alimentación, estabilización de nutrientes, producción y estabilización de sedimentos y alta productividad primaria. El objetivo de este trabajo fue determinar la productividad primaria de *Thalassia testudinum* de la Reserva de la Biósfera Los Petenes Campeche e identificar los factores ambientales que intervienen en el proceso. Para ello se determinaron las condiciones ambientales de la reserva durante un ciclo anual y se caracterizó el estado de salud de *T. testudinum* a partir de la eficiencia cuántica máxima. Mientras que la productividad de esta especie se estimó a partir del método de reconstrucción de la edad. Por último se identificaron los factores ambientales que influyeron en ella. Se encontró que *T. testudinum* tiene F_v/F_m promedio de 0.75 ± 0.03 lo que indica plantas sanas no estresadas, lo cual se ve reflejado en su biomasa total con un promedio de $1,519.28 \text{ gPS/m}^2$, porcentaje de floración del 22% y productividad de 25.84 hojas al año. La mayor productividad se presentó en las estaciones A2, A3, A4 y B1, cuya zona se caracteriza por ser somera, de temperaturas altas, menor salinidad y mayor concentración de nutrientes, principalmente $PT_{\text{intersticial}}$. Asimismo, la RBLP presenta las condiciones ambientales óptimas para el crecimiento de la especie de estudio lo cual se ve reflejado en su alta productividad al compararla con otros estudios. Los pastos marinos son excelentes indicadores de los ecosistemas marinos, es por ello que el monitoreo de los mismos es de vital importancia para conocer la calidad del ambiente y de esta manera establecer propuestas de manejo, restauración y conservación.

Palabras clave: pastos marinos, eficiencia cuántica máxima, productividad, demografía, variabilidad espacial, conservación.

ABSTRACT

Seagrasses are angiosperm that composes the only group of vascular plants with the morphological and physiological characteristics necessary to carry out their entire life cycle submerged in seawater. These ecosystems fulfill a wide variety of ecological functions, including interactions with coral reefs and mangroves that modify the hydrodynamics of the environment, production of direct and indirect sources of food, stabilization of nutrients, production and stabilization of sediments, and high primary productivity. The objective of this study was to determine the primary productivity of *Thalassia testudinum* in the Los Petenes Campeche Biosphere Reserve (RBLP by its initials in Spanish) and identify the environmental factors involved in the process. In order to do this, the environmental conditions of the reserve were observed over the course of one year and the health status of *T. testudinum* was characterized on the basis of maximum quantum yield. While the productivity was estimated by the reconstruction technique. Finally, the environmental factors that influenced it were identified. It was found that *T. testudinum* has an average Fv/Fm fluorescence measurement of 0.75 ± 0.03 that indicates healthy, non-stressed plants. This is also reflected in its average total biomass of 1,519.28 gPS/m², with 22% in flower and productivity of 25.84 leaves per year per plant. The highest productivity was presented in stations A2, A3, A4 and B1, whose zone is characterized by being shallow, high temperatures, lower salinity and higher concentration of nutrients, mainly PT_{porewater}. Likewise, the RBLP has optimal environmental conditions for growth of the species under study, which is reflected in its high productivity when compared with other studies in the Gulf of Mexico and Yucatan peninsula. Seagrasses are excellent indicators of the health of marine ecosystems, which is why monitoring them is of vital importance to know the status of the environment and thus establish proposals for management, restoration and conservation.

Keywords: seagrasses, maximum quantum yield, productivity, demography, spatial variability, conservation.

I. INTRODUCCIÓN

1.1 Generalidades los pastos marinos

Las praderas de pastos marinos son ecosistemas dominados por angiospermas que conforman el único grupo de plantas vasculares con características morfológicas y fisiológicas necesarias para realizar todo su ciclo de vida completamente sumergidas en agua de mar (Gallegos, 2010a). Son plantas modulares compuestas por unidades, llamadas rametos, que se forman por crecimiento clonal. Cada rameto está compuesto por una serie de módulos conformados por: el rizoma horizontal, el rizoma vertical (también llamado vástago), hojas asociadas al rizoma vertical y un sistema de raíces (Hemminga y Duarte, 2008). La estructura foliar se desarrolla sobre el sustrato, mientras que las raíces y los rizomas se encuentran enterrados en el suelo, dando anclaje y soporte a la planta (Kuo y Hartog, 2006; Fig. 1). Además de la reproducción vegetativa, los pastos marinos pueden reproducirse de manera sexual a partir de la producción de flores, en su mayoría dioicas (van Tussenbroek *et al.*, 2010). La floración generalmente está controlada por la temperatura (Hemminga y Duarte, 2008), sin embargo es un evento poco frecuente en casi todas las especies ya que menos del 10% de los vástagos florece una vez al año, de manera que muchos no producen flores durante su vida (Gallegos *et al.*, 1992). Mientras que algunas especies pueden florecer solamente una vez a lo largo de toda su vida otras pueden hacerlo en más de una ocasión (Hemminga y Duarte, 2008).

Los pastos marinos pertenecen a un grupo taxonómico poco diverso (<60 especies, Orth *et al.*, 2006) agrupados en 5 familias, 13 géneros (Short *et al.*, 2001) y 49 especies (Romeu, 1996). Presentan una amplia distribución mundial, ya que cubren extensas áreas de la zona costera en regiones tropicales y templadas (den Hartog, 1970). En México se han registrado siete géneros y diez especies: *Halodule wrightii* (Asch.), *Halodule beaudettei* (Hartog), *Phyllospadix scouleri* (W.J. Hooker), *Phyllospadix torreyi* (S. Watson), *Ruppia marítima* (L.), *Zostera marina* (L.), *Halophila decipiens* (Ostenf.), *Halophila engelmanni* (Asch.), *Syringodium filiforme* (Kütz.) y *Thalassia testudinum* (Banks ex Koenig) (López-Calderón *et al.*, 2010). La distribución de las distintas especies está determinada por: parámetros físicos que regulan la actividad fisiológica de los pastos marinos como la

temperatura, salinidad, movimiento de las olas, corrientes marinas, profundidad, sustrato y duración del día; los fenómenos naturales que limitan la actividad fotosintética de las plantas son la luz, nutrientes, epífitas y enfermedades; y factores antropogénicos que modifican la disponibilidad de recursos para las plantas como el exceso de nutrientes y sedimentos (Short *et al.*, 2001; Hemminga y Duarte, 2008).

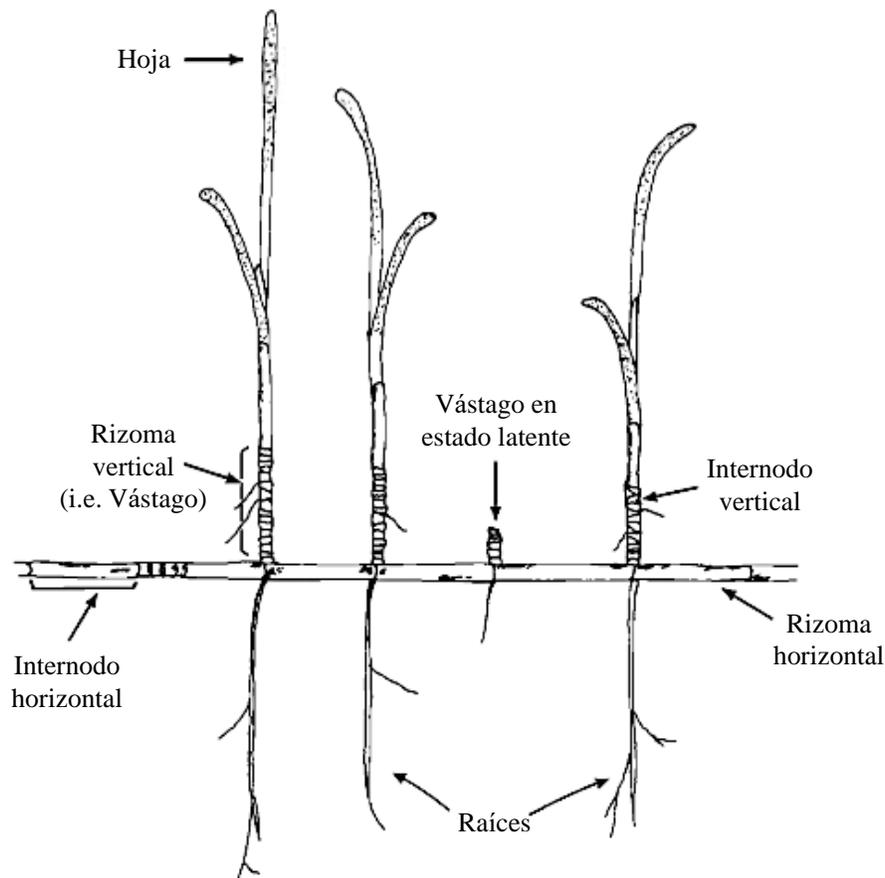


Figura 1. Morfología general de los pastos marinos (Modificado de Duarte *et al.*, 1994).

1.1.1 *Thalassia testudinum*

El género *Thalassia* está conformado por dos especies: *T. testudinum* y *T. hemprichii* (Enherberg) (den Hartog, 1970). Se distribuye en los trópicos y subtrópicos; *T. testudinum* se encuentra entre 9°S y 32°N mientras que *T. hemprichii* se ubica entre 28°S y 32°N (Spalding *et al.*, 2003). De acuerdo con van Tussenbroek *et al.* (2006), esta distribución está altamente determinada por la radiación, mientras que la distribución regional está

determinada por la temperatura, salinidad, atenuación de la luz, composición de los sedimentos y profundidad de los mismos.

T. testudinum se encuentra desde la zona intermareal hasta profundidades de 15 m (van Tussenbroek *et al.*, 2010), y se requiere que los sedimentos tengan profundidades de 25 a 50 cm para lograr su crecimiento (Zieman, 1974). Sus hojas tienen forma de cinta con longitudes de 10 a 80 cm de largo y 0.5 a 2 cm de ancho. Mientras que los rizomas son gruesos, lignificados con múltiples escamas que terminan en ápice (van Tussenbroek *et al.*, 2010). Los meristemos del ápice horizontal forman las escamas y raíces, y los meristemos del ápice vertical forman las hojas y flores (van Tussenbroek *et al.*, 2006). La floración ocurre de marzo a mayo y la formación de frutos se da en los meses de junio a septiembre; los frutos se desprenden y flotan en la superficie para ser dispersados a largas distancias (van Tussenbroek *et al.*, 2010).

T. testudinum se caracteriza por ser dominante en las praderas de pastos marinos, puede ser encontrada en lagunas marinas o en estuarios costeros, a menudo bordeada por manglares o arrecifes de coral y es común encontrar interacciones entre esos ecosistemas (Hogarth, 2007). Estas interacciones incluyen modificaciones en el ambiente hidrodinámico, ya que disminuyen el movimiento del agua a menor escala lo que permite la estabilización de los sedimentos, producción de sedimentos a partir de los organismos asociados a los pastos marinos, exportación de materia orgánica hacia el arrecife y movimientos migratorios de la fauna entre estos tres ecosistemas (Hemminga *et al.*, 1994b; Holmer *et al.*, 1999). Además de servir de refugio y áreas de desarrollo de peces juveniles e invertebrados, ser fuentes directas e indirectas de alimentación. Mejoran la calidad del agua al reducir las partículas del agua y absorber nutrientes disueltos; los rizomas y las raíces estabilizan los sedimentos y previenen la resuspensión de las partículas (Hemminga y Duarte, 2008). Así mismo, las hojas de los pastos marinos proveen un sustrato para una gran variedad de algas epífitas, de las cuales, las algas calcificadas contribuyen a la acumulación de la sedimentación a través de la producción de carbonato de calcio (Borowitzka *et al.*, 2006; van Tussenbroek *et al.*, 2006).

1.2 Eficiencia cuántica máxima

Al ser organismos fotosintéticos, los pastos marinos desempeñan la función esencial de transformar la energía de la luz en energía química mediante el proceso de fotosíntesis. La energía que es utilizada para la fotosíntesis es absorbida de la luz del sol por pigmentos encontrados dentro de la membrana interna de los cloroplastos de las plantas (Valiela, 1995). La fotosíntesis comprende dos reacciones: la reacción luminosa y la reacción oscura, en la primera se realiza la transducción de la energía y en la segunda la reducción y fijación del CO₂ (Raven *et al.*, 2005). La absorción de luz y todas las reacciones luminosas se producen dentro de las membranas tilacoidales (espacio intermembranal) o sobre ellas. La conformación, proporción y arreglo de los pigmentos de captación de la luz en la membrana tilacoidal, junto con sus proteínas asociadas, están organizados en fotosistemas bien definidos (Mathews *et al.*, 2006). Los fotosistemas son unidades estructurales dedicadas a la tarea de absorber fotones de luz y recuperar parte de su energía en forma química (Fig. 2). El fotosistema II (PSII) extrae los electrones del agua y los transfiere al fotosistema I (PSI), el agua es usada como donador de electrones que induce una separación de cargas en el PSII, con la liberación de O₂ como bioproducto (Lambers *et al.*, 2008).

Los dos fotosistemas transportan protones desde el estroma a la luz tilacoidal, y la fuerza protón-motriz resultante impulsa el proceso de síntesis del ATP¹. El PSI recibe los electrones del PSII y los transfiere al NADP⁺ para formar NADPH² (Alberts *et al.*, 2002). Las reacciones de fijación del carbono ocurren en el estroma del cloroplasto e implican la reducción y fijación de CO₂ a moléculas orgánicas a partir del uso de los subproductos de las reacciones luminosas (Lambers *et al.*, 2008). La fijación del CO₂ se realiza mediante la adición de un CO₂ a una molécula aceptora (ribulosa-1,5-bisfosfato) y el paso de la molécula a través de una serie cíclica de reacciones denominadas ciclo de Calvin, el cual da lugar a la formación de hexosas y la regeneración de la ribulosa-1,5-bisfosfato (Mathews *et al.*, 2006).

¹ El adenosín 5 trifosfato (ATP) es el principal transportador de energía química en las células, además de desempeñar un papel importante en la síntesis y transporte de macromoléculas (Alberts *et al.*, 2002).

² La nicotinamida adenina dinucleótido fosfato en su forma reducida (NADPH) es una coenzima esencial en procesos de biosíntesis celular (Alberts *et al.*, 2002).

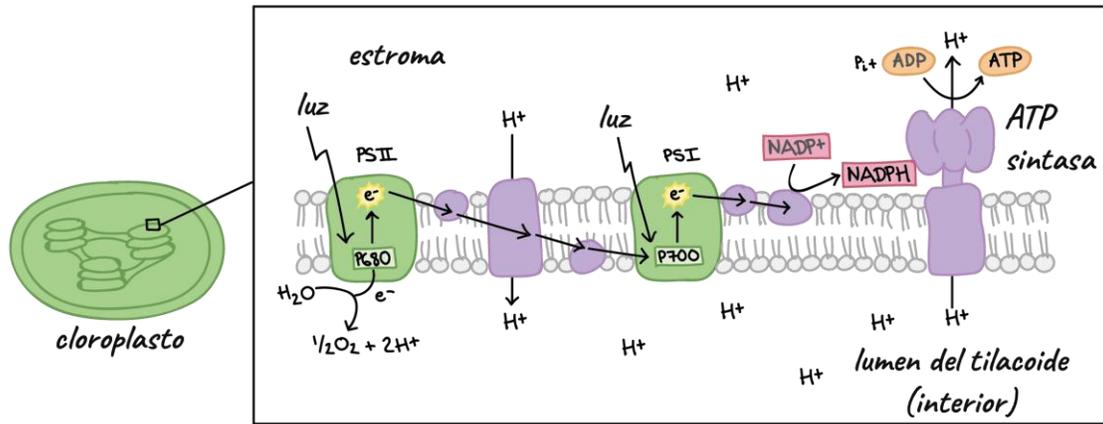


Figura 2. Estructura de la membrana tilacoidal (Tomado de Khan, 2018).

La energía lumínica absorbida por los pigmentos fotosintéticos puede ser utilizada en las reacciones fotoquímicas, ser re-emitida por la clorofila como fluorescencia o ser disipada térmicamente (Lambers *et al.*, 2008). Al igual que todas las angiospermas, los pastos marinos tienen la capacidad de modificar su aparato fotosintético para optimizar el uso de la luz disponible. La irradiancia es un factor ecológico importante del cual todas las plantas son dependientes, de manera que a bajas intensidades de luz las plantas pueden presentar estrés debido a que la irradiancia limita la fotosíntesis y por lo tanto la ganancia de carbono así como el crecimiento de la planta. Asimismo, altas intensidades de luz también pueden causar estrés, el exceso de luz, incrementa la probabilidad de formación de radicales libres y especies reactivas de oxígeno (ROS) que causan daño en el aparato fotosintético que se refleja en la disminución de la tasa fotosintética (fotoinhibición) (Lambers *et al.*, 2008). Los efectos del estrés sobre el rendimiento fotosintético se pueden cuantificar a partir de la medición de la cinética de fluorescencia de la clorofila *a* asociada con el PSII (Larkum *et al.*, 2006). Entre los parámetros que se pueden analizar se encuentra la eficiencia cuántica máxima (F_v/F_m) entendida como la razón entre el número de fotones emitidos y el número de fotones absorbidos (Jameson, 2014). A partir del F_v/F_m se puede obtener información inmediata del funcionamiento de los procesos fisiológicos de los pastos marinos (Enriquez y Borowitzka, 2010) y por lo tanto, conocer el estado de salud de los mismos antes de que se presenten cambios poblacionales. Las praderas marinas sufren año con año la disminución de su extensión y con ello disminuye también la productividad primaria, la diversidad de hábitats y la biodiversidad de organismos asociada a estas. Es por

ello que conocer los parámetros fotosintéticos que miden la condición del estado de salud de los pastos marinos, puede proporcionar una advertencia de estrés o daño antes de que ocurra una pérdida de la pradera y, a partir de ello, crear estrategias de mitigación para proteger y conservar estos ecosistemas.

1.3 Productividad de los pastos marinos

Los flujos de materia que existen entre los pastos marinos y su medio ambiente son componentes importantes del patrón general de la dinámica del carbono y nutrientes de estos ecosistemas (Hemminga y Duarte, 2008). La dinámica de estos elementos es impulsada por la productividad y la mineralización, estos procesos coinciden con la fijación y liberación de compuestos inorgánicos, respectivamente. Además de que los compuestos inorgánicos que se liberaron durante la mineralización pueden volver a capturarse para la producción de biomasa vegetal (Hemminga y Duarte, 2008). A este incremento de biomasa por unidad de tiempo se le conoce como productividad primaria. Se estima que la productividad promedio de las praderas marinas es de 1,012 gPS/m² (gramos de peso seco por metro cuadrado) al año (Duarte y Chiscano, 1999). Asimismo, el carbón en las praderas marinas se puede almacenar en la biomasa aérea (formando parte del tejido de la planta), en la biomasa subterránea (rizomas y raíces) y en los sedimentos; lo que convierte a estos ecosistemas en grandes reservorios de carbono, ya que almacenan el carbono 35 veces más rápido que los bosques tropicales y sus sedimentos jamás se verán saturados (McLeod *et al.*, 2011). La capacidad de captación y almacenamiento de este elemento varía de una especie a otra y en función de la densidad de la pradera (Comisión para la Cooperación Ambiental, 2016). Para *T. testudinum* se han reportado tasas de productividad de 5 gPS/m² de biomasa aérea al día (Duarte y Chiscano, 1999). Sin embargo, el tejido de las raíces y los rizomas puede representar entre el 15 y 50% de la productividad primaria de la planta (CCA, 2016). Aproximadamente el 15% del carbono almacenado en el océano es capturado gracias a los pastos marinos, aún cuando estos ecosistemas sólo ocupan el 0.2% de la superficie de los océanos (Kennedy y Bjork, 2009). Es por ello, que conocer la estructura y dinámica de los pastos marinos es de vital importancia en aspectos de manejo y conservación.

1.3.1 Demografía de los pastos marinos

El estudio de la dinámica de las praderas marinas incluye la descripción y cuantificación de los cambios demográficos como estructura de edades, vida media, esperanza de vida, sobrevivencia, entre otros (Solana-Arellano, 2004; Márquez, 2015). Una técnica para determinar la demografía en pastos marinos es a partir de las cicatrices foliares que presenta cada vástago, ya que permite asumir una periodicidad en la formación de una hoja nueva, a este intervalo de tiempo se le llama intervalo de plastocrono (I.P.; Patriquin, 1973; Duarte *et al.*, 1994). Al ser plantas rizomatosas con crecimiento continuo a partir de la iteración de sus módulos se pueden determinar las tasas de crecimiento de los rizomas tanto verticales como horizontales. Asimismo, la cercana relación entre el crecimiento de los internodos de rizoma y las hojas permite representar el ritmo de crecimiento interno de cada rameto dando como resultado la producción anual de hojas de la pradera (Duarte *et al.*, 1994). De igual manera, el método de reconstrucción basado en la determinación del I.P. permite estimar el reciclamiento foliar, reclutamiento de los vástagos, estructura de edades, que en conjunto con la biomasa y la densidad de vástagos se puede establecer la productividad de la pradera (Short y Duarte, 2001; Solana-Arellano, 2001).

La productividad primaria de los pastos marinos es un componente principal en la productividad primaria total de las praderas marinas y de los ecosistemas aledaños (Hemminga y Duarte, 2008), además de ser excelentes indicadores de salud de los mismos. Sin embargo, la disminución de la calidad del agua y biodiversidad, la eutrofización, la modificación de la línea de costa, la sobre explotación de los recursos costeros, el daño físico por la pesca de arrastre y anclaje, entre otros (Short *et al.*, 2001; Herrera-Silveira y Morales-Ojeda, 2009), han ocasionado la destrucción de aproximadamente el 29% de los pastos marinos (Macreadie *et al.*, 2013). Asimismo, se estima que anualmente se pierde el 7% de su cobertura como consecuencia de las actividades antropogénicas (Roca *et al.*, 2016), es por esto que este tipo de estudios es de gran importancia ecológica, sobre todo en zonas como la Reserva de la Biosfera Los Petenes (RBLP), que se caracteriza por conformar la pradera de pasto marino más grande y mejor conservada del país. Conocer la productividad primaria de la RBLP y los factores ambientales que la regulan es información que puede ser ampliamente utilizada para entender las relaciones ecológicas,

así como conocer el status de la reserva y de manera conjunta ayudará en la evaluación de los factores necesarios para el establecimiento de planes de manejo sustentable y conservación de estos ecosistemas.

II. ANTECEDENTES

La demografía, entendida como el estudio de los cambios dinámicos, densidades y distribuciones poblacionales, ha sido estudiada intensamente en plantas terrestres a partir de métodos reconstructivos (Solana-Arellano, 2001). Estos métodos han sido utilizados para diferentes tipos de plantas, incluyendo palmeras, manglares y pastos marinos (Short y Duarte, 2001). Estos últimos iniciaron con Petersen en 1913, al utilizar la secuencia de la longitud internodal de *Zostera marina* para calcular su productividad en agua danesas.

Uno de los principales temas en los estudios demográficos es la relación entre el crecimiento y la edad, por ello, los análisis de la estructura de edades para inferir las tasas de crecimiento poblacional han sido aplicadas en los pastos marinos usando técnicas reconstructivas (Duarte *et al.*, 1994). Existen varias técnicas que se han derivado del Intervalo de Plastocrono, definido por Patriquin (1973) como la diferencia en edad entre dos hojas sucesivas. Por consiguiente, en los pastos marinos, al ser plantas modulares con continua producción y pérdida de módulos, se puede analizar el continuo recambio de módulos, lo que representa la base para las técnicas en el cálculo de la producción y productividad de las praderas marinas (Duarte *et al.*, 1994). Asimismo, el crecimiento se puede medir a diferentes niveles: rizomas, individuo (rameto) o a nivel poblacional (Short y Duarte, 2001), y puede ser medido de manera directa a partir del marcado de hojas y rizomas; o indirectamente a partir del método de reconstrucción de la edad gracias a los patrones anatómicos de la planta y las cicatrices que dejan las hojas a lo largo de los rizomas (Short y Duarte, 2001). Determinar la edad de los módulos de los pastos marinos es una herramienta para reconstruir los componentes claves de la dinámica de los pastos marinos (crecimiento, dinámica de población, esfuerzo reproductivo y tasas de recuperación), así como procesos en la sedimentación del ambiente (Duarte *et al.*, 1994).

