

TESIS DEFENDIDA POR
PABLO JORGENSEN
Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITÉ

Dr. Silvia Emilia Ibarra Obando
Co-Director del Comité

Dr. José Domingo Carriquiry
Beltrán
Co-Director del Comité

Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera
Miembro del Comité

Dr. Stephen Vaughan Smith
Miembro del Comité

Dr. Víctor Froylán Camacho Ibar
Miembro del Comité

Dr. Drew M. Talley
Miembro del Comité

Dr. Juan Carlos Herguera García
*Coordinador del Programa de
Posgrado en Ecología Marina*

Dr. Raúl Ramón Castro Escamilla
Director de Estudios de Posgrado

24 de agosto de 2006

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR
DE ENSENADA**



PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS

EN ECOLOGÍA MARINA

**CONTROL DE *Zostera marina* POR CONSUMIDORES Y RECURSOS EN PRADERAS
SUMERGIDAS BAJO DIFERENTES REGÍMENES DE FERTILIZACIÓN NATURAL**

TESIS

que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
DOCTOR EN CIENCIAS

Presenta:

PABLO JORGENSEN

Ensenada, Baja California, México. Agosto de 2006.

RESUMEN de la tesis de **PABLO JORGENSEN**, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de DOCTOR EN CIENCIAS en ECOLOGIA MARINA. Ensenada, Baja California, México. Agosto de 2006.

CONTROL DE *Zostera marina* POR CONSUMIDORES Y RECURSOS EN PRADERAS BAJO DIFERENTES REGÍMENES DE FERTILIZACIÓN NATURAL

Resumen aprobado por:

Dr. Silvia Emilia Ibarra Obando
Co-Director de Tesis

Dr. José Domingo Carriquiry Beltrán
Co-Director de Tesis

Los pastos marinos son fanerógamas adaptadas a vivir en el mar, que conforman extensas praderas sumergidas altamente productivas y diversas. Proporcionan alimento para numerosos consumidores transitorios entre las praderas y otros sistemas, como arrecifes de coral y manglares, y pueden nutrir a juveniles de especies de peces y mariscos explotadas comercialmente. La estructura y dinámica de las praderas de pastos marinos están usualmente reguladas por los consumidores en la trama trófica, y en sistemas eutróficos dependen de una relación mutualista facultativa con invertebrados herbívoros. La estructura tridimensional conformada por los pastos marinos protege a estos mesoherbívoros (e.g., anfípodos, isópodos, gasterópodos) de sus depredadores, mientras que los mesoherbívoros benefician al pasto marino reduciendo la acumulación de epifitas que limitan la capacidad fotosintética de la planta.

En este trabajo pongo a prueba la hipótesis de que peces adaptados a forrajear entre la complejidad estructural de las praderas pueden afectar negativamente a los pastos marinos al reducir la densidad de mesoherbívoros a través de una 'cascada trófica', resultando en la alternancia de abundancias altas y bajas entre niveles tróficos adyacentes desde los depredadores, pasando por los herbívoros, hasta los productores basales. El resultado de la interacción competitiva entre los pastos marinos y sus epifitas dependerá entonces de la abundancia de estos pequeños peces y de la disponibilidad de nutrientes para el crecimiento de epifitas. Para evaluar si las cascadas tróficas son evidentes en sistemas de pastos marinos, comparé los patrones de abundancia y composición de la vegetación bentónica, los invertebrados epifaunales asociados, y sus depredadores en tres praderas de pastos marinos embebidas en un gradiente natural de productividad de algas en Bahía San Quintín, en verano y en invierno. El gradiente de productividad fue representado por tres praderas de *Zostera marina* diferentemente afectadas por surgencias costeras. Para trazar la transferencia de materia de las tramas tróficas muestreadas analicé la relación de isótopos estables de las fuentes y consumidores de cada pradera, y cuantifiqué la contribución proporcional de algas bentónicas (*Ulva* sp y epifitas), fitoplancton y *Z. marina* a las tramas a lo largo del gradiente de productividad, y el nivel trófico de los consumidores. Para determinar si los peces pequeños en praderas de pastos marinos controlan la producción y biomasa de *Z.*

marina, manipulé la densidad del pez pipa de bahía, *Syngnathus leptorhynchus*, en las tres praderas durante verano e invierno.

La estructura y dinámica de las praderas de pastos marinos en Bahía San Quintín fue controlada por consumidores en las tramas tróficas, y mediada por procesos físicos que afectaron la productividad de los sistemas. Las praderas de *Z. marina* fuertemente subsidiadas por eventos de surgencia estuvieron asociadas a una mayor abundancia de algas oportunistas, tasas de depredación más intensas y una mayor transferencia de energía hacia arriba de la trama trófica. Algas bentónicas nutrieron, directa- o indirectamente, a consumidores primarios y secundarios en las praderas eutróficas, y a peces de importancia comercial y recreativa de gran capacidad de desplazamiento. La contribución mínima factible de las algas bentónicas (epifitas y *Ulva expansa*) fue superior al 60% para casi la mitad de los taxa de mesoherbívoros analizados en una de las praderas más productivas. El consumo directo de tejidos y detritos de pastos marinos por invertebrados, e indirecto por peces carnívoros de desplazamientos limitados, fue importante en el extremo inferior del gradiente de productividad, donde la contribución mínima de *Z. marina* fue superior al 30% para alrededor del 70% de los mesoherbívoros. El aporte del fitoplancton fue pobre aún en las praderas eutróficas, y en una de ellas fue menor al 20% para el 75% de los mesoherbívoros analizados isotópicamente.

La abundancia de mesoherbívoros se alternó repetidamente con la biomasa de epifitas, enfatizando la importancia del control de algas por consumidores en la trama trófica en un amplio intervalo de concentración de nutrientes. Patrones de alternancia de abundancia entre niveles tróficos sucesivos en condiciones intermedias y altas de productividad sugirieron que la abundancia de pequeños peces depredadores como *S. leptorhynchus* gobierna en última instancia el desarrollo de praderas de pastos marinos eutróficas en Bahía San Quintín. Cuando los peces pipa fueron abundantes y la complejidad estructural de la pradera fue relativamente baja, los patrones fueron consistentes con una dinámica de cascada trófica. Los efectos de cascada trófica fueron confirmados experimentalmente en las praderas eutróficas durante verano. Densidades del pez pipa próximas a las máximas encontradas en el ambiente natural (20 ind. m⁻²) redujeron la abundancia de anfípodos alrededor de 40%, promovieron una acumulación de epifitas ~50% superior que en la ausencia de los peces, y determinaron decrementos de la productividad de *Z. marina* de ~50%. En praderas de pastos marinos donde la productividad de algas está constreñida por nutrientes, el pez pipa no tuvo un efecto significativo sobre la comunidad asociada. Sin embargo, algunas especies de mesoherbívoros tienen el potencial de infligir severos daños en praderas relativamente oligotróficas cuando alcanzan densidades altas.

La ocurrencia potencial de cascadas tróficas en praderas de pastos marinos templadas indica la susceptibilidad de estos sistemas a alteraciones en su estructura trófica (e.g., sobrepesca de grandes depredadores). Las cascadas tróficas tendientes a afectar negativamente al pasto marino son usualmente atenuadas por mecanismos funcionales y adaptaciones fisiológicas de la planta a condiciones de luz limitante, que confieren a los pastos marinos la habilidad de resistir, o recuperarse, a perturbaciones. Sin embargo, el impacto colectivo de pequeños depredadores adaptados a forrajear eficientemente en el enmarañado de hojas de *Z. marina* podría desencadenar la transición de un estado de agua clara dominado por vegetación bentónica de crecimiento lento, como *Z. marina*, a un estado de agua turbia dominado por fitoplancton y macroalgas.

Palabras clave: Pastos marinos, trama trófica, Bahía San Quintín.

ABSTRACT of the thesis presented by **PABLO JORGENSEN** as a partial requirement to obtain the PhD degree in MARINE ECOLOGY. Ensenada, Baja California, Mexico. August 2006.

TOP-DOWN AND BOTTOM-UP CONTROLS OF EELGRASS MEADOWS DIFFERENTIALLY AFFECTED BY COASTAL UPWELLING

Seagrasses are marine phanerogams that conform extensive and highly productive and diverse submerged meadows. Seagrass meadows provide food for numerous transient consumers between meadows and other systems, such as coral reefs, mangroves, and salt marshes, and may have an important role as nursery areas for commercially exploited fish and shellfish species. The structure and dynamics of seagrass meadows may be strongly regulated by consumers within the food web, and depend on a facultative mutualistic relationship with grazing invertebrates (i.e., mesograzers). The three-dimensional structure determined by seagrasses protect mesograzers (e.g., amphipods, isopods, gastropods, etc) against predation, while mesograzers benefit seagrasses by reducing epiphyte accrual that may limit the photosynthetic capacity of the plant.

In this work I hypothesized that small fish well adapted to forage within the physical complexity of the meadows may negatively affect seagrasses by reducing mesograzers density through a 'trophic cascade', resulting in alternate high and low abundance of adjacent trophic levels, from predators, through herbivores, to basal producers. Hence, the result of the competitive interaction between seagrasses and their epiphytes will depend on the abundance of these predatory fish and nutrient availability for epiphyte growth. In order to assess if trophic cascades are apparent in eelgrass (*Zostera marina*) systems, I compared patterns of abundance and composition of the benthic vegetation community, the associated epifaunal invertebrates, and their predators in eelgrass meadows embedded in a natural gradient of algal productivity. The gradient was represented by three eelgrass meadows of San Quintin Bay (Baja California) differentially affected by strong coastal upwelling, sampled during summer and winter. I used carbon and nitrogen stable isotopes ratios to trace energy and nutrient transfer to consumers within each meadow, and quantify proportional contribution of benthic algae (*Ulva* sp and epiphytes), phytoplankton and *Z. marina* to food webs along the productivity gradient, and consumer trophic levels. In order to assess if small fish within eelgrass meadows control *Z. marina* productivity and biomass, I manipulated the density of the bay pipefish, *Syngnathus leptorhynchus*, along the three meadows during summer and winter.

Eelgrass structure and dynamics in San Quintin Bay was controlled by consumers within the food webs, and mediated by physical process that affected the productivity of the systems. Eelgrass meadows strongly subsidized by upwelling events were associated to higher abundance of opportunistic algae, more intense predation rates, and higher energy and nutrient transfer up the food web. Benthic algae, directly or indirectly, were the main C and N source for primary and secondary consumers within eutrophic meadows, and for juveniles of commercially important fish species with relative large scale displacements. Minimum feasible contribution of benthic algae (epiphytes or *Ulva expansa*) was greater than 60% for almost half of the mesograzers within one of the eutrophic meadows. Direct or indirect consumption of eelgrass tissue, or detritus, by invertebrates and less active fish was proportionally more important at the lower end of the

productivity gradient, where the minimum feasible contribution of *Z. marina* was greater than 30% for ~70% of all mesograzers taxa. Phytoplankton support was poor even within eutrophic meadows, and their maximum feasible contribution was less than 20% for nearly 75% of the mesograzers at the intermediate algae productivity meadow.

High mesograzers abundance repeatedly alternated with low epiphyte biomass, emphasizing top-down control of epiphytes despite high nutrient availability. Alternating patterns of abundance between successive trophic levels at intermediate and high productivity conditions suggested that small predator abundance may ultimately govern the success of eelgrass in eutrophic meadows at San Quintin bay. When pipefish were abundant and eelgrass complexity was low, patterns were consistent with a destabilizing trophic cascade. Cascading effects were experimentally confirmed within eutrophic meadows during summer. Bay pipefish densities close to maximum registered in the natural habitat (20 ind. m⁻²), (1) reduced amphipod abundance to ~40%, (2) promoted a ~50% increment in epiphyte accrual compared to pipefish exclusion treatments, and (3) decreased *Z. marina* productivity ~50%. At eelgrass meadows where algae productivity was constrained by nutrient availability, pipefish had no significant affected the community structure associated to the vegetation. A few mesograzers species, however, have the potential to inflict damages to *Z. marina* within this relatively oligotrophic meadow when they reach high densities.

Demonstration of the potential occurrence of destabilizing trophic cascades in temperate seagrass meadows, promoted by the abundance of small fish, indicated the susceptibility of these systems to trophic structure alteration (e.g., overfishing of top predators). Trophic cascades leading to eelgrass reduction would be usually dampened by functional ecosystem mechanisms and physiological adaptation under light limitation conditions that confer seagrass systems the ability to withstand perturbations without marked changes in composition. However, the collective impact of abundant small predators adapted to efficiently forage within the tangle of seagrass canopy may switch the system from a clear state dominated by slow growing macrophytes (i.e., seagrass) to a turbid state dominated by phytoplankton or macroalgae.

Key words: Seagrass, food web, Bahia San Quintin.

DEDICATORIA

A mamá y a papá, que me inculcaron a luchar por mis ideales con honestidad.

AGRADECIMIENTOS

El título es simplemente un papel que refleja parcialmente mi esfuerzo para hacer lo que siempre soñé desde niño. Es además el desenlace de un proceso donde, aparte de mi, otras personas se sacrificaron, por amor, o por compromiso con sus actividades. No está de más agradecer otra vez a quienes me ayudaron, especialmente en los momentos difíciles.

A mi esposa Clara por su amor y ayuda en todas las fases de la tesis. A Julián, mi hijo, que a pesar de su corta edad colaboró enormemente para que pudiera lograr mi objetivo. A nuestros padres, hermanos y tíos, que nos dieron todo cuanto pudieron para que terminemos.

A todas las personas que conformaron mi Comité de Tesis. A mis co-asesores, Silvia Ibarra-Obando y José Carriquiry por la posibilidad de realizar el Doctorado en México y por sus sugerencias y esfuerzo para que pudiera cumplir con todos los requisitos. A Víctor Camacho, Luis Calderón, Drew Talley y Stephen Smith por las sugerencias a mi trabajo y buena disposición. Drew Talley y Stephen Smith me hicieron importantes comentarios que me ayudaron a cumplir con la publicación del primer artículo de la tesis. Enric Sala, Saúl Álvarez Borrego y Alfonso Aguirre conformaron temporalmente mi Comité y también contribuyeron a mi formación.

Muchas personas me ayudaron generosamente en el campo o en el laboratorio. Sin su ayuda nunca hubiese podido coleccionar ni procesar la enorme cantidad de muestras analizadas. Pedro Castro, Clara Hereu, Julio Hernández-León, Rodrigo Munch y Vicente Guerrero hijo participaron en los muestreos y les estoy infinitamente agradecido. Clara, Julio, Óscar González, Jesús Mariscal-Medina y varios alumnos del CET-MAR (Ensenada), dedicaron varias horas a procesar muestras de sedimento, vegetación,

invertebrados y peces, por lo que les debo el doctorado. Los profesores Guillermo Villarreal y Jorge Rosales-Casián me ayudaron en la identificación de algunas especies de invertebrados y peces, respectivamente.

Muchas personas entre amigos, compañeros y profesores nos ayudaron, a mi o a mi esposa, en momentos difíciles y no hubiésemos terminado el doctorado sin su apoyo: Claudio Valencia y Cristina Aguirre; Eli Wehncke y Xavier López Medellín; Martín Montes y Violeta Loya; Lorena Linacre y Reginaldo Durazo; Mariella Sáenz y Guillermo Ortuño; Magali Peraza; Bertha Lavaniegos; Miguel Ángel Magaña y familia; Unai Markaida; Sharon Herzka; Alf Melling; Ana Claudia Nepote; Mona Escofet; Marco y Mayanin; Bertrand Claisse; el Negro Pérez Demaría; Pateu Maiztegui y Esteban Bortiri.

Varios técnicos y personal administrativo del CICESE me facilitaron la vida infinidad de veces, en especial Julieta Castro Sandoval y César Almeda, pero también personal del Departamento de Ecología (Magda, Amparo, Daniel Loya), Escolares (Ivonne, Citlali, Dolores, Margarita, Abigail), de la Biblioteca, del Taller de Mecánica Fina, de la Estancia Infantil, J.M. Domínguez y F.J. Ponce de Apoyo Gráfico, de Tesorería (Alfredo), y personal de Administración, en general.

Esta tesis corresponde a los estudios realizados con una beca otorgada por el Gobierno de México, a través de la Secretaría de Relaciones Exteriores, en el marco del Programa “Cuauhtémoc II” (SRE-CONACYT-OEA). Posteriormente fui apoyado por un complemento de CICESE y el SIMAC. El trabajo fue financiado por el proyecto SIMAC (7013) “Trofodinámica de Bahía San Quintín, Baja California: Bases Ecológicas para un Manejo Sustentable”, y parcialmente por CONACYT (25030-T), y UABC (4041).

CONTENIDO

	Página
INTRODUCCIÓN	1
PROBLEMA	1
APROXIMACIONES AL ESTUDIO DE TRAMAS TRÓFICAS	4
Objetivo Principal	8
Objetivos Secundarios	8
FUNCIONAMIENTO DE PRADERAS DE PASTOS MARINOS	9
Papel Trófico de Algas Bentónicas en Praderas de Pastos Marinos	9
Importancia de Mesoherbívoros en Praderas de Pastos Marinos	11
Control de Mesoherbívoros por Depredación y Factibilidad de Cascadas Tróficas en Praderas de Pastos Marinos	14
Predicciones del Modelo Propuesto vs. un Modelo Alternativo	17
ÁREA DE ESTUDIO	20
MÉTODOS	27
DISEÑO DE MUESTREO GENERAL	27
AMBIENTE NATURAL: DISTRIBUCIÓN DE ABUNDANCIAS	29
Columna de Agua	29

CONTENIDO (continuación)

Página

Necton	31
Bentos	32
TRAMA TRÓFICA BIOENERGÉTICA	35
Principios del Análisis de Isótopos Estables para el Estudio de las Tramas Tróficas	35
Recolección y Acondicionamiento de las Muestras para el Análisis de Isótopos Estables.....	42
Procesamiento General de las Muestras de Isótopos Estables.....	46
TRAMA TRÓFICA FUNCIONAL.....	48
Hábitos Alimentarios del Pez Pipa de Bahía en el Laboratorio.....	48
Experimentos de Inclusión y Exclusión del Pez Pipa de Bahía en el Campo	49
ANÁLISIS DE LOS DATOS	55
Estructura de las Tramas Tróficas: Biomasa de Grupos Funcionales	55
Estructura de las Tramas Tróficas: Flujo de Materia.....	60
Experimentos de Inclusión del Pez Pipa de Bahía.....	68
RESULTADOS	76

CONTENIDO (continuación)

Página

BIOMASA DE GRUPOS FUNCIONALES	76
FLUJO DE MATERIA	88
IMPACTO DE DEPREDADORES.....	102
DISCUSIÓN	125
CONCLUSIÓN.....	138
REFERENCIAS.....	141
APÉNDICES	163

LISTA DE FIGURAS

Página

- Figura 1. Tramas de interacciones postuladas para las praderas de *Zostera marina* de Bahía San Quintín diferencialmente afectadas por surgencias costeras. (a) Alta disponibilidad de nutrientes en la columna de agua y abundancia de pequeños depredadores (peces pipa); (b) alta disponibilidad de nutrientes y baja densidad de peces pipa; (c) praderas con menor influencia de surgencias costeras, i.e., nutrientes limitantes para el crecimiento de algas oportunistas; (d) modelo alternativo, para el que los mesoherbívoros no son controlados por depredación. El tamaño de las letras se corresponde con la abundancia (o biomasa) de los organismos en la trama. Las flechas continuas indican interacciones fuertes directas, las flechas discontinuas indican efectos indirectos fuertes. Los signos + y – indican efectos positivos o negativos, respectivamente. 19
- Figura 2. Localización geográfica de Bahía San Quintín en la península de Baja California (México) mostrando la distribución de praderas de pastos marinos. Figura adaptada de una imagen Landsat-5 TM tomada el 19 de enero de 1994. Las praderas de *Zostera marina* muestreadas fueron: BY, en la región próxima a la boca de la laguna costera; BF, en el brazo occidental; y SQ, en el brazo oriental. 21
- Figura 3. Diseño de los corrales utilizados en los experimentos de inclusión y exclusión de *Syngnathus leptorhynchus* en el campo. 52
- Figura 4. Relación hipotética entre la densidad de mesoherbívoros y la biomasa de epifitas (arriba) y *Zostera marina* (abajo) en las praderas sumergidas a lo largo del gradiente de productividad, BY: pradera de la base de la Y (alta productividad de algas); BF: Bahía Falsa (productividad intermedia); SQ: San Quintín (productividad baja)..... 75
- Figura 5. Patrones de abundancia total (o biomasa, o producción) medios (\pm SE) a lo largo de cuatro niveles tróficos (o grupos funcionales) de las cadenas tróficas de las praderas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ), durante verano 2001 e invierno 2002. El modelo de cascada trófica predice que una alta abundancia de pequeños peces depredadores (e.g., peces pipa) controla la abundancia de mesoherbívoros (e.g., anfípodos) e indirectamente promueve la acumulación de epifitas sobre el pasto marino en las praderas eutróficas (BY y BF). Fue hipotetizado que la relación mutualista entre mesoherbívoros y *Zostera marina* en BY y BF cambiaría a una relación neutra o antagonista en la pradera del extremo inferior del gradiente de productividad (SQ)..... 76
- Figura 6. Ordenamiento de las muestras de la columna del agua en las praderas sumergidas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ) mediante un análisis de componentes principales (PCA). Los dos primeros componentes (PC 1,