En México las praderas de pastos se distribuyen en estuarios, marismas, lagunas costeras y formas someras de la plataforma continental preferentemente en aguas poco turbulentas. En el Pacífico mexicano se encuentran distribuidas en Baja California, Baja California Sur, Sonora y Sinaloa; en el resto de los estados que colindan con el pacífico no hay registros de pastos marinos debido a que la plataforma continental está muy reducida y

no hay aguas someras (Riosmena y López-Calderón, s/f). En el Golfo de México es donde existe la mayor distribución de praderas marinas; en Tamaulipas, Veracruz, Tabasco, Campeche, Yucatán y Quintana Roo. La Península de Yucatán es la región con la mayor presencia, con una superficie de 5,911 km² (Onuf *et al.*, 2003; Fig. 3), cuya especie dominante es *Thalassia testudinum* (den Hartog, 1970; Patriquin, 1973). Por lo anterior, la Península de Yucatán es la zona en la que se han realizado la mayoría de los estudios sobre pastos marinos, específicamente sobre *T. testudinum*, su demografía y productividad, siendo Gallegos *et al.* (1993) los pioneros en analizar los aspectos demográficos de esta especie en el Caribe Mexicano. En dicho estudio, los autores reportaron la biomasa y dinámica de los vástagos y rizomas de *T. testudinum* con la finalidad de explicar el crecimiento del rizoma, en donde determinaron una productividad de 1,500 a 4,500 gPS/m² al año.

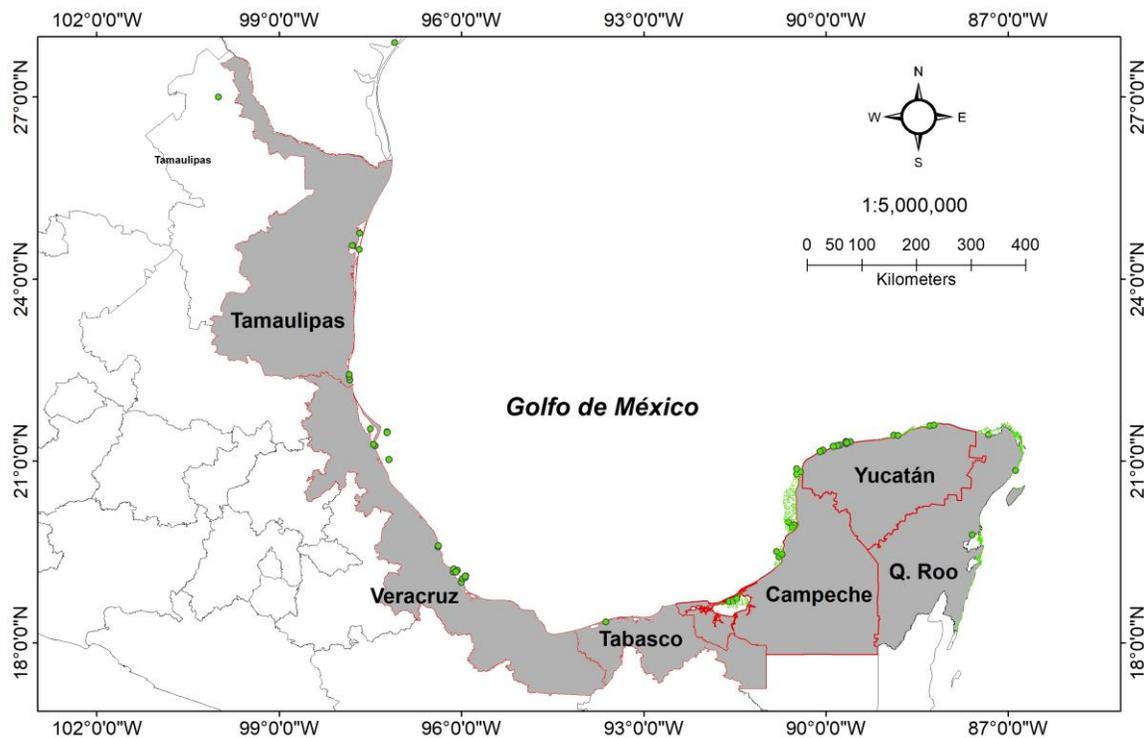


Figura 3. Distribución de los pastos marinos en el Golfo de México (Gallegos *et al.*, 2017).

Gallegos *et al.* (1994), realizaron un estudio sobre el crecimiento vertical de *T. testudinum* con el objetivo de explicar el crecimiento con respecto a la magnitud de las olas en el Caribe mexicano, así como su relación con la dinámica de los sedimentos. En

promedio, el crecimiento vertical fue de 0.17 a 12.75 mm al año, esta longitud mostró diferencias interanuales derivadas del huracán Gilberto. Así mismo, determinaron que la producción anual de hojas en el Caribe mexicano se encontró entre 14 y 19.

López (2012) determinó las características demográficas y productividad de *T. testudinum* en dos localidades de la Península de Yucatán: Champotón en el estado de Campeche y Celestún en Yucatán. En el primer sitio de estudio, *T. testudinum* presentó en promedio una biomasa total de 425.16 gPS/m², una densidad de vástagos de 425.47 vástagos/m² y una productividad de 21 hojas anuales. Mientras que en Celestún la biomasa total fue de 348.58 gPS/m², la densidad fue de 501.87 vástagos/m² y la productividad de 23 hojas anuales.

Márquez (2015) realizó un estudio en el Sistema Arrecifal Veracruzano para evaluar las condiciones ambientales en comunidades de pastos marinos con la finalidad de elaborar un plan de manejo con acciones para la conservación de la pradera marina. Para ello, determinó los atributos demográficos de las poblaciones de pastos marinos en el Arrecife Gallega, Isla Verde, Isla Sacrificios e Isla de En medio. En estos sitios la especie dominante fue *T. testudinum*, la cual presentó una biomasa aérea de 101 a 237.66 gPS/m², biomasa subterránea de 479.44 a 1343.55 gPS/m², densidad de vástagos de 1,174 a 1,489 vástagos/m² y una productividad de 18 a 21 hojas anuales en los cuatro sitios de estudio.

Fuentes (2015) realizó un estudio sobre las diferencias demográficas de la especie *Caulerpa paspaloides* van. *wudermannii* con respecto a la distancia al manglar en la Reserva de la Biósfera Los Petenes en Campeche, para ello determinó la cobertura de la vegetación acuática sumergida de la reserva, en la cual destacó la dominancia de *T. testudinum*. Analizó los cambios en la dinámica poblacional del alga y la comparó con las diferentes distancias al manglar. En dicho estudio concluyó que existe una estacionalidad en las poblaciones del género *Caulerpa*, además de una influencia del manglar sobre el crecimiento de las especies de estudio.

Ramírez (2017) describió la variabilidad morfológica, la producción foliar y las tasas de crecimiento de *T. testudinum* en el Caribe mexicano con la finalidad de evaluar el

impacto del desarrollo urbano y turístico de la zona costera. En este estudio se determinó una biomasa aérea promedio de 78.6 gPS/m² con un máximo de 128.7 gPS/m², una biomasa subterránea de 635.7 gPS/m² con un máximo de 900.7 gPS/m², densidad de vástagos de 807 vástagos/m² y una productividad de 21 a 31 hojas anuales.

Además de la disponibilidad de nutrientes, existen otros parámetros físico-químicos que en conjunto modifican la fisiología de la pradera marina; tal es el caso del pH. Invers *et al.* (1997), realizaron experimentos de laboratorio para medir la respuesta fotosintética de *Posidonia oceanica*, *Cymodosea nodosa* y *Zostera noltii*, en donde las primeras dos especies mostraron una disminución en sus tasas fotosintéticas con el aumento del pH, mientras que *Zostera noltii* mantuvo altas tasas fotosintéticas a pH de 8.8, mostrando una disminución en pH de 9.

Fourqurean *et al.* (2001), realizaron una descripción de los patrones espaciales y temporales de la productividad de la comunidad de pastos marinos en el sur de Florida. En dicho estudio determinaron que la especie dominante fue *T. testudinum*, la cual mostró una productividad espacial y temporalmente variable, con una mayor productividad en los meses de verano y en los sitios en los que había una mayor densidad de pastos marinos, además de que esta incrementaba con la profundidad. Los autores argumentaron que las aguas profundas sirven como zona de amortiguamiento contra temperaturas extremas.

Kahn y Durako (2006), estudiaron la supervivencia de las semillas, crecimiento, fotosíntesis y osmolaridad de *T. testudinum* en respuesta a condiciones de hipo e hipersalinidad, y su posible relación a elevadas concentraciones de amonio. Los resultados obtenidos indicaron que la osmolaridad del tejido disminuye significativamente con la disminución de la salinidad, lo cual reduce la productividad como consecuencia de condiciones de estrés. Asimismo, determinaron que las semillas son tolerantes a cambios de salinidad de aproximadamente 10 UPS fuera del óptimo, además de que a condiciones óptimas de salinidad el amonio no es un factor que afecta el crecimiento. Sin embargo, a baja salinidad, el incremento del amonio tiene un efecto negativo en el crecimiento de *T. testudinum*.

Koch *et al.* (2007) examinaron la respuesta de *T. testudinum* ante estresores como hipersalinidad, hipoxia y sulfuros en la bahía de Florida. En dicho estudio encontraron que la hipersalinidad a 65 UPS y la toxicidad de sulfuros afecta directamente la capacidad de oxidación de las plantas, así como el flujo de O₂ en la columna de agua.

Ralph *et al.* (2007) hicieron un compilado de análisis sobre el efecto de la limitación de la luz sobre los pastos marinos. En este artículo mencionan que la morfología de las hojas se modifica para optimizar la fotosíntesis. En ejemplo de ello es *T. testudinum*, la cual disminuye el ancho de las hojas con respecto a la profundidad, así como la densidad de los rizomas, esto como respuesta a la reducción de la luz.

Darrell y Fourqurean (2009), analizaron la productividad de *T. testudinum* con base en la disponibilidad de fósforo y la salinidad en la bahía de Florida. Encontraron que la biomasa, productividad y tasas de cambio de la población cambian predeciblemente con la disponibilidad de fósforo, correlacionándose positivamente.

No obstante, aún no se han reportado trabajos sobre la dinámica poblacional de *T. testudinum* en la Reserva de la Biósfera Los Petenes, ni cómo su productividad es regulada por la variabilidad ambiental de esta zona.

III. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN

¿Cuál es la productividad primaria de *Thalassia testudinum* en la Reserva de la Biósfera Los Petenes y cuáles son los factores ambientales que la regulan?

IV. OBJETIVOS

4.1 Objetivo general

Determinar la productividad primaria de *Thalassia testudinum* en la Reserva de la Biósfera Los Petenes e identificar los factores ambientales que se relacionan con este proceso.

4.2 Objetivos particulares

- Determinar espacial y temporalmente las condiciones ambientales de la RBLP durante un ciclo anual.
- Caracterizar espacial y temporalmente el estado de salud de *T. testudinum* en la RBLP.
- Estimar la productividad de *T. testudinum* de la RBLP a partir de sus parámetros demográficos.
- Identificar cuáles factores ambientales influyen en la productividad de *T. testudinum* de la RBLP.

V. ÁREA DE ESTUDIO

La Reserva de la Biosfera de Los Petenes (RBLP) cuenta con una superficie de 282,857 ha (CONANP, 2004). Se localiza al norte del estado de Campeche entre los 20°51'30'' y 19°49'00'' de latitud norte y los 90°45'15'' y 90°20'00'' de longitud oeste (Ayala-Pérez *et al.*, 2016; Fig. 4). Está ubicada entre los municipios de Campeche, Tenabo, Hecelchakán y Calkiní, así como la zona marina del Golfo de México que incluye desde la línea de costa hasta las 12 millas náuticas que corresponden al mar territorial (Diario Oficial de la Federación, 1999).

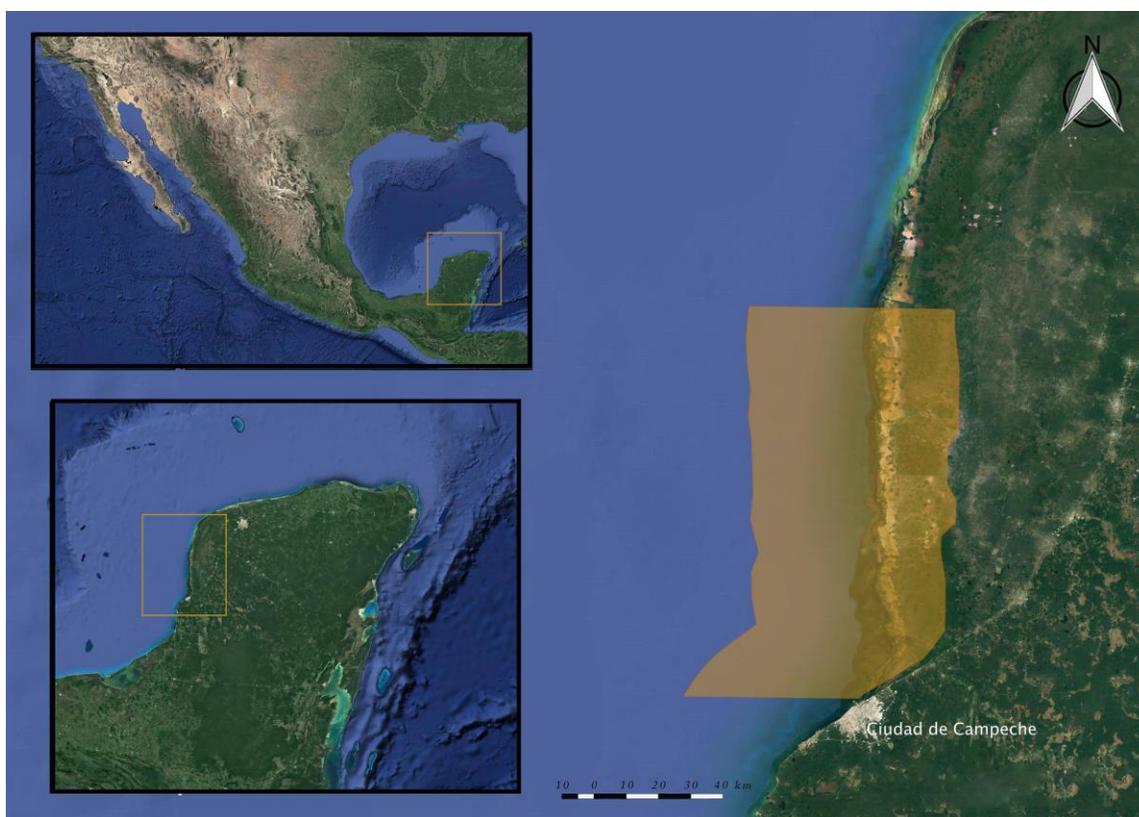


Figura 4. Ubicación y delimitación de la Reserva de la Biósfera de Los Petenes dentro del Golfo de México.

La RBLP fue decretada como Área Natural Protegida (ANP) estatal en 1996, dos años después se le otorgó la categoría de Reserva de la Biósfera; ésta categoría sólo se da a áreas biogeográficas representativas en las que sus ecosistemas no presentan modificaciones significativas (CONANP, s/f). Asimismo, forma parte de una ecorregión que involucra a la Reserva de la Biosfera Ría Celestún y al Área Natural Protegida Estatal

El Palmar, en el Estado de Yucatán (CONANP, 2006). Fue declarada sitio RAMSAR No. 1354 por presentar los ecosistemas de Petenes, reconociendo su valor como un humedal de importancia internacional (CONANP, s/f). De igual forma, la reserva queda comprendida dentro de las regiones prioritarias de México en todas las categorías existentes: Regiones Prioritarias Terrestres No. 145, Regiones Marinas Prioritarias No. 102 y Áreas de importancia para la Conservación de Aves-AICAS (Agraz *et al.*, 2012).

La RBLP se ubica dentro de una planicie costera baja sujeta a inundaciones. Tiene poco contraste en altitud, ya que no superan los 10 m y las pendientes son menores al 0.5% (Ayala-Pérez *et al.*, 2016). Está conformada por una plataforma de estratos de rocas de origen sedimentario (marino), constituidas principalmente por carbonato de calcio (CaCO_3) (CONANP, 2006). El origen cárstico de la península de Yucatán crea las condiciones para la formación de acuíferos subterráneos; el agua superficial está limitada a zonas de inundación temporal y permanente alimentadas por flujos hídricos locales y regionales (Agraz *et al.*, 2012).

De acuerdo con García (1988), se identifican dos tipos de climas: Aw (cálido subhúmedo con lluvias en verano) y BS'h'w (semiseco). Presenta tres estaciones bien definidas: secas que corresponde a los meses de marzo a mayo, lluvias de junio a octubre y frentes fríos o “nortes” de noviembre a febrero (Capurro, 2002). La estacionalidad está determinada por la Corriente Tropical y la Corriente del Noroeste (Mendoza y Kú, 2010). La Corriente del Noreste está formada por varias corrientes, provenientes de Estados Unidos y Canadá, generalmente son calientes y secas, pero en invierno son frías y húmedas. Estas últimas son las que producen los “Nortes” (Contreras, 1958). La temperatura media anual varía entre de 26.7° a 27.8°C (CONANP, 2006), aunque se han reportado rangos de 21° a 30°C, siendo mayo el mes más cálido (Fuentes *et al.*, 2014). La precipitación oscila de 700 a 1,100 mm (CONANP, 2006). En el climograma de la figura 5 se muestra la precipitación y temperatura promedio mensual en los últimos 16 años, en donde se puede observar claramente la estacionalidad de la zona de estudio.

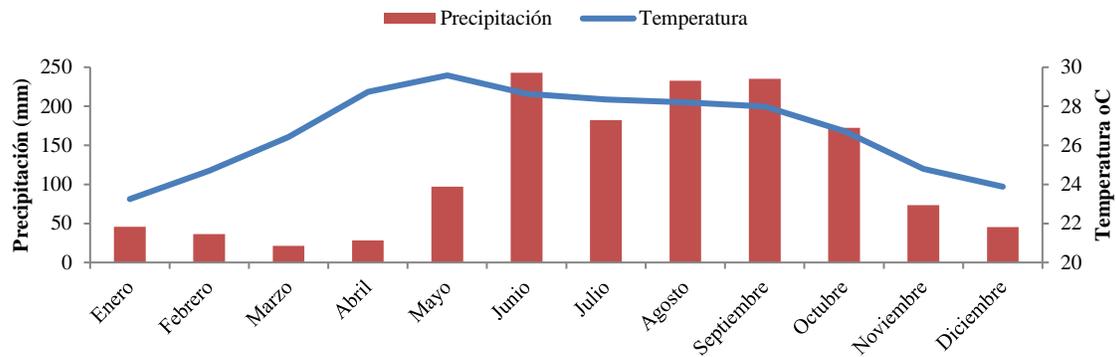


Figura 5. Precipitación (mm) y temperatura (°C) promedio mensual de la RBLP durante el 2001-2017 (CONAGUA, 2017).

La RBLP se identifica por la presencia de Petenes, pequeñas islas de vegetación arbórea (selva mediana perennifolia, subperennifolia y manglar) que se encuentran inmersas en medio de amplias zonas inundables (Ayala, 2010). Asimismo, se caracterizan por la disponibilidad de agua dulce proveniente de las corrientes subterráneas que desembocan a través de ojos de agua y manantiales (Ayala-Pérez *et al.*, 2016). La vegetación acuática sumergida está constituida por comunidades de pastos marinos de las especies *Thalassia testudinum* (Banks ex Koenig), *Halodule wrightii* (Ascherson) y *Syringodium filiforme* (Kutz), así como algas clorofitas, feofitas y rodofitas, siendo el género *Caulerpa* el que destaca por su cobertura y abundancia (Gallegos, 2010b). La vegetación de la RBLP está compuesta por 678 especies de plantas superiores, incluyendo a 24 especies endémicas de la península de Yucatán. Se han reportado 313 especies de aves y 250 registros de mamíferos (Ayala, 2010).

VI. MÉTODOS

6.1 Muestreo

Se establecieron 15 sitios de muestreo a lo largo de 3 transectos establecidos a diferente distancia de la costa; el primero a 0.5 km de la costa, el segundo a 3.5 km del primero y el tercero a 7 km del segundo (Fig. 6). En cada transecto se establecieron 5 sitios de muestreo, cada sitio dentro del transecto estaba separado por 15 km de distancia. Este diseño permite estudiar la productividad de los pastos marinos a lo largo de un gradiente natural de variables ambientales en función de la distancia de la costa como: profundidad, temperatura, salinidad, pH y concentración de nutrientes. Asimismo, se realizaron 3 muestreos a lo largo del año 2016: en abril, agosto y noviembre, de esta manera los muestreos representaron las condiciones de las tres principales estaciones climáticas de la zona durante un ciclo anual.

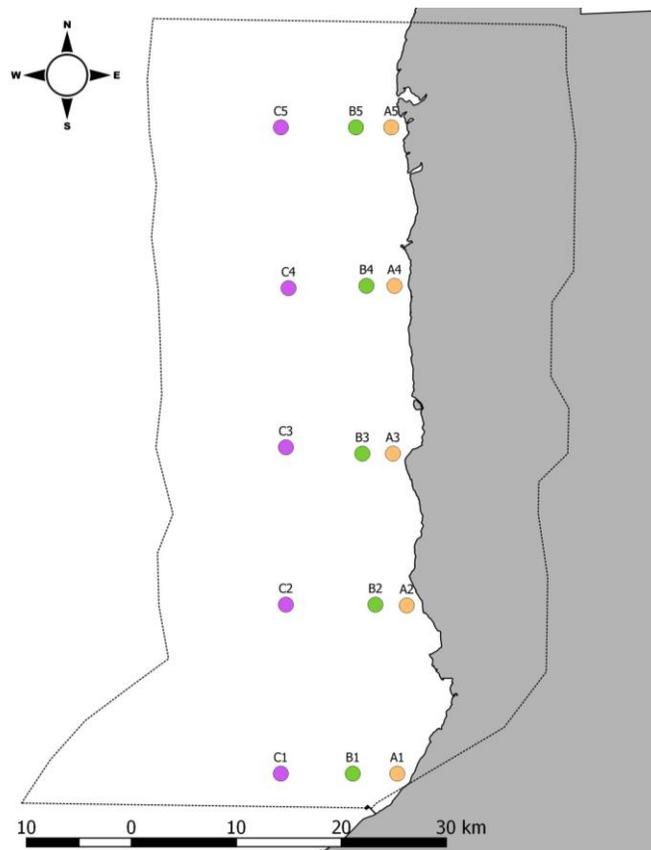


Figura 6. Ubicación geográfica de los sitios de muestreo dentro de la Reserva de la Biósfera de Los Petenes. Donde: A indica los sitios cercanos a la costa (0.5 km); B son los sitios medianamente alejados de la costa (4 km) y C son los sitios externos (11 km).

En cada uno de los sitios de muestreo se registró la profundidad con un profundímetro, mientras que la profundidad de la zona fótica se midió a partir del disco de Secchi. Las mediciones de la temperatura, salinidad y pH se realizaron utilizando una sonda multiparamétrica comercial (YSI 556 MPS), colocando el sensor a medio metro de profundidad.

Los pastos marinos requieren del nitrógeno y fósforo inorgánico disuelto presente en el agua intersticial y en la columna de agua (Hemminga *et al.*, 1994a). Para evaluar las concentraciones de nitrógeno total (nitritos y nitratos) y fósforo total ($PT_{columna}$) en la columna de agua se colectó una muestra de agua en una botella Van Dorn de toma horizontal de 2 lt. Se colectó una alícuota de 200 ml en botellas de plástico que se rotularon y se almacenaron a 4°C hasta su procesamiento en el laboratorio. Asimismo, se evaluó la concentración de fósforo total ($PT_{intersticial}$) en el agua intersticial. Para ello, se sacó un núcleo de 5.5 cm de diámetro y 30 cm de largo, el cual fue refrigerado para su traslado al laboratorio.

Para determinar el estado de salud de la pradera, se colectaron 3 organismos de la especie *Thalassia testudinum* en cada uno de los sitios de muestreo. Las muestras colectadas se depositaron en bolsas de malla y se etiquetaron y almacenaron dentro de una hielera con agua de mar colectada en el sitio de muestreo. Una vez colectadas, las muestras fueron transportadas al laboratorio en oscuridad para su posterior análisis.

Para demografía, las muestras de *T. testudinum* fueron tomadas mediante un nucleador de acero inoxidable de 21 cm de diámetro interno y 42 cm de largo, con un área circular de 0.03m². Las hojas de los pastos fueron cuidadosamente introducidas en el nucleador, cuya parte inferior está aserrada, lo que facilita penetrar en el sustrato y cortar los rizomas enterrados. En cada sitio se colectaron 3 núcleos. Las muestras fueron lavadas en el sitio con precaución para evitar el daño en los vástagos. Se colocaron en bolsas de plástico previamente etiquetadas y se congelaron para su posterior análisis en el laboratorio.

6.2 Análisis de laboratorio

6.2.1 Concentración de nutrientes

Para el análisis de nutrientes se determinaron las concentraciones de nitritos y nitratos, fósforo total ($PT_{columna}$) en la columna de agua y fósforo total en el agua intersticial ($PT_{intersticial}$) siguiendo las técnicas propuestas por Strickland y Parsons (1972).

Los nitratos se analizaron con el método de la sal de fenol, catalizada por una sal manganesa. Las mediciones se hicieron en un espectrofotómetro Hatch DR3900 a 630 nm. Los nitritos se procesaron con la técnica colorimétrica y la intensidad del color se leyó a 543 nm en el espectrofotómetro Hatch.

Para las mediciones del PT, tanto de la columna de agua como del agua intersticial, se tomaron 5 ml de muestra y se colocó en tubos de ensayo con ácido sulfúrico (50 μ L) relación 1:2 y se metió al reactor Hatch DRB200 a 120° durante 30 min. Una vez que las muestras se enfriaron a temperatura ambiente se les agregó 1.4 ml de la siguiente mezcla de reactivos: Molibdato de amonio (15 ml), tartrato de amonio (5 ml), ácido sulfúrico 5 N (50 ml). Asimismo, se les agregaron 600 μ L de ácido ascórbico (0.88 g) y se dejaron en reposo durante 20-30 min, una vez transcurrido el tiempo se realizaron las mediciones espectrofotométricas a 885 nm.

6.2.2 Estado de salud de *Thalassia testudinum* medido como la eficiencia cuántica máxima del fotosistema II (F_v/F_m)

Para conocer el nivel del funcionamiento de los procesos fotosintéticos asociados con la fotosíntesis en los pastos marinos y con ello determinar de manera indirecta su estado de salud, se utilizó la medición de la fluorescencia de la clorofila *a*, específicamente el parámetro F_v/F_m conocido como Eficiencia Cuántica máxima (Larkum *et al.*, 2006). Para ello, las muestras fueron acondicionadas con un sistema de aireación continua y temperatura controlada y mantenidas en oscuridad durante media hora bajo estas condiciones. Una vez homogeneizado el estado de todas las muestras se evaluó el estado de los procesos fotosintéticos a partir de la medición de la eficiencia cuántica máxima (F_v/F_m), siguiendo las recomendaciones de Campbell *et al.* (2007). Las mediciones de fluorescencia de clorofila *a* se realizaron con un fluorómetro de pulsos de amplitud

modulada JUNIOR PAM (WALZ). Las muestras previamente aclimatadas a la oscuridad fueron colocadas en el equipo, se aplicó un pulso de luz de 480 nm y se midió la diferencia entre la fluorescencia máxima y la fluorescencia mínima, por triplicado, en cada uno de los individuos colectados por sitio de muestreo.

6.2.3 Productividad primaria de *Thalassia testudinum* a partir del método de reconstrucción de la edad

El análisis demográfico de *T. testudinum* se hizo a partir de la técnica de la “Determinación de la edad” descrita por Duarte *et al.* (1994). Esta técnica se basa en el cálculo del intervalo de plastocrono (I.P.), ya que este representa una estimación indirecta del tiempo el cual, a través de la variabilidad estacional subjetiva, provee cálculos precisos del tiempo en escalas de tiempo inter anual. La edad por I.P. se determinó en los vástagos unidos al rizoma a partir del conteo del número de cicatrices foliares más las hojas presentes con ayuda de un microscopio estereoscópico. Asimismo, con una cinta métrica se midió el largo y ancho de las hojas enteras y la longitud de los vástagos desde la inserción en el rizoma hasta el meristemo de crecimiento. Aquellos vástagos que no se encontraban unidos al rizoma se les tomó en cuenta para la densidad de los mismos, la cual fue calculada a partir del conteo de los vástagos por núcleo y el número de vástagos por metro cuadrado.

Se midió la longitud del rizoma y se contó el número de internodos de rizoma entre vástagos consecutivos para estimar el crecimiento del rizoma. La tasa de crecimiento horizontal se obtuvo calculando el tiempo necesario para formar un internodo de rizoma. El cual se logró multiplicando el cociente del número de internodos con el I.P. de las hojas, por el número de días en que se produce una hoja. Una vez calculado el número de internodos de rizoma producidos al año, se multiplicó por la longitud promedio de un internodo de rizoma. La tasa de crecimiento vertical se calculó a partir de la pendiente de la ecuación de una regresión lineal entre la longitud de los vástagos y la edad en I.P.

$$y = m(x) + a$$

Donde y es la longitud del vástago (cm) y x la edad (I.P.).

La tasa de reclutamiento anual de los vástagos se estimó a partir de la diferencia de los logaritmos naturales del número total de vástagos y del número de vástagos mayores de un año (Gallegos *et al.*, 1993).

El porcentaje de floración se obtuvo al dividir el número de vástagos que florecieron entre el total de vástagos colectados, por 100. Mientras que la frecuencia de floración se determinó con el número de cicatrices florales entre el número de cicatrices foliares total de las muestras colectadas. Aquellos vástagos con más de una cicatriz de flor fueron utilizados para realizar la reconstrucción de la edad tomando en cuenta el número de hojas producidas por año. Lo anterior fue posible debido a que la floración de *T. testudinum* ocurre una vez al año, y cuando esta se produce deja una cicatriz identificable en el vástago (Duarte *et al.*, 1994; van Tussenbroek *et al.*, 2006).

Una vez contadas y medidas las estructuras de cada muestra se separaron en hojas y vástagos, rizomas y raíces, y se determinó la biomasa aérea y subterránea, respectivamente. Para ello, las partes se secaron en un horno a 80°C durante 48 horas y se pesaron en balanza granataria Velab-500. La biomasa total se calculó a partir de la suma de la biomasa aérea y subterránea.

6.3 Análisis de datos

Se realizó la estadística descriptiva de cada parámetro. Para hacer los análisis de varianza, se utilizó la prueba de Shapiro-Wilk como prueba de normalidad, dado que los datos no cumplieron con este supuesto se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis. Para obtener la información detallada de las diferencias entre temporadas y transectos se realizaron análisis de comparaciones múltiples para cada una de las variables ambientales.

Se realizó el Análisis de Componentes Principales (ACP) para evaluar la relación entre las variables ambientales (profundidad, temperatura, salinidad, pH, NT_{columna}, PT_{columna} y PT_{intersticial}) por temporada, así como los parámetros demográficos: largo y ancho de las hojas, biomasa aérea y subterránea, densidad de vástagos e internodos de rizoma, porcentaje de floración, reclutamiento de vástagos y tasa de crecimiento vertical. El número de factores se determinó a partir del porcentaje de explicación de la variación de los datos

acumulada mayor al 55%. Para la selección de variables que explican la mayor variación de los datos, se tomaron aquellas con coeficientes factoriales mayores a 0.55, considerados como buenos estimadores de acuerdo con los criterios de selección propuestos por Tabachnick y Fidell (2014) (Tabla 1).

Tabla 1. Criterios para la selección de las variables del ACP (Tabachnick y Fidell, 2014).

| Coefficiente factorial | Criterio de selección |
|-------------------------------|------------------------------|
| > 0.71 | Excelentes estimadores |
| > 0.63 | Muy buenos estimadores |
| > 0.55 | Buenos estimadores |
| > 0.45 | Estimadores regulares |
| > 0.32 | Estimadores pobres |

Con las variables que explicaron mayor porcentaje de varianza según el ACP se construyó un dendograma para determinar la similitud entre estaciones, utilizando el método de Ward con ligamiento simple y distancias euclidianas como medida de distancia entre los grupos formados; el análisis fue validado mediante un nivel de corte al 75%. A partir de las zonas establecidas mediante el análisis de conglomerados se elaboraron los mapas con el programa QGIS 2.14.16 (2018) para ver la variación espacial de los parámetros ambientales y demográficos de la reserva.

Finalmente se realizó un análisis de componentes principales con las variables ambientales, eficiencia cuántica de la fotosíntesis y parámetros demográficos, con el objetivo de encontrar las relaciones entre las variables analizadas. Los datos fueron analizados utilizando el software STATISTICA 7.

VII. RESULTADOS Y DISCUSIONES

7.1 Caracterización ambiental

La zona marina de la Reserva de la Biósfera Los Petenes presenta profundidades de 0.5 a 5.5 m, que van desde los 0.5 km de la costa hasta 11 km mar adentro con diferencias significativas entre transectos (K-W; $P < 0.05$). El transecto cercano a la costa (A) presentó la menor profundidad promedio anual con 1.11 ± 0.51 m, seguido del transecto intermedio (B) con 2.28 ± 0.53 m; mientras que la mayor profundidad se encontró en el transecto externo (C) con un promedio anual de 4.18 ± 0.62 m (Tukey; $P < 0.05$) (Fig. 7). De acuerdo con van Tussenbroek *et al.* (2006) *T. testudinum* se puede encontrar de uno a dos m de profundidad en aguas turbias y hasta 10 m en agua clara. Asimismo, los rangos de profundidad en los que se encuentran los pastos marinos están controlados principalmente por la disponibilidad de luz para la fotosíntesis (Short *et al.*, 2001).

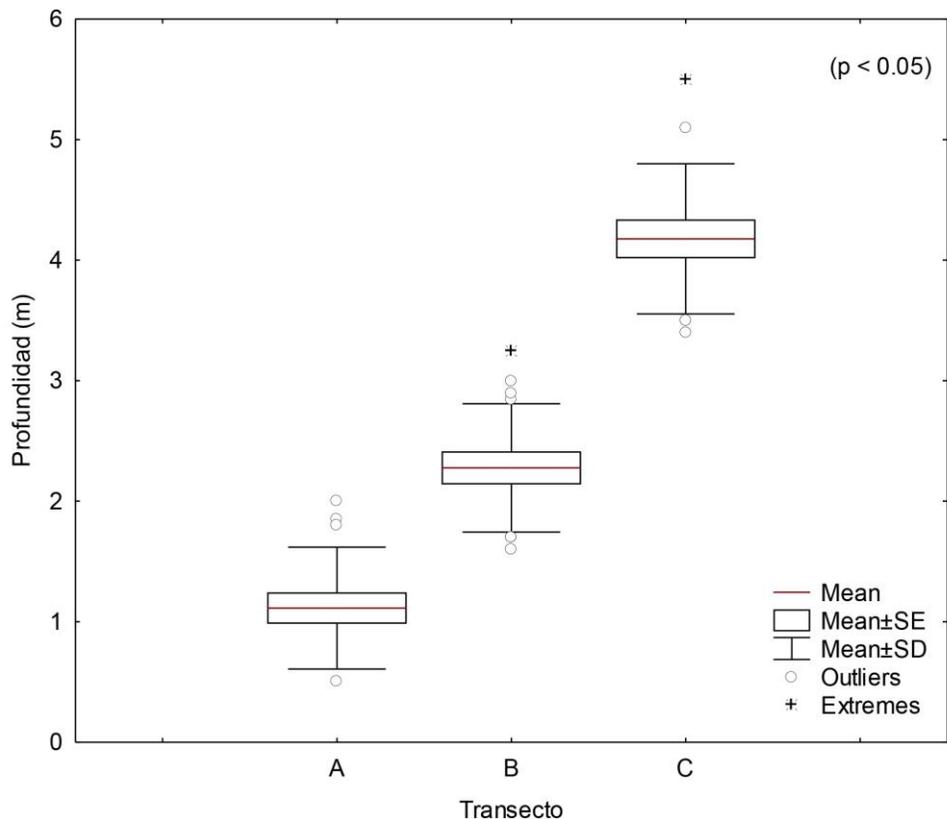


Figura 7. Profundidad promedio (\pm D.E.) en los transectos paralelos a la costa de la RBLP en las tres temporadas de muestreo.

La mayoría de las variables ambientales analizadas en la RBLP presentaron diferencias significativas en las tres temporadas de muestreo, los promedios (\pm D.E.) se muestran en la tabla 2. En esta se puede observar que la profundidad fue la única variable que no mostró diferencias significativas en el ciclo anual, esto nos indica que la tasa de sedimentación no es trascendental en la reserva.

Tabla 2. Promedio (\pm D.E.) de las variables ambientales de la RBLP en las tres temporadas de muestreo.

| | Secas | Lluvias | Nortes | Kruskal-Wallis |
|---------------------------------------|-----------------------------------|------------------------------------|------------------------------------|----------------|
| Profundidad (m) | 2.57 \pm 1.29 | 2.45 \pm 1.46 | 2.54 \pm 1.50 | P = 0.90 |
| Temperatura ($^{\circ}$ C) | 28.69 \pm 0.82 | 30.90 \pm 0.66 | 26.80 \pm 1.99 | P < 0.05 |
| pH | 8.38 \pm 0.10 | 8.30 \pm 0.38 | 8.07 \pm 0.14 | P < 0.05 |
| Salinidad (ups) | 41.67 \pm 0.65 | 40.20 \pm 1.86 | 37.34 \pm 1.54 | P < 0.05 |
| NT _{columna} (μ M) | 32.88 \pm 12.96 | 19.34 \pm 5.80 | 7.95 \pm 2.62 | P < 0.05 |
| PT _{columna} (μ M) | 23.91 \pm 10.42 | 31.96 \pm 14.52 | 11.62 \pm 9.87 | P < 0.05 |
| PT _{intersticial} (μ M) | 42.61 \pm 14.34 | 28.36 \pm 15.35 | 12.02 \pm 5.85 | P < 0.05 |

*En **negritas** se indican las temporadas que presentaron diferencias significativas.

La temperatura del agua fue mayor en los meses de junio a octubre correspondientes a la temporada de lluvias ($30.90 \pm 0.66^{\circ}\text{C}$) la cual se presenta en verano. En esa estación del año se manifiesta el periodo de canícula, es decir, la temporada del año más calurosa debido a que los días son más largos y hay un mayor tiempo de exposición a la radiación solar. Asimismo, la temperatura presentó una variabilidad espacial en los meses de marzo a octubre (K-W; $P < 0.05$). El transecto cercano a la costa (A) presentó mayor temperatura que el transecto intermedio (B) y lejano a la costa (C) (Turkey; $P < 0.05$) con $29.59 \pm 0.45^{\circ}\text{C}$, $28.15 \pm 0.72^{\circ}\text{C}$ y $28.33 \pm 0.34^{\circ}\text{C}$ en la temporada de secas y $31.46 \pm 0.83^{\circ}\text{C}$, $30.52 \pm 0.28^{\circ}\text{C}$ y $30.60 \pm 0.29^{\circ}\text{C}$ en lluvias, respectivamente (Figs. 8A y 8B). De acuerdo con Philips (1960), *T. testudinum* se desarrolla en temperaturas de 20 a 30°C con un óptimo de crecimiento entre 23 y 31°C , aunque Zieman (1974) reportó que esta especie llega a tolerar temperaturas de 33 a 35°C . De manera que la RBLP se encuentra dentro del rango óptimo de temperatura para el crecimiento de la especie de estudio, esto es importante ya que la temperatura influye en la fisiología de los pastos y es el principal factor estacional que puede determinar la expresión anual en el crecimiento, especialmente en la floración y germinación de los pastos marinos (Short *et al.*, 2001).

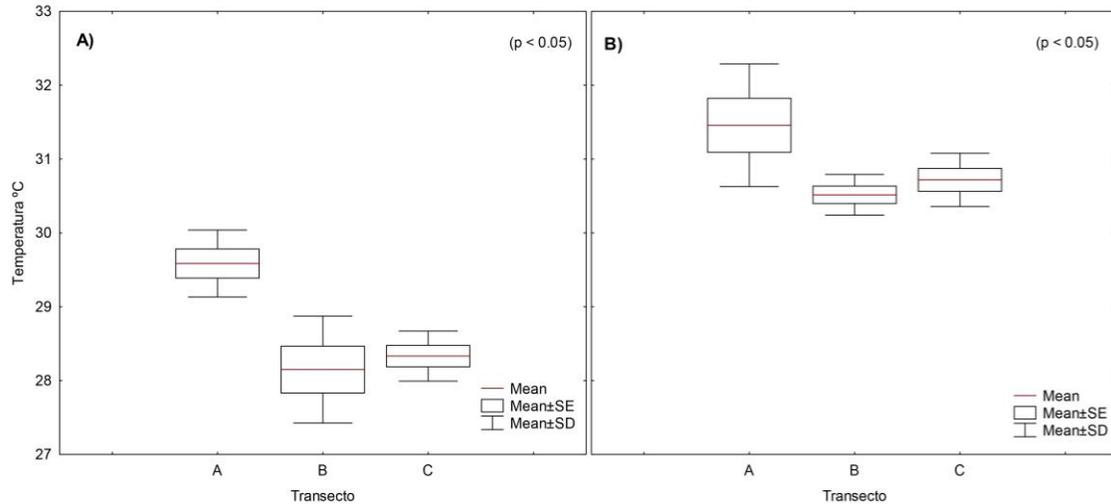


Figura 8. Temperatura promedio (\pm D.E.) en los transectos paralelos a la costa de la RBLP en las temporadas de secas (A) y lluvias (B).

El pH en las praderas marinas suele tener fluctuaciones diarias con valores máximos en la tarde y mínimos en la madrugada como resultado de los procesos metabólicos del ecosistema (Invers *et al.*, 1997). Estas oscilaciones están relacionadas con los cambios en las concentraciones de dióxido de carbono (CO_2) y bicarbonato (HCO_3^-) en el agua, de manera que la disminución de CO_2 incrementa el HCO_3^- y por lo tanto el pH aumenta, convirtiendo al HCO_3^- en un recurso de carbono para los pastos marinos (Hemminga y Duarte, 2008). La eficiencia del uso de este recurso de carbono inorgánico disuelto varía de un grupo de plantas a otro, lo que resulta en un patrón de respuesta diverso para el aumento de pH. Invers *et al.* (1997) reportaron variaciones diarias de pH de 8.2 a 8.6 en la cobertura de *Cymodocea nodosa*, de 8.2 a 8.4 en *Posidonia oceánica* y de 8 a 9 en *Zostera noltii*, observando una disminución en la fotosíntesis con el incremento de pH, la cual está relacionada con los cambios en la disponibilidad de CO_2 disuelto. En el caso de la RBLP el pH no es mayor a 8.5 en ninguna de las tres temporadas del año (Tabla 1), de manera que se podría suponer que no existe una limitación en la disponibilidad de CO_2 disuelto que pudiera afectar la productividad de *T. testudinum*.

La salinidad fue significativamente menor (K-W; $P < 0.05$) en la temporada de nortes con respecto a secas y lluvias (Tabla 2). Del mismo modo, la salinidad varió significativamente (Tukey; $P < 0.05$) con respecto a la distancia a la costa (Fig. 9); la salinidad promedio fue de 35.67 ± 0.98 ups en el transecto A, 37.43 ± 0.47 ups en el

transecto B y 38.93 ± 0.67 ups en el transecto C. La temporada de nortes se caracteriza por la presencia de vientos fuertes y lluvia, esto favorece el incremento de aportes de agua dulce disminuyendo la salinidad en la zona costera y esta se va incrementando conforme nos alejamos de la costa. De acuerdo con van Tussenbroek *et al.* (2006), el rango óptimo de salinidad para *T. testudinum* está entre 24 y 35, pero tolera rangos desde 5 hasta 60, de manera que la pradera de la reserva se encuentra dentro del rango óptimo de salinidad para su crecimiento y desarrollo.

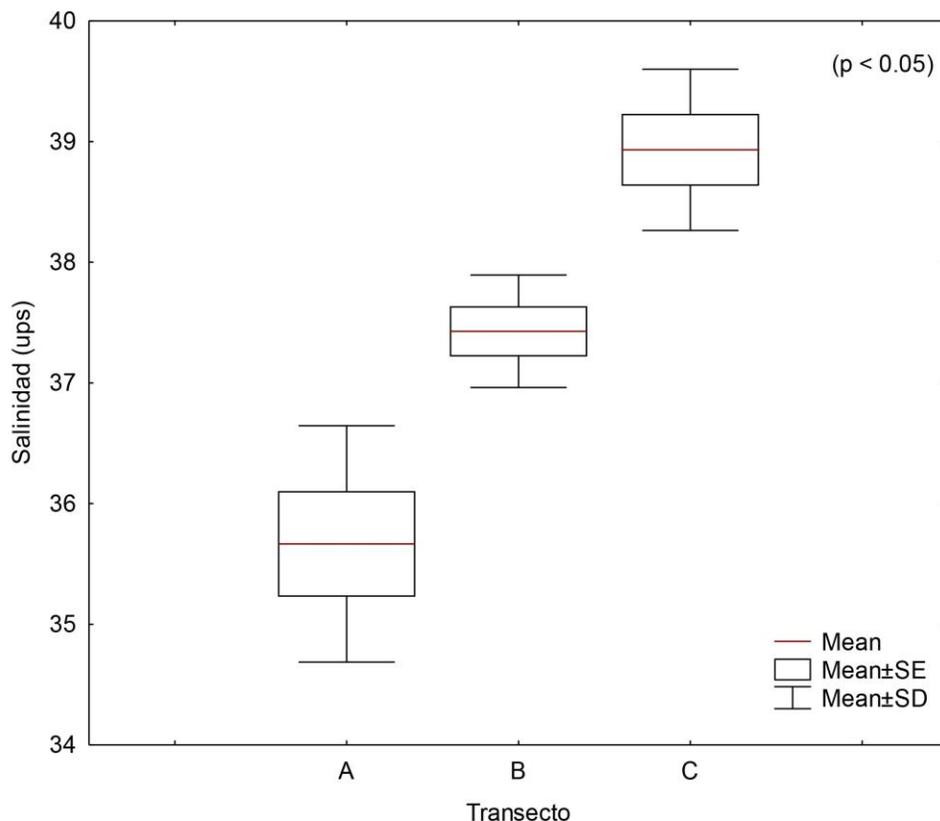


Figura 9. Salinidad promedio (\pm D.E.) en los transectos paralelos a la costa de la RBLP en la temporada de Nortes.

Los pastos marinos requieren de nitrógeno y fósforo inorgánico disuelto actuando así como sumideros potenciales para los nutrientes tanto en la columna de agua como en el agua intersticial (Hemminga *et al.*, 1994a). La mayoría del nitrógeno y el fósforo en las praderas de *T. testudinum* se encuentra en los sedimentos como resultado de los procesos de mineralización de la materia orgánica (van Tussenbroek *et al.*, 2006; Hemminga y Duarte, 2008). Asimismo, de acuerdo con Zeigler y Benner (1999), las concentraciones de

nutrientes en las praderas de *Thalassia* muestran fluctuaciones anuales en el agua intersticial y en la columna de agua, así como en la misma planta, y estas están sujetas a influencias estacionales. Esto se ve reflejado en la Tabla 2, en la cual se pueden observar las diferencias significativas (K-W; $P < 0.05$) de la concentración de nutrientes en la temporada de nortes con respecto a secas y lluvias. Las condiciones que se presentan en los meses de noviembre a febrero se intensifican las corrientes costeras favoreciendo la resuspensión del sedimento y moviendo la materia orgánica del continente al océano dando como resultado un proceso natural de fertilización (Herrera-Silveira y Morales-Ojeda, 2009). Esto último se ve reflejado en la temporada de secas en la cual hay una mayor concentración de nutrientes. Además, la temporada de nortes se caracteriza por la presencia de huracanes, los cuales causan una reducción en la calidad del agua, incrementan la concentración de nutrientes y sedimentos en la zona costera, y tienen impactos a corto plazo en la salinidad y reducción de la transparencia del agua. Mientras que a mediano plazo incrementan las entradas de nutrientes por escorrentía y la remineralización (Herrera-Silveira y Morales-Ojeda, 2009). La concentración de nutrientes no presentó una variación espacial en ninguna temporada de muestreo (K-W; $P > 0.05$).