- PC 2) explicaron conjuntamente el 58% de la variabilidad de los datos (N= 86). La tercer letra de los códigos de las muestras identifica la estación: verano 2001 (V), o invierno 2002 (I)..... 77
- Figura 7. Diagrama de cajas de la concentración de nitrógeno y fósforo inorgánicos de las praderas sumergidas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ). La tercer letra de los códigos de las muestras identifica la estación: verano 2001 (V), o invierno 2002 (I); N = 86. El borde de las cajas indica el intervalo intercuartil 25°-75° alrededor de la mediana. Los ‘whiskers’ indican los percentiles 10° y 90°. Los ‘outliers’ son indicados con puntos..... 78
- Figura 8. ‘Triplot’ del ordenamiento de las muestras bentónicas por un análisis de correspondencia canónica (CCA). Se indican las unidades de muestreo (praderas); los componentes de la vegetación, como vectores irradiando del centroide; y los ‘taxa’ epifaunales en la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ). La tercer letra de los códigos de las muestras identifica la estación: verano 2001 (V), o invierno 2002 (I). La longitud de los vectores de la vegetación representa la fuerza de la tendencia, y el ángulo entre pares de vectores refleja la correlación entre las respectivas variables. Las etiquetas de la epifauna en el plano de ordenación localizan su óptimo de distribución. Los dos primeros ejes del CCA representan el 39% de la variabilidad de los datos de la comunidad. Para cada eje del CCA se indica el coeficiente de correlación de Pearson entre la matriz de los taxa epifaunal y la de la estructura de la vegetación. 82
- Figura 9. Relación entre la abundancia de mesoherbívoros (*Platynereis bicanaliculata* y anfípodos) y la biomasa de epifitas en las praderas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ) (N = 36). La tercer letra de los códigos de las muestras identifica la estación: verano 2001 (V), o invierno 2002 (I). La línea sólida representa el modelo de regresión lineal; las líneas punteadas delimitan los intervalos de confianza de 95%. 83
- Figura 10. Luz incidente (I_z) sobre la superficie del sedimento (z_2) en las praderas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ) estimada a partir de una relación lineal entre el coeficiente de atenuación de la luz, $K(av, z)$, y el seston: $K(av, z) = 0.43 + 0.134 * \text{seston}$ ($r^2 = 0.83$, $p < 0.01$) basada en la ecuación de Beer corregida por el intervalo de mareas (ver ‘Métodos’). La tercer letra de los códigos de las muestras identifica la estación: verano 2001 (V), o invierno 2002 (I). El borde de las cajas indica el intervalo intercuartil 25°-75° alrededor de la mediana. Los ‘whiskers’ indican los percentiles 10° y 90°. Los ‘outliers’ son indicados con puntos. N = 86. 85
- Figura 11. Relación entre la tasa de crecimiento de *Zostera marina* y la abundancia de *Tectura depicta* durante verano en las praderas de la Base de la Y (BYV), Bahía Falsa (BFV) y San Quintín (SQV); N = 12. La línea sólida representa el modelo de

regresión lineal; las líneas punteadas delimitan los intervalos de confianza de 95%.
 88

- Figura 12. Relación de los isótopos estables del C y del N ($\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{15}\text{N}$) de los principales productores primarios y fuentes de alimento para consumidores (invertebrados y vertebrados) en las praderas submareales de *Zostera marina* de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ), durante verano 2001 e invierno 2002. Las barras de error indican los límites de los intervalos de confianza de 95%; $1 \leq n < 6$. Los valores delta no fueron corregidos por fraccionamiento trófico: para los invertebrados debe sumarse +0.5 y +2.3 al $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las fuentes, respectivamente; para los vertebrados debe sumarse +0.8 y +3.4 al $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los invertebrados, respectivamente (ver 'Métodos'). *Spartina foliosa*: Herzka y Talley, no publicado. 89
- Figura 13. Ordenamiento de las muestras de isótopos estables de invertebrados en las praderas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ) mediante un nMDS. La tercer letra de los códigos de las muestras identifica la estación: verano 2001 (V), o invierno 2002 (I). Los ejes 1 y 2 explicaron el 97 y el 93% de la variabilidad original de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, respectivamente. Estrés = 0.05. Códigos de invertebrados en Apéndice 6. 90
- Figura 14. Ordenamiento de las muestras de productores y fuentes primarias de alimento, mediante un escalamiento multidimensional no-métrico (nMDS), en las praderas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y Bahía San Quintín (SQ) durante el verano de 2001 (símbolos negros) e invierno de 2002 (símbolos blancos). Los ejes 1 y 2 explican el 87 y el 83% (R^2) de la variabilidad de $\delta^{13}\text{C}$ y C:N, respectivamente. Estrés = 0.05. 92
- Figura 15. Histogramas de contribuciones factibles mínimas y máximas de las cuatro principales fuentes de materia orgánica a los mesoherbívoros de tres praderas de *Zostera marina*, BY: Base de la Y; BF: Bahía Falsa; SQ: San Quintín, durante el verano 2001 (V) y el invierno 2002 (I). 93
- Figura 16. Histogramas de contribuciones factibles mínimas y máximas de las principales fuentes de materia orgánica para los consumidores secundarios de tres praderas de *Zostera marina*, BY: Base de la Y; BF: Bahía Falsa; SQ: San Quintín, durante el verano 2001 (V) y el invierno 2002 (I). Los intervalos de contribución están indicados al límite superior. (continúa pág. sig.) 95
- Figura 17. Ordenamiento de las muestras de isótopos estables de vertebrados en las praderas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ) mediante un nMDS. La tercer letra de los códigos de las muestras identifica la estación: verano 2001 (V), o invierno 2002 (I). Los ejes 1 y 2 explicaron el 98 y el 96% de la variabilidad original de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, respectivamente. Estrés = 0.05. Códigos de vertebrados en Apéndice 6. 97

- Figura 18. Distribución de frecuencias de las contribuciones factibles de las principales fuentes de materia orgánica para cuatro especies de peces representativas de los grupos diferenciados en la Fig. 17 por sus hábitos alimentarios. Los ejemplos ilustrados corresponden a animales capturados en la pradera BF en verano.....98
- Figura 19. Frecuencias relativas de observaciones por categoría de abundancia de los principales organismos presa en el estómago de los peces más representativos de la ictiofauna de las praderas submareles de *Zostera marina* en Bahía San Quintín (continúa pág. sig.)100
- Figura 20. Frecuencias relativas de observaciones por categoría de abundancia de los principales organismos presa en estómagos no vacíos de los peces pipa de bahía incluidos en corrales de las praderas submareles de *Zostera marina* de Bahía San Quintín104
- Figura 21. Ordenamiento de las muestras de invertebrados macrobentónicos dentro de los corrales de inclusión de peces pipa de bahía y exclusión de depredadores en praderas de *Zostera marina* de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ) mediante un nMDS. Las dos primeras letras de los códigos de las muestras identifican a la pradera; la tercer letra al período de muestreo: verano 2001 (V), o invierno 2002 (I); y la cuarta al tratamiento: inclusión (I), o exclusión (E); n = 4. Los ejes 1 y 2 explicaron conjuntamente el 93% de la variabilidad original de la matriz de abundancia. Stress = 0.11. Dos de las muestras pertenecientes a SQVI no se muestran para facilitar la interpretación de la figura, pero fueron incluidas en el análisis y se agruparon con las de su mismo tratamiento. La correlación de las variables con los ejes del nMDS es mostrada en el Apéndice 8.105
- Figura 22. Fuerza de interacción per capita de *Syngnathus leptorhynchus* estimada por 'bootstrapping' (media con barras de SE), y a partir de los promedios de los tratamientos (cruces), y expresada como la capacidad del pez de impactar la abundancia de mesoherbívoros, la biomasa de epifitas y el crecimiento de *Z. marina* en las praderas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ), en verano 2001 (V), o invierno 2002 (I). DI: índice dinámico de Wootton (1997), $DI = (\ln(I / E)) / \text{no. de peces pipa}$, ($[\text{no. 'presas' consumidas}] / [\text{no. total de 'presas'}]^{-1} [\text{mes}^{-1}] [\text{m}^{-2} \text{ de pradera}]$); I: corrales de inclusión de peces pipa, E: exclusión de depredadores. Barras de error = 1 SE.....107
- Figura 23. Patrones de abundancia de mesoherbívoros, biomasa de epifitas y producción, densidad y biomasa de *Zostera marina* dentro de los corrales de inclusión de peces pipa de bahía (I) y de exclusión de depredadores (E) en las praderas sumergidas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ), durante verano 2001 (V). Los histogramas indican media \pm 1 SE (n = 4); en las regresiones la línea sólida representa el modelo de regresión lineal; las líneas punteadas delimitan los intervalos de confianza de 95% y las muestras indicadas por códigos con menor

- tamaño de fuente representan ‘outliers’, desconsiderados en la construcción del modelo. 108
- Figura 24. Relación entre la abundancia de mesoherbívoros (anfípodos y *Assiminea californica*) y la biomasa de epifitas y producción de *Zostera marina* en la pradera de Bahía Falsa (BF) durante verano. La cuarta letra de los códigos de las muestras identifica al tratamiento: I, corrales de inclusión del pez pipa, o E: corrales de exclusión de depredadores; n = 4. La línea sólida representa el modelo de regresión lineal; las líneas punteadas delimitan los intervalos de confianza de 95%. Las muestras indicadas por códigos con menor tamaño de fuente representan ‘outliers’, desconsiderados en la construcción del modelo lineal. 111
- Figura 25. Relación entre la abundancia de mesoherbívoros (*Paracerceis sculpta* y *Mitrella* spp) y la biomasa de epifitas y producción de *Zostera marina* en la pradera de Bahía Falsa (BF) durante verano (V). La cuarta letra de los códigos de las muestras identifica al tratamiento: I, corrales de inclusión del pez pipa, o E: corrales de exclusión de depredadores; n = 4. La línea sólida representa el modelo de regresión lineal; las líneas punteadas delimitan los intervalos de confianza de 95%. Las muestras indicadas por códigos con menor tamaño de fuente representan ‘outliers’, desconsiderados en la construcción del modelo lineal. 112
- Figura 26. Relación entre la abundancia de mesoherbívoros (*Tectura depicta*, *Paracerceis sculpta*, *Assiminea californica*) y la producción o densidad de haces vegetativos de *Zostera marina* en la pradera San Quintín (SQ) durante verano (V). La cuarta letra de los códigos de las muestras identifica al tratamiento: I, corrales de inclusión del pez pipa, o E: corrales de exclusión de depredadores; n = 4. La línea sólida representa el modelo de regresión lineal; las líneas punteadas delimitan los intervalos de confianza de 95%. Códigos con menor tamaño de fuente representan ‘outliers’ 113
- Figura 27. Patrones de abundancia de mesoherbívoros, biomasa de epifitas y producción, densidad y biomasa de *Zostera marina* dentro de los corrales de inclusión de peces pipa de bahía (I) y de exclusión de depredadores (E) en las praderas sumergidas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ), durante invierno 2002 (I). Los histogramas indican media \pm 1 SE (n = 4); en las regresiones la línea sólida representa el modelo de regresión lineal; las líneas punteadas delimitan los intervalos de confianza de 95% y las muestras indicadas por códigos con menor tamaño de fuente representan ‘outliers’, desconsiderados en la construcción del modelo. 116
- Figura 28. Relación entre la abundancia de mesoherbívoros (*Platynereis californica* y *Mitrella* spp) y la biomasa de epifitas y la densidad de haces vegetativos de *Zostera marina* en la pradera de la Base de la Y (BY) durante invierno (I). La cuarta letra de los códigos de las muestras identifica al tratamiento: I, corrales de inclusión del pez pipa, o E: corrales de exclusión de depredadores; n = 4. La línea sólida

- representa el modelo de regresión lineal; las líneas punteadas delimitan los intervalos de confianza de 95%. Códigos con menor tamaño de fuente representan 'outliers', desconsiderados en la construcción del modelo. 117
- Figura 29. Relación entre la abundancia de mesoherbívoros (*Assiminea californica*, carídeos y anfípodos) y la densidad o biomasa de haces vegetativos de *Zostera marina* en la pradera de la Base de la Y (BY) durante invierno (I). La cuarta letra de los códigos de las muestras identifica al tratamiento: I, corrales de inclusión del pez pipa, o E: corrales de exclusión de depredadores; n = 4. La línea sólida representa el modelo de regresión lineal; las líneas punteadas delimitan los intervalos de confianza de 95%. Códigos con menor tamaño de fuente representan 'outliers' 118
- Figura 30. Relación entre la abundancia de mesoherbívoros (anfípodos y *Platynereis bicanaliculata*) y la biomasa de epifitas y hojas de *Zostera marina* en la pradera de Bahía Falsa (BF) durante invierno (I). La cuarta letra de los códigos de las muestras identifica al tratamiento: I, corrales de inclusión del pez pipa, o E: corrales de exclusión de depredadores; n = 4. La línea sólida representa el modelo de regresión lineal; las líneas punteadas delimitan los intervalos de confianza de 95%. Códigos con menor tamaño de fuente representan 'outliers' 119
- Figura 31. Relación entre la abundancia de *Assiminea californica* y la producción de *Zostera marina* en la pradera de Bahía Falsa (BF) durante invierno (I). La cuarta letra de los códigos de las muestras identifica al tratamiento: I, corrales de inclusión del pez pipa, o E: corrales de exclusión de depredadores; n = 4. La línea sólida representa el modelo de regresión lineal; las líneas punteadas delimitan los intervalos de confianza de 95%. 120
- Figura 32. Relación entre la abundancia de mesoherbívoros (*Tectura depicta*, *Platynereis bicanaliculata*), la biomasa de epifitas y la producción o biomasa de haces vegetativos de *Zostera marina* en la pradera San Quintín (SQ) durante invierno (I). La cuarta letra de los códigos de las muestras identifica al tratamiento: I, corrales de inclusión del pez pipa, o E: corrales de exclusión de depredadores; n = 4. La línea sólida representa el modelo de regresión lineal; las líneas punteadas delimitan los intervalos de confianza de 95%. 121
- Figura 33. Variación del 'impacto' o fuerza de interacción combinada potencial de *Syngnathus leptorhynchus*, sobre la abundancia de anfípodos, la biomasa de epifitas y el crecimiento de *Z. marina*, en praderas sumergidas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ), en verano 2001 ($DI = (\ln(I / E)) * \text{no. de peces pipa}$). 123
- Figura 34. Diagrama de interacciones tróficas inferidas a partir de los patrones de abundancia (o biomasa) a lo largo de los tres niveles de la cadena trófica en las praderas de *Zostera marina* en la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San

LISTA DE FIGURAS (continuación)

Página

Quintín (SQ). Las flechas continuas indican interacciones tróficas negativas fuertes, mientras que las flechas punteadas indican interacciones débiles. Los signos (+) ó (-) indican alta o baja abundancia, respectivamente. El enmarcado rectangular de la alternancia de altas y bajas abundancias (biomasa) entre niveles tróficos sucesivos, indica consistencia con el modelo de cascada trófica; los óvalos resaltan un fuerte control de los mesoherbívoros sobre la biomasa de epifitas. (1): mesoherbívoros con talla de refugio contra peces pipa juveniles.127

LISTA DE TABLAS

Página

Tabla I. Irradiancia media (SE: error estándar) en $\mu\text{mEs}^{-1} \text{m}^{-2}$ dentro y fuera de los corrales en tierra y en agua, y tabla de ANOVA de una vía con $\alpha = 0.05$, Gl: grados de libertad; CMT: cuadrados medios de los tratamientos; CME: cuadrados medios del error. Las mediciones en tierra se hicieron a un tiempo de integración de 10 s a las 17:20 hs con cielo cubierto el 27-05-01; en el agua, a mediodía del 27-05-01 con 100 s de integración.....	51
Tabla II. Resumen del análisis de varianza multivariado permutacional (PERMANOVA) anidado de dos vías para probar la hipótesis nula de no diferencias entre las praderas dentro de cada período estacional ($\alpha \leq 0.05$). PERMDISP: Prueba de homogeneidad de varianzas entre grupos.....	79
Tabla III. Abundancia media (± 1 SE) de las especies de necton (ind. 200m^{-2}) numéricamente más importantes en las praderas de <i>Zostera marina</i> , BY: Base de la Y; BF: Bahía Falsa; SQ: San Quintín, durante el verano 2001 y el invierno 2002; n = 3.....	80
Tabla IV. Abundancia media (± 1 SE) de las especies epifaunales (ind. m^{-2}) numéricamente más importantes en las praderas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ) durante verano 2001 e invierno 2002.	81
Tabla V. Biomasa media (± 1 SE) de los componentes de la vegetación (g m^{-2}) en las praderas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ) durante verano 2001 e invierno 2002.	84
Tabla VI. Media (± 1 SE) de variables descriptoras de la arquitectura de <i>Zostera marina</i> en las praderas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ) durante verano 2001 e invierno 2002. Densidad expresada como número de haces m^{-2}	86
Tabla VII. Crecimiento medio (± 1 SE) de <i>Zostera marina</i> en las praderas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ) durante verano 2001 e invierno 2002.	87
Tabla VIII. Estimación de la contribución elemental porcentual de los principales productores primarios (fitoplancton, <i>Ulva expansa</i> y <i>Zostera marina</i>) a la materia orgánica en sedimento en las praderas submareales de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ), integrada al verano 2001 e invierno 2002, mediante el modelo de mezcla de Phillips y Koch (2002).	91
Tabla IX. Abundancia media ± 1 SE (largo total medio ± 1 SE) de los peces pipa de bahía incluidos en los corrales al finalizar el experimento de campo en las praderas de	

LISTA DE TABLAS (continuación)

Página

Zostera marina, BY: Base de la Y; BF: Bahía Falsa; SQ: San Quintín, durante el verano 2001 y el invierno 2002; n = 4. Fueron incluidos 5 ejemplares por corral inicialmente, y 3 más mediando el experimento para compensar pérdidas por mortalidad.....103

- Tabla X. Resumen del análisis de varianza multivariado permutacional (PERMANOVA) anidado de tres vías para probar la hipótesis de no diferencias entre las asociaciones de macroinvertebrados dentro de los corrales de inclusión de peces pipa y exclusión de depredadores en las praderas de *Zostera marina* por período ($\alpha \leq 0.05$; n = 4). PERMDISP: Prueba de homogeneidad de varianzas entre grupos (V: verano; I: invierno).....103
- Tabla XI. Resumen del análisis de covarianza multivariado permutacional (PERMANOVA con covariables) anidado de dos vías para probar la hipótesis nula de no diferencias entre las asociaciones de la vegetación dentro de los corrales de inclusión de peces pipa de bahía y exclusión de depredadores en praderas de *Zostera marina* para cada período ($\alpha \leq 0.05$; n = 4) con relación a la abundancia y composición de mesoherbívoros.106
- Tabla XII. Razones isotópicas y elementales del C y el N de los principales productores primarios bentónicos en praderas de *Zostera marina* del Pacífico Nororiental. ..185

INTRODUCCIÓN

PROBLEMA

Los ecosistemas litorales modernos son apenas ligeramente parecidos a lo que fueron en el pasado (Jackson, 2001; Jackson *et al.*, 2001; Jackson y Sala, 2001). En algunas regiones fueron severamente degradados mucho antes de que los ecólogos comenzaran a estudiarlos. Grandes vertebrados herbívoros como la tortuga verde (*Chelonia mydas*) y los manatíes, y depredadores tope como tiburones y meros fueron diezmados por el hombre alrededor de 1800 en extensas regiones del Caribe (Jackson, 1997). Problemas asociados con impactos antropogénicos en los ecosistemas costeros del Mediterráneo datan desde los tiempos de griegos y romanos, o incluso mucho antes (Sala, 2004). Por ejemplo, las poblaciones de la foca monje fueron cazadas de tal manera hace varios cientos de años atrás que hoy en día no cumplen ningún papel importante en el ecosistema, i.e., están ecológicamente extintas.