La forma nitrogenada más frecuentemente utilizada por los pastos marinos es el amonio (NH_4), y la producción de este a través de la mineralización es un importante recurso de nitrógeno para el crecimiento de la planta (Marbá *et al.*, 2006). En arenas silíceas el crecimiento está limitado por el nitrógeno, o por la combinación de nitrógeno y fósforo; mientras que en sedimentos carbonatados, como es el caso de la RBLP, no existe una limitación de este nutriente, al contrario, es el fósforo el que interactúa con los carbonatos disminuyendo su disponibilidad como fosfato libre, en dichos casos es probable que los pastos marinos estén limitados por fósforo (Hemminga y Duarte, 2008). Lo anterior no ocurre en la reserva, ya que en este sitio se encontraron concentraciones de fósforo desde 12.02 ± 5.85 a 42.61 ± 14.34 μM en el agua intersticial. De acuerdo con Lee *et al.* (2007), las concentraciones de fosfato (PO_4^{3-}) en el agua intersticial puede exceder los 20 μM ; de manera que no existe una limitación en la concentración de este nutriente para el crecimiento de *T. testudinum*. Mientras que en la columna de agua se determinaron concentraciones de $\text{P}_{\text{columna}}$ de 11.62 ± 9.87 a 31.96 ± 14.52 μM y 7.95 ± 2.62 a $32.88 \pm$

12.96 μM de $\text{NT}_{\text{columna}}$ durante el ciclo anual del muestreo. De acuerdo con van Tussenbroek *et al.* (2006), la concentración de compuestos inorgánicos disueltos en la columna de agua generalmente es baja; con concentraciones menores a 3 μM para ambos nutrientes (Lee *et al.*, 2007; Hemminga y Duarte, 2008).

7.1.1 Variación espacial y temporal

A partir del análisis de componentes principales, se determinó que para la temporada de secas, el $\text{NT}_{\text{columna}}$, $\text{PT}_{\text{columna}}$, $\text{PT}_{\text{intersticial}}$, la profundidad y la temperatura fueron los parámetros más importantes, los cuales explicaron un 57.61% del total de la varianza de los datos dentro de los dos primeros factores (Tabla 3; Fig. 10A). El primer factor se conformó con la concentración de nutrientes en la columna de agua los cuales se correlacionaron negativamente con el $\text{PT}_{\text{intersticial}}$. Esto se debe a la dinámica de los procesos de reciclaje que se generan en la columna de agua a partir del consumo de estos nutrientes por los pastos marinos y otros organismos, y la absorción y precipitación en el agua intersticial (Lee *et al.*, 2007; Hemminga y Duarte, 2008). Mientras que en el segundo factor se constituyó con la profundidad y la temperatura, las cuales se encuentran relacionadas de manera inversa; de manera que, el aumento en la profundidad implica un descenso en la temperatura. Esto está relacionado con el volumen del agua; es decir, en la zonas someras hay un menor volumen y por lo tanto hay una mayor penetración de la luz, así como una mayor absorción de calor proveniente de la radiación solar (Cognetti *et al.*, 2001).

Tabla 3. Matriz de carga de los factores principales para la temporada de secas en la RBLP.

| | Componente 1 | Componente 2 |
|-----------------------------------|---------------------|---------------------|
| Eigenvalor | 2.204406 | 1.82826 |
| % Explicado | 31.49152 | 26.118 |
| % Acumulado | 31.4915 | 57.6095 |
| | <i>Loadings</i> | |
| Profundidad | -0.004346 | 0.828764 |
| Temperatura | -0.068545 | -0.870201 |
| pH | -0.492578 | -0.473134 |
| Salinidad | 0.202193 | 0.149415 |
| $\text{NT}_{\text{columna}}$ | -0.755555 | 0.269370 |
| $\text{PT}_{\text{columna}}$ | -0.844324 | 0.234128 |
| $\text{PT}_{\text{intersticial}}$ | 0.795253 | 0.102975 |

Durante la temporada de lluvias, todos los parámetros fueron considerados como variables principales, los cuales explicaron un 66.02% en los primeros dos factores (Tabla 4; Fig. 10B). El primer factor estuvo conformado por: pH, salinidad y $PT_{columna}$, los cuales se relacionaron inversamente con el $NT_{columna}$. El segundo factor involucró a la profundidad, temperatura y $PT_{intersticial}$, los últimos dos se correlacionaron negativamente con la profundidad. Esta temporada se caracteriza por la presencia de lluvias de manera que se incrementan los aportes de agua dulce disminuyendo la salinidad, además de que las desembocaduras traen consigo materia orgánica que modifican las concentraciones de nutrientes principalmente en las estaciones cercanas a la costa.

Tabla 4. Matriz de carga de los factores principales para la temporada de lluvias en la RBLP.

| | Componente 1 | Componente 2 |
|---------------------|---------------------|---------------------|
| Eigenvalor | 2.658525 | 1.962925 |
| % Explicado | 37.97892 | 28.04178 |
| % Acumulado | 37.9789 | 66.0207 |
| | <i>Loadings</i> | |
| Profundidad | -0.091905 | 0.767089 |
| Temperatura | -0.214660 | -0.824895 |
| pH | -0.863189 | -0.205551 |
| Salinidad | -0.662703 | 0.347534 |
| $NT_{columna}$ | 0.829465 | -0.271858 |
| $PT_{columna}$ | -0.693932 | 0.214550 |
| $PT_{intersticial}$ | -0.500175 | -0.641154 |

Finalmente, en la temporada de nortes las variables más importantes y que explicaron un 60.18% del total de la varianza dentro de los primeros dos factores fueron: la profundidad, salinidad, $PT_{intersticial}$ y $PT_{columna}$, este último se encontró en el segundo factor (Tabla, 5; Fig. 10C). La profundidad y la salinidad se correlacionaron positivamente entre ellas y negativamente con el $PT_{intersticial}$, indicando que a mayor profundidad, mayor salinidad y menor concentración de $PT_{intersticial}$. Al igual que en la temporada de lluvias, la variación de salinidad es atribuible a la evaporación, a los aportes fluviales y a la precipitación, y aumenta con la profundidad, la cual está relacionada con la distancia a la costa y la influencia de esta última sobre la concentración de nutrientes.

Tabla 5. Matriz de carga de los factores principales para la temporada de nortes en la RBLP.

| | Componente 1 | Componente 2 |
|----------------------------|---------------------|---------------------|
| Eigenvalor | 2.346298 | 1.866322 |
| % Explicado | 33.51854 | 26.66174 |
| % Acumulado | 33.5185 | 60.1803 |
| <i>Loadings</i> | | |
| Profundidad | 0.769004 | -0.519568 |
| Temperatura | -0.510982 | 0.248498 |
| pH | 0.209461 | 0.433106 |
| Salinidad | 0.655288 | -0.652774 |
| NT _{columna} | -0.611647 | -0.544553 |
| PT _{columna} | -0.392398 | -0.701515 |
| PT _{intersticial} | -0.701757 | -0.363682 |

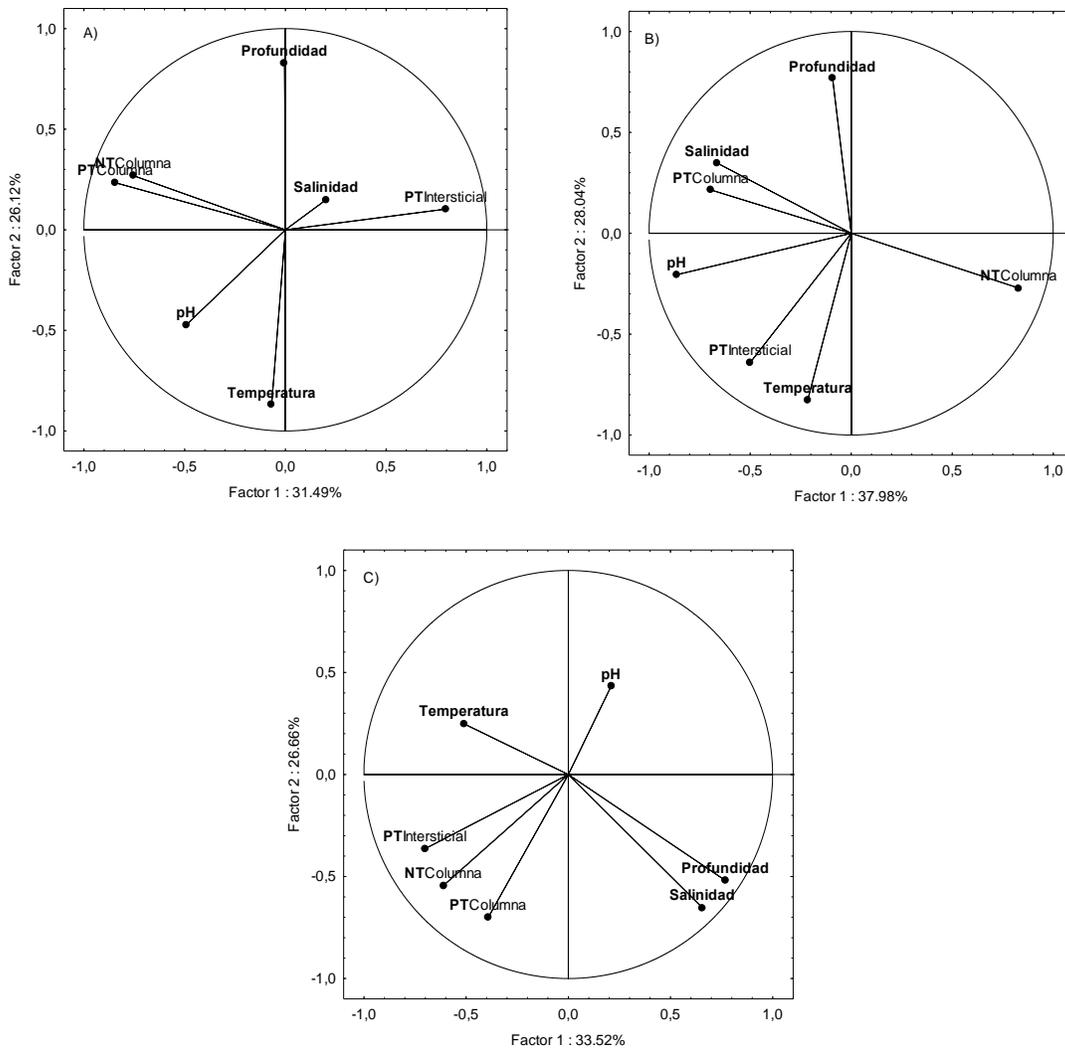


Figura 10. Análisis de componentes principales para la temporada de secas (A), lluvias (B) y nortes (C) de la RBLP.

Con las variables extraídas del análisis de componentes principales se construyó un dendrograma y se estableció la presencia de zonas características para cada una de las temporadas de muestreo. Para la temporada de secas se establecieron tres zonas; la primera agrupó las estaciones lejanas a la costa y algunas estaciones del transecto intermedio (zona 1), la segunda incluyó las estaciones intermedias y cercanas a la costa (zona 2), aunque se dividió por una tercer zona (3) en la que se localizaron las estaciones A4 y B4 (Fig. 11).

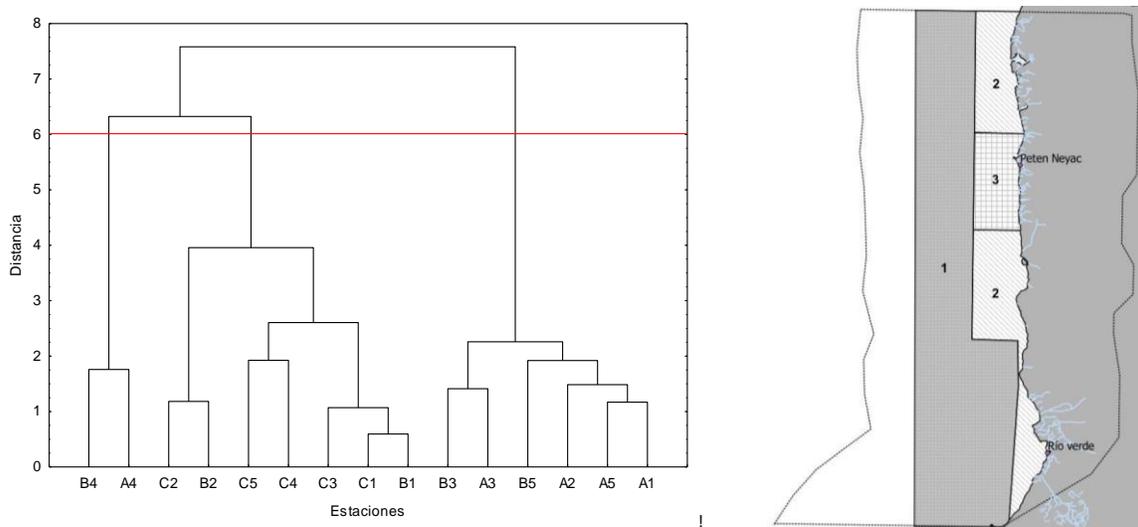


Figura 11. Clúster de las estaciones y mapa de zonación de la RBLP para la temporada de secas.

La zona 1 se caracterizó por tener la mayor profundidad promedio y la menor temperatura del agua. La zona 2 presentó la mayor concentración de $PT_{intersticial}$ y la zona 3 mostró la mayor concentración de nutrientes en la columna de agua; esta última se ubica la desembocadura del Río Neyac (Peten-Neyac) (Tabla 6).

Tabla 6. Promedio (\pm D.E.) de las variables ambientales en cada una de las zonas establecidas en la RBLP para la temporada de secas.

| | Profundidad (m) | Temperatura (°C) | NT_{columna} (μM) | PT_{columna} (μM) | PT_{intersticial} (μM) |
|--------|----------------------------|-----------------------------|---|---|--|
| Zona 1 | 3.78 (\pm 0.62) | 28.18 (\pm 0.58) | 35.31 (\pm 12.96) | 25.37 (\pm 10.37) | 44.37 (\pm 7.82) |
| Zona 2 | 1.46 (\pm 0.62) | 29.15 (\pm 0.86) | 24.12 (\pm 5.92) | 17.55 (\pm 5.53) | 50.60 (\pm 7.53) |
| Zona 3 | 1.70 (\pm 0.14) | 29.11 (\pm 1.14) | 50.66 (\pm 4.14) | 37.91 (\pm 5.14) | 12.46 (\pm 6.14) |

Las condiciones ambientales que se presentan durante la temporada de lluvias dividen a la reserva en dos zonas: la primera concentró las estaciones intermedias y lejanas

de los transectos 1, 3 y 5, mientras que la segunda abarcó los transectos 2 y 4, y las estaciones cercanas a la costa de los transectos 1 y 5 (Fig. 12).

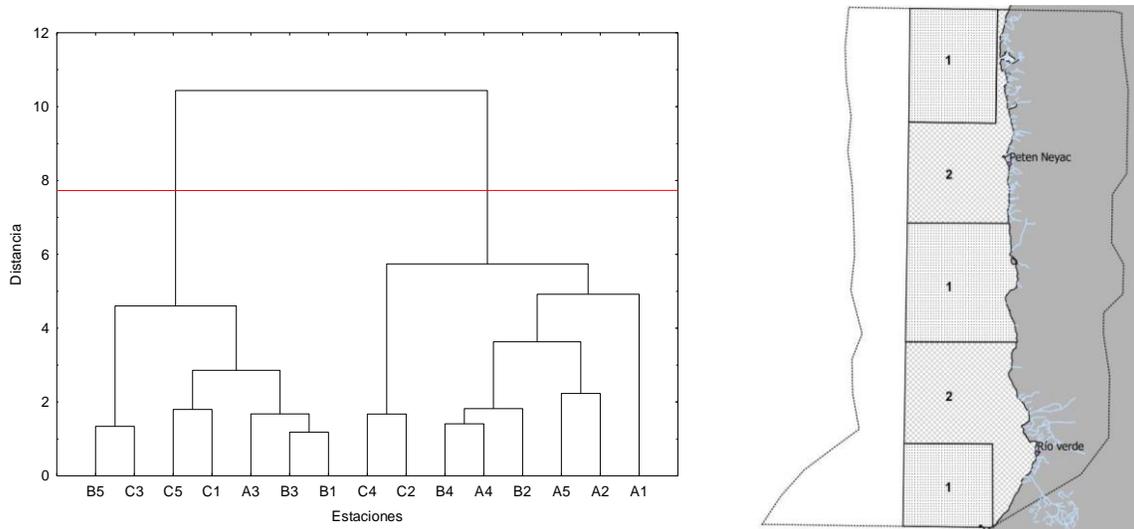


Figura 12. Clúster de las estaciones y mapa de zonación de la RBLP para la temporada de lluvias.

En la temporada de lluvias, la zona 1 se caracterizó por presentar menor salinidad y $PT_{\text{Intersticial}}$ que la zona 2. Esta distribución espacial está claramente delimitada por la dinámica de los aportes de agua dulce provenientes del continente los cuales incrementan en esta temporada del año (Tabla 7).

Tabla 7. Promedio (\pm D.E.) de las variables ambientales en cada una de las zonas establecidas en la RBLP para la temporada de lluvias.

| | Profundidad (m) | Temperatura (°C) | pH | Salinidad (ups) | NT_{columna} (μM) | PT_{columna} (μM) | PT_{intersticial} (μM) |
|--------|----------------------------|-----------------------------|-----------------------|----------------------------|---|---|--|
| Zona 1 | 2.97 (\pm 1.02) | 30.83 (\pm 0.26) | 8.01 (\pm 0.12) | 38.81 (\pm 0.80) | 21.40 (\pm 3.50) | 25.37 (\pm 18.26) | 19.40 (\pm 7.68) |
| Zona 2 | 2.00 (\pm 1.69) | 30.96 (\pm 0.89) | 8.55 (\pm 0.34) | 41.42 (\pm 1.66) | 17.54 (\pm 6.99) | 37.73 (\pm 7.35) | 36.20 (\pm 16.44) |

Por último, en la temporada de nortes se determinaron dos zonas características: la primer zona incluyó las estaciones del transecto lejano a la costa y una de las estaciones del transecto intermedio; mientras que la segunda abarcó las estaciones intermedias y cercanas a la costa (Fig. 13).

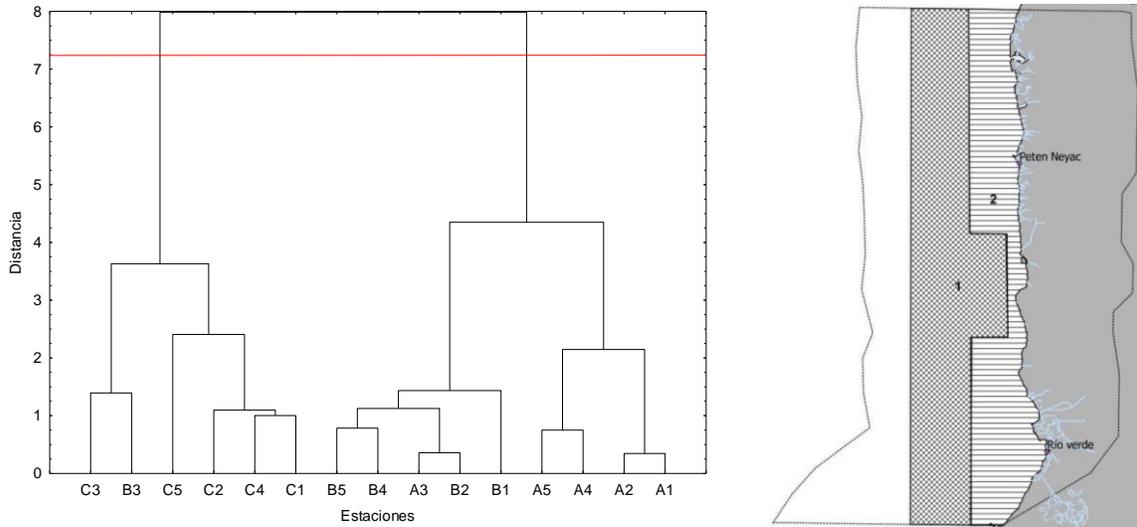


Figura 13. Clúster de las estaciones y mapa de zonación de la RBLP para la temporada de nortes.

Esta variación espacial está claramente definida por el gradiente de profundidad presente en la reserva, ya que la zona 1 presentó una profundidad mayor que la zona 2. Asimismo, la salinidad fue mayor en la zona 1 que en la zona 2; esto está relacionado con los aportes de agua dulce, que por dilución disminuyen la salinidad además de que estos aportes tienen una mayor influencia sobre las estaciones cercanas a la costa. De igual manera, la zona 1 presentó la mayor concentración de PT en la columna de agua; mientras que la zona 2 tuvo la mayor concentración de PT en el agua intersticial (Tabla 8).

Tabla 8. Promedio (\pm D.E.) de las variables ambientales en cada una de las zonas establecidas en la RBLP para la temporada de nortes.

| | Profundidad (m) | Salinidad | PT_{columna} (μM) | PT_{intersticial} (μM) |
|--------|----------------------------|------------------------|---|--|
| Zona 1 | 4.00 (\pm 0.95) | 38.76 (\pm 0.73) | 15.25 (\pm 13.08) | 10.60 (\pm 4.92) |
| Zona 2 | 1.57 (\pm 0.82) | 36.39 (\pm 1.14) | 9.20 (\pm 6.85) | 12.97 (\pm 6.50) |

7.2 Estado de salud de la pradera

El estado de salud del proceso fotosintético de *T. testudinum* se determinó a partir del parámetro de la eficiencia cuántica máxima (Fv/Fm). La eficiencia cuántica máxima corresponde a la relación entre el número de fotones emitidos y el número de fotones absorbidos, y es utilizada como una medida de la eficiencia del fotosistema II (FSII) que

permite entender el estado fisiológico del mismo, así como los efectos del estrés ambiental (Larkum *et al.*, 2006). Cuanto mayor es la fluorescencia por unidad de luz entrante, mayor es la eficiencia del fotosistema, lo que equivale a una planta con bajo estrés fisiológico (Biber *et al.*, 2005). Por el contrario, bajo Fv/Fm indica que la planta está bajo estrés (Schulze and Caldwell, 1990; Biber *et al.*, 2005).

Las muestras fueron colectadas en 13 sitios, ya que en los sitios C4 y C5 no se encontraron individuos de la especie de estudio. El Fv/Fm no presentó diferencias significativas entre temporadas (K-W; $P > 0.05$). En promedio, las plantas de *T. Testudinum* de la RBLP mostraron un $Fv/Fm = 0.75 \pm 0.03$ en un ciclo anual (Tabla 9). De acuerdo con Ralph y Brunchett (1995), el estado de salud control analizado para pastos marinos es de 0.73 - 0.75. Sin embargo, se han reportado rangos de 0.6 a 0.75 en plantas sanas de *Z. marina* y de 0.65 a 0.78 en *H. wrightii*; en ambas especies el Fv/Fm fue menor a 0.5 en plantas que estaban muertas o muriendo (Biber *et al.*, 2005). Mientras que en *T. testudinum* se ha descrito que la eficiencia cuántica del fotosistema II puede llegar a 0.84 en plantas sanas y se encuentra por debajo de 0.7 en plantas que sufren estrés (Enriquez *et al.*, 2002). De acuerdo con Belshe *et al.* (2007) *T. testudinum* es una especie adaptada a altas cantidades de luz y tiene la habilidad de fotoaclimatarse en respuesta a los cambios en la irradiancia. Estos rangos de adaptación les permiten cambiar la actividad fotosintética y la capacidad de respuesta a las condiciones de luz predominantes. Las adaptaciones estructurales y funcionales a las condiciones de luz a largo plazo, incluidos los cambios en las concentraciones de pigmentos y proteínas (Rubisco), determinan la foto aclimatación de la planta.

Tabla 9. Estado de salud de *Thalassia testudinum* medido como la eficiencia cuántica del fotosistema II (Fv/Fm) en las estaciones de la RBLP durante un ciclo anual.

| Estaciones | Secas | Lluvias | Nortes |
|-------------------|--------------------|--------------------|--------------------|
| A1 | 0.77 | 0.67 | 0.72 |
| B1 | 0.74 | 0.76 | 0.78 |
| C1 | 0.76 | 0.76 | 0.74 |
| A2 | 0.74 | 0.73 | 0.76 |
| B2 | 0.75 | 0.74 | 0.78 |
| C2 | 0.73 | 0.73 | - |
| A3 | 0.75 | 0.76 | 0.77 |
| B3 | 0.77 | 0.78 | 0.78 |
| C3 | - | 0.76 | 0.79 |
| A4 | 0.69 | 0.76 | 0.73 |
| B4 | 0.76 | 0.76 | 0.77 |
| C4 | - | - | - |
| A5 | 0.77 | 0.65 | 0.75 |
| B5 | 0.76 | 0.75 | 0.77 |
| C5 | - | - | - |
| RBLP | 0.75 ± 0.02 | 0.74 ± 0.04 | 0.76 ± 0.02 |

En la figura 14 se muestra la variación espacial de Fv/Fm, la cual mostró diferencias significativas (K-W; $P < 0.05$), siendo el transecto B (0.76 ± 0.01) el que presentó la mayor eficiencia cuántica máxima del fotosistema II con respecto al transecto A (0.74 ± 0.02). Esto se debe a que en el transecto A hay menor profundidad (0.5 a 1.5 m), de manera que las plantas de *T. testudinum* sufren alta exposición a la radiación solar encontrando individuos con $Fv/Fm < 0.7$ que se asocia a plantas que presentan estrés ambiental que ha generado daño en el PSII y ha afectado el funcionamiento del aparato fotosintético. De acuerdo con Ralph (1998), a temperaturas extremas el Fv/Fm disminuye en relación con la inhibición crónica de la fotosíntesis, de manera que los pastos no pueden recuperarse, generando un daño irreversible en las estructuras fotosintéticas.

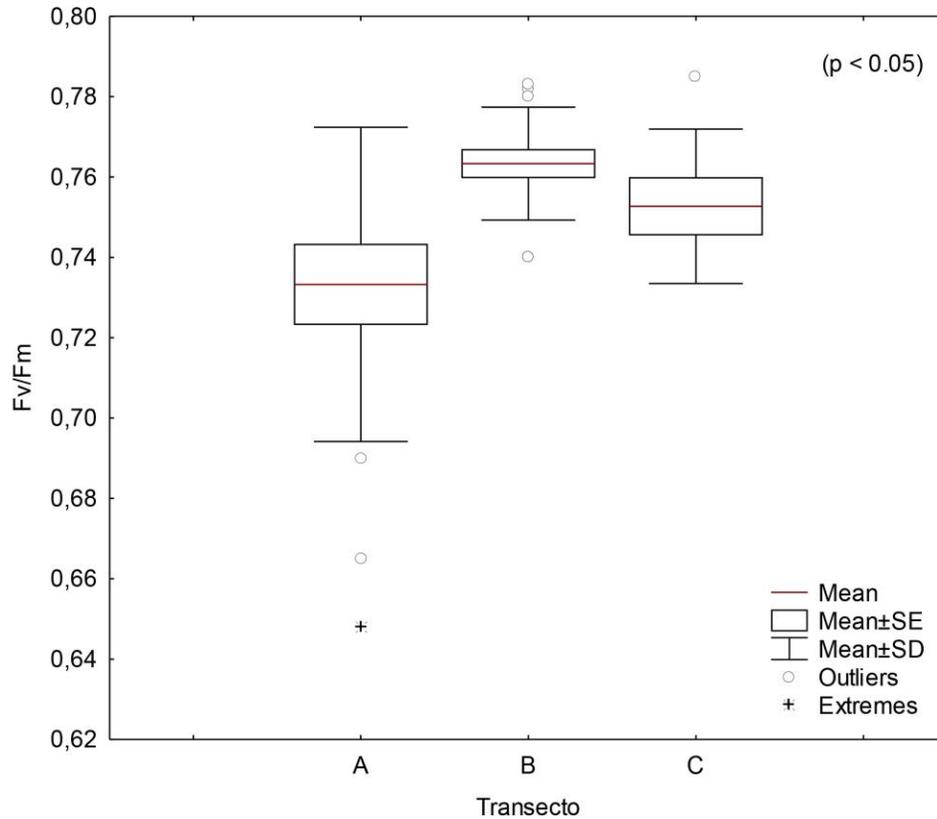


Figura 14. Fv/Fm promedio (\pm D.E.) en los transectos paralelos a la costa de la RBLP en las tres temporadas de muestreo.

Con los valores obtenidos de la profundidad de la zona fótica, se pudo determinar que no hay problemas de iluminación en la reserva, ya que las 15 estaciones de muestreo presentaron como mínimo el 30% de irradiancia. La intensidad de la luz disminuye con la profundidad del agua, independientemente de la absorción del agua, las partículas y las sustancias solubles también contribuyen con la atenuación total de la luz en la columna de agua (Hemminga y Duarte, 2008). De acuerdo con Duarte (1991), los requisitos mínimos de luz para el crecimiento de pastos marinos son del 10-20% de la irradiancia superficial. En el caso de *T. testudinum* se han reportado porcentajes mínimos de luz de 14 a 24.4% (Dennison *et al.*, 1993; Lee y Dunton, 1997), esto se ve reflejado en el buen estado de salud que presentó *T. testudinum* en el año de estudio de la reserva.

7.3 Características de la población

En total se colectaron 38 muestras de *T. testudinum* en 13 sitios de muestreo. En la estación A3 sólo se colectaron dos muestras debido a dificultades técnicas. Se analizaron 1,224 vástagos de los cuales 239 se encontraban en estado latente. Los vástagos en estado latente permiten a los pastos marinos reactivar su desarrollo foliar en un incremento repentino de recursos, esto les facilita colonizar el área antes de que otras plantas lo hagan (van Tussenbroek *et al.*, 2006).

Los vástagos de la RBLP tuvieron en promedio 3.12 ± 1.18 hojas presentes en el momento del muestreo, cuya longitud promedio fue de 18.72 ± 7.92 cm de largo y 0.72 ± 0.17 cm de ancho. En la tabla 7 se muestran las características poblacionales de cada una de las estaciones así como el promedio y desviación estándar de cada uno de los parámetros medidos para la reserva, en esta se puede observar que el mínimo de hojas presentes fue de 2.11 ± 0.75 en la estación A3 y el máximo fue de 3.69 ± 1 en la estación B1. Asimismo, la longitud promedio de las hojas varió de 12.54 ± 4.71 a 25.62 ± 8.47 cm y el ancho promedio osciló entre 0.63 ± 0.12 y 0.81 ± 0.19 cm.

Uno de los valores demográficos más importante en los análisis poblacionales es la densidad (número de individuos por unidad de área). En la RBLP se presentó una densidad promedio de $1,073.68 \pm 478.24$ vástagos/m²; siendo la estación A3 la que mostró la mayor densidad promedio con 2,000 vástagos/m², seguida de la estación A1 con 1,711.11 vástagos/m². La menor densidad media se presentó en la estación A5, ya que tuvo una densidad de 488.89 vástagos/m². Asimismo, la densidad promedio de internodos de rizoma entre vástagos de la reserva fue de 834.23 ± 432.44 int/m²; siendo la estación B3 la que tuvo la mayor densidad con $1,500.00 \pm 188.56$ int/m² y C3 la menor con 322.22 ± 150.31 int/m² (Tabla 10).

Tabla 10. Promedio (\pm D.E.) de las características poblacionales de *Thalassia testudinum* en cada una de las estaciones de la RBLP.

| Estaciones | No. Hojas presentes | Largo hojas (cm) | Ancho hojas (cm) | Densidad de vástagos (vas/m ²) | Densidad de internodos de rizoma (int/m ²) | Biomasa aérea (gPS/m ²) | Biomasa subterránea (gPS/m ²) | Biomasa Total (gPS/m ²) |
|-------------|-----------------------------------|------------------------------------|-----------------------------------|--|--|---------------------------------------|---|---|
| A1 | 2.29 \pm 1.12 | 19.73 \pm 8.96 | 0.77 \pm 0.20 | 1,711.11 \pm 289.76 | 1,111.11 \pm 250.19 | 316.67 \pm 118.93 | 775.56 \pm 144.39 | 1,092.22 \pm 76.91 |
| B1 | 3.69 \pm 1.00 | 14.05 \pm 2.72 | 0.81 \pm 0.19 | 1,433.33 \pm 233.33 | 488.89 \pm 134.72 | 695.56 \pm 362.10 | 1,556.67 \pm 652.82 | 2,252.22 \pm 1,014.27 |
| C1 | 2.45 \pm 0.90 | 16.40 \pm 5.94 | 0.63 \pm 0.15 | 1,055.56 \pm 138.78 | 955.56 \pm 126.20 | 532.22 \pm 150.79 | 1,087.78 \pm 153.56 | 1,620.00 \pm 18.52 |
| A2 | 3.43 \pm 0.88 | 23.50 \pm 4.44 | 0.71 \pm 0.12 | 933.33 \pm 233.33 | 633.33 \pm 240.37 | 696.67 \pm 286.14 | 1,361.11 \pm 443.85 | 2,057.78 \pm 724.32 |
| B2 | 3.09 \pm 1.22 | 18.91 \pm 5.50 | 0.70 \pm 0.16 | 744.44 \pm 258.92 | 700.00 \pm 404.15 | 612.22 \pm 339.65 | 1,103.33 \pm 611.58 | 1,715.56 \pm 939.98 |
| C2 | 3.07 \pm 1.61 | 18.79 \pm 6.99 | 0.63 \pm 0.12 | 977.78 \pm 234.13 | 944.44 \pm 346.94 | 487.78 \pm 118.52 | 994.44 \pm 73.21 | 1,482.22 \pm 65.43 |
| A3 | 2.11 \pm 0.75 | 21.85 \pm 9.31 | 0.77 \pm 0.20 | 2,000.00 \pm 565.69 | 1,333.33 \pm 471.40 | 773.33 \pm 66.00 | 2,138.33 \pm 318.20 | 2,911.67 \pm 384.19 |
| B3 | 2.85 \pm 1.13 | 12.54 \pm 4.71 | 0.67 \pm 0.16 | 1,155.56 \pm 485.72 | 1,500.00 \pm 188.56 | 155.56 \pm 47.65 | 380.00 \pm 290.65 | 535.56 \pm 249.76 |
| C3 | 3.39 \pm 1.08 | 23.22 \pm 5.40 | 0.78 \pm 0.18 | 555.56 \pm 69.39 | 322.22 \pm 150.31 | 505.56 \pm 230.47 | 991.11 \pm 164.43 | 1,496.67 \pm 347.00 |
| A4 | 3.46 \pm 1.18 | 25.62 \pm 8.47 | 0.70 \pm 0.16 | 1,455.56 \pm 365.66 | 855.56 \pm 267.36 | 1,062.22 \pm 208.95 | 1,105.56 \pm 283.36 | 2,167.78 \pm 273.50 |
| B4 | 3.40 \pm 0.94 | 15.68 \pm 4.21 | 0.70 \pm 0.14 | 1,033.33 \pm 120.19 | 444.44 \pm 302.46 | 513.33 \pm 8.82 | 1,095.56 \pm 248.22 | 1,608.89 \pm 256.48 |
| C4 | - | - | - | - | - | - | - | - |
| A5 | 3.70 \pm 1.26 | 17.02 \pm 6.80 | 0.73 \pm 0.14 | 488.89 \pm 291.23 | 544.44 \pm 328.86 | 725.00 \pm 95.79 | 1,313.33 \pm 245.48 | 2,038.33 \pm 339.64 |
| B5 | 2.65 \pm 0.95 | 24.65 \pm 13.41 | 0.75 \pm 0.20 | 722.22 \pm 241.14 | 1,400.00 \pm 404.15 | 473.33 \pm 94.65 | 930.00 \pm 86.60 | 1,403.33 \pm 14.43 |
| C5 | - | - | - | - | - | - | - | - |
| RBLP | 3.12 \pm 1.18 | 18.72 \pm 7.92 | 0.72 \pm 0.17 | 1,073.68 \pm 478.24 | 834.23 \pm 432.44 | 491.82 \pm 269.61 | 1,059.04 \pm 509.96 | 1,519.28 \pm 797.40 |

La biomasa aérea promedio de la RBLP fue de 491.82 ± 269.61 gPS/m², la estación con la mayor biomasa aérea fue A4 con $1,062.22$ gPS/m², esto era de esperarse ya que esta estación fue la que presentó las hojas más largas. La biomasa subterránea promedio fue de $1,059.04 \pm 509.96$ gPS/m², siendo la estación A3 la mayor con $2,138.33$ gPS/m² y B3 la menor con 380 g/m². La biomasa total promedio de la reserva fue de $1,519.28 \pm 797.40$ gPS/m², la estación A3 presentó la mayor y B3 la menor con $2,911.67 \pm 384.19$ gPS/m² y 535.56 ± 249.76 gPS/m², respectivamente (Tabla 10). Lo anterior coincide con las estaciones que presentaron la mayor y menor biomasa subterránea ya que, la biomasa subterránea de los pastos marinos es el mayor componente de la biomasa total; debido a que sirven como reservorio fotosintético que soporta el crecimiento de la planta y mantiene otros tejidos durante periodos de baja producción fotosintética e incluso puede generar CO₂ en rizomas y raíces que pueden ser utilizado por las hojas como recurso de carbono (Mateo *et al.*, 2006).

La biomasa total de *T. testudinum* de la RBLP fue mayor en comparación con otros estudios realizados en el Golfo de México, siendo Celestún la menor con 342.58 gPS/m², seguido de Champotón con 425.16 gPS/m² (López, 2012), el Caribe Mexicano con 714.2 gPS/m² (Ramírez, 2017) y por último en el Sistema Arrecifal Veracruzano, con un rango desde 688.88 a $1,569.77$ gPS/m² (Márquez, 2015).

La longitud promedio de las hojas de *T. testudinum* de la RBLP fue mayor en comparación con las del Caribe Mexicano y el Sistema Arrecifal Veracruzano, las cuales presentaron una longitud promedio de 12.22 cm (Gallegos *et al.*, 1993) y de 7 a 12.47 cm (Márquez, 2015), respectivamente. Mientras que en el estudio realizado por Ramírez (2017) en el Caribe Mexicano la longitud promedio de las hojas fue de 21.13 cm. En Celestún, Yucatán López (2012) reportó 24.06 cm y 35.83 cm en Champotón, Campeche. Sin embargo, la densidad promedio de vástagos fue menor a la del presente estudio, con 807 vástagos/m², 501.87 vástagos/m² y 425.47 vástagos/m², respectivamente. Asimismo, en el Caribe Mexicano, de acuerdo con lo analizado por Gallegos *et al.* (1993) la densidad de

vástagos de *T. testudinum* fue de 480 vástagos/m². Sin embargo, la densidad de vástagos en el Sistema Arrecifal Veracruzano es similar a la de la RBLP ya que se encontraron en promedio de 1,174 a 1,489 vástagos/m² (Márquez, 2015).

7.4 Dinámica de la población

La floración de los pastos marinos generalmente está controlada por la temperatura, cuando la irradiancia es mayor y la temperatura del agua aumenta, de manera que este evento estacional solo ocurre una vez al año dejando una cicatriz distintiva en los vástagos (Duarte *et al.*, 1994; Hemminga y Duarte, 2008). La floración es poco frecuente en la mayoría de los vástagos de los pastos marinos, de acuerdo con Gallegos *et al.* (1992) no más del 10% de los vástagos de una pradera desarrolla flores durante su vida. Sin embargo, el 22% de los vástagos examinados de la RBLP presentaron cicatrices de flor; algunos de ellos más de una vez, de manera que se presentaron 329 eventos de floración en los 985 vástagos examinados, los cuales produjeron 47,085 hojas. Los 329 eventos de floración representan una frecuencia de floración de 7×10^{-3} flores por intervalo de plastocrono (329/47,085); tomando en cuenta que la producción promedio de hojas de la reserva es de 25.84 por año, en promedio 1 de cada 4 vástagos florece al año. Asimismo, la edad promedio de floración fue de 33 I.P. que equivale a 1.28 años.

En la tabla 11 se muestra el porcentaje y la frecuencia de floración para cada una de las estaciones de muestreo. El número mínimo de vástagos con cicatriz de flor fue tres, en las estaciones C1 y C3; mientras que el máximo fue de 45 en la estación B4. Siendo la estación C1 la que presentó el menor porcentaje de floración con el 4.92%. Sin embargo, el mayor porcentaje de vástagos con floración lo presentó la estación A5 con el 56.25%. De igual manera, la estación B4 tuvo el mayor número de cicatrices florales (96) y por lo tanto la mayor frecuencia de floración con 1.9×10^{-2} flores por intervalo de plastocrono.

Tabla 11. Floración de *Thalassia testudinum* en cada una de las estaciones de la RBLP.

| Estaciones | No. Vástagos examinados | No. Vástagos con cicatriz de floración | % vástagos con cicatriz de floración | No. cicatrices florales | Frecuencia de floración |
|-------------|-------------------------|--|--------------------------------------|-------------------------|-------------------------|
| A1 | 119 | 15 | 12.61 | 15 | 0.004 |
| B1 | 122 | 25 | 20.49 | 31 | 0.005 |
| C1 | 61 | 3 | 4.92 | 4 | 0.001 |
| A2 | 77 | 11 | 14.29 | 15 | 0.005 |
| B2 | 54 | 4 | 7.41 | 4 | 0.001 |
| C2 | 58 | 13 | 22.41 | 22 | 0.005 |
| A3 | 82 | 11 | 13.41 | 19 | 0.005 |
| B3 | 89 | 26 | 29.21 | 40 | 0.008 |
| C3 | 40 | 3 | 7.50 | 4 | 0.002 |
| A4 | 113 | 29 | 25.66 | 36 | 0.009 |
| B4 | 87 | 45 | 51.72 | 96 | 0.019 |
| C4 | - | - | - | - | - |
| A5 | 32 | 18 | 56.25 | 21 | 0.016 |
| B5 | 51 | 15 | 29.41 | 22 | 0.012 |
| C5 | - | - | - | - | - |
| RBLP | 985 | 218 | 22.13 | 329 | 0.007 |

Al comparar los resultados obtenidos con otros estudios se puede observar que el porcentaje de la reserva es mayor que en otras praderas de México; el porcentaje de floración determinado por Gallegos *et al.*, (1992) en el Caribe Mexicano fue de 17%, en el Sistema Arrecifal Veracruzano se estimó un porcentaje de floración de 3.59 a 18.06% (Márquez, 2015), el 10.7% en Celestún y el 14.5% en Champotón, Campeche (López, 2012). La frecuencia de floración fue de 5.6×10^{-3} flores por I.P. en el Caribe mexicano, 4.7×10^{-3} flores por I.P. en Celestún y 6.7×10^{-3} flores por I.P. en Champotón, Campeche; mientras que en el Sistema Arrecifal Veracruzano fue mayor con 9×10^{-3} a 1.3×10^{-2} flores por I.P.

De los 218 vástagos que presentaron cicatrices de flor, el 33% tuvo dos o más eventos de floración, lo que permitió determinar la producción anual de hojas a partir de la

técnica de determinación de la edad. La producción promedio anual de hojas para la RBLP es de 25.84 I.P. de manera que el tiempo necesario para producir una hoja nueva es de 14.13 días. La menor producción anual de hojas fue en la estación C1 con 21 hojas, mientras que la mayor producción se presentó en la estación A2 con 36, seguida de B1 con 35 hojas, de manera que en estas estaciones el tiempo para producir una hoja fue de 10 días (Tabla 12). Aquellas estaciones que no presentaron vástagos con dos o más eventos de floración no se les pudo calcular la producción anual de hojas.

Tabla 12. Productividad de *Thalassia testudinum* en cada una de las estaciones de la RBLP.

| Estaciones | Producción anual de hojas | Tiempo para producir una hoja (días) | Reclutamiento de vástagos (Ind/I.P.) |
|-------------|---------------------------|--------------------------------------|--------------------------------------|
| A1 | - | - | 1.40 |
| B1 | 34.72 ± 4.53 | 10.51 | 1.07 |
| C1 | 21 ± 0 | 17.38 | 1.25 |
| A2 | 35.83 ± 1.65 | 10.19 | 0.78 |
| B2 | - | - | 0.80 |
| C2 | 31.3 ± 14.57 | 11.66 | 0.87 |
| A3 | 25 ± 0.71 | 14.60 | 1.09 |
| B3 | 30.53 ± 15.48 | 11.96 | 0.65 |
| C3 | 23 ± 0 | 15.87 | 0.75 |
| A4 | 25.83 ± 0 | 14.13 | 0.86 |
| B4 | 23.02 ± 3.83 | 15.86 | 0.73 |
| C4 | - | - | - |
| A5 | 23.75 ± 3.89 | 15.37 | 0.89 |
| B5 | 25 ± 10.59 | 14.60 | 1.02 |
| C5 | - | - | - |
| RBLP | 25.84 ± 10.78 | 14.13 | 0.97 |

La RBLP presentó la mayor producción anual de hojas al compararla con otros estudios realizados México: Gallegos *et al.* (1993) reportó una producción anual de 17 I.P. en el Caribe Mexicano, Márquez (2015) determinó de 18 a 21 I.P. en el Sistema Arrecifal Veracruzano y López (2012) estimó 21 I.P. en Champotón, Campeche y 23 I.P. en Celestún. El estudio realizado por Ramírez (2017) en el Caribe mexicano con una producción anual de hojas es similar a la del presente estudio, ya que determinó una productividad de 21 a 31 hojas al año.

Para determinar los cambios en la población de pastos marinos se mide el reclutamiento de vástagos (Short y Duarte, 2001). Este se calcula a partir del número de vástagos que se agrega a la población por intervalo de plastocrono que crece, de manera que el reclutamiento anual de los vástagos en la RBLP es de 0.97 Ind/I.P.; la menor tasa se presentó en la estación B3 con 0.65 y la mayor en la estación A1 con 1.40 (Tabla 12). La tasa de reclutamiento de vástagos en la reserva es mayor en comparación con otros estudios, ya que en el Caribe Mexicano se determinó en 0.02 a 0.07 Ind/I.P. (Gallegos *et al.*, 1993) y 0.39, 0.41 y 0.50 Ind/I.P. en el Sistema Arrecifal Veracruzano (Márquez, 2015); mientras que en Celestún fue de 0.85 Ind/I.P. (López, 2012). Sin embargo, López (2012) determinó una tasa de reclutamiento de vástagos similar a la del presente estudio con 0.99 Ind/I.P. en Champotón, Campeche.

7.4.1 Distribuciones de edad

La estructura de edades de los pastos marinos se establece a partir de la distribución del número de hojas producidas por los vástagos a lo largo de su vida, y se calcula como el producto entre el número de hojas presentes más las cicatrices de las hojas en cada vástago y el I.P. obtenido previamente para la población de estudio (Duarte *et al.*, 1994). En la figura 15 se muestra la gráfica con la estructura de edades para la población de *T. testudinum* de la RBLP. En ella se puede observar que el 50% de los vástagos son menores a un año de edad, el 30% tiene alrededor de un año y el 13% alcanza los dos años. La expectativa de vida de los vástagos en la RBLP es de 176 I.P., lo que equivale a 7 años. Conforme incrementa la edad en I.P. la presencia de vástagos disminuye hasta registrar una edad de 176 I.P.; de manera que la RBLP se ve representada por individuos jóvenes.