La sobrepesca de grandes vertebrados representa el mayor impacto antropogénico a lo largo de varios ecosistemas alrededor del globo (i.e., Estes *et al.*, 1989; Jackson *et al.*, 2001; Coleman y Williams, 2002; Worm y Myers, 2003; Lotze y Milewski, 2004; Sala, 2004; Bascompte *et al.*, 2005; Lotze, 2005; Lotze *et al.*, 2005; Scheffer *et al.*, 2005; Valentine y Heck, 2005). Las magnitudes de las pérdidas en términos de biomasa y abundancia de megafauna son catastróficas. La presión pesquera determina entonces que peces cada vez más pequeños e invertebrados con ciclos de vida cortos reemplacen a grandes consumidores de crecimiento lento. Esto eventualmente conlleva a una reducción del número medio de niveles tróficos de los peces capturados en el ecosistema, un proceso

conocido como ‘pescando hacia abajo en las tramas tróficas marinas’, a una tasa de 0.05-0.10 niveles tróficos por década (Pauly *et al.*, 1998; Pauly *et al.*, 2002).

Una consecuencia indirecta importante de la extinción de grandes herbívoros y depredadores es la pérdida de ecosistemas conformados por especies sésiles formadoras de hábitat, como arrecifes de coral y de ostras, praderas de pastos marinos y lechos y bosques de macroalgas (Jackson, 1997, 2001; Jackson *et al.*, 2001; Williams y Heck, 2001; Steneck *et al.*, 2002; Valentine y Heck, 2005; Valentine y Duffy, 2006). La eliminación de especies clave por sobrepesca tornó a estos ecosistemas más susceptibles frente a otras fuentes de disturbio como la eutrofización, la contaminación, la destrucción del hábitat, la invasión de especies exóticas y el cambio climático (Jackson, 2001; Jackson *et al.*, 2001; Lotze y Milewski, 2004; Lotze, 2005). La destrucción del hábitat y la eutrofización, como la sobrepesca, tienden a perjudicar más severamente a organismos grandes de crecimiento lento, a los niveles tróficos superiores y a las especies formadores de hábitat, promoviendo la dominancia de organismos oportunistas (Jackson, 2001; Jackson *et al.*, 2001; Lotze y Milewski, 2004; Lotze, 2005; Duffy, 2006).

En el litoral del sur de California cerca del 90% de los humedales costeros de la región fue destruido como consecuencia del desarrollo industrial, comercial, residencial y recreativo (Zedler *et al.*, 1999; Zedler *et al.*, 2001). Actualmente, la magnitud del impacto afecta a las pocas hectáreas de hábitat natural remanente. Poblaciones de varias especies silvestres se encuentran hoy en peligro de extinción, amenazando la biodiversidad de la región (Zedler *et al.*, 2001). En México, algunas bahías y lagunas costeras de Baja California son consideradas relativamente prístinas (Rosales-Casián, 1997; Ibarra-Obando

et al., 2000; Zedler *et al.*, 2001). No debe obviarse, sin embargo, que tiburones, tortugas y otros consumidores fueron históricamente abundantes en Baja California, pero están ahora ecológicamente extintos (Barnard, 1962; Sala *et al.*, 2004). De todas formas, el escaso asentamiento humano y limitaciones para el desarrollo turístico han prevenido impactos mayores sobre el ecosistema de lagunas costeras como Bahía San Quintín (de la Torre-Castro, 2000; Aguirre-Muñoz *et al.*, 2001).

La apertura del país a las inversiones extranjeras a fines de la década de los 80, y la firma del NAFTA, un tratado de libre comercio con Estados Unidos y Canadá en el '90, representó el inicio de una transformación económica que ha tenido una influencia directa en la explotación de los recursos naturales y en las condiciones ambientales de México (referencias en de la Torre-Castro, 2000). Por ejemplo, la ocupación de tierras para explotación agrícola en el Valle de San Quintín creció alrededor del 35% en el período 1990-2000 (Ward *et al.*, 2003). Durante el mismo período se constató una reducción del 13% de la cobertura total de praderas del pasto marino, *Zostera marina*, en Bahía San Quintín, y de 34% de sus praderas sumergidas (Ward *et al.*, 2003; Ward *et al.*, 2004). Estas alteraciones fueron atribuidas a reducciones de la capacidad fotosintética de los pastos marinos por descargas inusuales de sedimento y nutrientes y los efectos de sombreado por algas oportunistas (Cabello-Pasini *et al.*, 2003; Ward *et al.*, 2003).

El incremento en la descarga de N en aguas costeras estimula el crecimiento del fitoplancton, algas epifitas y macroalgas que desplazan a pastos marinos en la competencia por luz (Taylor *et al.*, 1995; Hauxwell *et al.*, 1998, 2001, 2003; Bintz *et al.*, 2003). Sin embargo, en praderas de pastos marinos la abundancia de epifitas usualmente no está

determinada por la disponibilidad de nutrientes, sino gobernada por la densidad de las poblaciones de pequeños invertebrados pastoreadores (i.e., mesoherbívoros), como anfípodos, isópodos y gasterópodos. Estos mesoherbívoros estimulan el crecimiento de las plantas al remover las epifitas de sus hojas y mitigan los efectos negativos de la eutrofización (Neckles *et al.*, 1993; Williams y Ruckelshaus, 1993; Heck *et al.*, 2000; Schanz *et al.*, 2002; Hays, 2005; Valentine y Duffy, 2006). Para preservar estas praderas de pastos marinos es imprescindible entender la interacción entre los mesoherbívoros y los demás componentes de la trama trófica y cómo estas interacciones son modificadas por procesos naturales o antropogénicos que afectan la disponibilidad de nutrientes, luz y el número efectivo de niveles tróficos.

APROXIMACIONES AL ESTUDIO DE TRAMAS TRÓFICAS

Debido a que experimentos más precisos y reproducibles son posibles a niveles inferiores de jerarquía, estudios poblacionales dominaron la literatura científica en el campo de la ecología. Sin embargo, en situaciones donde se alcanzó un conocimiento detallado de la biología de poblaciones de interés económico, ocurrían acontecimientos imprevistos en respuesta a modificaciones radicales en el ecosistema (Wulff y Ulanowicz, 1989). El diagrama que describe la complejidad de vías entre los organismos conectados por relaciones tróficas pareció ser la clave para entender la estructura y funcionamiento de los sistemas naturales: todos los organismos se alimentan, y son a su vez consumidos por otros. Hutchinson (1940) y Lindeman (1942) desarrollaron las ideas que emergieron como el paradigma de la trofodinámica en ecología, y que fueron utilizadas para la construcción de

un modelo del funcionamiento de los ecosistemas. Posteriormente, Odum (1969) formuló un cuerpo de hipótesis para predecir su comportamiento, incorporando conceptos de la termodinámica.

A pesar de que la abstracción de generalizaciones en el análisis de tramas tróficas estimuló el surgimiento de nuevas áreas de investigación, fue reconocida la existencia de problemas al esquematizar las interacciones tróficas entre los componentes de la comunidad (Pimm y Kitching, 1988). Pero, más allá de las limitaciones de los análisis topológicos, los diagramas que describen sintéticamente las interacciones tróficas entre los organismos de una comunidad, constituyen una alternativa válida para entender el funcionamiento de un sistema (Paine, 1980, 1988). Sin embargo, su estudio omite aspectos importantes relacionados con el ambiente físico en el que los organismos están inmersos (de Ruiter *et al.*, 1995; de Ruiter *et al.*, 2005). Con el auge de la ecología de ecosistemas se procuró integrar ambas aproximaciones (e.g., DeAngelis, 1992; Jones y Lawton, 1995). Pimm (ver prólogo en DeAngelis, 1992) se refirió metafóricamente a la importancia de los flujos de nutrientes esenciales como la “moneda corriente” que permitirá el estudio de interacciones entre plantas, animales y medio físico. En tanto, consideró que la estructura de la trama trófica sería útil al describir los caminos disponibles para la transferencia de materia y energía.

Estos dos aspectos de los sistemas ecológicos, flujos de materia y energía y tramas tróficas, están interrelacionados (Jones y Lawton, 1995). Los flujos son esenciales para las poblaciones de plantas y animales, de tal forma que la estructura de las tramas tróficas es influenciada por limitaciones en energía y materia. Entretanto, las interacciones entre

poblaciones de especies de una trama trófica pueden por sí mismas determinar la transferencia de energía y la producción de biomasa (DeAngelis, 1992). Dicho de otra forma, la relación entre el flujo de nutrientes y la biomasa de grupos funcionales (o gremios) en la trama trófica es de causalidad mutua: los niveles de biomasa y las tasas de producción son afectados por la disponibilidad de nutrientes limitantes, y a su vez, las biomásas y la estructura global de la trama trófica afectan al flujo, y por tanto, a la accesibilidad de nutrientes.

Esta característica de causalidad mutua entre ambos aspectos hace extremadamente difícil predecir aun el comportamiento de sistemas ecológicos simples. Sin embargo, el estudio de los ecosistemas mostró que existen propiedades distintivas de este nivel de organización, no definidas por la suma de las propiedades de las partes que lo componen. Admitiendo limitaciones en la capacidad de predicción en el estudio de los ecosistemas, fue resuelto explorar sus propiedades más allá de lo revelado a través de modelos de simulación. Para tal objetivo se creyó indispensable un mayor conocimiento de los flujos entre sus componentes, como también de sus biomásas (e.g., Shachak y Jones, 1995).

Un mayor entendimiento de la estructura de una trama trófica particular y de los procesos que la organizan permitirá a investigadores y administradores ambientales predecir con mayor exactitud los efectos de la manipulación y manejo de los sistemas naturales (Lubchenco, 1995). Pero ni análisis descriptivos (topológicos) de la trama ni aproximaciones proceso-funcionales que cuantifiquen los flujos de transferencia de materia y energía entre sus componentes son suficientes para predecir la dinámica de las comunidades (pero ver Williams y Martinez, 2000). La importancia de una especie o las

interacciones que ejercen efectos demográficos más importantes no podrán ser inferidas sino a través de la manipulación experimental de los miembros de la trama (Paine, 1980, 1988).

La trama trófica de interacciones o funcional es la que identifica las especies y uniones tróficas que más influyen la dinámica de la composición y estructura de la comunidad (Paine, 1980). La comunidad es condensada en una trama de interacciones fuertes. Pero el proceso inicial de elegir las especies e interacciones para experimentación es algo subjetivo y basado en un conocimiento imperfecto de la estructura y función de la trama (Peters, 1988). De todas formas, la aproximación funcional es una de las formas más aceptadas de establecer relaciones causales entre patrones (regularidades estructurales) y procesos (series de acciones que producen patrones) en tramas tróficas (Winemiller y Polis, 1996). Tramas funcionales bien estudiadas son más factibles de auxiliar a administradores ambientales, porque por lo general estos pretenden conocer como cambiará el sistema en función de la manipulación de alguna población o cómo éste puede ser manipulado para conducir la trama trófica hacia alguna dirección deseada.

Pero específicamente, ¿cuáles son las aproximaciones y herramientas que más pueden contribuir para concretar una ecología de ecosistemas con mayor capacidad de predicción, con soluciones en la explotación sustentable de recursos y con respuestas para el manejo ambiental? Winemiller y Polis (1996) reivindican una mayor integración entre la dinámica de poblaciones y el flujo de energía, biomasa y nutrientes en las tramas tróficas. La documentación de los flujos mediante la utilización de técnicas de reciente aplicación en ecología, como por ejemplo el trazado de la proporción de isótopos estables. Así mismo,

argumentan que aproximaciones que contemplen variaciones en las escalas espaciales y temporales, y consideren problemas de límites, pondrán luz en las relaciones entre la estructura y la dinámica de los sistemas estudiados (Winemiller y Polis, 1996).

En consecuencia, este trabajo tiene como

Objetivo Principal

Comparar la estructura (arreglo de los componentes) y función (papel de los componentes) de las tramas tróficas de praderas de pastos marinos ubicadas a lo largo de un gradiente de productividad fitoplanctónica gobernado por surgencias costeras en el área oceánica adyacente a la boca de la laguna.

Objetivos Secundarios

Aprovechando las diferencias espaciales en la influencia de surgencias de agua oceánica rica en nutrientes compararé,

- (1) la distribución de abundancias, biomasa y/o productividad de los niveles tróficos (productores primarios, herbívoros y carnívoros) y principales grupos funcionales de las tres praderas seleccionadas a lo largo del gradiente de productividad.
- (2) los flujos de transferencia de materia entre los componentes de las tramas tróficas de las praderas de pastos marinos, mediante el análisis de isótopos estables de consumidores y recursos.

- (3) el resultado de la interacción competitiva entre pastos marinos y algas oportunistas variando el número de niveles tróficos a lo largo del gradiente de productividad primaria.

FUNCIONAMIENTO DE PRADERAS DE PASTOS MARINOS

Papel Trófico de Algas Bentónicas en Praderas de Pastos Marinos

Los pastos marinos no son gramíneas, pero sí angiospermas adaptadas a la vida marina, o estuarina, de gran importancia ecológica y económica. Se reproducen sexualmente, pero usualmente cubren grandes extensiones del lecho marino por propagación vegetativa. Una intrincada matriz de rizomas subterráneos da origen a haces con generalmente pocas hojas, capaces de formar densas praderas subacuáticas (Hemminga y Duarte, 2000). Esta estructura tridimensional de rizomas y haces caracteriza a los pastos marinos como un organismo ‘fundador’ (Dayton, 1975), o ‘ingeniero del ecosistema’ (Jones *et al.*, 1997), por modificar biogénicamente al entorno físico y tener efectos positivos sobre los habitantes de la comunidad (Coleman y Williams, 2002; Bouma *et al.*, 2005). Merced a esta característica los pastos marinos albergan una rica comunidad de fauna y flora, conformando uno de los ecosistemas más productivos y de mayor biodiversidad de la biosfera (Hemminga y Duarte, 2000).

La preservación de pastos marinos es recomendable porque, además de sustentar una elevada biodiversidad, sus praderas proveen utilidades ecológicas con un alto valor económico (Costanza *et al.*, 1997). Las praderas de pastos marinos atenúan la energía de las olas promoviendo la estabilización de los sedimentos y la transparencia del agua (Granata

et al., 2001); aumentan el reciclaje de nutrientes (Eyre y Ferguson, 2002); exportan detritos a sistemas menos productivos (Thresher *et al.*, 1992; Loneragan *et al.*, 1997) e incrementan la superficie de hábitat y, directa o indirectamente, proporcionan alimento para una rica diversidad de fauna (Orth *et al.*, 1984; Stoner y Lewis III, 1985; Bologna y Heck, 1999; Jenkins y Hamer, 2001; Loneragan *et al.*, 2001).

Numerosos consumidores transitorios entre praderas sumergidas y diferentes tipos de comunidades, como arrecifes de coral o manglares, se benefician de la productividad de los pastos marinos y utilizan a las praderas como áreas de alimentación (Simenstad y Wissmar, 1985; Marguillier *et al.*, 1997; Cocheret de la Moriniere *et al.*, 2003; Nagelkerken y van der Velde, 2004a, b). Las praderas de pastos marinos también pueden cumplir un importante papel como criaderos naturales, nutriendo a juveniles de especies de peces y mariscos explotadas comercialmente (Beck *et al.*, 2001; Heck *et al.*, 2003; Minello *et al.*, 2003). Entre las variadas fuentes de energía en praderas de pastos marinos, las algas bentónicas (i.e., epifitas, micro y macroalgas) constituyen la fuente de materia orgánica más importante para los consumidores de la trama trófica (McClelland y Valiela, 1998; Lepoint *et al.*, 2000; Kharlamenko *et al.*, 2001; Moncreiff y Sullivan, 2001; Vizzini *et al.*, 2002; Vizzini y Mazzola, 2003; Vizzini *et al.*, 2005).

La contribución de las algas bentónicas a la trama trófica de praderas sumergidas se fundamenta en su elevada tasa de producción primaria por unidad de biomasa, y en su calidad nutricional superior (i.e., alto contenido de N y pobre nivel de carbohidratos estructurales) en comparación con pastos marinos (Duarte, 1992; Moncreiff *et al.*, 1992; Duarte, 1995; Valiela, 1995). El detrito de pastos marinos puede suplir carbono a los

consumidores luego del lixiviado de los metabolitos secundarios que inhiben a la detritivoria (Harrison y Mann, 1975), pero su reducida disponibilidad de nitrógeno indicaría que los consumidores primarios deben adquirirlo de otras fuentes, como algas o bacterias (c. ref. Klumpp *et al.*, 1989). Sin embargo, la producción de carbono bacteriano es también limitada por el bajo contenido de nutrientes de los sustratos detriticos de pastos marinos (c. ref. Klumpp *et al.*, 1989), y por la producción y labilidad del carbono orgánico disuelto liberado (c. ref. Jones *et al.*, 2003).

Aunque la transferencia de energía hacia arriba en las cadenas tróficas de praderas de pastos marinos contemporáneas es dependiente del pastoreo sobre la producción de algas bentónicas (Hemminga y Duarte, 2000), no está claro cómo es canalizada la energía a través de la trama cuando la productividad de algas es limitada. Pocos estudios compararon la estructura trófica de praderas de pastos marinos en un gradiente de fertilización (e.g., McClelland y Valiela, 1998), y ninguno lo hizo sobre un gradiente de productividad natural. Estos estudios indican que el fitoplancton y las algas bentónicas constituyen las principales fuentes de alimento para consumidores primarios sobre un amplio intervalo de descargas de nutrientes (McClelland y Valiela, 1998; Vizzini y Mazzola, 2006). Pero los pastos marinos pueden ser una importante fuente de alimento cuando las descargas de nitrógeno son bajas (McClelland y Valiela, 1998; Jones *et al.*, 2003; Vizzini y Mazzola, 2006).

Importancia de Mesoherbívoros en Praderas de Pastos Marinos

Revisiones recientes del papel de las interacciones tróficas en el funcionamiento de las praderas de pastos marinos contemporáneas enfatizan la necesidad de un mayor

conocimiento de la importancia relativa del suplemento de recursos, la presión de los consumidores y su interacción en el regulación de la salud de las praderas sumergidas (Hughes *et al.*, 2004; Heck y Orth, 2006; Heck y Valentine, 2006; Valentine y Duffy, 2006). En general la estructura y dinámica de las comunidades de pastos marinos, como la de otros sistemas acuáticos dominados por especies fundadoras, están fuertemente reguladas por los consumidores en la trama trófica, i.e. ‘control cima-abajo’ (Shurin *et al.*, 2002; Borer *et al.*, 2005), y dependen de una relación mutualista facultativa entre la especie fundadora y la fauna asociada (Hay *et al.*, 2004).

Por ejemplo, el desarrollo de bosques de macroalgas en Alaska ha sido asociado con la recuperación de la población de nutrias marinas y la reducción de la abundancia de erizos herbívoros (Estes y Duggins, 1995). Comparativamente, altos niveles de producción primaria en marismas saladas fueron indirectamente facilitados por jaibas azules y otros depredadores que controlan la densidad de caracolitos pastoreadores (Silliman y Bertness, 2002; Silliman *et al.*, 2004). A su vez, tanto macroalgas como la vegetación de marismas saladas proveen estructura biogénica y una elevada y continua producción de presas que incrementan la capacidad de carga y la estabilidad de las poblaciones de depredadores (Hay *et al.*, 2004). Mientras que los herbívoros tienen fuertes efectos directos negativos sobre macroalgas y plantas de marisma, pequeños invertebrados como anfípodos, isópodos y gasterópodos (i.e., mesoherbívoros) usualmente mantienen una relación mutualista con los pastos marinos (Hay *et al.*, 2004; Valentine y Duffy, 2006).

Este mutualismo facultativo entre pastos marinos y mesoherbívoros implica beneficios recíprocos para ambos grupos y proporciona mecanismos mediante los que las

especies se ajustan rápidamente a la variabilidad ambiental (Hay *et al.*, 2004). La complejidad estructural del hábitat conformado por los pastos marinos disminuye la presión de depredación sobre la epifauna, promoviendo la supervivencia de los mesoherbívoros (Nelson, 1981; Leber, 1985; Corona *et al.*, 2000; Orth y van Montfrans, 2002). A su vez, las densas y diversas poblaciones de mesoherbívoros controlan por consumo directo la biomasa de algas epifitas oportunistas que excluirían en la competencia por luz a los pastos marinos (Neckles *et al.*, 1993; Williams y Ruckelshaus, 1993; Heck *et al.*, 2000; Schanz *et al.*, 2002; Hays, 2005). Consecuentemente, la abundancia, biomasa y diversidad de la epifauna con frecuencia se relacionan positivamente a la superficie foliar o biomasa de las plantas (Heck y Crowder, 1991; Orth, 1992; Attrill *et al.*, 2000; Parker *et al.*, 2001).