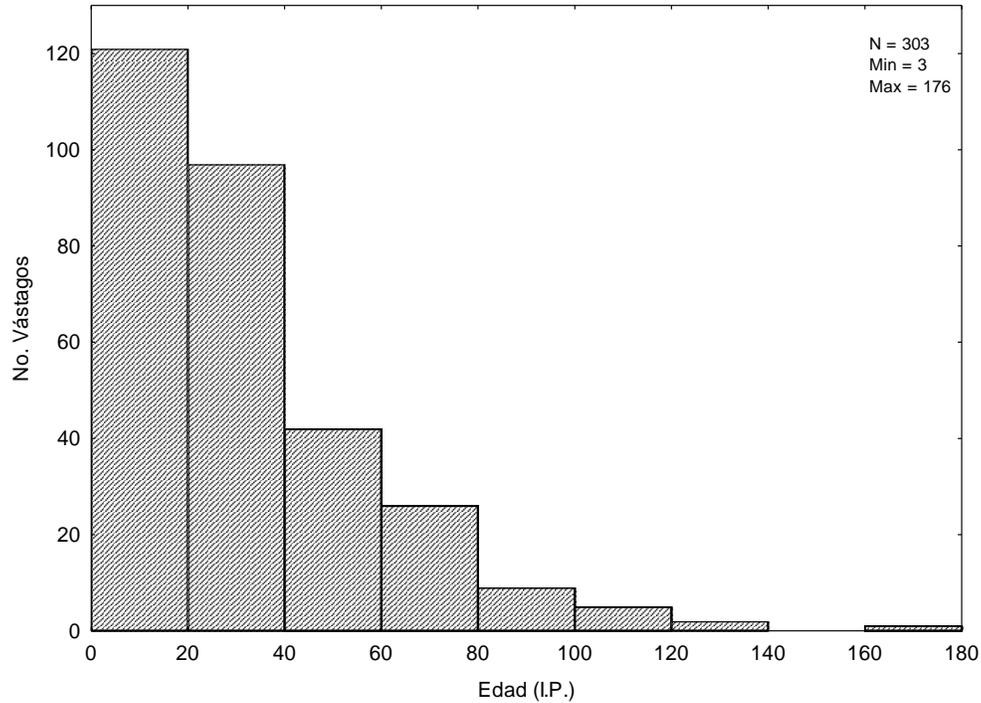


Figura 15. Estructura de edades de *Thalassia testudinum* de la RBLP.

Al hacer el análisis de estructura de edades por estaciones se puede observar que los individuos que presentaron menos de 80 I.P. de edad se localizan en las estaciones ubicadas en el transecto cercano a la costa (A), donde las profundidades varían de 0.5 a 2 m. Mientras que en las estaciones del transecto intermedio (B) y lejano a la costa (C) se encuentran los individuos mayores a 80 I.P. de edad; en estos transectos la profundidad varía de 2.5 a 5.5 m (Fig. 16). Asimismo, en la figura 16 se puede observar que en los transectos 2 y 3 se ubican vástagos con más de 100 I.P. de edad. Por el contrario, los individuos de los transectos 1, 4 y 5 no son mayores a 2 años. El individuo con la mayor expectativa de vida se encontró en la estación C3.

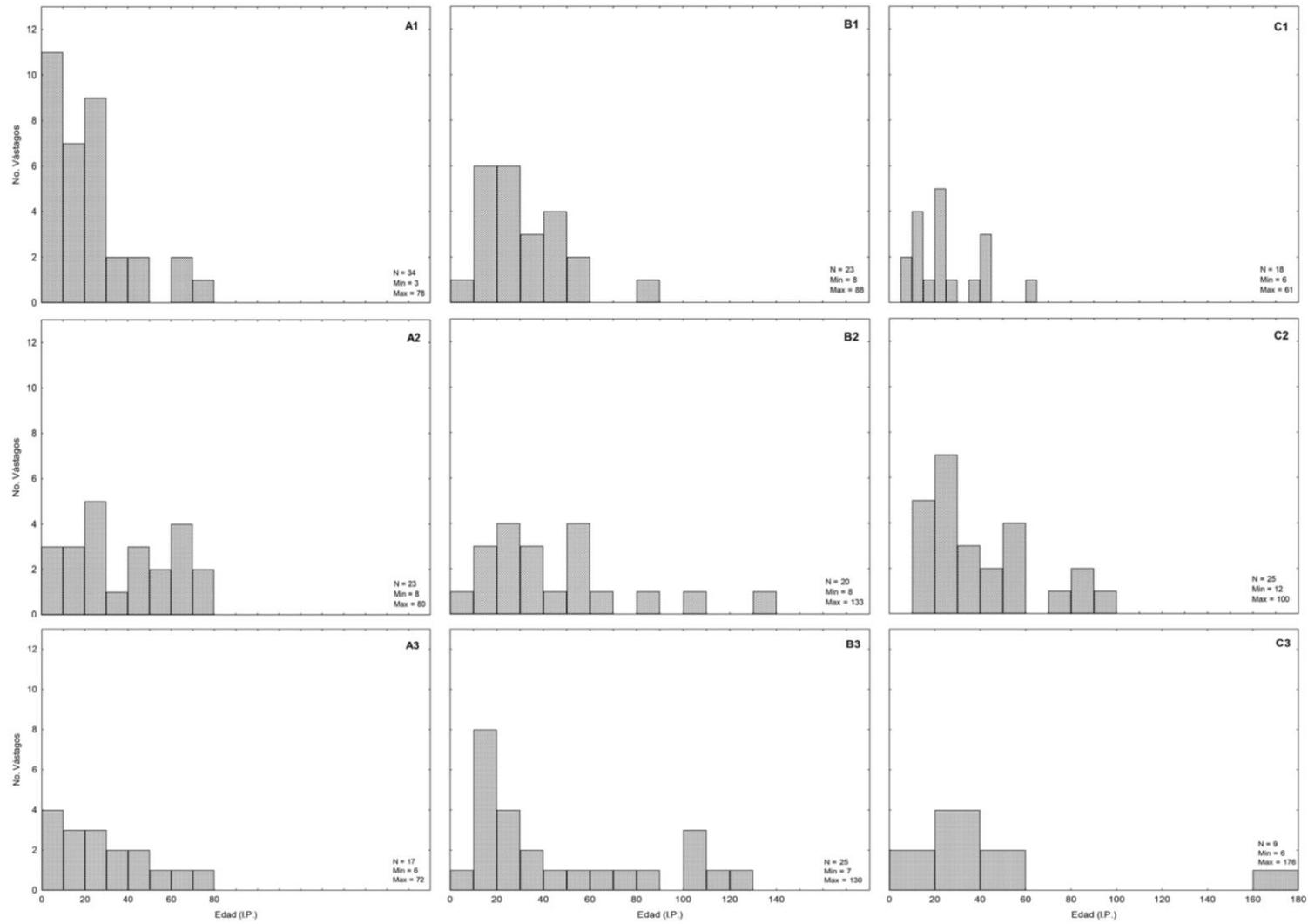
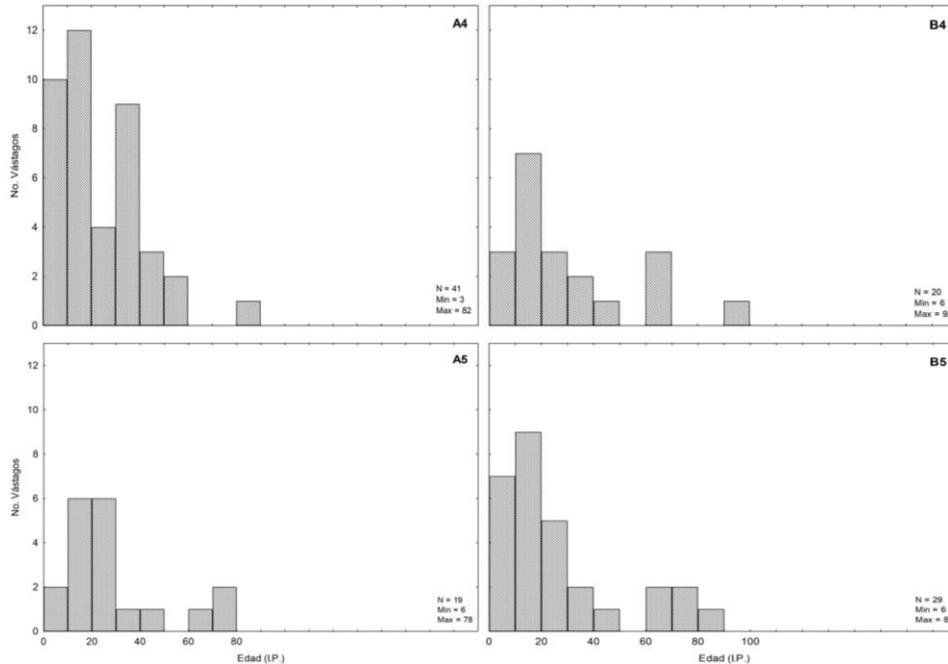


Figura 16. Estructura de edades de *Thalassia testudinum* en cada una de las estaciones de la RBLP.



...continuación **Figura 16.**

7.4.2 Tasas de crecimiento

Los pastos marinos son plantas rizomatosas, es decir, que tienen tallos que se extienden horizontalmente por debajo del sedimento y estos son los responsables de la extensión de los clones sobre el espacio (Hogart, 2007; Hemminga y Duarte, 2008). Asimismo, la renovación de estos se produce a través de la continua división de los meristemas del rizoma lo cual da como resultado una alta dinámica de la pradera (Short y Duarte, 2001).

El número promedio de internodos de rizoma entre vástagos de la reserva fue de 13.55 ± 6.39 internodos, la longitud promedio del rizoma entre vástagos fue de 6.40 ± 3.08 cm y la longitud promedio de cada internodo de rizoma fue 0.49 ± 0.15 cm. El número de internodos de rizoma entre vástagos varió entre estaciones de 10.82 ± 5.36 a 17.36 ± 4.80 internodos, la longitud del rizoma entre vástagos se encontró entre 5.35 ± 2.62 y 7.78 ± 4.08 cm, mientras que la longitud promedio de cada internodo de rizoma osciló de 0.40 ± 0.15 a 0.55 ± 0.16 cm (Tabla 13).

La tasa de formación de los internodos de rizoma fue de 7.41 internodos al año. A partir de la longitud de los internodos de rizoma y su tasa de formación se logró determinar la tasa de crecimiento del rizoma de *T. testudinum* en la RBLP, la cual fue de 47.42 cm al año (Tabla 13). La estación que presentó la mayor tasa de formación de internodos de rizoma fue la estación C1 con 11.31 internodos al año y la mayor tasa de crecimiento horizontal la presentó la estación B5 con 66.84 cm al año. Mientras que la menor tasa, tanto de formación de internodos como de crecimiento horizontal fue la estación A2 con 3.64 internodos y 23.53 cm al año, respectivamente. De acuerdo con Marbà y Duarte (1998), la tasa de crecimiento horizontal de *T. testudinum* es de 69 cm al año. Sin embargo, Gallegos *et al.*, (1993) y van Tussenbroek (1998) mencionan que las tasas de crecimiento del rizoma horizontal varían entre 19 y 35 cm al año dependiendo del sitio de muestreo. Esto se debe a la plasticidad del rizoma, tanto en longitud como ramificación, la cuál dependerá del espacio y de la concentración de nutrientes en los sedimentos (Hemminga y Duarte, 2008).

Tabla 13. Número de internodos de rizoma y longitud de rizoma entre vástagos de *Thalassia testudinum* para cada una de las estaciones de la RBLP.

| Estación | Número de internodos de rizoma entre vástagos | Longitud de cada internodo de rizoma (cm) | Longitud de rizoma entre vástagos (cm) | Tasa de formación de internodos de rizoma (int/año) | Tasa de crecimiento horizontal (cm/año) |
|-------------|---|---|--|---|---|
| A1 | 11.56 ± 5.26 | 0.54 ± 0.15 | 5.98 ± 2.66 | 6.32 | 37.80 |
| B1 | 13.11 ± 7.61 | 0.52 ± 0.17 | 6.44 ± 3.61 | 3.97 | 25.56 |
| C1 | 13.66 ± 5.94 | 0.40 ± 0.15 | 5.28 ± 2.62 | 11.31 | 59.69 |
| A2 | 12.79 ± 7.69 | 0.53 ± 0.16 | 6.47 ± 3.11 | 3.64 | 23.53 |
| B2 | 13.90 ± 6.58 | 0.40 ± 0.15 | 5.35 ± 2.92 | 7.60 | 40.66 |
| C2 | 13.40 ± 5.69 | 0.44 ± 0.15 | 5.77 ± 2.57 | 4.99 | 28.80 |
| A3 | 13.90 ± 4.61 | 0.52 ± 0.12 | 6.92 ± 2.04 | 8.12 | 56.17 |
| B3 | 17.36 ± 4.80 | 0.41 ± 0.13 | 6.90 ± 2.55 | 6.80 | 46.92 |
| C3 | 12.69 ± 5.56 | 0.54 ± 0.16 | 6.79 ± 3.46 | 8.76 | 59.45 |
| A4 | 12.69 ± 4.92 | 0.55 ± 0.14 | 6.75 ± 2.50 | 6.94 | 46.86 |
| B4 | 14.23 ± 7.77 | 0.47 ± 0.12 | 6.66 ± 3.83 | 9.80 | 65.29 |
| C4 | - | - | - | - | - |
| A5 | 10.82 ± 5.36 | 0.55 ± 0.16 | 5.76 ± 2.91 | 7.00 | 40.33 |
| B5 | 14.71 ± 8.27 | 0.54 ± 0.13 | 7.78 ± 4.08 | 8.59 | 66.84 |
| C5 | - | - | - | - | - |
| RBLP | 13.55 ± 6.39 | 0.49 ± 0.15 | 6.40 ± 3.08 | 7.41 | 47.42 |

La tasa de crecimiento vertical está dada por la ecuación $y = 0.1114x + 0.4438$, con un 70% de explicación, la cual describe la relación entre la longitud (cm) del rizoma vertical y su edad (I.P.) (Fig. 17). La tasa de crecimiento vertical es una característica importante para observar el crecimiento de las poblaciones, en el caso de la RBLP que la producción anual de hojas es de 25.84, la tasa de crecimiento vertical es de 2.88 cm al año. De acuerdo con Hemminga y duarte (2008) la tasa de crecimiento vertical de *T. testudinum* es de 2 a 20 cm al año.

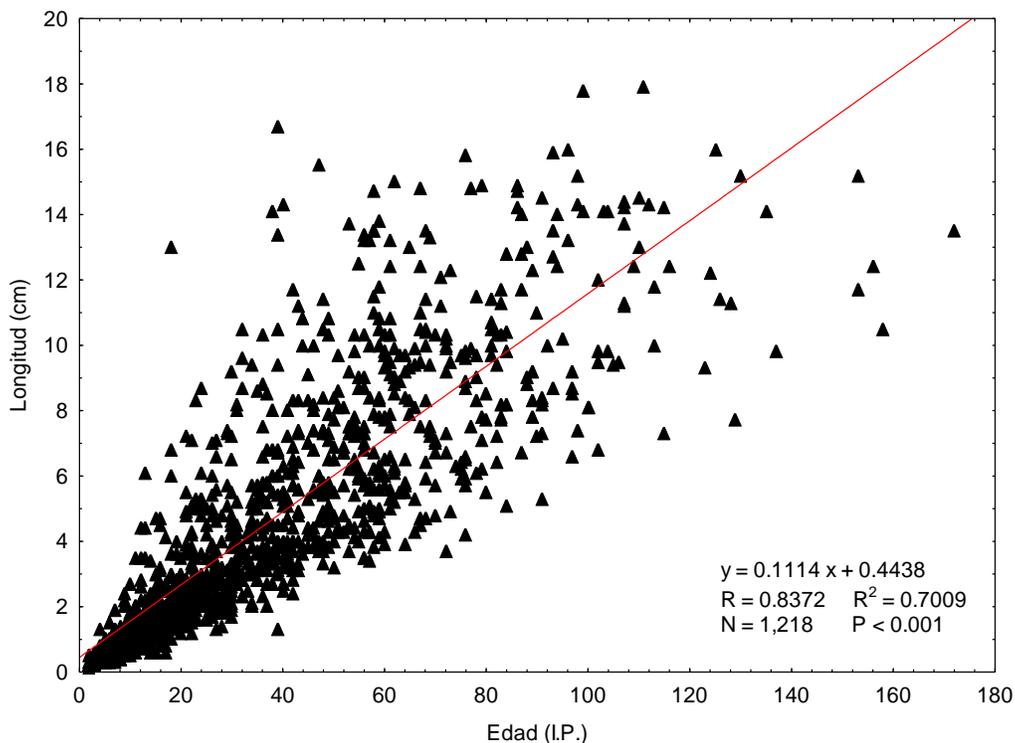


Figura 17. Tasa de crecimiento vertical de *Thalassia testudinum* de la RBLP.

En la figura 17 se puede observar que el crecimiento no es homogéneo, esto se debe a la variabilidad ambiental que se presenta en la zona de estudio. En la tabla 14 se muestra que la tasa de crecimiento de *T. testudinum* presentó un rango de 1.71 a 7.05 cm/año, siendo la estación A5 la que presentó la menor tasa de crecimiento vertical y la estación A2 la que tuvo la mayor; es en esta última en la que se tiene la mayor productividad anual de

hojas. Para calcular la tasa de crecimiento de las estaciones a las que no se les pudo estimar la productividad de hojas, se utilizó el promedio de la producción anual de la reserva.

Tabla 14. Tasa de crecimiento vertical de *Thalassia testudinum* para cada una de las estaciones de la RBLP.

| Estación | Ecuación de la recta | X | Tasa de crecimiento vertical (cm) | N | R | R ² |
|-----------|------------------------|--------------|-----------------------------------|------------|--------|----------------|
| A1 | $y = 0.1118x - 0.2706$ | 25.84 | 2.89 | 154 | 0.9343 | 0.8730 |
| B1 | $y = 0.1354x + 0.7061$ | 34.72 | 4.70 | 129 | 0.9359 | 0.8760 |
| C1 | $y = 0.0887x + 0.218$ | 21 | 1.86 | 95 | 0.8898 | 0.7917 |
| A2 | $y = 0.1968x + 0.867$ | 35.83 | 7.05 | 83 | 0.9051 | 0.8192 |
| B2 | $y = 0.0865x + 0.4682$ | 25.84 | 2.24 | 68 | 0.8801 | 0.7746 |
| C2 | $y = 0.083x + 0.5177$ | 31.3 | 2.60 | 85 | 0.9467 | 0.8962 |
| A3 | $y = 0.1476x - 0.2741$ | 25 | 3.69 | 120 | 0.9349 | 0.8740 |
| B3 | $y = 0.0919x + 0.0489$ | 30.53 | 2.81 | 104 | 0.8995 | 0.8091 |
| C3 | $y = 0.0982x + 2.5283$ | 23 | 2.26 | 49 | 0.7538 | 0.5682 |
| A4 | $y = 0.1144x + 0.4571$ | 25.83 | 2.95 | 130 | 0.8838 | 0.7811 |
| B4 | $y = 0.1025x + 0.2728$ | 23.02 | 2.36 | 93 | 0.9270 | 0.8593 |
| C4 | - | - | - | - | - | - |
| A5 | $y = 0.0718x + 0.5955$ | 23.75 | 1.71 | 44 | 0.9523 | 0.9069 |
| B5 | $y = 0.1223x - 0.1322$ | 25 | 3.06 | 64 | 0.9372 | 0.8783 |
| C5 | - | - | - | - | - | - |

X = Productividad anual de hojas

La tasa de crecimiento de vertical de *T. testudinum* es menor a la horizontal. Esto se debe a que los internodos verticales tienden a producirse a una tasa menor que los internodos horizontales, además de que los internodos verticales tienden a ser cinco veces mas pequeños que los horizontales, dando como resultado una tasa de crecimiento vertical 10 veces más lenta que la horizontal (Hemminga y Duarte, 2008). Asimismo, el crecimiento vertical del rizoma responde fuertemente a los cambios en la dinámica de los sedimentos (Duarte *et al.*, 1994) la cual, como se mencionó anteriormente, no es significativa en la zona de estudio ya que no se presentó una diferencia de la profundidad en las tres temporadas de muestreo.

La tasa de crecimiento vertical de *T. testudinum* es mayor en la RBLP que lo reportado en otros estudios. En Champotón esta especie tiene una tasa de crecimiento vertical de 2.27 cm al año y 1.41 cm en Celestún (López, 2012), mientras que en el Caribe Mexicano la tasa de crecimiento vertical es de 0.81 a 2.04 cm/año (Gallegos *et al.* 1993;

Ramírez, 2017). De acuerdo con Hemminga y Duarte (2008), los rizomas horizontales tienen una capacidad exploratoria que les permite extenderse a nuevas áreas, mientras que los rizomas verticales tienen la capacidad de usar los recursos disponibles al desarrollar hojas en dichos sitios, lo que da como resultado una tasa de crecimiento diferente para cada rizoma.

7.5 Análisis de las características demográficas en función de las variables ambientales

A partir del análisis de componentes principales se determinaron los parámetros demográficos más importantes, los cuales explicaron un 63.84% del total de la varianza de los datos dentro de los primeros tres factores. Las variables que conformaron el análisis fueron: largo y ancho de las hojas, biomasa aérea y subterránea, densidad de vástagos e internodos de rizoma, porcentaje de floración, reclutamiento de vástagos y tasa de crecimiento vertical. De manera que en el primer factor se encontró el ancho, la biomasa aérea y subterránea, la densidad de vástagos y la tasa de crecimiento vertical. El segundo factor se conformó por la densidad de internodos y el reclutamiento de vástagos, mientras que en el tercero se encontró el largo de las hojas (Tabla 15).

Tabla 15. Matriz de carga de los factores principales para los parámetros demográficos de *Thalassia testudinum* en la RBLP.

| | Componente 1 | Componente 2 | Componente 3 |
|------------------------------|---------------------|---------------------|---------------------|
| Eigenvalor | 2.660055 | 1.95335 | 1.132263 |
| % Explicado | 29.55617 | 21.70389 | 12.58071 |
| % Acumulado | 29.5562 | 51.2601 | 63.8408 |
| | <i>Loadings</i> | | |
| Largo hojas | 0.51992 | -0.179300 | 0.653007 |
| Ancho hojas | 0.580206 | -0.095733 | -0.334914 |
| Biomasa aérea | 0.665766 | -0.523333 | 0.019155 |
| Biomasa subterránea | 0.806431 | -0.229620 | -0.285323 |
| Densidad vástagos | 0.576058 | 0.599746 | -0.267037 |
| Densidad internodos | -0.069494 | 0.780095 | 0.166719 |
| % Floración | -0.0370936 | -0.446265 | -0.534357 |
| Reclutamiento de vástagos | 0.418148 | 0.641960 | -0.247810 |
| Tasa de crecimiento vertical | 0.557143 | -0.076980 | 0.256614 |

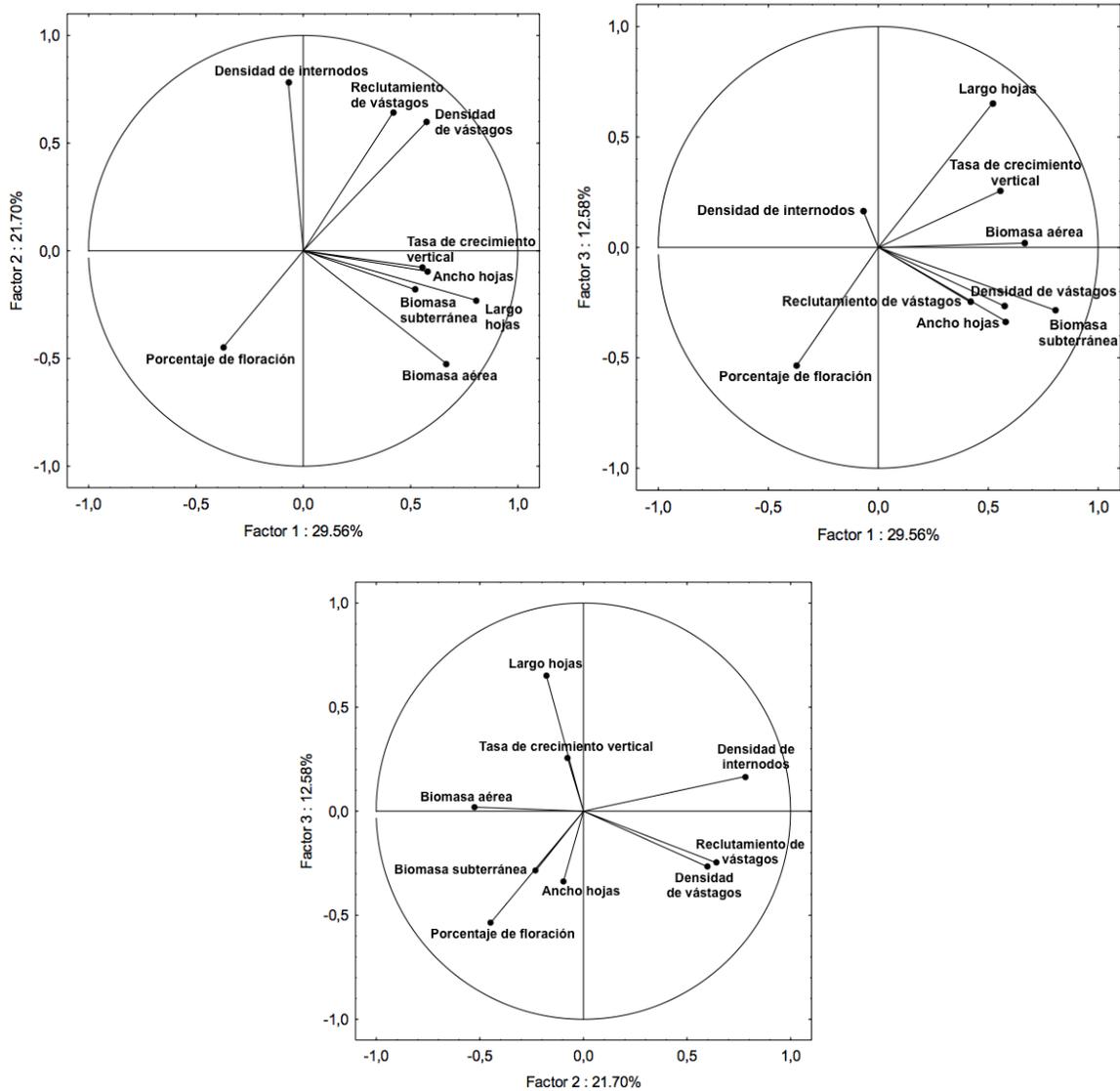


Figura 18. Análisis de componentes principales de las características demográficas de *Thalassia testudinum* de la RBLP.

En la figura 18 se puede observar que la densidad de internodos y el reclutamiento de vástagos presentaron una correlación positiva de manera que un incremento en la densidad de internodos genera un aumento en el reclutamiento de vástagos. Asimismo, la biomasa aérea presentó una correlación positiva con el ancho y largo de las hojas, al igual que la tasa de crecimiento vertical, lo cual es obvio ya que la biomasa aérea está

conformada por los vástagos y las hojas, y éstas últimas con el área foliar. Lo mismo sucede con la densidad de internodos y la biomasa subterránea, los cuales también presentaron una correlación positiva. Como se mencionó anteriormente, la extensión de los pastos marinos sobre el espacio está vinculada con la iteración de sus módulos.

Al igual que las variables ambientales, se realizó un análisis clúster con las características demográficas consideradas como importantes a partir del análisis de componentes principales (Tabla 15). Este análisis permitió realizar el mapa de zonación el cual permitió ver la variación espacial tanto de las características como de la dinámica de *T. testudinum* en la reserva (Fig. 19).

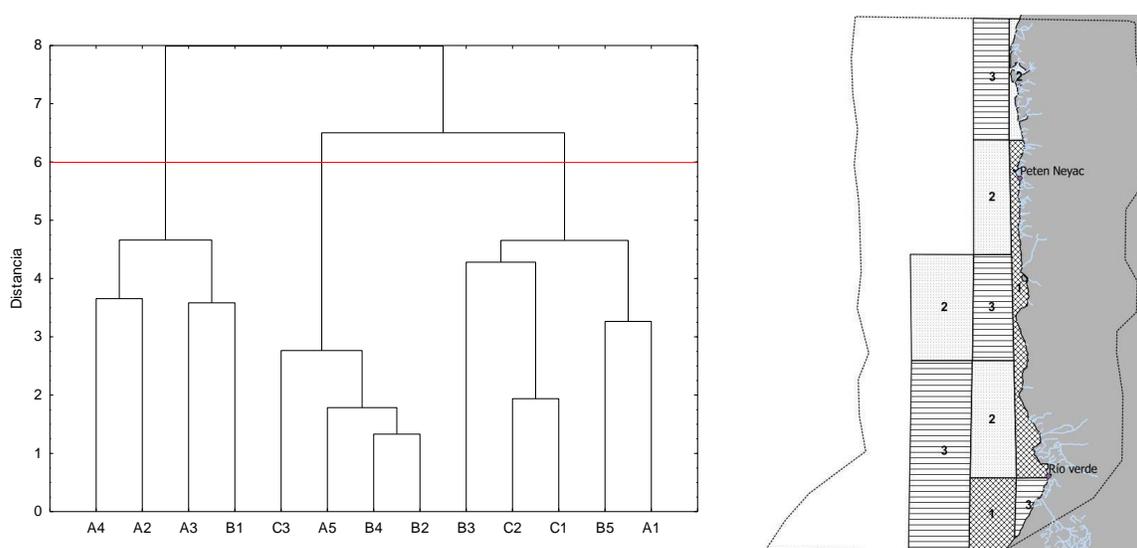


Figura 19. Clúster de las estaciones y mapa de zonación de las características demográficas de *Thalassia testudinum* de la RBLP.

La zona 1 se caracterizó por presentar el mayor largo y ancho de hojas promedio, así como la mayor densidad de vástagos, biomasa aérea y subterránea. La zona 2 se identificó por presentar la menor densidad de vástagos e internodos, al igual que el menor reclutamiento de vástagos. Mientras que la zona 3 se determinó por la mayor densidad de internodos de rizoma promedio y el mayor reclutamiento de vástagos. La mayor tasa de crecimiento vertical se presentó en la zona 1 con 4.60 ± 1.78 cm/año, seguida de la zona 3 con 2.64 ± 0.47 cm/año, y por último la zona 2 con 2.14 ± 0.29 cm/año (Tabla 16). La

temperatura juega un papel importante en la fotosíntesis, tanto la respiración como la fotosíntesis incrementan con la temperatura del agua (Lee et al., 2007). Esto se ve reflejado en la tasa de crecimiento vertical, la cual es mayor en la zona 1, en la que se encontró la mayor temperatura promedio (Fig. 8).

Tabla 16. Promedio (\pm D.E.) de cada una de las zonas establecidas para las características demográficas de *Thalassia testudinum* en la RBLP.

| | Largo hojas (cm) | Ancho hojas (cm) | Biomasa aérea (gPS/m²) | Biomasa subterránea (gPS/m²) | Densidad vástagos (ind/m²) | Densidad internodos (ind/m²) | Reclutamiento de vástagos (ln/I.P.) | Tasa de crecimiento vertical (cm/año) |
|--------|---------------------------------|---------------------------------|--|--|--|--|--|--|
| Zona 1 | 21.26 (\pm 5.05) | 0.75 (\pm 0.05) | 806.95 (\pm 174.03) | 1,540.42 (\pm 439.32) | 1,455.56 (\pm 435.75) | 827.78 (\pm 369.24) | 0.95 (\pm 0.15) | 4.60 (\pm 1.78) |
| Zona 2 | 18.71 (\pm 3.29) | 0.73 (\pm 0.04) | 589.03 (\pm 102.83) | 1,125.83 (\pm 135.07) | 705.56 (\pm 243.85) | 502.78 (\pm 159.83) | 0.79 (\pm 0.07) | 2.14 (\pm 0.29) |
| Zona 3 | 18.42 (\pm 4.45) | 0.69 (\pm 0.07) | 393.11 (\pm 155.74) | 833.56 (\pm 277.89) | 1,124.44 (\pm 365.10) | 1,182.22 (\pm 255.63) | 1.04 (\pm 0.30) | 2.64 (\pm 0.47) |

A partir del análisis de componentes principales se determinó la relación entre las variables ambientales, el estado de salud y la demografía de *T. testudinum* en la RBLP, las cuales explicaron el 59.72% del total de la varianza de los datos dentro de los primeros dos factores (Tabla 17; Fig. 20). El primer factor se conformó por: la profundidad, temperatura, Fv/Fm, largo y ancho de las hojas, biomasa aérea y subterránea, densidad de vástagos e internodos de rizoma, reclutamiento de vástagos y crecimiento vertical. Mientras que el segundo factor involucró el pH, salinidad y los nutrientes en la columna de agua.

Tabla 17. Matriz de carga de los factores principales de las variables ambientales, estado de salud y demografía de *Thalassia testudinum* en la RBLP.

| | Componente 1 | Componente 2 |
|------------------------------|---------------------|---------------------|
| Eigenvalor | 7.791917 | 2.359701 |
| % Explicado | 45.8348 | 13.8806 |
| % Acumulado | 45.8348 | 59.7154 |
| | <i>Loadings</i> | |
| Profundidad | 0.792361 | 0.111216 |
| Temperatura | -0.576244 | -0.098805 |
| pH | -0.005615 | 0.666517 |
| Salinidad | 0.398880 | 0.736305 |
| Fv/Fm | -0.923274 | 0.152324 |
| NT _{columna} | -0.374375 | 0.748129 |
| PT _{columna} | 0.285532 | 0.594079 |
| PT _{intersticial} | -0.145719 | -0.477676 |
| Largo hojas | -0.894902 | 0.114464 |
| Ancho hojas | -0.951503 | 0.051582 |
| Biomasa aérea | -0.797821 | 0.282847 |
| Biomasa subterránea | -0.833477 | 0.053684 |
| Densidad vástagos | -0.783138 | 0.062008 |
| Densidad internodos | -0.635694 | -0.137596 |
| % Floración | -0.420279 | 0.139814 |
| Reclutamiento de vástagos | -0.864193 | -0.026785 |
| Tasa de crecimiento vertical | -0.774110 | -0.213270 |

En el círculo de correlaciones se puede observar que tanto las características demográficas como la dinámica poblacional de *T. testudinum* tienen una relación directa con el Fv/Fm, la temperatura y PT_{intersticial} (Fig. 20). El Fv/Fm, como se mencionó, es un indicador de estado de salud de los pastos marinos, de manera que si la reserva presenta una alta eficiencia cuántica promedio, la productividad de la pradera será buena. Asimismo, la temperatura juega un papel importante en la fotosíntesis, tanto la respiración como la fotosíntesis incrementan con la temperatura del agua (Lee *et al.*, 2007). Esto se ve reflejado en la tasa de crecimiento vertical, la cual es mayor en la zona 1 (Fig. 19), en la que se encontró la mayor temperatura promedio (Fig. 8).

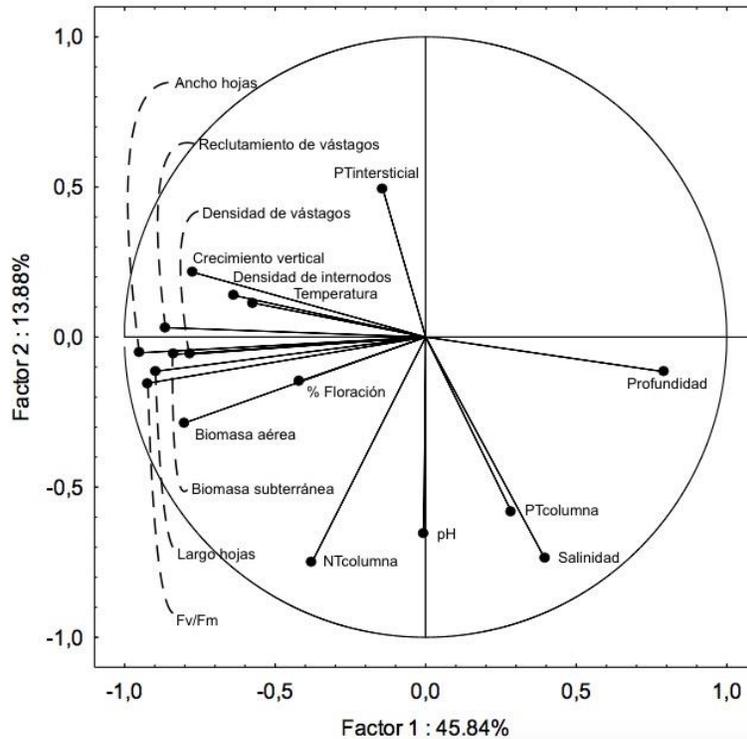


Figura 20. Análisis de componentes principales de las variables ambientales, estado de salud y demografía de *Thalassia testudinum* de la RBLP.

Aunado a lo anterior, a partir de los diferentes análisis realizados se puede observar que *T. testudinum* modifica la morfología de sus hojas para optimizar la fotosíntesis. Al igual que lo descrito por Ralph et al. (2007) las hojas de *T. testudinum* son más largas y anchas en las zonas someras de la reserva, y disminuyen en las zonas lejanas a la costa, como respuesta a la reducción de luz. De igual forma, la variación espacial de las características demográficas (Fig. 19) presentó patrones similares a los mostrados en la zonación de las variables ambientales (Figs. 11, 12 y 13), definida principalmente por la profundidad y la influencia de los aportes de agua dulce, los cuales como se mencionó anteriormente modifican la temperatura y salinidad así como la concentración de nutrientes. La zona 1 coincide con las estaciones cercanas a la costa, en donde se encuentra la mayor concentración de nutrientes, principalmente $PT_{intersticial}$. Para mantener el crecimiento, los pastos marinos requieren carbono inorgánico y nutrientes; dentro de los elementos esenciales el N y el P son los nutrientes que comúnmente limitan el crecimiento de las praderas marinas (Lee et al., 2007). El carbono constituye aprox. el 40% del peso seco del

tejido fijado a partir de la fotosíntesis (Lambers *et al.*, 2008), mientras que el N y el P representan del 1 - 4% y 0.1 - 1% del peso seco, respectivamente (Duarte, 1990). El P es el nutriente esencial para el crecimiento de las plantas; este elemento puede quedarse en las raíces o distribuirse en las diferentes estructuras de los pastos marinos para incorporarse a los compuestos orgánicos. Asimismo, los pastos marinos obtienen gran parte de la demanda de nutrientes del sedimento, mientras que el consumo a través de las hojas es considerado de importancia secundaria (Pedersen y Borum, 1993), de manera que *T. testudinum* responde al incremento en la disponibilidad de nutrientes con el incremento de biomasa aérea y productividad (Darrell y Fourqurean, 2009). Sin embargo, el enriquecimiento excesivo de nutrientes puede limitar el crecimiento de los pastos, al promover una mayor atenuación de la luz debido al crecimiento de las epífitas, fitoplancton y macroalgas (Short *et al.*, 1995).

Finalmente se puede observar que la mayor productividad de *T. testudinum* en la RBLP se da en la zona 1 (Fig. 19), que corresponde a las estaciones A2, A3, A4 y B1 cuya zona se caracteriza por ser somera, de temperaturas altas, menor salinidad y con la mayor concentración de nutrientes, principalmente $PT_{intersticial}$. Además de que esa zona se caracteriza por la cobertura monoespecífica de *T. testudinum*. Aún cuando el transecto intermedio fue el que presentó el mayor Fv/Fm, es en este transecto en donde *T. testudinum* coexiste con una mayor abundancia de macroalgas, específicamente *Caulerpa paspaloides* var. *wudermannii* (Fuentes *et al.*, 2014). De acuerdo con van Tussenbroek *et al.* (2006), las acumulaciones de macroalgas, así como las epífitas, pueden inhibir el desarrollo de los pastos marinos al bloquear la luz y competir por nutrientes. Las interacciones entre especies de las praderas marinas pueden ocurrir tanto en el compartimiento aéreo como subterráneo (Ceccherelli y Cinelli, 1997). Esta competencia influye en la productividad de la pradera.

La productividad de los pastos marinos puede controlarse mediante procesos fisiológicos, así como diversos factores bióticos y abióticos que influyen en el metabolismo de las plantas; usualmente exhiben variaciones distintas con tasas que aumentan durante la primavera y el verano y disminuyen durante el otoño e invierno (Lee *et al.*, 2007). Lo

anterior está relacionado con la cantidad y calidad de luz que reciben para realizar la fotosíntesis. Sin embargo, los pastos marinos en zonas poco profundas o intermareales están expuestos a una variedad de extremos ambientales, que incluyen altas radiaciones solares y amplias fluctuaciones de temperatura (Ralph, 1998). Es por ello que algunas plantas de *T. testudinum* localizadas en las estaciones A1 y A5 presentaron un rendimiento cuántico máximo menor a 0.7 de junio a octubre. Esto se debe a que en esta temporada, estas estaciones tuvieron la menor profundidad con 0.5 y 0.7 m y la mayor concentración de $PT_{intersticial}$ con 71.25 y 44.97 μM , respectivamente. Asimismo, la estación A1 presentó la mayor temperatura del agua con 32.7°C asociado con la baja profundidad de la zona. De manera que el estrés en dichas estaciones está relacionado con la intensidad de luz, temperatura y eutrofización. Afortunadamente, cada una de las especies de pastos marinos presenta adaptaciones fisiológicas y morfológicas únicas a la disponibilidad de luz, de manera que cada especie tiene diferentes requisitos mínimos de luz, la cual se atribuye a la aclimatación de acuerdo con los regímenes de luz de cada sitio (Dennison *et al.*, 1993).

La habilidad competitiva de *T. testudinum* se refleja en la reserva al ser la especie de pasto marino predominante (Gallegos, 1995), además de presentar una alta plasticidad fenotípica en respuesta a las características ambientales en las que se desarrolla (Duarte, 1991). Asimismo, la RBLP presenta las condiciones óptimas para el crecimiento de *T. testudinum*, lo cual se ve reflejado en su alta productividad al compararla con otros estudios de la Península de Yucatán y el Caribe Mexicano. La variabilidad ambiental que se presenta en esta ANP genera características tanto espaciales como temporales que modifican las condiciones de cada sitio influyendo de manera directa en la morfología y fisiología de las plantas de esta especie. Las ANP, al ser espacios establecidos para la conservación de los ecosistemas naturales, presentan programas de manejo, que pretenden evitar los problemas que amenazan su estabilidad, aunque en realidad no están exentas de ellos. El buen estado de conservación de la RBLP se debe principalmente a su relativa inaccesibilidad y a la pobreza de sus suelos para actividades agropecuarias, entre otros (CONANP, 2004). No obstante, la pesca y la navegación son algunas de las actividades que pudieran generar impactos permanentes en esta pradera marina, al generar daños físicos

con las hélices de las lanchas o con las redes de arrastre para la pesca, además de la contaminación por hidrocarburos y otros compuestos antropogénicos. Es por ello que el monitoreo de estos ecosistemas a partir de indicadores como los pastos marinos es de vital importancia para conocer la calidad del ambiente y de esta manera establecer propuestas de manejo, restauración y conservación.

CONCLUSIONES

La superficie marina Reserva de la Biósfera los Petenes se caracteriza por la presencia de vegetación acuática sumergida representada por pastos marinos cuya especie dominante es *Thalassia testudinum*. Esta se encuentra distribuida a los largo de 50 km de la costa y 12 km mar adentro con profundidades menores a seis metros. Las variables ambientales evaluadas a lo largo de un ciclo anual variaron estacionalmente de acuerdo con la caracterización climática de la zona de estudio. De manera que las condiciones ambientales que se presentaron en cada una de las temporadas de muestreo modificaron la distribución espacial tanto de los parámetros físico-químicos como de la concentración de nutrientes.

La RBLP se caracteriza por presentar en su mayoría individuos jóvenes no mayores a los 2 años de edad que están en constante recambio y crecimiento continuo.

Las condiciones ambientales presentes en la RBLP son óptimas para el crecimiento y desarrollo de *T. testudinum*, la cual presentó una eficiencia cuántica mayor a 0.7 en las tres temporadas del año, lo que corresponde a plantas sanas no estresadas. Asimismo, esto se reflejó en la biomasa, densidad, floración, tasas de crecimiento y productividad de la pradera. Más aún, los parámetros demográficos de los pastos fueron mayores en la RBLP que en otras praderas de la Península de Yucatán y el Caribe Mexicano.

La RBLP es un Área Natural Protegida en buen estado de conservación, lo que permite la extensión de los pastos a lo largo y ancho de la reserva, convirtiéndola en la más grande de nuestro país. Al ser un área tan amplia, se genera una gran variabilidad ambiental con microclimas que modifican la morfología y fisiología de *T. testudinum*, dando como resultado una productividad espacialmente variable, influenciada principalmente por la profundidad, temperatura, $PT_{intersticial}$.

Este tipo de estudios es de gran importancia ya que al conocer la morfología y fisiología de especies indicadoras se puede saber el estado de salud del ecosistema, así como la importancia de las interacciones que se generan dentro del mismo.

REFERENCIAS

- Agraz, C.M.H.; J. Osti S.; C.A. Chan K.; E. Chan C.; D. Gómez R.; G. Requena P. y J. E. Reyes C. (2012). Programa regional para la caracterización y el monitoreo de ecosistemas de manglar del Golfo de México y Caribe Mexicano: Campeche. Universidad Autónoma de Campeche. Centro de Ecología Pesquerías y Oceanografía del Golfo de México. Informe Final SNIB- CONABIO. Proyecto FN010. México, D.F.
- Alberts, B.; D. Bray; J. Lewis; M. Raff; K. Roberts y J.D. Watson. 2002. Biología molecular de la célula. Ediciones Omega 3a ed. Barcelona, España. 505 p.
- Alter, P.; A. Dreissen; F.L. Luo y S. Matsubara. (2012). Acclimatory responses of *Arabidopsis* to fluctuating light environment: comparison of different sunfleck regimes and accessions. *Photosynth Res.* 113:221-237.
- Ayala-Pérez, L.A.; S. Muñoz R.; A. Sosa L.; G.J. Terán G. y O. Vasco V. (2016). Peces costeros de la Reserva de la Biósfera Los Petenes, Campeche. Universidad Autónoma Metropolitana (UAM). México. 170 pp.
- Ayala, P.L.A. (2010). Ecosistemas marinos y costeros: Humedales costeros. En: La Biodiversidad en Campeche: Estudio de Estado. Villalobos-Zapata, G. J., y J. Mendoza V. (Coord.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Gobierno del Estado de Campeche, Universidad Autónoma de Campeche, El Colegio de la Frontera Sur. México. 116-127.
- Belshe, E.F.; M.J. Durako y J.E. Blum. (2007). Photosynthetic rapid light curves (RLC) of *Thalassia testudinum* exhibit diurnal variation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.* 342:253-268.