Sin embargo, la interacción entre pastos marinos y mesoherbívoros es condicional y puede cambiar de mutualista a neutra, o antagonista, dependiendo de la disponibilidad de recursos para los consumidores primarios (Hay *et al.*, 2004; Valentine y Duffy, 2006). Cuando la concentración de nutrientes limita el desarrollo de las algas - i.e., no promueven el crecimiento de epifitas - los mesoherbívoros no favorecen el crecimiento de los pastos marinos y pueden consumir sus tejidos si son escasas las algas preferidas como alimento (Neckles *et al.*, 1993; Williams y Ruckelshaus, 1993; Duffy *et al.*, 2001; Duffy *et al.*, 2003). Donde la disponibilidad de nutrientes favorezca a algas oportunistas de crecimiento rápido, procesos naturales o antropogénicos que afecten negativamente a las poblaciones de mesoherbívoros reducirán indirectamente la estabilidad de la comunidad (revisiones de Williams y Heck, 2001; Hughes *et al.*, 2004; Duffy, 2006; Heck y Valentine, 2006; Valentine y Duffy, 2006).

Control de Mesoherbívoros por Depredación y Factibilidad de Cascadas Tróficas en Praderas de Pastos Marinos

La estructura y dinámica de las comunidades acuáticas bentónicas son reguladas fuertemente por consumidores en la trama trófica, i.e. ‘control cima-abajo’ (Shurin *et al.*, 2002; Borer *et al.*, 2005). Los efectos cima-abajo más obvios ocurren cuando la complejidad inherente de las tramas tróficas puede simplificarse a cadenas de interacción con un número distinguible de niveles tróficos, y donde los depredadores alteran sustancialmente la biomasa de especies basales (Hairston *et al.*, 1960; Paine, 1980; Menge, 1995; Polis, 1999; Polis *et al.*, 2000). La estructura de la trama trófica puede a veces reducirse a sólo tres niveles tróficos interactivos (i.e., depredadores, herbívoros y productores primarios) para explicar impactos significativos sobre procesos del ecosistema, e.g. productividad, transferencia de energía, etc. (Hairston *et al.*, 1960; Hairston y Hairston, 1993). Bajo esta estructura trófica simplificada, los depredadores indirectamente benefician a los productores primarios al limitar las densidades de herbívoros mediante una ‘cascada trófica’ (Hairston *et al.*, 1960; Paine, 1980; Polis *et al.*, 2000). En consecuencia las cascadas tróficas resultan en una alternancia de abundancias altas y bajas desde los depredadores tope, pasando por los herbívoros, hasta los productores basales del ecosistema.

El modelo de cascada trófica describe exitosamente la dinámica de comunidades bentónicas marinas, o estuarinas, estructuradas por especies fundadoras o formadoras de hábitat. En la sección anterior se mencionó que especies fundadoras como macroalgas (‘kelps’) y plantas de marisma están indirecta pero fuertemente ligadas a depredadores

asociados mediante una cascada tri-trófica estabilizadora (Estes y Duggins, 1995; Silliman y Bertness, 2002; , citados por Hay *et al.*, 2004). En praderas sumergidas los depredadores tendrían, en contraposición, un efecto desestabilizador sobre el sistema. Pero “la importancia de la depredación sobre la estructura de la asociación de mesoherbívoros y el impacto en cascada sobre los productores primarios en praderas de pastos marinos, permanece como un importante interrogante para investigaciones futuras” (Valentine y Duffy, 2006).

Pequeños depredadores, principalmente aquellos bien adaptados a forrajear entre el enmarañado de hojas de pastos marinos (e.g., camarones, peces pipa), pueden ejercer un impacto fuerte sobre las poblaciones de mesoherbívoros (revisión de Heck y Orth, 2006), e indirectamente influenciar el resultado de las interacciones competitivas entre pastos marinos y algas oportunistas. Este tipo de cascada trófica podría ser común en praderas de pastos marinos templadas, caracterizadas por una diversidad comparativamente más baja que la de praderas tropicales (Duffy, 2006; Valentine y Duffy, 2006). Estas praderas templadas contendrían una menor presencia de taxa resistente a depredadores y, como consecuencia, tendrían una menor capacidad de atenuar controles cima-abajo, siendo más susceptibles a la propagación de efectos indirectos desde los depredadores hasta las plantas (Duffy, 2006; Valentine y Duffy, 2006).

La ocurrencia de cascadas tróficas no ha sido demostrada concluyentemente en praderas de pastos marinos (Duffy, 2006). Sin embargo, la mayor parte de la evidencia del funcionamiento de praderas de pastos marinos surge de experimentos de pequeña escala (de laboratorio o mesocosmos) que a lo sumo consideraron interacciones entre tres grupos

funcionales: mesoherbívoros, epifitas y pastos marinos (Hughes *et al.*, 2004; Valentine y Duffy, 2006). Muy pocos estudios han incluido pequeños depredadores, mesoherbívoros, epifitas y pastos marinos simultáneamente (e.g., Heck *et al.*, 2000; Duffy *et al.*, 2005).

Aún en estos estudios los efectos potenciales de los depredadores pudieron haber sido subestimados porque sólo consideraron una especie a la vez, mientras que en situaciones reales los pequeños depredadores están representados por una diversa asociación de peces, decápodos y otros invertebrados que se alimentan de mesoherbívoros. Al aumentar la diversidad dentro de un nivel trófico habitualmente se incrementa su influencia sobre el funcionamiento del ecosistema. Asociaciones diversas son más factibles de contener una especie con interacción fuerte en el sistema ('efecto de muestreo'), y abarcan un intervalo más amplio de características que les permitirían una explotación más eficiente de los recursos disponibles ('complementación de nichos' (Duffy *et al.*, 2003; Duffy *et al.*, 2005; Duffy, 2006).

Aproximaciones alternativas como estudios comparativos y experimentos naturales son necesitadas urgentemente para evaluar los mecanismos que estructuran a las comunidades de pastos marinos a escalas más amplias y realistas (i.e., escalas del ecosistema) (Duffy, 2006; Valentine y Duffy, 2006). En consecuencia, en este estudio aprovecho la existencia de un gradiente natural de productividad de algas para evaluar la factibilidad de cascadas tróficas en praderas de pastos marinos bajo condiciones variables de luz y nutrientes. La ocurrencia de cascadas tróficas será inferida a partir de los patrones de abundancia y composición de la asociación vegetal bentónica, su epifauna asociada y sus

depredadores en praderas del pasto marino, *Zostera marina*, embebidas en el gradiente de productividad considerado.

A pesar de que la aproximación comparativa no me permite demostrar los mecanismos causales que estructuran a las comunidades de pastos marinos estudiadas, podré inferir cuales son los principales procesos que afectan la dinámica de praderas de *Z. marina* e identificar las especies clave potenciales que los gobiernan (Power *et al.*, 1996; Jones y Sayer, 2003). Complementariamente, mediante análisis de isótopos estables y contenidos estomacales trazaré las vías de transferencia de C y N y cuantificaré el número de niveles tróficos y la contribución proporcional de algas bentónicas, fitoplancton y *Z. marina* a las tramas tróficas de praderas de pastos marinos ubicadas a lo largo del gradiente natural de productividad primaria. La hipótesis de que depredadores (cuyas tasas de forrajeo no son afectadas por la complejidad del hábitat) podrán desencadenar procesos de cascada trófica y afectar negativamente la salud de *Z. marina* será evaluada experimentalmente en las mismas praderas embebidas en el gradiente de productividad mediante la inclusión y exclusión del pez pipa de bahía, *Syngnathus leptorhynchus*, en corrales.

Predicciones del Modelo Propuesto vs. un Modelo Alternativo

La alternancia de altas y bajas biomásas (abundancias o productividad) entre niveles tróficos sucesivos, desde los pequeños peces hasta las epifitas y pastos marinos, sugeriría la factibilidad de una cascada trófica operando en praderas de *Z. marina*. El resultado de la cascada trófica sobre la salud de los pastos marinos dependerá de la disponibilidad de nutrientes para las algas oportunistas y del número de niveles tróficos fuertemente

interactivos. Si la abundancia de mesoherbívoros es regulada por la densidad de pequeños peces depredadores (en la naturaleza, o por la inclusión de pequeños peces en corrales) ('Modelo Propuesto', Fig. 1a), entonces la biomasa de epifitas no será controlada por pastoreo cuando la disponibilidad de nutrientes y el número de depredadores sean elevados, y *Z. marina* evidenciará síntomas de estrés por falta de luz, e.g.: menor densidad, biomasa y productividad de haces vegetativos.

A bajas densidades de peces (en la naturaleza o en corrales de exclusión de pequeños peces depredadores), abundantes mesoherbívoros controlarán la biomasa de algas oportunistas y promoverán un aumento de la biomasa y productividad de *Z. marina* al mitigar los efectos negativos de la eutrofización (Fig. 1b). En cambio, en el extremo inferior del gradiente de productividad de algas las poblaciones de mesoherbívoros alcanzarán su capacidad de carga y podrán mostrar una relación inversa con la biomasa y productividad de los pastos marinos, indicando un cambio a una alimentación basada en el consumo directo de tejidos de *Z. marina* en respuesta a la pobre disponibilidad de epifitas (Fig. 1c). En cualquiera de las dos situaciones, si la abundancia de los mesoherbívoros no es afectada por el número de pequeños depredadores ('Modelo Alternativo', Fig. 1d), entonces la eutrofización tendría un impacto menor en la biomasa de epifitas porque las poblaciones de mesoherbívoros ajustarán su densidad a la disponibilidad de alimento.

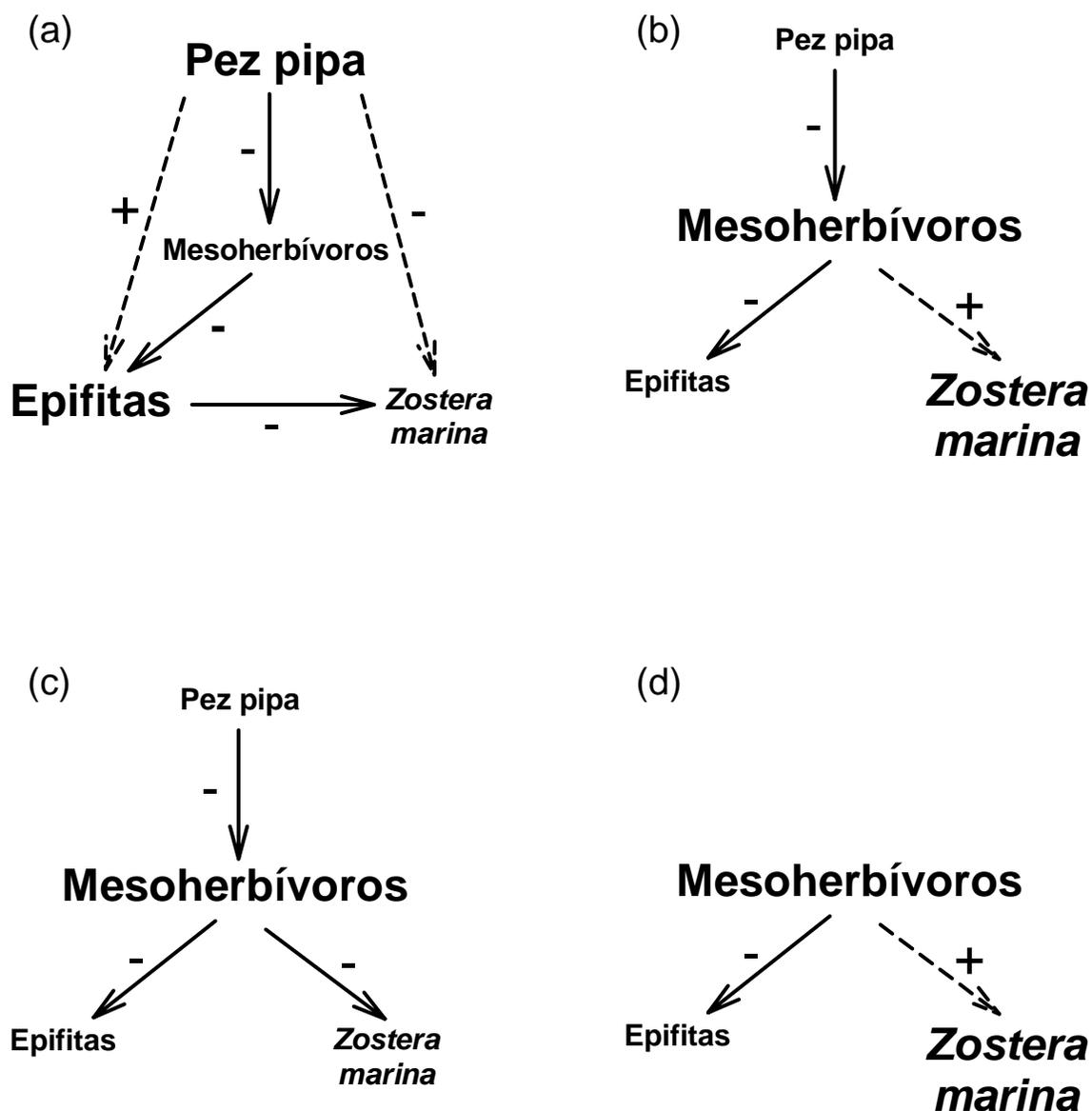


Figura 1. Tramas de interacciones postuladas para las praderas de *Zostera marina* de Bahía San Quintín diferencialmente afectadas por surgencias costeras. (a) Alta disponibilidad de nutrientes en la columna de agua y abundancia de pequeños depredadores (peces pipa); (b) alta disponibilidad de nutrientes y baja densidad de peces pipa; (c) praderas con menor influencia de surgencias costeras, i.e., nutrientes limitantes para el crecimiento de algas oportunistas; (d) modelo alternativo, para el que los mesoherbívoros no son controlados por depredación. El tamaño de las letras se corresponde con la abundancia (o biomasa) de los organismos en la trama. Las flechas continuas indican interacciones fuertes directas, las flechas discontinuas indican efectos indirectos fuertes. Los signos + y - indican efectos positivos o negativos, respectivamente.

ÁREA DE ESTUDIO

Bahía San Quintín es una laguna costera relativamente poco impactada antropogénicamente localizada en la costa noroeste de la Península de Baja California, aproximadamente 300 km al sur de la frontera México-EE.UU. (Fig. 2) (Zedler *et al.*, 1999; Ibarra-Obando *et al.*, 2000; Sinicrope-Talley *et al.*, 2000). Es afectada por mareas semidiurnas de 1.6 m de amplitud promedio (Ibarra-Obando *et al.*, 2004). Los aportes de agua por escurrimientos superficiales o flujos subterráneos son limitados y más comunes en invierno (Camacho-Ibar *et al.*, 2003). La biogeoquímica de la laguna es gobernada principalmente por la dinámica de los procesos en la zona oceánica adyacente, que es fuertemente afectada por surgencias costeras del Sistema de la Corriente de California (Camacho-Ibar *et al.*, 2003; Alvarez-Borrego, 2004). Los eventos de surgencia son intensificados por la circulación costera y por vientos, y constituyen la fuente más importante de nutrientes para la laguna (Ibarra-Obando *et al.*, 2000; Aguirre-Muñoz *et al.*, 2001; Camacho-Ibar *et al.*, 2003; Alvarez-Borrego, 2004).

Bahía San Quintín puede ser dividida por su fisiografía y distribución de salinidad en tres subsistemas (Fig. 2) (Camacho-Ibar *et al.*, 2003): SQ (Bahía San Quintín) y BF (Bahía Falsa), los brazos oriental y occidental respectivamente, y BY (Base de la Y) la región adyacente a la boca de la laguna. Estos subsistemas son afectados diferencialmente por las condiciones en la región oceánica: BY y BF intercambian el agua rápidamente (promedio anual de tiempos de residencia del agua, $\tau = \sim 2$ d, y 4 - 6 d, respectivamente), en comparación con SQ ($\tau = 11 - 45$ d) (Camacho-Ibar *et al.*, 2003). El eje mayor de BF tiene una orientación noroeste, como los vientos dominantes que promueven surgencias costeras.

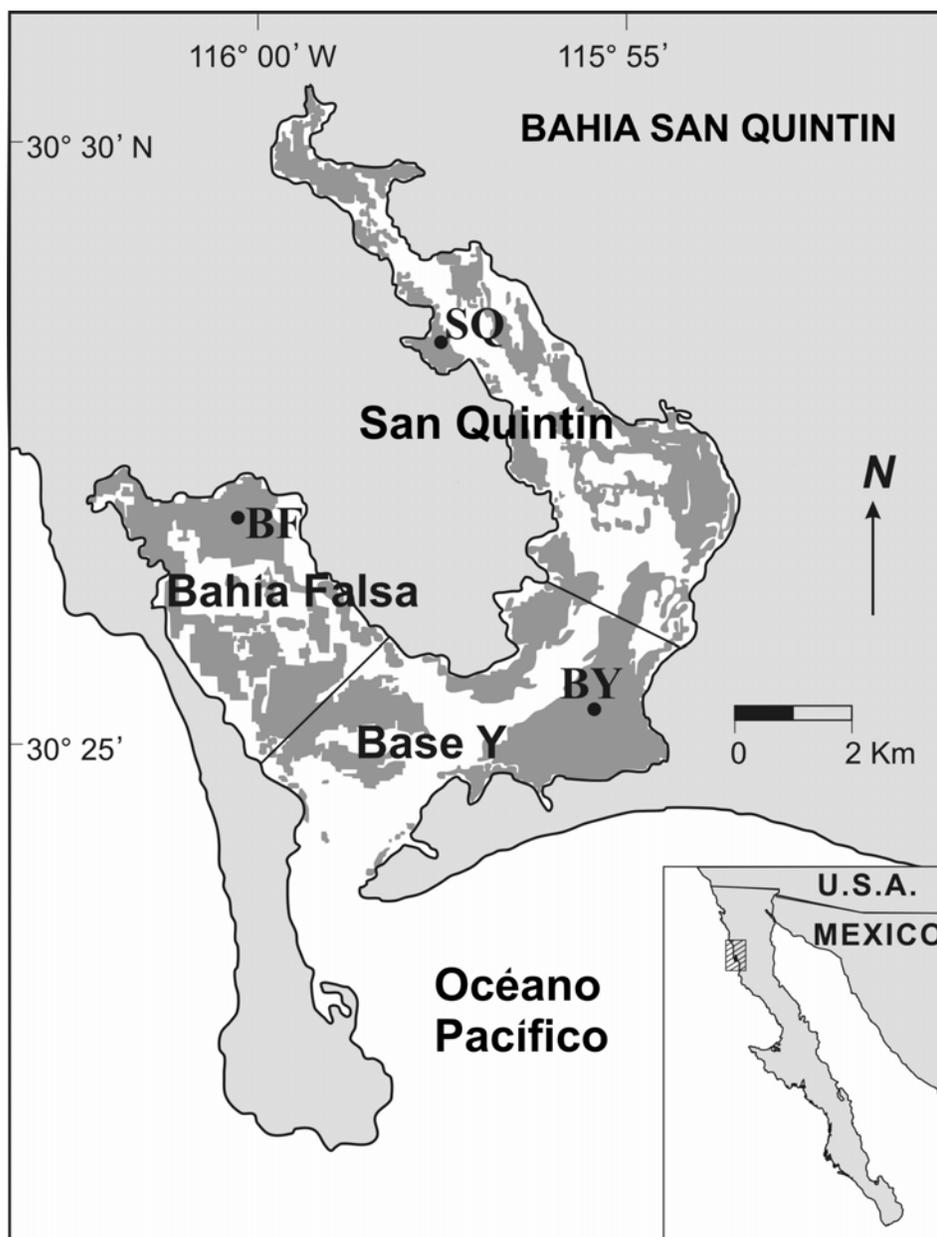


Figura 2. Localización geográfica de Bahía San Quintín en la península de Baja California (México) mostrando la distribución de praderas de pastos marinos. Figura adaptada de una imagen Landsat-5 TM tomada el 19 de enero de 1994. Las praderas de *Zostera marina* muestreadas fueron: BY, en la región próxima a la boca de la laguna costera; BF, en el brazo occidental; y SQ, en el brazo oriental.