- Biber, P.D.; H.W. Paerl; C.L. Gallegos y W. Judson K. (2015). Evaluating indicators of seagrass stress to light. In: Estuarine indicators. CRC Press, Boca Raton, Florida. 193-209 pp.
- Borowitzka, M.A.; P.S. Lavery y M. van Keulen (2006). Epiphytes of seagrasses. In: Larkum, A.W.D.; R.J. Orth and C.M. Duarte (Eds.). Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation. Springer. 440-461 pp.
- Campbell S.T.; L. McKenzie; S. Kerville; J. Bité. (2007). Patterns in tropical seagrass photosynthesis in relation to light, depth and habitat. Estuarine, Coastal and Shelf Science. 73:51-56.
- Capurro, L. (2002). A large coastal ecosystem: the Yucatan Peninsula. Advances and Perspectives 22:69-75.
- CCA (Comisión para la Cooperación Ambiental). (2016). Carbono azul en América del Norte: evaluación de la distribución de los lechos de pasto marino, marismas y manglares, y su papel como sumideros de carbono. Canadá. 58 p.
- Ceccherelli, G. y F. Cinelli. (1997). Short-term effects of nutrient enrichment of the sediment and interactions between the seagrass *Cymodocea nodosa* and the introduced green alga *Caulerpa taxifolia* in a Mediterranean bay. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 217:165-177.
- Cognetti, G.; M. Sarà y G. Magazzù. (2001). Biología marina. Ariel 1ª ed. Barcelona. 625 pp.
- CONAGUA (Comisión Nacional del Agua) (2017). Disponible en: <https://www.gob.mx/conagua> [Acceso: Diciembre 2017].
- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas) (2004). SIG. Mapoteca. Sitios RAMSAR. Disponible en:

http://sig.conanp.gob.mx/website/pagsig/imgmapoteca/map_ramsar/mapas/RAMSAR_Petenes_2004.jpg [Acceso: Junio 2016].

CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas) (2006). Programa de conservación y manejo Reserva de la Biósfera Los Petenes. Dirección General de Manejo para la Conservación. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, México D.F., México.

CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas) (s/f). La Reserva de la Biósfera Los Petenes. “Hábitats únicos y relevantes para la fauna”. Disponible en: <http://petenes.conanp.gob.mx/petenes.php#.V4rmoznax7s> [Acceso: Junio 2016].

Contreras, A. (1958). Bosquejo climatológico. En: Beltrán E. (Ed.). Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento. II Parte Estudios particulares Tomo 2. México, D.F. 93-158.

Darrell, A.H. y J.W. Fourqurean. (2009). Phosphorus availability and salinity control productivity and demography of the Seagrass *Thalassia testudinum* in Florida Bay. *Estuaries and Coasts*. 32:188-201.

Delgard, M.L.; B. Deflandre; E. Kochoni; J. Avaro; F. Cesbron; S. Bichon; D. Poirier y P. Anschutz. (2016). Biogeochemistry of dissolved inorganic carbon and nutrients in seagrass (*Zostera noltei*) sediments at high and low biomass. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 179:12-22.

den Hartog, C. (1970). The Seagrasses of the World. *Verh. K. Ned. Akad. Wet. Afd. Natuurkd., Reeks 2*, 59(1):1-275.

Dennison, W.C.; R. Orth J.; K. Moore A.; J. Stevenson C.; V. Carter; S. Kollar; P. Bergstrom W. y R. Batiuk A. (1993). Assessing water quality with submersed aquatic vegetation. *Bioscience* 43:86–94.

- Diario Oficial de la Federación. (1999). Decreto por el que se declara área natural protegida, con el carácter de reserva de la biosfera, la región del estado de Campeche conocida como Los Petenes, con una superficie total de 282,857 hectáreas.
- Duarte, C.M; N. Marbá; N. Agawin; J. Cebrián; S. Enríquez; M.D. Fortes; M.E. Gallegos; M. Merino; B. Olesen; K. Sand-Jensen; J. Uri y J. Vermaat. (1994). Reconstruction of seagrass dynamics: age determinations and associated tools for the seagrass ecologist. *Marine Ecology Progress Series*. 107:195-209.
- Duarte, C.M. (1990). Seagrass nutrient content. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 67:201–207.
- Duarte, C.M. (1991). Seagrass depth limited. *Aquat. Bot.* 40:363–377.
- Duarte, C.M. (1991_a). Allometric scaling of seagrass form and productivity. *Marine Ecology Progress Series*. 77:289-300.
- Duarte, C.M. y C. Chiscano L. (1999). Seagrass biomass and production: A reassessment. *Aquat Bot* 65:159-174.
- Duarte, C.M.; J.W Fourqurean; D. Krause-Jensen y B. Olesen. (2006). Dynamics of seagrass stability and change. In: Larkum, A.W.D.; R.J. Orth and C.M. Duarte (Eds.). *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer. 271-294 pp.
- Enriquez, S. y M.A. Borowitzka. (2010). The Use of the Fluorescence Signal in Studies of Seagrasses and Macroalgae. In: Sugget D., O. Prasil & M.A. Borowitzka (Eds). *Chlorophyll a Fluorescence in Aquatic Sciences: Methods and Applications, Developments in Applied Phycology*, Springer, Dordrecht Heidelberg London New York 187-208 pp.
- Enríquez, S.; M. Merino y R. Iglesias-Prieto. (2002). Variations in the photosynthetic performance along the leaves of the tropical seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Biology*. 140:891-900.

- Fourqurean, J.W.; A. Willsie; C.D. Rose y L.M. Rutten. (2001). Spatial and temporal pattern in seagrass community composition and productivity in south Florida. Springer-Verlag. *Marine Biology*. 138:341-354.
- Fuentes, S.A.; M.E. Gallegos y M.C. Mandujano. (2014). Demografía de *Caulerpa paspaloides* var. *wudermannii* (Bryopsidales: Caulerpaceae) en la zona costera de Campeche, México *Rev. Biol. Trop.* 62(2):729-741.
- Fuentes, S.A.A. (2015). Demografía de 3 poblaciones de *Caulerpa paspaloides* var. *Wudermanni* en la zona costera de Campeche. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. 50 pp.
- Gallegos, M.E. (1995). Dinámica de poblaciones y crecimiento de los pastos marinos caribeños *Thalassia testudinum* Banks ex König, *Syringodium filiforme* Kütz. y *Halodule wrightii* Ascherson. Tesis de Doctorado en Ciencias (Biología). Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 17 pp.
- Gallegos, M.E. (2010a). Efectos del cambio climático sobre las praderas de pastos marinos. En: Botello, A.V.; S. Villanueva-Fragoso; J. Gutiérrez y J.L. Rojas G. (Eds). Vulnerabilidad de las zonas costeras mexicanas ante el cambio climático. SEMARNAT-INE, UNAM-ICMYL, Universidad Autónoma de Campeche. 189-210 pp.
- Gallegos, M.E. (2010b). Pastos Marinos. En: La Biodiversidad en Campeche: Estudio de Estado. Villalobos-Zapata, G. J., y J. Mendoza V. (Coord.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Gobierno del Estado de Campeche, Universidad Autónoma de Campeche, El Colegio de la Frontera Sur. México. 204-209 pp.
- Gallegos, M.E.; G. Hernández; I. Pérez y R. Andreas. (2018). Comunidad de Pastos marinos del Caribe Mexicano, 2017. 1a ed. Comisión Nacional para el Uso y

Conocimiento de la Biodiversidad. Universidad Autónoma Metropolitana. Ciudad de México, México.

Gallegos, M.E.; M. Merino; N. Marbà y C. Duarte. (1992) Flowering of *Thalassia testudinum* Banks ex König in the Mexican Caribbean: age-dependance and interannual variability. *Aquatic Botany* 43:249-255.

Gallegos, M.E.; M. Merino; N. Marbà y C.M. Duarte. (1993). Biomass and dynamics of *Thalassia testudinum* in the Mexican Caribbean: elucidating rhizome growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 95:185-192.

García, E. (1988). Modificaciones al sistema de clasificación climatológica de Köopen adaptada para la República Mexicana. Offset Larios. México, D. F. 256 p.

Harper, J.L. (1977). *Population biology of plants*. Academic Press, New York, New York.

Harper, J.L. (1981). The concept of population in modular organisms. In: R.M.: May (de). *Theoretical ecology, principles and applications*. Second edition. Blackwell, Oxford. 53-77 pp.

Hemminga M.A. y C.M. Duarte. (2008). *Seagrass Ecology*. Cambridge University Press, New York. 298 pp.

Hemminga, M.A.; B. Koutstaal; J. van Soelen y A. Merks. (1994_a). The nitrogen supply to intertidal eelgrass (*Zostera marina*). *Mar. Biol.* 118:223-228.

Hemminga, M.A.; F. Slim; J. Kazungu; G. Ganssen; J. Nieuwen-huize y N. Kruyt. (1994_b). Carbon outwelling from a man-grove forest with adjacent seagrass beds and coral reefs (Gazy Bay, Kenya). *Mar Ecol. Prog. Ser.* 106:291–301.

Herrera-Silveira, J.A y J. Ramírez-Ramírez. (1996). Effects of natural phenolic material (tannin) on phytoplankton growth. *Limnology and Oceanography*. 41(5):1018-1023.

- Herrera-Silveira, J.A. y S.M. Morales-Ojeda. (2009). Evaluation of the health status of coastal ecosystem in southeast Mexico: Assessment of water quality, phytoplankton and submerged aquatic vegetation. *Marine Pollution Bulletin*. Elsevier. 59:72-86.
- Hogarth, P. (2007). *The biology of mangroves and seagrasses*. Oxford. New York. 304 pp.
- Holmer, M.; F. Andersen; N. Holmboe; Kristensen y N. Thongtham. (1999). Transformation and exchange processes in the Bangrong mangrove forest-seagrass bed system, Thailand. Seasonal variations in benthic primary metabolism and sulfur biogeochemistry. *Aquat Microb Ecol* 20:203–212.
- Invers, O.; J. Romero y M. Pérez. (1997). Effects of pH on seagrass photosynthesis: a laboratory and field assessment. *Aquatic Botany*. 59:185-194.
- Jameson, D.M. (2014). *Introduction to fluorescence*. CRC Press. 277 p.
- Kahn, A.E. y M.J. Durako. (2006). *Thalassia testudinum* seedling responses to changes in salinity and nitrogen levels. *ELSEVIER. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 335:1-12.
- Kennedy, H. y M. Björk. (2009). Seagrasses [Lechos de pasto marino]. D. d’A Laffoley & G. Grimsdistch (eds.) in: *The management of natural coastal carbón sinks in coastal ecosystems: Investigating and realising the potential*. Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN). 23-30 pp.
- Khan Academy. (2018). *Biología: fotosíntesis. Las reacciones dependientes de la luz*. Disponible en: <https://es.khanacademy.org/science/biology/photosynthesis-in-plants/the-light-dependent-reactions-of-photosynthesis/a/light-dependent-reactions> [Acceso: Febrero 2018].
- Koch, E.W.; J.D. Ackerman; J. Verduin y M. van Keulen. (2006). Fluid dynamics in seagrass ecology from molecules yo ecosystems. In: Larkum, A.W.D.; R.J. Orth and

- C.M. Duarte (Eds.). *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer. 193-225 pp.
- Koch, M.S.; S.A. Schopmeyer; M. Holmer; C.J. Madden y C. Kyhn-Hansen. (2007). *Thalassia testudinum* response to the interactive stressors hypersalinity, sulfide and hypoxia. *Aquatic Botany* 87:104-110.
- Kuo, J. and C. den Hartog. (2006). *Seagrass Morphology, Anatomy, and Ultrastructure*. In: Larkum, A.W.D.; R.J. Orth and C.M. Duarte (Eds.). *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer. 51-87 pp.
- Lambers, H.; F.S. Chapin III y T.L. Pons. (2008). *Plant physiological ecology*. Springer. 2nd ed. USA. 604 p.
- Larkum, A.W.D.; E.A. Drew y P.J. Ralph. (2006). *Photosynthesis and metabolism in seagrasses at the cellular level*. In: Larkum, A.W.D.; R.J. Orth and C.M. Duarte (Eds.). *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer. 323-345 pp.
- Lee, K.-S. y K. Dunton. (1997). Effects of in situ light reduction on the maintenance, growth and partitioning of carbon resources in *Thalassia testudinum* Banks ex König. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 210:53–73.
- Lee, K.-S.; S. Rul P. y Y. Kyun K. (2007). Effects of irradiance, temperature and nutrientes on growth dynamics of seagrasses: A review. Elsevier. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 350:144-175.
- López-Calderón, J.; R. Riosmena-Rodríguez; J.M. Rodríguez-Baron; J. Carrion-Cortez; J. Torre; A. Meling-López; G. Hinojosa-Arango; G. Hernández-Carmona y J. García-Hernández. (2010). Outstanding appearance of *Ruppia maritima* along Baja California Sur, México and its influence in trophic networks. *Marine biodiversity* 40:293-300.

- López-Portillo, J.; A.L. Lara-Domínguez; G. Vázquez y J.A. Aké-Castillo. (2017). Water quality and mangrove-derived tannins in four coastal lagoons from the Gulf of Mexico with variable hydrologic dynamics. *Journal of Coastal Research*. 77:28-38.
- López, S.J.F. (2012). Demografía y productividad de los módulos de *Thalassia testudinum* Banks ex Koenig, en dos localidades de la costa oriental de la Península de Yucatán. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 79 pp.
- Macreadie, P.I.; M.E. Baird; S.M. Trevathan-Trackett; A.W.D. Larkum y P.J. Ralph. (2013). Quantifying and modelling the carbón sequestration capacity of seagrass meadows: A critical assessment. *Marine Pollution Bulletin*. Elsevier. 1-10. Disponible en: <http://dx.doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.07.038>
- Marbà, N. y C.M. Duarte. (1998). Rhizome elongation and seagrass clonal growth. *Mar Ecol Prog Ser* 174:269–280.
- Marbà, N.; M. Holmer; E. Gacia y C. Barrón. (2006). Seagrass beds and coastal biogeochemistry. In: Larkum, A.W.D.; R.J. Orth and C.M. Duarte (Eds.). *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer. 135-157 pp.
- Márquez, A.T. (2015). Diagnóstico ambiental de las comunidades de pastos marinos en el Sistema Arrecifal Veracruzano, Golfo de México. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma Metropolitana. 114 pp.
- Mateo, M.A.; J. Cebrián; K. Dunton y T. Mutchler. (2006). Carbon flux in seagrass ecosystems. In: Larkum, A.W.D.; R.J. Orth and C.M. Duarte (Eds.). *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer. 159-192 pp.
- Mathews, C.K.; K.E. van Holde y K.G. Ahern. (2006). *Bioquímica*. 3a ed. Pearson. Madrid, España. 1335 p.

- McLeod, E.; G. Chmura L.; S. Bouillon; R. Salm y M. Björk. (2011). A blueprint for blue carbón: toward an improved understanding of the role of vegetated coastal habitats in sequestering CO₂. *Frontiers Ecol. Environ.* 9:552-560.
- McMillan, C. y F.N. Moseley. (1967). Salinity tolerances of five marine spermatophytes of Redfish Bay, Texas. *Ecology* 48:503–506.
- Mendoza, J. y V. Kú M. (2010). Clima. En: La biodiversidad en Campeche: Estudio de estado. Villalobos-Zapata, G. J., y J. Mendoza V. (Coord.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Gobierno del Estado de Campeche, Universidad Autónoma de Campeche, El Colegio de la Frontera Sur. México. 16-19 pp.
- Onuf, C.P.; R.C. Phillips; C.A. Moncreiff; A. Raz-Guzman y J.A. Herrera-Silveira. (2003). The seagrasses of The Gulf of Mexico. In: Green, E.P. & F.T. Short. (Eds.) *World Atlas of Seagrasses*. UNEP World Conservation Monitoring Centre. University of California Press, Berkeley, USA. 224-233 pp.
- Orth, R.J.; T.J.B. Carruthers; W.C. Dennison; C.M. Duarte; J.W. Fourqurean; K.L. Heck Jr.; A.R. Hughes; G.A. Kendrick; W.J. Kenworthy; S.Olyarnik, F.T. Short; M. Waycott y S.L. Williams. (2006). A global crisis for seagrass ecosystems. *Bio. Science*. 56(12):987-996.
- Patriquin, D. (1973). Estimation of growth rate, production and age of the marine angiosperm *Thalassia testudinum* König. *Caribbean J. Sci.* 13:111-123.
- Pedersen, M.F. y J. Borum. (1993). An anual nitrogen for a seagrass *Zostera marina* population. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 101:169-177.
- Petersen, C.G.J. (1913). Om Baendeltangens (*Zostera marina*) Aarsproduktion i de danske Farvande. In: Jungersen, H.F.E., Warming, E. (eds.) *Mindeskr. Japetus Steenstrups Fdsel*, G.E.C.Gad, Copenhagen 9:1-20.

- Phillips, R.C. (1960). Observations on the ecology and distribution of the Florida sea grasses, Professional Papers Series Florida State Board of Conservation 2:1–72.
- Purves, W.K.; H.G. Orians y H.C. Heller. (1992). Life. The Science of Biology. Sinauer Associates, Inc. W.H. Freeman and Company. USA.
- Ralph, P.J. (1998). Photosynthetic response of laboratory-cultured *Halophila ovalis* to thermal stress. Mar. Ecol. Prog. Ser. 171:123–130.
- Ralph, P.J. y M.D. Burchett. (1995). Photosynthetic responses of *Halophila ovalis* (R. Br.) Hook f. to high irradiance stress, using chlorophyll *a* fluorescence. Aquat Bot. 51:55-66.
- Ralph, P.J.; M.J. Durako; C.J. Collier y M.A. Doblin. (2007). Impact of light limitation on seagrasses. Journal of experimental marine biology and ecology. 350:176-193.
- Ramírez, J.P.G.A. (2017). Variabilidad morfológica de *Thalassia testudinum* Banks ex König en la costa occidental de la Península de Yucatán: Potencial bioindicador temprano del enriquecimiento de nutrientes sobre las praderas de pastos marinos. Tesis de doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. 98 pp.
- Raven, P.H.; R.F. Evert y S.E. Eichhorn. (2005). Biology of Plants. 3a ed. Freeman & Co. Publishers. 686 p.
- Riosmena, R. y J.M. López-Calderón. (s/f). Praderas de pastos marinos. Comisión Nacional para el Conocimiento Uso de la Biodiversidad. Biodiversidad mexicana. Disponible en: <http://www.biodiversidad.gob.mx/ecosistemas/praderasPastos.html> Acceso: [Agosto, 2017].
- Roca, G.; T. Alcoverro; D. Hrause-Jensen; T.J.S. Balsby; M.M. van Katwijk; N. Marbà; R. Santos; R. Arthur; O. Mascaró; Y. Fernández-Torquemada; M. Pérez; C.M. Duarte y J. Romero. (2016). Response of seagrass indicators to shifts in environmental stressors:

- A global review and management synthesis. *Ecological Indicators*. Elsevier. 63:310-323.
- Romeu, E. (1996). Pastos marinos, una cuna para la biodiversidad. *CONABIO. Biodiversitas* 5:10-14.
- Rosas-Alquicira, E.F.; C. Pacheco-Ramírez; E.J. Ramírez C. y A. Cruz G. (2012). Ecosistemas conformados por macroalgas, pastos marinos y mangle en México: su curriculum vitae. *Ciencia y Mar*. XVI (48): 31-36.
- Schulze, E.D. y M.M. Caldwell (eds.). (1990). *Ecophysiology of Photosynthesis*. Springer, Berlin, 432 p.
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales de Campeche. (2015). Fichas de Áreas Naturales Protegidas del estado: Reserva de la Biósfera “Los Petenes”. Disponible en: <http://www.semarnatcam.campeche.gob.mx/anp/reserva-de-la-biosfera-los-petenes/> Acceso: [Junio 2016].
- Short, F.T. y C.M. Duarte. (2001). Methods for measurement of seagrass growth and production. In: F.T. Short & R.G. Coles (Eds.). *Global seagrass research methods*. Elsevier Science B.V. 473 pp.
- Short, F.T.; D. Burdick M. y J. Kaldy E. (1995). Mesocosm experiments quantify the effects of eutrophication on eelgrass, *Zostera marina*. *Limnol. Oceanogr.* 40:740-749.
- Short, F.T.; R.G. Coles y C. Pergent-Martini. (2001). Global seagrass distribution. In: F.T. Short & R.G. Coles (Eds.). *Global seagrass research methods*. Elsevier Science B.V. 473 pp.
- Solana-Arellano, E. (2001). Utilización de métodos cuantitativos para el estudio de la dinámica de los pastos marinos: Una revisión crítica. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 36(2):165-180.

- Solana-Arellano, E. (2004). Métodos analíticos para la caracterización de la dinámica foliar en *Zostera marina* L. Tesis doctoral. División de ciencias biológicas y de la salud, Universidad Autónoma Metropolitana, México.
- Spalding, M.D.; M. Taylo; C. Ravilious; F. Short y E. Green. (2003). Global overview. The distribution and status of seagrasses. In: Green E & F.T. Short (eds) World Atlas of Seagrasses. University of California Press. 5-26 pp.
- Strickland, J.D.H. y T.R. Parsons. (1972). A practical handbook of seawater analysis. Fisheries research board of Canada. 2ª ed. Ottawa. 310 pp.
- Tabachnick, B.G. y L.S. Fidell. (2014). Using multivariate statistics. Pearson Education Limited. 6ta ed. 1056 pp.
- Valiela, I. (1995). Marine ecological processes. Springer. 2a ed. USA. 650 p.
- van Tussenbroek, B.I. (1998). Above- and belowground biomass and production of *Thalassia testudinum* in a tropical reef lagoon. *Aquat Bot* 61:69–82.
- van Tussenbroek, B.I.; J. Cortés; R. Collin; A.C. Fonseca; P.M.H. Gayle; H.M. Guzmán; G.E. Jácome; R. Juman; K.H. Koltés; H.A. Oxenford; A. Rodríguez-Ramírez; J. Samper-Villareal; S.R. Smith; J.J. Tschirky y E. Weil. (2014). Caribbean-wide, long-term study of Seagrass beds reveals local variations, shifts in community structure and occasional collapse. *PLoS ONE*. 9(3):1-13.
- van Tussenbroek, B.I.; J.A. Vonk; P.L. Erftemeijer; J.J. Middelburg y J.C. Zieman. (2006). The biology of *Thalassia*: Paradigms and recent advances in research. In: Larkum, A.W.D.; R.J. Orth and C.M. Duarte (Eds.). *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer. 409-439 pp.
- van Tussenbroek, B.I.; M.G. Barba-Santos; K. Van D. y M. Waycott. (2010). A guide to the tropical seagrasses of the Western Atlantic. UNAM. México. 75 p.

Ziegler, S. y R. Benner. (1999). Nutrient cycling in the water column of a subtropical seagrass meadow. *Mar Ecol Prog Ser* 188:51-62.

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

Zimmerman, R.C. (2006). Light and Photosynthesis in Seagrass Meadows. In: Larkum, A.W.D.; R.J. Orth and C.M. Duarte (Eds.). *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer. 303-321 pp.



Casa abierta al tiempo
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

ACTA DE EXAMEN DE GRADO

No. 00043
Matrícula: 2161801450

Análisis de la productividad de *Thalassia testudinum* Baks ex Koenig y su relación con los factores ambientales de la Reserva de la Biósfera Los Petenes, Campeche.

En la Ciudad de México, se presentaron a las 10:00 horas del día 11 del mes de julio del año 2018 en la Unidad Iztapalapa de la Universidad Autónoma Metropolitana, los suscritos miembros del jurado:

- DRA. ELENA SOLANA ARELLANO
- M. EN C. SERGIO ARMANDO FUENTES AGUEDA
- DRA. PATRICIA RAMIREZ ROMERO



Angelica Itai Mijangos Hernandez

ANGELICA ITAI MIJANGOS HERNANDEZ

ALUMNA

Bajo la Presidencia de la primera y con carácter de Secretaria la última, se reunieron para proceder al Examen de Grado cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS (ENERGIA Y MEDIO AMBIENTE)

DE: ANGELICA ITAI MIJANGOS HERNANDEZ

y de acuerdo con el artículo 78 fracción III del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

APROBAR

Acto continuo, la presidenta del jurado comunicó a la interesada el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.

REVISÓ

Lic. Julio Cesar de Lara Isassi
LIC. JULIO CESAR DE LARA ISASSI
DIRECTOR DE SISTEMAS ESCOLARES

DIRECTOR DE LA DIVISION DE CBI

Jesús Alberto Ochoa Tapia
DR. JESUS ALBERTO OCHOA TAPIA

PRESIDENTA

Elena Solana Arellano
DRA. ELENA SOLANA ARELLANO

VOCAL

Sergio Armando Fuentes Agueda
M. EN C. SERGIO ARMANDO FUENTES AGUEDA

SECRETARIA

Patricia Ramirez Romero
DRA. PATRICIA RAMIREZ ROMERO