Los eventos de surgencia son persistentes a lo largo del año pero más intensos durante primavera y verano (Bakun y Nelson, 1977). Las surgencias transportan hacia la boca de la laguna agua oceánica rica en nitratos y las corrientes de marea la propagan hacia su interior promoviendo una elevada producción ($>40 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) y biomasa de fitoplancton (Lara-Lara *et al.*, 1980; Millán-Núñez *et al.*, 1982; Camacho-Ibar *et al.*, 2003; Alvarez-Borrego, 2004). La producción y abundancia de fitoplancton disminuye desde BY hacia las partes internas de la laguna. En el interior puede ser respectivamente diez y tres veces menor que en la boca, aunque normalmente es más elevada en BF que en SQ (Millán-Núñez *et al.*, 1982; Alvarez-Borrego, 2004). En contraste la productividad de *Zostera marina*, con base en diferencias de cobertura entre los subsistemas, es mayor en SQ y BF que en BY (Camacho-Ibar *et al.*, 2003).

Bahía San Quintín sobresale en América del Norte por la extensión de sus praderas de pastos marinos (Ward *et al.*, 2003; Ward *et al.*, 2004). Las condiciones climáticas en la laguna ofrecen un ambiente relativamente estable con respecto a la luz y la temperatura de agua, y permiten el crecimiento continuo de *Z. marina* a través del año (Ibarra-Obando y Huerta-Tamayo, 1987; Ibarra-Obando *et al.*, 1997), y en un amplio intervalo de profundidades, desde ~ 3.0 m MLLW (sigla en inglés para bajamar media inferior) a ~ 1.0 m MLLW (Ward *et al.*, 2003; Ward *et al.*, 2004). Las praderas de *Z. marina* cubren el 46% del sustrato de la laguna y constituyen el hábitat bentónico más abundante en Bahía San Quintín (Ward *et al.*, 2003; Ward *et al.*, 2004). *Zostera marina* es responsable de $\sim 80\%$ del metabolismo bentónico del sistema (Ibarra-Obando *et al.*, 2004).

El crecimiento vegetativo representa 95% de la estrategia reproductiva de *Zostera* en Bahía San Quintín (Poumian-Tapia e Ibarra-Obando, 1999). Las poblaciones intermareales son muy dinámicas, sus hojas presentan una elevada tasa de renovación (Ibarra-Obando y Huerta-Tamayo, 1987; Ibarra-Obando *et al.*, 1997). En el intermareal inferior la densidad alcanza un máximo en julio-agosto y disminuye progresivamente hasta diciembre. La biomasa foliar alcanza su máximo en septiembre y octubre, en coincidencia con una significativa reducción de la densidad de haces vegetativos en otoño. La biomasa foliar es consistentemente baja en primavera, con mínimos en marzo y abril (Poumian-Tapia e Ibarra-Obando, 1999). Las fluctuaciones estacionales en la biomasa foliar se explican por variaciones en el tamaño medio de las hojas y el número medio de hojas por haz, y no por la densidad de haces. Los picos de biomasa en otoño coinciden con el tiempo de vida media más largo de las hojas a lo largo del año (Ibarra-Obando *et al.*, 1997; Poumian-Tapia e Ibarra-Obando, 1999).

Otros productores primarios en el sistema, como pastos de marismas, macroalgas flotantes y microalgas bentónicas contribuyen con un 15% a la productividad total del sistema (Ibarra-Obando *et al.*, 2004). Las marismas se concentran a lo largo de casi la mitad de los márgenes bajos de la laguna sujetos a inundaciones por marea (Dawson, 1962; Ward *et al.*, 2003; Ward *et al.*, 2004). *Ruppia maritima* y macroalgas como *Ulva* spp y *Enteromorpha* spp ocurrían en baja abundancia hace tres décadas (Dawson, 1962), pero parecen haber aumentado significativamente en los últimos años (Ward *et al.*, 2003; Aguilar-Rosas *et al.*, 2005). La biomasa de macroalgas flotantes en praderas de *Z. marina* puede superar la biomasa foliar de la fanerógama, principalmente a fines de verano (Ibarra-

Obando y Aguilar-Rosas, 1985). Las hojas de *Z. marina* pueden albergar una rica comunidad de diatomeas bentónicas y una alta biomasa de otras algas epifitas (Dawson, 1962; Siqueiros-Beltrones *et al.*, 1985).

La abundancia y diversidad de la epifauna se relaciona positivamente con la biomasa foliar de *Z. marina*, y alcanzan su máximo a fines del verano (Quiroz-Vázquez *et al.*, 2005). Los anfipodos *Erichtonius brasiliensis*, *Hyale frequens*, *Pontogenia quinsana*, *Elasmopus antennatus* y el poliqueto *Platynereis bicanaliculata* conforman un grupo distintivo de especies, claramente identificado con la presencia de *Z. marina* (Barnard, 1970). El pasto marino en Bahía San Quintín proporciona alimento para más del 50% (> 60 mil ind.) del total de la población invernante de la branta negra, *Branta bernicla nigricans*, del corredor aéreo del Pacífico (Pacific Flyway Concil, 2002). Sin embargo, la alimentación de la branta negra está generalmente restringida a las praderas expuestas durante mareas bajas (Barnard, 1970; Page *et al.*, 1997).

El depredador más importante en el submareal es probablemente el pez pipa de bahía, *Syngnathus leptorhynchus*, que constituye > 50% de la ictiofauna total de la laguna (Rosales-Casián, 1996, 1997) y ejerce una intensa presión de depredación sobre las poblaciones de mesoherbívoros asociadas a *Z. marina* (ver ‘Resultados’). La abundancia y biomasa de peces en praderas de *Zostera* submareales es más elevada en coincidencia con eventos de surgencia en primavera - otoño (Rosales-Casián, 1997). Las aves acuáticas son muy abundantes en Bahía San Quintín y deben ejercer una alta presión de depredación sobre la epifauna en praderas de pastos marinos expuestas por mareas negativas (Barnard, 1970; Lopez-Uriarte *et al.*, 1997). Elasmobranquios y otros peces piscívoros que

ocasionalmente entran a la laguna para alimentarse fueron abundantes en el litoral oceánico adyacente (Barnard, 1970; Rosales-Casián, 1996), pero probablemente disminuyeron por sobrepesca (ver Sala *et al.*, 2004).

Otros depredadores tope como delfines y lobos del mar, pueden ocurrir en la región más cercana a la boca de la laguna (Calderón-Aguilera, 1992, observación personal). También pueden verse ocasionalmente a pequeños grupos de ballenas grises alimentándose dentro de la laguna (Sprague *et al.*, 1978, observación personal). Bivalvos filtradores nativos, tortugas y otros consumidores fueron históricamente abundantes en Bahía San Quintín, pero están ahora extintos (Barnard, 1962). En consecuencia, los efectos negativos de sobrepesca descritos para extensas regiones del globo (i.e., Estes *et al.*, 1989; Jackson *et al.*, 2001; Coleman y Williams, 2002; Worm y Myers, 2003; Bascompte *et al.*, 2005; Scheffer *et al.*, 2005; Valentine y Heck, 2005) debieron afectar también al funcionamiento ecológico de Bahía San Quintín. Actualmente algunas de las especies nativas abundantes en praderas de *Z. marina* pero explotadas intensamente con fines comerciales son las cabrillas *Paralabrax clathratus* y *P. nebulifer*, el pulpito *Octopus bimaculoides*, y el caracol panocha *Megastrea undosa*.

La introducción con fines comerciales del ostión japonés, *Crassostrea gigas*, puede tener un efecto significativo en la trama trófica de la laguna. Las ostras son engordadas suspendidas en cuerdas atadas a estructuras fijas al fondo denominadas ‘racas’, construidas con tubos de PVC, y generalmente dispuestas en largas hileras de varias decenas de metros con su eje mayor paralelo a la línea de costa. Las ‘racas’ están ubicadas en su mayor parte en zonas poco profundas de Bahía Falsa sobre praderas del intermareal inferior o el

submareal, y cubren 33% del área total del brazo (Camacho-Ibar *et al.*, 2003; Ward *et al.*, 2003). Entre 1990 y 1997 la cosecha total de ostiones aumentó de ~ 600 toneladas (peso húmedo) a ~ 2,000 toneladas (Aguirre-Muñoz *et al.*, 2001). La disponibilidad de alimento parece ser el factor principal que limita el crecimiento del ostión. El influjo de carbono orgánico neto a Bahía Falsa es casi equivalente a la demanda anual de alimento del ostión, de tal forma que el engorde de ostiones en Bahía San Quintín explica casi totalmente el comportamiento heterótrofo neto del sistema (Camacho-Ibar *et al.*, 2003).

MÉTODOS

DISEÑO DE MUESTREO GENERAL

Tanto para los muestreos comparativos de la abundancia entre niveles tróficos y de las tramas bioenergéticas como para los experimentos de depredación fueron escogidas tres praderas mono-específicas de *Zostera marina* de aproximadamente 1 km². Las praderas fueron denominadas a partir de su localización en cada uno de los tres subsistemas diferencialmente afectados por surgencias costeras (Camacho-Ibar *et al.*, 2003) (Fig. 2). A priori, la pradera BY (Base de la Y) podría representar condiciones propicias para el desarrollo de una elevada productividad de algas oportunistas (i.e., altas concentraciones de nitrato en la columna de agua y advección de fitoplancton). En tanto, BF (Bahía Falsa, brazo occidental) y SQ (San Quintín, brazo oriental) representarían condiciones de productividad intermedia y baja respectivamente.

Sin embargo, sólo se consideró una pradera por subsistema, y entonces diferencias potenciales entre sitios pudieran ser explicadas por causas alternativas a la influencia de las surgencias en la dinámica de los subsistemas donde fueron localizadas (e.g., por excreción de productos nitrogenados de ostiones cultivados en Bahía Falsa). Pero antes que caracterizar patrones espaciales o temporales de la comunidad bentónica, el objetivo de este trabajo fue evaluar el modelo de cascada trófica en praderas de pastos marinos bajo diferentes regímenes de fertilización. Independientemente de los procesos dominantes, la pradera más lejana a la principal fuente de nitrógeno se caracterizó por la menor

importancia relativa de algas oportunistas en comparación con las praderas más cercanas a la boca de la laguna.

La pradera BY se ubicó a ~5 km de la boca de la laguna (Fig. 2), mientras que BF y SQ se localizaron a ~6 km y ~11 km de la boca de la laguna, respectivamente. La pradera SQ fue ubicada en el límite externo de una pequeña bahía, aproximadamente a 300 m de una marisma salada de ~100 ha, delimitada por *Spartina foliosa* (ver Zedler *et al.*, 1999). Las tres praderas seleccionadas presentaron una cobertura alta y continua de *Z. marina*. Sin embargo, la biomasa de las algas bentónicas mostró un patrón espacio-temporal bien definido, consistente con la disponibilidad de N de surgencias costeras o la abundancia de mesoherbívoros (ver Resultados). Tapetes de *Ulva expansa* ocurrieron sólo en el interior de las praderas más productivas, BY y BF. La productividad de microalgas en la superficie del sedimento estimada a partir de la concentración de clorofila en praderas de Bahía Falsa es pobre (Ibarra-Obando y Elguea-Cazarez, 1987; Ibarra-Obando *et al.*, 2004), pero pudiera ser relativamente importante en SQ donde la transparencia del agua es mayor y la luz no limitaría su crecimiento.

Las praderas fueron muestreadas durante la estación de eventos de surgencia más intensos, verano (V); y más débiles, invierno (I), para minimizar problemas potenciales en la interpretación de diferencias espaciales debidos a la variabilidad estacional (e.g., O'Reilly *et al.*, 2004). Las praderas de *Z. marina* seleccionadas se localizaron en la transición entre el intermareal inferior y el submareal, en un intervalo de profundidades aproximado entre -0.2 m MLLW y -0.5 m MLLW donde la luz puede ser fuertemente

atenuada por procesos físicos (i.e., corrientes de marea, olas inducidas por viento) y procesos biológicos (floraciones algales) (Cabello-Pasini *et al.*, 2002; 2003; 2004).

La intensidad de las corrientes de marea decrece desde BY hacia las cabezas de los brazos de la laguna, mientras que las olas inducidas por viento son menores en SQ que en BF. El brazo oriental está protegido por volcanes y entonces está menos expuesto a los efectos del estrés por el viento (Alvarez-Borrego, 2004). Durante los muestreos los efectos de turbulencia inducidos por viento fueron más intensos en el período invernal, que aparentemente coincidió con el inicio de la temporada de surgencias, i.e., fin de invierno – principios de primavera¹.

AMBIENTE NATURAL: DISTRIBUCIÓN DE ABUNDANCIAS

Columna de Agua

Las propiedades físicas y químicas de la columna de agua fueron caracterizadas durante mareas de sizigia en cada pradera durante verano 2001 e invierno 2002. Tres series de tiempo semi-diurnas se llevaron a cabo en fechas al azar durante el período de mareas más bajas entre el 31 de julio y el 6 de agosto (verano), y tres entre el 10 y 17 de marzo (invierno). Cada 3 horas fueron colectadas muestras de agua superficial en botellas plásticas ‘Nalgene’ de boca estrecha e inmediatamente dispuestas en hieleras para el análisis de nutrientes y seston. Simultáneamente se tomaron mediciones in situ de la temperatura superficial (termómetro de mercurio $\pm 0.1^{\circ}\text{C}$), salinidad (refractómetro ‘Sper

¹ ver Resultados; ver también índices de surgencia e indicadores de la intensidad de vientos durante el período, Pacific Fisheries Environmental Laboratory, NOAA: <http://upwell.pfeg.noaa.gov>

Scientific', ± 1), pH (pH metro '290A Orion', ± 0.01) y la concentración de oxígeno disuelto (oxímetro 'YSI 58 digital', $\pm 0.01 \text{ mg l}^{-1}$). El análisis completo de estas variables se realizó a partir de 86 muestras en total, aproximadamente 14 muestras por combinación período y pradera.

También fueron registradas mediciones de la radiación fotosintéticamente activa (PAR: 400 a 700 nm) en $\mu\text{E s}^{-1} \text{ m}^{-2}$. Fueron utilizados un sensor cuántico terrestre ('LI-191SB') y uno sumergible ('LI-192SB') a un tiempo de integración de 100 s (integrador 'LI-COR': 'LI-185B', coseno-correctado, 5% precisión). En la atmósfera la radiación fue medida al nivel de la superficie del agua; bajo el agua se midió la intensidad luminosa por debajo de la superficie del agua e inmediatamente arriba del dosel de hojas de *Z. marina* entre las 10:00 y 15:00 h. Todas las mediciones de luz se hicieron con un tiempo de integración de 100 segundos.

En el laboratorio se filtraron aproximadamente 2 L de agua por muestra para el análisis de nutrientes y seston. Las muestras se pasaron a través de filtros 'S&S GF' de 0.4 μm de poro previamente quemados a 450 °C por 24 hs y pesados ($\pm 0.01 \text{ mg}$). Una vez homogeneizadas las muestras, se filtraron con leve presión de vacío (100 kPa). Los filtros se lavaron con 20-50 ml de agua destilada al finalizar el filtrado de las muestras, para remover la sal remanente. El material retenido en cada filtro fue preservado a -20 °C hasta su análisis. Los filtros se deshidrataron por liofilización y se re-pesaron para determinar el seston de las muestras.

Las muestras de agua filtrada fueron preservadas en botellas 'Nalgene' de 500 ml y congeladas a -20 °C. Los análisis se realizaron en auto-analizador de nutrientes de flujo

segmentado 'SKALAR', con cuatro canales para análisis simultáneos de $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$, NH_4^+ , SiO_2 y PO_4^{3-} . La reducción del NO_3^- a NO_2^- se realizó al pasar la muestra de agua por una columna de cadmio. El nitrito fue disociado con sulfanilamida y acoplado a N^1 -Naftilendiamina para la formación de un compuesto coloreado que fue analizado con espectrofotómetro a 450 nm. Para la determinación de la concentración de fosfatos se adicionó molibdato de amonio a la muestra de agua. El ácido fosfomolibdico formado se redujo a ácido fosfomoliboso, de color azul, que fue analizado con espectrofotómetro a 820 nm. El NH_4^+ fue analizado mediante la reacción de Berthelot; ácido hipocloroso y fenol reaccionan con NH_4^+ en solución alcalina y forman azul de indofenol que fue medido con espectrofotómetro a 640 nm. Los silicatos se hicieron reaccionar con molibdato de amonio en medio ácido para formar ácido silicomolibdico, que fue reducido con ácido ascórbico a azul muerto, analizado con espectrofotómetro a 810 nm. Fue adicionado ácido oxáltico para evitar interferencia con fosfatos.

Necton

Para estimar la abundancia de crustáceos decápodos y peces ocurrentes en praderas de *Z. marina* fue utilizada una red de patín, o trineo. La red de patín ('sledge net') es más eficiente que la red de barra ('beam trawl') para la captura de la mayor parte de las especies de peces que frecuentan sistemas de pastos marinos (Alvarez *et al.*, 1996). La red utilizada tuvo 1.6 m de ancho y 0.4 m de altura y una abertura de malla de 3 mm. Las praderas fueron muestreadas entre el 19 y 21 de julio de 2001 (verano), y el 24 y 26 de febrero de 2002 (invierno) en horario diurno. Para evitar perturbaciones en el área de estudio fueron escogidas para los arrastres praderas adyacentes a las seleccionadas para los muestreos de

la vegetación y la epifauna asociada. Se realizaron 3 arrastres de 5 min en cada combinación pradera - período. La red fue arrastrada por una lancha con un motor de 35 HP, siguiendo una trayectoria aproximadamente circular a una velocidad de ~1 nudo. Todos los animales capturados fueron colocados en una hielera dentro de bolsas plásticas. En el laboratorio fueron fijados con formaldehído 4% estabilizado con borato en solución de agua de mar, identificados y contabilizados.

Bentos

Las muestras bentónicas fueron tomadas durante las mareas más bajas en cada período de muestreo, cuando la profundidad del agua fue ≤ 30 cm. Se realizaron dos campañas por período: en verano, el 20-22 de julio (S_1) y el 17-19 de agosto (S_2), 2001; y en invierno, el 23-25 de febrero (W_1) y el 25-29 de marzo (W_2), 2002. Durante la primera campaña de cada período de muestreo (S_1 y W_1) fueron seleccionados 8 puntos al azar inter-espaciados varios metros en cada pradera de *Zostera*. Como muestreador fue utilizado un cerco cilíndrico confeccionado con una malla de nylon de 3 mm de abertura, con un diámetro interior de 40 cm y 60 cm de altura. Los extremos del cerco se dejaron abiertos, y sobre el borde inferior de la malla se coció un marco circular de acero para facilitar la inserción del muestreador en el sedimento.

En la mitad de los 8 puntos de muestreo fueron marcados 10 haces vegetativos dentro del área delimitada por el cerco cilíndrico para la estimación del crecimiento de *Z. marina*. Los haces fueron marcados siguiendo la técnica estándar para el marcado de hojas de pastos marinos (Short & Duarte 2002). Esta técnica utiliza a la lígula como punto de

referencia. Permite estimar el crecimiento y producción foliar en pastos marinos marcados en el campo mediante una perforación a la altura de la lígula con una aguja hipodérmica.

En cada uno de los restantes 4 puntos de muestreo seleccionados en S_1 y W_1 incluimos cuidadosamente las hojas de los haces confinados dentro del área del muestreador, previniendo la fuga de organismos. Para estimar el contenido de materia orgánica (POC, por su sigla en inglés) se extrajeron y agruparon tres sub-muestras de sedimento con una jeringa de 13 cm² por 5 cm de profundidad en cada unidad de muestreo. Para el análisis merístico de las hojas de los pastos marinos y la cuantificación de su biomasa de epifitas fueron extraídos cuidadosamente diez haces vegetativos. El resto de los haces, sus rizomas y raíces, y las macroalgas presentes fueron colectados manualmente, colocados en bolsas plásticas individuales y refrigerados hasta su procesamiento en el laboratorio.

Finalmente, la epifauna remanente fue extraída con una red de mano de 3 mm de abertura de malla. La red se pasó varias veces a través de la columna de agua y por debajo de la superficie del sedimento a unos 5-10 cm de profundidad. Los fragmentos de material vegetal retenidos por la red también fueron colectados. Durante la segunda campaña de cada período de muestreo (S_2 y W_2), repetimos el procedimiento en las 4 unidades restantes, donde fueron marcados los haces vegetativos de *Z. marina* para la estimación de su producción foliar.

En el laboratorio las muestras de sedimento para la cuantificación de POC fueron preservadas a -20°C hasta su análisis. Se liofilizaron a -50°C, se disgregaron suavemente

con un mortero y se tamizaron a través de una 3 malla del mm de abertura. Aproximadamente 300 mg del material tamizado se expuso a 550 °C durante 8 hs en mufla, y el POC fue estimado a partir de la pérdida de masa por ignición.

La biomasa de epifitas sobre las hojas del pasto marino y la longitud y el ancho de las hojas fue determinada a partir de la selección de seis pastos escogidos aleatoriamente por unidad de muestreo. La biomasa de epifitas fue estimada por diferencia de peso de las hojas individuales antes y después de la extracción de las epifitas de ambas superficies de cada hoja con un portaobjetos plástico. El crecimiento de *Z. marina* se evaluó a partir de 3 haces seleccionados al azar por unidad de muestreo siguiendo el método estándar descrito para el marcado de hojas (Short y Duarte, 2002).

La lígula fue tomada como punto de referencia en la medición de la distancia hasta la marca de crecimiento (crecimiento nuevo). Los fragmentos por encima de la marca de crecimiento se descartaron (crecimiento anterior al momento de la marcación). Las hojas sin marca y de aparición posterior al momento de realizarse la marcación fueron medidas hasta su ápice y consideradas en su totalidad en la estimación del crecimiento. Se midió además el ancho de cada una de las hojas y fragmentos y se estimó el crecimiento medio en largo total por haz.

Una vez medidos, los fragmentos de hojas de crecimiento y las hojas nuevas en las placas se congelaron a -20°C y posteriormente se liofilizaron a -50°C. Las hojas y fragmentos de hojas liofilizados fueron raspados con un cubreobjetos plástico para la extracción de las epifitas adherida a sus superficies. Las hojas fueron secadas en estufa a 60

°C hasta peso constante y el peso de los fragmentos de crecimiento libre de epifitas fue registrado para estimar la producción de biomasa foliar de *Z. marina*.

La biomasa o densidad de macrófitas, su fauna asociada y macro-detritos fueron cuantificados por separado. En cada muestra se registró el número de haces vegetativos y reproductivos. La asociación vegetal fue dividida en seis fracciones: 1. hojas; 2. vainas; 3. haces reproductivos; 4. raíces y rizomas; 5. macro-detritos (principalmente tejido senescente de pastos marinos más fauna bentónica) y 6. macroalgas. Todos los fragmentos se enjuagaron con el agua destilada y su peso seco fue determinado después de hornearse alrededor de 96 h a 60 °C. Los detritos fueron fijados previamente en una solución de formaldehído 4% en agua de mar, neutralizada con borato. La fauna fue separada de las muestras fijadas, e identificada a la menor categoría taxonómica posible. Los animales de las muestras de W₂ no fueron contabilizados por limitaciones de tiempo, por tanto, tan sólo una campaña invernal fue considerada en el análisis de las comunidades epifaunales.

TRAMA TRÓFICA BIOENERGÉTICA

Principios del Análisis de Isótopos Estables para el Estudio de las Tramas Tróficas

Los isótopos de algunos de los elementos más abundantes del planeta, como los isótopos del hidrógeno, oxígeno, nitrógeno, carbono y azufre, son en su mayor parte estables, i.e., no sufren descomposición radiactiva. Sin embargo, son susceptibles a ‘fraccionamiento’, o separación, de forma natural. Este fraccionamiento está íntimamente asociado a procesos bioquímicos, lo que determina la utilidad de los isótopos estables como

herramienta para el estudio del funcionamiento de los ecosistemas. Los isótopos estables del C (^{12}C , ^{13}C) y del N (^{14}N , ^{15}N) son los más empleados con este fin (Faure, 1986).

El contenido absoluto de los isótopos estables de una muestra podría medirse directamente con un espectrómetro de masas, sin embargo esto puede resultar poco práctico al ser usualmente pequeñas las diferencias de sus abundancias (Faure, 1986). Bajo éstas circunstancias, habitualmente la razón de isótopos de una muestra m es comparada con la razón de isótopos de un estándar (st , estándar PDB de la Universidad de Chicago para el C, y nitrógeno atmosférico para el N) y las diferencias expresadas en la notación delta (δ) en ‰ según la ecuación,

(1)

$$\delta^{n+1}\text{X} = \left[\frac{\left(\frac{^{n+1}\text{X}}{^n\text{X}} \right)_m - \left(\frac{^{n+1}\text{X}}{^n\text{X}} \right)_{st}}{\left(\frac{^{n+1}\text{X}}{^n\text{X}} \right)_{st}} \right] \times 10^3 = \left[\frac{\left(\frac{^{n+1}\text{X}}{^n\text{X}} \right)_m}{\left(\frac{^{n+1}\text{X}}{^n\text{X}} \right)_{st}} - 1 \right] \times 10^3 \text{ (Faure, 1986)}$$

Los isótopos del carbono son fraccionados por una variedad de procesos naturales, por ejemplo, por intermedio de la fotosíntesis y por reacciones de intercambio de isótopos entre compuestos carbonados. Reacciones de intercambio de isótopos entre CO_2 gaseoso y especies de carbonatos disueltos en agua tienden, al contrario del proceso fotosintético, a enriquecer a los carbonatos resultantes en ^{13}C (Faure, 1986). El valor $\delta^{13}\text{C}$ de carbonatos es cercano a cero, ya que tienen una composición proporcional de los isótopos semejante a la del estándar PDB. La fijación de CO_2 por organismos fotoautótrofos determina el

enriquecimiento de ^{12}C en las moléculas orgánicas sintetizadas, con respecto al CO_2 atmosférico ($\delta^{13}\text{C} = -7.0\text{‰}$).

El fraccionamiento isotópico del carbono en vegetales ocurre en tres etapas (Degens, 1969). La primera involucra la incorporación 'preferencial' de $^{12}\text{CO}_2$. En las plantas C_3 , la RubisCO es la enzima carboxilasa más importante en la utilización del CO_2 . En las plantas C_4 , el carbono es fijado como bicarbonato en un compuesto orgánico, por la PEP carboxilasa (Fosfoenolpiruvato Carboxilasa). La PEP carboxilasa muestra poca selectividad por el carbono, y por tanto, los productos finales de la fijación en la carboxilación son únicamente 2 a 3‰ más livianos que el sustrato (bicarbonato). La RubisCO, presenta mayor afinidad por el isótopo ^{12}C , y como consecuencia, su fijación determina productos 18 a 28‰ más livianos que el bicarbonato.

La segunda etapa acontece durante la conversión selectiva del $^{12}\text{CO}_2$ disuelto en el citoplasma en ácido fosfoglicérico, lo que lleva al enriquecimiento en ^{13}C del CO_2 remanente en el citoplasma. Las plantas vasculares pueden remover este CO_2 celular por raíces y hojas, en la respiración. Por último, el tercer paso del fraccionamiento ocurre durante la subsiguiente síntesis de una variedad de compuestos orgánicos a partir del ácido fosfoglicérico. Macromoléculas lipídicas (aceites, grasas, y ceras), celulosa y lignina son enriquecidas en ^{12}C con relación a la materia orgánica total. Existe una depresión de ^{12}C en carbohidratos totales, hemicelulosa, proteínas y pectina.

El $\delta^{13}\text{C}$ del fitoplancton es normalmente más elevado que el de otros productores primarios con metabolismo C_3 , porque parte del CO_2 fijado proviene de bicarbonato acumulado en el interior de la célula (Rau *et al.*, 1992b). Los pastos marinos presentan

valores de $\delta^{13}\text{C}$ todavía más enriquecidos, semejantes a los de las plantas C_4 (Beer *et al.*, 1980). Sin embargo, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ suelen ser más amplios que los observados en productores C_4 ó C_3 . A medida que aumenta la temperatura, los pastos marinos muestran por lo general valores crecientes de $\delta^{13}\text{C}$.

Valores altos de $\delta^{13}\text{C}$ están relacionados a la formación de capas frontera alrededor de la superficie de las hojas de los pastos, que incrementan la resistencia a la difusión del CO_2 entre la planta y el medio, disminuyendo la disponibilidad de carbono. Factores físicos, químicos o biológicos que afecten la capa frontera, y/o la tasa fotosintética, influirán en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de los tejidos de pastos marinos. Como una regla general es posible postular que el fraccionamiento será máximo cuando el pH y la temperatura sean bajos (Sackett, 1991; Thompson y Calvert, 1994), y se observen concentraciones elevadas de CO_2 disuelto (Degens, 1969; Rau *et al.*, 1989), y una tasa de crecimiento moderada (Thompson y Calvert, 1994; Laws *et al.*, 1995).

Los isótopos del N son mayoritariamente fraccionados a través de procesos biológicos (Faure, 1986). El fraccionamiento durante estos procesos acontece básicamente como resultado de diferencias cuantitativas en las constantes cinéticas de las variantes isotópicas del N. La constante k del isótopo más ligero es mayor que k^* (constante cinética del isótopo ^{15}N) y, en consecuencia, moléculas ricas en ^{14}N se transferirán más rápidamente entre los organismos y enriquecerán a los productos de reacción. En tanto, los substratos permanecerán enriquecidos con el isótopo más pesado.

La composición isotópica del N de los animales es afectada por sus dietas, de tal manera que sus tejidos son enriquecidos en ^{15}N en forma directamente proporcional a la

edad y posición trófica del animal (Miyake y Wada, 1967). Aparentemente el ^{14}N pasa más rápidamente a través del cuerpo de los organismos de lo que lo hace el ^{15}N . Entonces es esperable observar incrementos en el $\delta^{15}\text{N}$ medio del zooplancton en comparación con el del fitoplancton, y valores máximos para los peces.

Experimentos de laboratorio indicaron que los $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ medios de tejidos animales son, respectivamente, entre $\sim 3\text{‰}$ y $\sim 1\text{‰}$ más positivos que los de sus dietas (DeNiro y Epstein, 1978, 1981; Tieszen *et al.*, 1983; Minagawa y Wada, 1984). Suponiendo que las diferencias en los valores $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre consumidores son indicadoras de diferencias en la dieta de los organismos, y no de variaciones de la composición química de sus tejidos, es posible inferir las fuentes potenciales de alimento para un consumidor (Schoeninger y DeNiro, 1984). La relación $\delta^{13}\text{C}$ da idea de las principales fuentes de producción primaria para los consumidores, porque en la transferencia de energía a niveles superiores el cociente $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ permanece relativamente constante ($\delta^{13}\text{C} < 1\text{‰}$) (DeNiro y Epstein, 1978; Tieszen *et al.*, 1983; Fry y Sherr, 1984; Schoeninger y DeNiro, 1984; Vander Zanden y Rasmussen, 2001; McCutchan *et al.*, 2003). Como el enriquecimiento con ^{15}N de un eslabón al siguiente es considerable ($\delta^{15}\text{N} \approx 3\text{‰}$), la determinación del $\delta^{15}\text{N}$ indica la posición de un organismo en la cadena alimentaria (DeNiro y Epstein, 1981; Minagawa y Wada, 1984; Schoeninger y DeNiro, 1984; Vander Zanden y Rasmussen, 2001; Post, 2002; McCutchan *et al.*, 2003).

Sin embargo, debe tenerse presente que una parte importante de la variación en el fraccionamiento trófico del C y del N puede explicarse por diferencias en la dieta o el método de preparación de las muestras (McCutchan *et al.*, 2003). Entonces, las

estimaciones medias del fraccionamiento trófico aplicadas a todos los consumidores generalmente no son apropiadas para estudios de campo. Las estimaciones para estudios de campo deberían reflejar los conocimientos disponibles acerca del fraccionamiento trófico para los consumidores de interés, y cómo esas estimaciones son afectadas por los métodos usados en la preparación de las muestras para el análisis de isótopos estables. Aún cuando fueran consideradas las estimaciones del fraccionamiento trófico más apropiadas, la incertidumbre remanente acerca del fraccionamiento usado puede afectar las estimaciones de la contribución proporcional de las fuentes de alimento a partir de modelos de mezcla, o estimaciones del nivel trófico en la trama (McCutchan *et al.*, 2003).

Modelos lineales de mezcla en general suponen idéntica relación estequiométrica (pero ver Phillips y Koch, 2002) y digestibilidad de las fuentes de alimento disponibles para un consumidor. Ignoran procesos metabólicos internos e, implícitamente, suponen que “(1) no hay efectos de interacción entre los componentes de la dieta (i.e., las firmas isotópicas son aditivas), y (2) el metabolismo interno homogeniza todo el carbono y el nitrógeno de modo que las proporciones originales de la dieta son reflejadas en todos los tejidos, o al menos en los tejidos muestreados” (Robbins y Hilderbrand, 2002). A pesar de estos inconvenientes, los modelos de mezcla pueden ser usados como “un tipo de modelo neutro...en la suposición de que no intervienen procesos fisiológicos y digestivos complejos” (Koch y Phillips, 2002). En este sentido, Phillips y Koch (2002) mostraron que un modelo mixto lineal pesado por concentración puede ofrecer un análisis de dietas satisfactorio sin invocar enrutamiento.

Cuando se utiliza un modelo de mezcla estándar, i.e., no pesado por concentración (como el de Phillips y Koch (2002)), se supone que el C y el N se transfieren a niveles superiores de la trama trófica con la misma estequiometría. El supuesto es aceptable cuando se trata con organismos con razones C:N similares, como la de consumidores primarios y secundarios en lagos. No es un supuesto recomendable cuando se analizan fuentes de alimento con razones C:N muy diferentes, como la de plantas vasculares y fitoplancton (ver Gannes *et al.*, 1997). Si las fuentes presentan δ sustancialmente distintos, la incapacidad de incorporar diferencias en la razón estequiométrica del C:N podría derivar en la sobre- o subestimación de la contribución de una fuente o la posición trófica del consumidor (Koch y Phillips, 2002; Phillips y Koch, 2002; Post, 2002). La elección de consumidores primarios como ‘proxies’ de los principales productores primarios en el análisis de la estructura trófica de un sistema es entonces recomendable para evitar sesgos (Vander Zanden y Rasmussen, 1999; Vander Zanden *et al.*, 1999; Vander Zanden y Rasmussen, 2001; Post, 2002).

Un aspecto final importante acerca de la aplicación de la abundancia de los isótopos estables en la naturaleza para estudios de tramas tróficas es que son potentes para refutar la importancia de ciertas fuentes, pero usualmente conllevan incertidumbre cuando se usan para resaltar su importancia. Sin embargo, la aplicación del análisis de los isótopos estables en estudios que analicen la importancia de las fuentes disponibles a lo largo de gradientes donde una de las fuentes se torna cada vez más importante puede constituir un experimento natural con resultados bastante inequívocos (Benstead *et al.*, 2006).

Recolección y Acondicionamiento de las Muestras para el Análisis de Isótopos Estables

El muestreo de los componentes de la columna de agua siguió el protocolo descrito para las series de tiempo (ver sección ‘Columna de Agua’). Resumidamente, en cada pradera se realizaron tres series de tiempo semi-diurnas en fechas al azar durante el período de mareas más pronunciadas entre el 31 de julio y el 6 de agosto (verano 2001), y tres entre el 10 y 17 de marzo (invierno 2002). Cada tres horas fueron colectadas muestras de agua superficial en botellas plásticas oscuras ‘Nalgene’ de 1 L, inmediatamente acondicionadas en hieleras. Simultáneamente fueron tomadas muestras de la materia orgánica suspendida en la columna de agua (POC_{susp}) con una red de plancton de 64 μm mediante arrastres sub-superficiales de cinco minutos. En verano fueron colectadas tres muestras adicionales de seston y POC_{susp} en la costa oceánica, fuera de los límites de la laguna, con propósitos comparativos.

Las muestras de seston se lavaron con agua destilada y se pasaron por filtros S&S GF de 0.4 μm de poro. El material retenido en cada filtro fue preservado a $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ y liofilizado. Sólo fueron utilizadas para los análisis isotópicos muestras ‘limpias’, o sea libres de sedimento y detritos de macrófitas, para caracterizar lo mejor posible al fitoplancton. Los restos de zooplancton y detritos observados con microscopio estereoscópico en las muestras seleccionadas fueron removidos previamente a su procesamiento. Como las firmas isotópicas del seston fueron utilizadas para caracterizar al fitoplancton, en adelante me referiré a ellas como ‘fitoplancton’.

Las muestras de POC_{susp} tomadas con la red de plancton fueron divididas en dos fracciones iguales con un cuarteador tipo Folsom. Las sub-muestras destinadas a la

identificación de los grupos fito y zooplanctónicos dominantes fueron fijadas con formaldehído 2%. Las sub-muestras restantes no se fijaron para ser usadas en la determinación de las razones isotópicas del C y N. Estas sub-muestras se pasaron por un tamiz de 200 μm . La fracción < 200 μm se conservó en viales a -20 °C, para la caracterización del POC_{susp}. Esta fracción estuvo dominada por células fitoplanctónicas, detritus de macrófitas y agregados orgánicos amorfos, pero también presentó una mínima contribución de restos de zooplancton y sedimento fino.

La fracción > 200 μm se pasó por una malla de 333 μm . Las clases de tamaño resultantes (200-300 μm y > 300 μm) se analizaron bajo microscopio estereoscópico. Generalmente copépodos calanoideos (> 90% *Acartia californiensis*) dominaron ambas fracciones, pero especialmente en muestras nocturnas de la fracción de mayor tamaño la presencia de otros grupos taxonómicos, e.g. mísidos, anfípodos, ostrácodos y cumaceos, fue en ocasiones dominante. Se separaron varios ejemplares de los grupos más representados y se preservaron a -20 °C.

Las muestras bentónicas fueron tomadas durante dos campañas por período (ver 'Bentos'): en verano, entre el 20 - 22 de julio y el 17-19 de agosto, 2001; y en invierno, entre el 23-25 de febrero y el 25-29 de marzo, 2002. En cada campaña se tomaron cuatro muestras bentónicas, ocho por pradera - período, para el análisis de la materia orgánica depositada en el sedimento, la vegetación bentónica y la fauna asociada. Un cerco cilíndrico de 3 mm de malla de nylon (40 cm de diámetro interno x 60 cm de alto), con extremos abiertos y una solera de acero cocida al borde inferior de la malla fue usado para delimitar el área de muestreo en cada punto seleccionado.

Tres núcleos de sedimento superficial (13 cm²) se extrajeron de cada área delimitada por el corral y en el campo se preservaron en hielo. En el laboratorio las submuestras de cada unidad de muestreo se agruparon para el análisis del contenido de materia orgánica (POC_{sedi}). Las muestras fueron preservadas a -20°C y luego se liofilizaron a -50°C. Una vez deshidratadas se disgregaron suavemente con un mortero y se tamizaron a través de una malla de 3 mm de abertura.

En cada unidad de muestreo se colectaron además diez haces vegetativos de *Z. marina*, desenterrando cuidadosamente las plantas del sustrato. Talos de macroalgas fueron colectados a mano, cuando fueron observados. El material vegetal se enjuagó con agua destilada, se congeló a -20°C y se liofilizó a -50°C. Las hojas de *Z. marina* liofilizadas se rasparon con un cubreobjetos plástico para la extracción de sus epifitas. Los fragmentos de *U. expansa*, las hojas de *Z. marina* raspadas y las epifitas se agruparon por combinación período - pradera para el análisis de la relación de isótopos del C y del N.

Decidí no usar la firma isotópica de la masa de epifitas colectada en el campo como variable representativa de las algas epifitas sobre las hojas de *Z. marina*. Las epifitas forman un complejo de materia algal y no-algal (*e.g.*, bacterias, detritos, sedimento, y varios taxa animales como briozoos y poliquetos sésiles). Muestras de epifitas con menor proporción de material no-algal estuvieron disponibles en la superficie de hojas de *Z. marina* del interior de corrales de exclusión de depredadores de mesoherbívoros en experimentos simultáneos en BF. La firma isotópica del C de las algas epifitas de los corrales fue contrastada con el $\delta^{13}\text{C}$ de *Platynereis bicanaliculata*, un poliqueto nereídeo estrechamente asociado a *Z. marina* y que se alimenta preferentemente de microalgas

bentónicas sobre las hojas de la planta. En SQ, la firma isotópica de la asociación de diatomeas bentónicas fue estimada a partir del análisis de la burbuja *Haminoea vesicula*. Las especies de burbuja pertenecientes a la familia Haminoeidae son pastoreadores asociados frecuentemente a praderas de *Z. marina*, con una dieta basada casi exclusivamente en diatomeas de la superficie del sedimento o epifitas en las hojas del pasto marino².

Para muestrear los invertebrados asociados a la vegetación pasé una red de mano de 3 mm de malla a través de la columna de agua y la capa superficial del sedimento de cada área delimitada por el cerco cilíndrico. Muestras adicionales de invertebrados macrobentónicos fueron tomadas con un nucleador de 15 cm de diámetro, introducido en el sedimento a más de 15 cm de profundidad. Las muestras de invertebrados fueron preservadas en hielo y en el laboratorio un número variable de ejemplares de las especies dominantes se separaron, se lavaron con agua destilada, se incluyeron en viales y se congelaron a -20 °C y luego se liofilizaron.

Decápodos y moluscos errantes, así como varias especies de peces ocurrentes en las praderas de *Z. marina* fueron capturados con una red de patín entre el 19 y 21 de julio de 2001 (verano), y el 24 y 26 de febrero de 2002 (invierno) en horario diurno. Se realizaron 3 arrastres de 5 min. por cada combinación pradera - período. Todos los animales capturados fueron colocados dentro de bolsas plásticas en una hielera. Los ejemplares para análisis isotópicos se identificaron, se midieron (LT) al centímetro más cercano, se pesaron y se

² ver <http://en.wikipedia.org/wiki/Haminoea>; Rudman, W.B., Sea Slug Forum <http://www.seaslugforum.net/factsheet.cfm?base=hamizela>

congelaron a -20°C , y luego se liofilizaron. La dieta de los peces dominantes fue evaluada mediante el análisis de su contenido estomacal, para complementar los resultados de los análisis isotópicos. El tracto digestivo de cada pez analizado fue disecado y los ítems alimentarios identificados, contabilizados y expresados como frecuencia numérica (Hyslop, 1980).

Ejemplares del ostión introducido *Crassostrea gigas* fueron colectados de estructuras de engorda de la empresa Agromarinos S.A. de C.V., en Bahía Falsa. De balsas de cultivo ubicadas a menos de diez metros de la costa fueron muestreados varios individuos de < 1 cm. Ejemplares adultos se extrajeron de cultivos en estante o ‘racas’, localizados decenas de metros de la costa sobre praderas de *Z. marina*.

Procesamiento General de las Muestras de Isótopos Estables

Todas las muestras fueron acondicionadas en hielo inmediatamente después de ser colectadas, y mantenidas frías hasta ser transportadas al laboratorio. Para minimizar la varianza interna de los valores isotópicos de consumidores y fuentes procuré combinar varios individuos por réplica (Lancaster y Waldron, 2001). Los individuos combinados usualmente provinieron de unidades de muestreo espacial y temporalmente segregadas para lograr una mayor representatividad de las praderas de origen. En general, todas las muestras de una determinada variable fueron agrupadas en una única muestra por combinación pradera (BY, BF, SQ) - período de muestreo (V, I). Las muestras fueron enjuagadas con agua de mar filtrada y luego con agua destilada, para remover los sedimentos y sales, respectivamente.

Las muestras de invertebrados fueron en general preparadas a partir de los organismos enteros. Los moluscos fueron removidos de sus conchas y analizados, con la excepción de juveniles de ostiones < 1cm, que fueron procesados completos. Los peces pequeños se pulverizaron enteros, pero se excluyeron del análisis las partes duras, i.e., escamas y huesos. Para las especies de mayor tamaño, i.e., rayas, algunos lenguados y aves, sólo fueron analizadas muestras de tejido muscular. Las muestras fueron congeladas a -20°C, y luego liofilizadas a -50°C, pulverizadas en un mortero de ágata, pesadas y encapsuladas. La cantidad exacta de material para las cápsulas de estaño fue determinado mediante corridas preliminares de las muestras. No fue necesario ajustar las lecturas isotópicas de las muestras por su contenido lipídico. No observé la típica relación logarítmica inversa entre $\delta^{13}\text{C}$ y la razón C:N, esperable cuando los lípidos influyen en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ (e.g., McConnaughey y McRoy, 1979b, a; Rau *et al.*, 1990; Rau *et al.*, 1991; Rau *et al.*, 1992a), la regresión entre ambas variables fue pobre y no significativa: $r = 0.14$; $p = 0.1576$; $\delta^{13}\text{C} = -9.69 - 5.66 * \log_{10}(\text{C/N})$.

Las muestras con alto contenido de carbonatos inorgánicos se dividieron en dos grupos. La mitad de las sub-muestras no fue tratada y se utilizó para medir su $\delta^{15}\text{N}$, ya que la acidificación de las muestras afecta la relación de los isótopos estables del N (Goering *et al.*, 1990; Jardine *et al.*, 2003; Jacob *et al.*, 2005). Las sub-muestras para el análisis del $\delta^{13}\text{C}$ indicadas en la Apéndice 6 fueron descalcificadas con 10% HCl por 10 min, o hasta que el burbujeo por la adición del ácido cesó, re-secadas y pulverizadas.

La composición de los isótopos estables del C y del N de las muestras fue medida con un analizador elemental Carlo Erba NA 1500 acoplado mediante una interfaz Finnigan

Conflo III a un espectrómetro de masas ThermoFinnigan DeltaPlus. La precisión analítica basada en determinaciones replicadas de los estándares fue 0.15%.

TRAMA TRÓFICA FUNCIONAL

Hábitos Alimentarios del Pez Pipa de Bahía en el Laboratorio

El comportamiento trófico de *Syngnathus leptorhynchus* fue observado en un acuario de 20 L donde fueron simuladas condiciones naturales en praderas de pastos marinos. Alrededor de diez peces fueron capturados en el Estero de Punta Banda y transportados al acuario, previamente acondicionado con sedimento y haces vegetativos de *Zostera marina* del lugar de origen. El Estero de Punta Banda es una laguna costera con características ecológicas similares a Bahía San Quintín y que se localiza 16 km al sur de la ciudad de Ensenada. Los peces fueron introducidos al acuario en oscuridad y mantenidos vivos durante 16 días.

En el acuario los peces pipa ingirieron con avidez anfipodos de hasta 3 mm posicionados sobre hojas de *Z. marina* o nadando en la columna de agua. Se alimentaron en horas de luz; percibían a sus presas visualmente y las capturaban con un movimiento rápido succionándolas al aproximárseles. En general *S. leptorhynchus* mostró bastante actividad en la búsqueda de alimento. Los peces nadaban por períodos prolongados e inspeccionaban hojas de pastos marinos en procura de presas, pero también las buscaban en la superficie del sedimento. En ocasiones observé a animales ingerir y expulsar detritos depositados sobre el sedimento.

Experimentos de Inclusión y Exclusión del Pez Pipa de Bahía en el Campo

El pez pipa *Syngnathus leptorhynchus* suele ser el pez más abundante en Bahía San Quintín (Rosales-Casián, 1997) y aparentemente constituye un importante depredador de mesoherbívoros (ver sección anterior). No existe información publicada sobre sus hábitos alimentarios, y se sabe muy poco sobre la biología de la especie a pesar de ser muy abundante en cuerpos de agua a lo largo de la costa del Pacífico nororiental. Debido a su abundancia y a los hábitos alimentarios observados en cautiverio, y a los de otras especies del género en otras partes (Howard y Kohen, 1985; Main, 1985; Ryer y Orth, 1987; Ryer, 1988; Gordina *et al.*, 1991; Motta *et al.*, 1995; Huh y Kwak, 1997; Vizzini y Mazzola, 2004), creí que este pez podría tener una importante función en la trofodinámica del sistema. Esto motivó a que esta especie fuera escogida para experimentos de inclusión en corrales instalados en las tres praderas de pastos marinos en Bahía San Quintín.

Para los experimentos de inclusión del pez pipa se construyeron 24 corrales cilíndricos de 40 cm de diámetro y ~60 cm de altura. El diseño de los corrales utilizados en los experimentos fue mejorado luego de la prueba de un prototipo en el Estero de Punta Banda. Estos corrales fueron confeccionados en el Taller de Mecánica Fina del CICESE con bastidores y soleras de hierro y una malla de monofilamento de nylon transparente de 3 mm de abertura (Figura 3). Fueron diseñados pensando en minimizar efectos potenciales de artefacto derivados de su introducción en el medio. El diseño cilíndrico de los corrales fue preferido por permitir que macroalgas y hojas de pastos marinos a la deriva se deslicen más fácilmente al contactar su pared y no bloqueen la malla (ver Web y Parsons, 1991). Patas de 15 cm de largo facilitaron su enterramiento en el sedimento y los mantuvieron firmes

durante el desarrollo del experimento. En el campo comprobé que la altura del cuerpo del corral permitió la posición natural de las hojas de los pastos marinos al quedar totalmente sumergidos. La malla fue escogida para minimizar efectos de sombreado que pudieran modificar la composición cuali-cuantitativa de la flora en el interior de los corrales. La parte superior de cada corral fue cubierta con una tapa de malla idéntica a la utilizada en la construcción de la pared.

Para determinar el grado de sombreado de la malla comparé la radiación PAR dentro y fuera de los corrales con un integrador LI-COR LI-185B, tanto en tierra como bajo el agua (Tabla I). Las mediciones en tierra se hicieron con un sensor cuántico terrestre LI-191SB. En el agua fue utilizado un sensor sumergible LI-192SB. En tierra los corrales fueron clavados en un terreno blando y parejo cubierto por pasto corto. Las mediciones en el agua fueron realizadas en una pradera de *Zostera marina* en el Estero de Punta Banda aproximadamente a un metro de profundidad. En el agua el corral no tuvo un efecto de atenuación de la luz significativo pero sí en tierra, donde la atenuación de la luz fue de 32% de la radiación incidente (Tabla I).

Los peces pipa incluidos en los corrales fueron capturados en Bahía San Quintín el día anterior a la fecha definida para el inicio del experimento con un chinchorro playero en áreas cubiertas por pastos marinos. Cada arrastre tuvo una duración máxima de tres minutos. Los ejemplares capturados fueron inmediatamente colocados en cubetas de 15 litros de capacidad con agua de la laguna y oxigenación constante. El comportamiento de los peces en las cubetas fue monitoreado hasta el momento de la inclusión en los corrales.

Sólo fueron seleccionados ejemplares que reaccionaron favorablemente a las condiciones en cautiverio.

Los ejemplares incluidos midieron más de 10 cm de largo total. Pruebas previas en el laboratorio demostraron la eficacia de la malla de 3 mm de abertura en la retención de ejemplares de al menos 10 cm de largo. Seis peces pipa de 10 a 15 cm no pudieron escaparse de una jaula confeccionada con la malla utilizada en la construcción de los corrales. Los peces que permanecieron en la jaula por tres días fueron capturados en el Estero de Punta Banda y acondicionados en acuarios con alimento por lo menos durante una semana antes de la prueba.

Tabla I. Irradiancia media (SE: error estándar) en $\mu\text{mEs}^{-1} \text{m}^{-2}$ dentro y fuera de los corrales en tierra y en agua, y tabla de ANOVA de una vía con $\alpha = 0.05$, Gl: grados de libertad; CMT: cuadrados medios de los tratamientos; CME: cuadrados medios del error. Las mediciones en tierra se hicieron a un tiempo de integración de 10 s a las 17:20 hs con cielo cubierto el 27-05-01; en el agua, a mediodía del 27-05-01 con 100 s de integración.

	Dentro	Fuera	ANOVA	Gl	n	CMT	CME	F	<i>p</i>
Tierra	164 (7)	242 (11)		1	9	27145	745	36.4	0.0001
Agua	70 (10)	73 (2)		1	3	17	154	0.1	0.7588

Los experimentos tuvieron una duración aproximada de 30 días. En verano los corrales fueron instalados en el campo entre el 20 y 22 de Julio de 2001, mientras que los peces pipa se incluyeron el 24 del mismo mes. Los experimentos finalizaron entre el 18 y el 19 de agosto de 2001. En invierno los corrales se ubicaron entre el 25 y 27 de febrero de 2002, los peces pipa el 28 del mismo mes, y los experimentos finalizaron entre el 27 y 29 de marzo. En ambos períodos los corrales se instalaron en áreas densamente cubiertas por

Zostera marina adyacentes a las de las campañas de muestreo del ambiente natural S₁, S₂, W₁ y W₂, descritas en la sección ‘Bentos’.

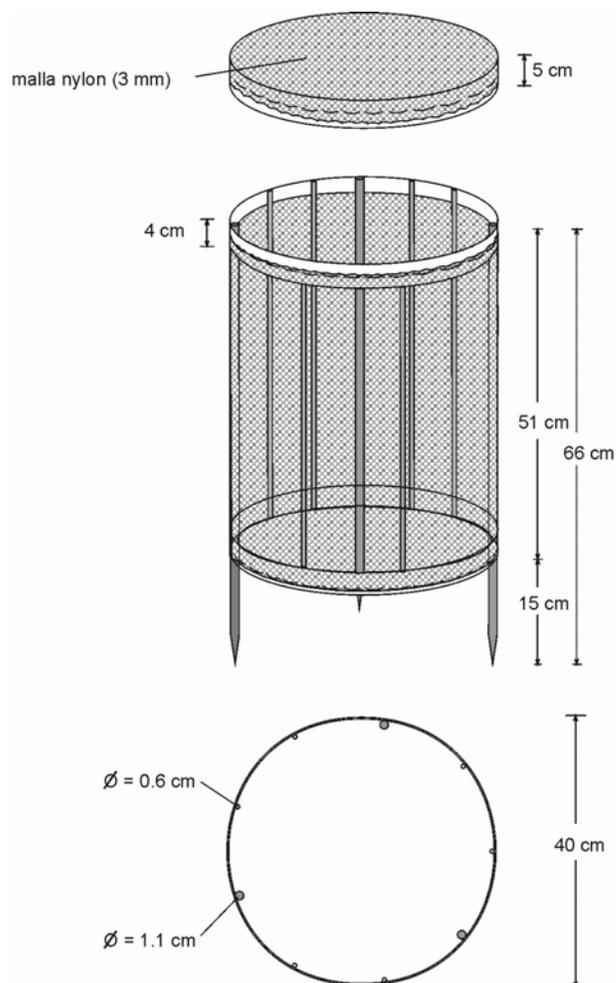


Figura 3. Diseño de los corrales utilizados en los experimentos de inclusión y exclusión de *Syngnathus leptorhynchus* en el campo.

Tres factores fijos fueron considerados en el experimento. Un primer factor, denominado ‘período’, constituido por dos niveles diferentes: verano e invierno. El segundo factor, anidado en el primero, estuvo representado por los diferentes subsistemas de la laguna y consideró tres niveles o ‘praderas’: BY, BF y SQ, i.e., las tres praderas

embebidas en el gradiente de productividad de algas. El tercer factor fue anidado a las praderas y quedó definido por los ‘tratamientos’ experimentales de inclusión (I) y exclusión (E) del pez pipa de bahía. En el tratamiento I se incluyeron inicialmente 5 peces pipa *Syngnathus leptorhynchus* por corral. El estado de los peces fue monitoreado durante el transcurso del experimento. Tres ejemplares más fueron agregados en cada corral de inclusión durante las mareas bajas ocurrientes entre el comienzo y el final del experimento procurando mantener la densidad inicial de peces. En el tratamiento E los corrales simulaban condiciones de exclusión de depredadores epibentónicos errantes y actuaron también como control de los efectos de artefacto de los corrales.

A cada combinación de ‘pradera’ y ‘tratamiento’ le fueron asignadas 4 réplicas, totalizando 24 unidades experimentales por período (3 praderas x 2 tratamientos x 4 réplicas). Las unidades experimentales fueron dispuestas en cada pradera siguiendo un diseño completamente aleatorio (sensu Hurlbert, 1984). Las unidades contiguas fueron situadas espaciadas aproximadamente dos metros entre sí, en dos hileras paralelas de seis unidades cada una (12 unidades por pradera). Fueron numeradas a partir del posicionamiento de una estaca que sirvió como referencia y facilitó la localización de los corrales en el campo.

El día de la instalación de los corrales en las praderas marinas se asignó la ubicación de las réplicas en el campo y se marcaron 10 haces de *Zostera marina* dentro del área delimitada por cada corral. Transcurrido el período experimental se destaparon los corrales durante la marea baja y se introdujo con mucho cuidado un nucleador fabricado con un tubo de PVC traslúcido de 15 cm de diámetro y 1.5 m de largo para el muestreo de la

comunidad de macroinvertebrados bentónicos. El nucleador se dejó clavado en el sedimento en posición vertical mientras se tomaron las demás muestras, siempre en el mismo orden.

Consecutivamente se extrajeron muestras de sedimento y seis haces de *Z. marina* para la cuantificación de epifitas. Luego, todos los pastos marinos (hojas, vainas y raíces y rizomas), detritos, macroalgas e invertebrados de más de 3 mm incluidos en los corrales fueron colectados con una red de mano pequeña. En los corrales de inclusión además fueron recapturados los peces pipas sobrevivientes. El material colectado fue tamizado de inmediato con tamices de 3 mm de abertura de malla y conservado en una hielera en bolsas plásticas. Luego de que todo el material dentro del corral fue extraído hundimos el nucleador de PVC en el sedimento hasta alcanzar una profundidad de 40 cm y removimos el corral para facilitar la extracción de la muestra macrobentónica. La columna de sedimento y agua extraída fue tamizada inmediatamente por una malla de 333 μm y el material retenido conservado en frío en bolsas plásticas hasta la llegada al laboratorio, donde se fijó en formaldehído 4%. Los peces pipa de bahía recapturados en los corrales I se fijaron en formaldehído 4% para estimar el número de sobrevivientes, el largo total medio de la población incluida en los corrales al finalizar el experimento y la frecuencia numérica de los ítems alimentarios en su estómago.

La metodología seguida en el procesamiento de las muestras fue idéntica a la descrita en la sección 'Bentos'. En cada corral se determinó la biomasa y densidad de haces reproductivos; la biomasa de las hojas, vainas y raíces + rizomas de los haces vegetativos y su densidad; el crecimiento, ancho, largo y el número medio de hojas por haz; la biomasa

de macroalgas; la biomasa media de epifitas; la masa de detritos $> 300 \mu\text{m}$ y el contenido de POC del sedimento; el número y composición de las asociaciones de invertebrados y peces.

ANÁLISIS DE LOS DATOS

Estructura de las Tramas Tróficas: Biomasa de Grupos Funcionales

Para determinar si las variables de la columna de agua tuvieron un patrón consistente con las condiciones típicas que explican el gradiente de productividad que justificó la selección de las praderas (ver ‘Diseño de muestreo’), realicé un Análisis de Componentes Principales (PCA). Las praderas fueron caracterizadas en función del comportamiento de las variables a través del ordenamiento de las muestras en el plano definido por el PCA. El ordenamiento de muestras por un PCA es particularmente apropiado cuando se analizan variables ambientales (Clarke y Warwick, 1994). Análisis multivariados como el PCA minimizan pérdidas de información por considerar la interacción de las variables en un espacio multidimensional pero reduciendo al mínimo el número de dimensiones independientes necesarias para explicar un fenómeno (James y McCulloch, 1990).

Las dimensiones extraídas por el PCA constituyen los ejes ortogonales del plano (o espacio) y representan combinaciones lineales no correlacionadas de las variables originales. Estos ejes son derivados en orden de importancia decreciente según maximicen la explicación de la varianza de los datos (Chatfield y Collins, 1980). Problemas por diferencias en las escalas de medición de las variables consideradas en el estudio fueron

minimizados basando el análisis en la matriz de correlación en lugar de la de covarianza (Clarke y Warwick, 1994). El examen visual de los residuos y desviaciones de la normalidad en la distribución de las variables (asimetría y curtosis) indicó que la transformación de los datos no era necesaria para satisfacer el supuesto estadístico de normalidad multivariada (McCune *et al.*, 2002). El número de componentes principales más apropiado para el análisis se definió mediante un ‘scree-plot’ (Cattell, 1966). Esta gráfica muestra los autovalores en orden de importancia decreciente a lo largo de un único eje. Los componentes a interpretar son aquéllos a la izquierda del punto dónde la contribución de los autovalores a la explicación de la varianza total de los datos tiende a nivelarse. La correlación de las variables con el componente principal seleccionado fue considerada alta si ≥ 0.60 .

El coeficiente medio de atenuación de la luz con la profundidad (K_{av} , z) entre la sub-superficie y el dosel de hojas de *Z. marina* fue calculado para cada pradera mediante la expresión más simple de la ecuación de la ley de Beer (Kirk, 2003). Una regresión lineal fue usada para investigar la relación entre $K(av, z_1 \rightarrow z_2)$ y el seston. La ecuación de regresión permitió estimar $K(av, z)$ de valores medios del seston por pradera calculados a partir de la totalidad de las series de tiempo. El porcentaje de luz que alcanzó el sedimento después de atravesar la columna de agua fue estimado mediante la ecuación de Beer corregida por variaciones en el nivel promedio del agua, adicionando la mitad del intervalo promedio de la marea a la profundidad de cada pradera, z_2 (Koch, 2001).

La interacción entre *Zostera marina*, algas oportunistas con efectos potenciales negativos sobre el pasto marino (epifitas, macroalgas) y los mesoherbívoros asociados a

praderas de pastos marinos (abundancia) fue evaluada mediante una combinación de técnicas multivariadas. La preferencia por la estadística multivariada en el análisis de las interacciones se justifica porque sus métodos usualmente proporcionan mayor potencia que métodos univariados para detectar diferencias en la estructura de asociaciones de especies, u otros taxa, al integrar las respuestas de las variables individuales sin ignorar la existencia de correlación entre ellas (McCune *et al.*, 2002). Para concentrarme en la asociación de la epifauna estrechamente vinculada a la estructura de la vegetación en las praderas utilicé el procedimiento BVSTEP, del paquete estadístico PRIMER v. 5 (Clarke y Gorley, 2001), en combinación con un Análisis de Correspondencia Canónica (CCA), de PC-ORD v. 4 (McCune y Mefford, 1999; McCune *et al.*, 2002).

El BVSTEP determinó qué subconjunto de taxa epifaunal maximiza el coeficiente de correlación de Spearman con la matriz de similitud de la vegetación. Para ello reinicié el procedimiento 10 veces con un subgrupo de taxa escogidos aleatoriamente. El subconjunto seleccionado se utilizó en el CCA. El CCA es una técnica de ordenación que permite hacer un análisis directo de las relaciones entre los componentes de la vegetación y la epifauna (ter Braak, 1986). La ordenación de la matriz de fauna epibentónica es restringida por una regresión lineal múltiple de las variables de una segunda matriz, la matriz de la vegetación.

Un 'triplot' representa las relaciones entre los puntos de las muestras (praderas), las especies (taxa epifaunales) como un juego adicional de puntos, y las variables ambientales (componentes de la vegetación) como vectores de longitud variable que irradian del centroide (ter Braak, 1986; McCune *et al.*, 2002). Los puntos indicando las ubicaciones de las muestras y las especies en el plano o espacio de la ordenación representan su

composición media y su óptimo de distribución, respectivamente. La longitud y el sentido de los vectores ambientales representan la fuerza y tendencia de la variable en cuestión, mientras que el ángulo entre dos vectores indica el grado de correlación entre ambos. Cuanto más agudo el ángulo mayor es la correlación entre las variables (McCune *et al.*, 2002). Las coordenadas de la ordenación se derivaron de las combinaciones lineales de las variables ambientales (i.e., coordenadas LC).

Para evaluar diferencias en la composición y abundancia de la estructura de las asociaciones de la vegetación (biomasa), epifauna (abundancia) y necton (abundancia) de los grupos definidos a priori por período, pradera (o tratamiento experimental, en el análisis de la trama trófica funcional), usé PERMANOVA, un programa de computación para el análisis multivariado de la varianza mediante permutaciones aleatorias (Anderson, 2001a, b; McArdle y Anderson, 2001; Anderson, 2005). El método permite la partición aditiva de la varianza de diseños complejos, manteniendo la flexibilidad y falta de supuestos característica de los métodos no-paramétricos (Anderson, 2001a, b; McArdle y Anderson, 2001; Anderson, 2005). El estadístico de la prueba es un análogo multivariado de la razón F de Fisher, calculado directamente a partir de la matriz de disimilitud de Bray-Curtis de las muestras.

Un PERMANOVA anidado de dos vías fue usado para analizar diferencias entre praderas y períodos estacionales, como factores fijos. Las praderas fueron anidadas dentro de cada período. La hipótesis nula de 'no diferencias' entre los grupos comparados fue rechazada si el p-valor asociado fue ≤ 0.05 . Para obtener un p-valor confiable en la prueba global se realizaron al menos 4,999 permutaciones aleatorias (Anderson, 2005).

Comparaciones pareadas a posteriori fueron realizadas para identificar el origen de diferencias significativas entre las praderas dentro de cada período estacional. De no poder ejecutarse el número estipulado de permutaciones aleatorias en la estimación de un p-valor razonable en las comparaciones a posteriori, fue preferido un p-valor asintótico de Monte-Carlo (Anderson, 2005).

Como el programa estadístico no corrige el error de Tipo 1 en las comparaciones a posteriori, el α fue ajustado por el número de contrastes según el método de Dunn-Sidak (ver p. 345 de Gotelli y Ellison, 2004), dando lugar a un $\alpha' = 0.01$. Dado que PERMANOVA puede ser sensible a diferencias en la variabilidad de la distribución de las muestras entre los grupos comparados, se usó el programa PERMDISP (Anderson, 2004). El PERMDISP realiza una prueba de hipótesis comparando la homogeneidad de las distribuciones de las muestras entre grupos, para determinar la naturaleza de su diferencia (Anderson, 2004).

Mediante regresiones lineales simples o múltiples de a pasos estudié la correlación entre el crecimiento de *Z. marina* (longitud y peso) y otras variables de la vegetación y hasta 19 variables potencialmente controladoras ('predictores'). Fueron analizados descriptores de la arquitectura de la planta (i.e., densidad y biomasa de haces vegetativos y reproductores; número, longitud y ancho de las hojas); biomasa subterránea; biomasa del macrodetritus; biomasa de macroalgas; biomasa de epifitas sobre hojas del pasto anguila; materia orgánica en el sedimento; y la abundancia de 8 taxa de mesoherbívoros dominantes (anfípodos, *Paracerceis* sp, *Erichsonella* sp, *Nebalia* sp, camarones carideos, *Mitrella* spp, *Tectura* sp y *Platynereis* sp).

Las regresiones se realizaron con STATISTICA 5.1 (StatSoft, 1996), con un p-valor a priori para entrar de 0.05. La contribución de cada variable independiente en el modelo multivariado se expresó por su correlación parcial, i.e. la correlación entre la variable respectiva y la variable dependiente luego de fijar las demás variables independientes en la ecuación. La normalidad de los datos se evaluó previamente mediante el estadístico de Shapiro-Wilk, y de ser necesario se transformaron las variables.

Estructura de las Tramas Tróficas: Flujo de Materia

Para explorar las diferencias espaciales en las vías de transferencia de materia orgánica, y realizar una descripción general de las interacciones tróficas entre las tramas de las praderas de pastos marinos, hice un análisis dual ('biplot') de los isótopos estables del carbono y el nitrógeno. El análisis del $\delta^{13}\text{C}$ fue realizado principalmente para elucidar la importancia relativa de las fuentes de materia orgánica de las praderas a lo largo del gradiente de productividad, porque en la transferencia de energía a niveles superiores el cociente $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ permanece relativamente constante ($\delta^{13}\text{C} < 1\text{‰}$) (DeNiro y Epstein, 1978; Tieszen *et al.*, 1983; Fry y Sherr, 1984; Schoeninger y DeNiro, 1984; Vander Zanden y Rasmussen, 2001; McCutchan *et al.*, 2003). Como el enriquecimiento en ^{15}N de un eslabón al siguiente es considerable ($\delta^{15}\text{N} \approx 3\text{‰}$), el $\delta^{15}\text{N}$ fue analizado para determinar la posición de los consumidores en la cadena alimentaria (DeNiro y Epstein, 1981; Minagawa y Wada, 1984; Schoeninger y DeNiro, 1984; Vander Zanden y Rasmussen, 2001; Post, 2002; McCutchan *et al.*, 2003).

Cuando los resultados de la contribución de las fuentes son resumidos en un 'biplot' de los elementos analizados, la composición de las mezclas (i.e., consumidores) debe caer

dentro del área denominada ‘polígono de mezcla’. El polígono de mezcla es definido por las líneas que interconectan a las fuentes de alimento, cuyos δ fueron previamente corregidos por fraccionamiento trófico. Si los consumidores, o mezclas, caen fuera del área del polígono es síntoma de que: (1) un ítem alimentario relevante fue desconsiderado; (2) se usó un valor de fraccionamiento (Δ) incorrecto; o (3) fue violado alguno de los supuestos del modelo de mezcla, ver ‘Principios del Análisis de Isótopos Estables para el Estudio de las Tramas Tróficas’ (Phillips y Koch, 2002).

La estimación de Δ es complicada por cuestiones analíticas y conceptuales (revisiones de Vander Zanden y Rasmussen, 2001; Post, 2002; McCutchan *et al.*, 2003). Las razones de los isótopos estables entre fuentes y consumidores pueden variar por digestión diferencial o por fraccionamiento durante la asimilación y los procesos metabólicos. El fraccionamiento trófico puede variar respecto del tejido o compuesto analizado, o porque especies e individuos se diferencian en su composición bioquímica. El sesgo en la cuantificación de la contribución a consumidores y su posición trófica es particularmente sensible a errores en la estimación del fraccionamiento trófico cuando las diferencias isotópicas entre las fuentes (‘endmembers’) son pequeñas (Vander Zanden y Rasmussen, 2001; McCutchan *et al.*, 2003).

Para minimizar errores en la estimación de la contribución de las fuentes de alimento y la posición trófica de un consumidor en la trama, la caracterización de las firmas isotópicas de los productores primarios y los ‘proxies’ para los consumidores secundarios, así como la elección de los fraccionamientos tróficos es determinante. Las fuentes principales de materia orgánica en las praderas submareales de Bahía San Quintín

(fitoplancton, *Zostera marina*, algas epifitas de *Zostera marina*, *Ulva expansa* y microalgas bentónicas, ver ‘Recolección y Acondicionamiento de las Muestras para el Análisis de Isótopos Estables’) mostraron $\delta^{13}\text{C}$ distinguibles entre sí y sus firmas isotópicas fueron utilizadas como base para los consumidores primarios (ver Apéndice 12).

Los productores primarios de sistemas acuáticos usualmente presentan gran variabilidad temporal de sus $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$, complicando su uso directo como bases para consumidores secundarios, que presentan firmas isotópicas de mayor integración en el tiempo (Cabana y Rasmussen, 1994; Vander Zanden y Rasmussen, 1999, 2001; Post, 2002). Para estimar la contribución de materia orgánica y la posición trófica de consumidores secundarios se recomienda usar como $\delta^{15}\text{N}_{\text{base}}$ y $\delta^{13}\text{C}_{\text{base}}$ a consumidores primarios de vida larga (Cabana y Rasmussen, 1994; Vander Zanden y Rasmussen, 1999, 2001; Post, 2002). Los consumidores escogidos deben reflejar lo mejor posible las firmas isotópicas de la base de la trama trófica o del productor primario que representan.

Caracoles y bivalvos filtradores son buenos integradores de la variabilidad temporal y demostraron ser útiles para caracterizar diferencias espaciales en la estructura trófica dentro y entre lagos (Post, 2002). Cuando estos organismos no están disponibles pueden usarse animales con tiempo de vida más cortos intentando (1) integrar la variabilidad isotópica a una escala de tiempo aproximada a la del consumidor secundario de interés, (2) cubrir el mismo período temporal (i.e., colectarlo en el mismo año), y (3) representar la variabilidad espacial que refleja la firma isotópica del consumidor secundario (Post, 2002). La caracterización isotópica de los niveles inferiores se basó en un diseño de muestreo que consideró en lo posible estos puntos (ver ‘Recolección y Acondicionamiento de las

Muestras para el Análisis de Isótopos Estables’ y ‘Procesamiento General de las Muestras de Isótopos Estables’).

Como ‘proxy’ de *Zostera marina* escogí a *Tectura depicta*, una lapita que se alimenta exclusivamente de la epidermis de las hojas de la planta (Zimmerman *et al.*, 1996). Para el fitoplancton usé al ostión *Crassostrea gigas* o al copépodo herbívoro *Acartia californiensis*. Los copéodos tienen en general tiempos de vida media cortos, y entonces procuré una mayor integración temporal muestreándolo a lo largo de series de tiempo en cada pradera (ver ‘Recolección y Acondicionamiento de las Muestras para el Análisis de Isótopos Estables’). Como ‘proxy’ de las algas bentónicas (epifitas y *Ulva expansa*) utilicé la firma isotópica de la asociación de anfípodos, que en praderas de Bahía San Quintín son representados en casi el 80% por sólo dos especies típicamente mesoherbívoras, *Erichtonius brasiliensis* y *Hyale nigra* (ver Barnard, 1964; Quiroz-Vázquez *et al.*, 2005). Para el brazo oriental (SQ) la firma isotópica de las microalgas bentónicas en sedimento fue reflejada por *Haminoea vesicula* (para más detalles ver ‘Recolección y Acondicionamiento de las Muestras para el Análisis de Isótopos Estables’). Mísidos no identificados y carídeos (básicamente *Hippolyte californiensis*, y algunos *Hemigrapsus oregonensis*) representaron el aporte de energía a niveles tróficos superiores por omnivoría con base en una cadena trófica fitoplanctónica (mísidos) o basada en algas bentónicas (carídeos).

La estructura trófica de los consumidores fue estudiada en relación con la firma isotópica de las fuentes de cada pradera, ya que es frecuente que existan diferencias espaciales sustanciales en sus $\delta^{15}\text{N}$ y el $\delta^{13}\text{C}$ (e.g., Ponsard y Ardití, 2000). El ^{15}N de referencia de fuentes de alimento diferentes puede además ser muy distinto en un mismo

sitio, como es usual para el caso del $\delta^{13}\text{C}$ del fitoplancton y el de los pastos marinos (ver ‘Principios del Análisis de Isótopos Estables para el Estudio de las Tramas Tróficas’). Consecuentemente, los consumidores secundarios pertenecientes a diferentes cadenas tróficas dentro de la misma trama pueden presentar valores de $\delta^{15}\text{N}$ que reflejan diferentes recursos base más fuertemente que su posición trófica (Lancaster y Waldron, 2001). Para evitar esto consideré aspectos adicionales de la biología de las interacciones tróficas de las especies o taxa ocurrentes. Suplementariamente realicé análisis del contenido estomacal de las especies de peces más abundantes en las praderas de pastos marinos estudiadas.

Para cuantificar la contribución elemental fraccionaria de las fuentes potenciales de alimento en la dieta de los consumidores utilicé un modelo de mezcla lineal basado en ecuaciones de balance de masas. Los modelos de mezcla regulares son útiles sólo si son consideradas todas las fuentes importantes de alimento, y si no hay más de tres fuentes cuando se utilizan dos elementos (usualmente $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) para trazar la trama trófica. Si el número de fuentes potenciales de alimento supera al número de trazadores + 1, entonces el sistema de ecuaciones tendrá más incógnitas que ecuaciones y su solución estará matemáticamente indeterminada (Phillips y Gregg, 2001; Phillips y Koch, 2002; Phillips y Gregg, 2003; Phillips *et al.*, 2005).

Como en las praderas analizadas el número de fuentes potenciales fue siempre > 3 , utilicé un procedimiento estadístico denominado ‘IsoSource’ que calcula todas las combinaciones posibles de las contribuciones de las distintas fuentes de alimento para un consumidor, consistentes con el modelo de balance de masas (Phillips y Gregg, 2003; Phillips *et al.*, 2005). Primero son calculadas todas las combinaciones de las contribuciones

porcentuales de las fuentes que suman 100% en incrementos definidos por el usuario, habitualmente 1%. En segundo término son computados los valores isotópicos teóricos de cada mezcla por intermedio de modelos de mezcla lineales consistentes con las restricciones impuestas por ecuaciones de balances de masas. Los valores isotópicos de las mezclas corregidos por fraccionamiento (ver más adelante) son luego comparados con el valor isotópico del consumidor. Las combinaciones de contribuciones consistentes con la firma isotópica del consumidor dentro del intervalo de tolerancia mínimo especificado por el usuario (usualmente 0.1‰) son consideradas como soluciones factibles.

El programa genera para cada consumidor la distribución de frecuencias del conjunto de contribuciones porcentuales de cada fuente por separado. Cuando el intervalo delimitado por los valores de contribución mínima y máxima de cada fuente es estrecho se facilita la interpretación de la dieta del animal. A veces el intervalo es amplio y difuso, aumentando la incertidumbre sobre la contribución real de la fuente de alimento (Phillips y Gregg, 2003). En estos casos el análisis de los límites inferiores y superiores de contribución puede ser muy informativo (Benstead *et al.*, 2006). Contribuciones máximas bajas indican que la fuente de materia orgánica puede ser considerada poco importante. En tanto, contribuciones mínimas relativamente altas indican que la fuente de alimento es importante si todas las fuentes de alimento potenciales fueron incluidas en el análisis.

Los valores de las contribuciones estimadas por el 'IsoSource' fueron combinadas con los valores isotópicos del N para estimar la posición o nivel trófico de un consumidor en la trama. La ventaja de utilizar a los isótopos estables con este fin radica en que integran la asimilación de energía o flujo de masa a través de todas las vías de transferencia que

conducen al consumidor (Vander Zanden y Rasmussen, 1999; Vander Zanden *et al.*, 1999; Post *et al.*, 2000; Post, 2002; Vander Zanden y Vadeboncoeur, 2002). Además, al proveer una medida continua del nivel trófico los isótopos estables tienen el potencial de reflejar comportamientos tróficos complejos como omnivoría, e.g., un consumidor con nivel trófico intermedio entre un herbívoro y un carnívoro (ver referencias en Post, 2002). Para estimar el nivel trófico (TL) de un organismo en la trama utilicé los valores de $\delta^{15}\text{N}$ según,

(2)

$$\text{TL} = \lambda + \delta^{15}\text{N}_{\text{cons}} - (\delta^{15}\text{N}_{\text{base1}} * \text{Contr}_1 + \dots + \delta^{15}\text{N}_{\text{basek}} * \text{Contr}_k + \dots + \delta^{15}\text{N}_{\text{basen}} * \text{Contr}_n) / \Delta_N,$$

donde λ es la posición o nivel trófico del organismo usado para estimar el $\delta^{15}\text{N}_{\text{base}}$ (e.g., $\lambda = 1$ para productores primarios, $= 2$ para herbívoros estrictos, etc.); $\delta^{15}\text{N}_{\text{cons}}$ es la firma isotópica del consumidor, medida con el espectrómetro de masas; Contr_i (con i tomando valores de 1 a n) es la contribución de materia orgánica de la fuente i , estimada por ‘IsoSource’; y Δ_N es el enriquecimiento en $\delta^{15}\text{N}$ por nivel trófico basado en la bibliografía.

Entre los parámetros designados por el usuario en los cálculos del ‘IsoSource’ seleccioné un incremento de 1%, y una tolerancia inicial de 0.1%. En las pocas ocasiones en que las coordenadas definidas por la estimación teórica de los valores isotópicos de la mezcla posicionaban al resultado fuera de los límites del polígono de mezcla delineado por los ‘end-members’, incrementé los valores de tolerancia hasta un máximo de 0.5% (sensu Benstead *et al.*, 2006). El valor del fraccionamiento trófico (Δ) elegido dependió de la posición trófica del consumidor en la trama. Si se trató de un consumidor primario supuse

un $\Delta^{13}\text{C} = 0.5$ y un $\Delta^{15}\text{N} = 2.3$ (McCutchan *et al.*, 2003). Para consumidores secundarios supuse $\Delta^{13}\text{C} = 0.8$ y un $\Delta^{15}\text{N} = 3.4$ (Vander Zanden y Rasmussen, 2001). Para la interpretación de los resultados del programa me restringí a los límites inferior y superior de los intervalos de la distribución de valores de las contribuciones probables para cada fuente y consumidor (Phillips y Gregg, 2003). Las distribuciones de las contribuciones de las fuentes fueron acotadas al percentil 1 y 99 para evitar largas colas de valores extremos de muy baja frecuencia (Benstead *et al.*, 2006).

Para los consumidores primarios los $\delta^{15}\text{N}_{\text{base}}$ escogidos fueron los de todas las fuentes de materia orgánica utilizadas en los cálculos del 'IsoSource' (e.g., fitoplancton, *Zostera marina*, etc), $\lambda = 1$ (ver Ecuación 2) y $\Delta_{\text{N}} = 2.3$ (McCutchan *et al.*, 2003). Para estimar el TL de los consumidores secundarios consideré los $\delta^{15}\text{N}$ de consumidores primarios ($\delta^{15}\text{N}_{\text{base}}$) como 'proxies' de los principales productores primarios. El cálculo de TL fue realizado para todas las combinaciones de contribuciones probables de cada fuente dadas por el 'IsoSource'. Como para los valores de contribución, para cada consumidor obtuve una distribución de TL factibles, caracterizada por el intervalo de valores definido por los percentiles 1 y 99.

Diferencias espaciales de las muestras de isótopos estables entre praderas y períodos estacionales fueron evaluadas mediante la ordenación de las muestras por un escalamiento multidimensional no-métrico (nMDS). Las ordenaciones fueron basadas en la matriz del ranking de similitud entre pares de muestras, definida por el índice de Bray-Curtis (Clarke y Warwick, 1994). La habilidad de las ordenaciones para representar las desigualdades subyacentes contenidas en la matriz de similitud fue evaluada mediante el procedimiento

general recomendado por McCune et al. (2002). El nMDS fue ejecutado en PC-ORD en el modo automático 'lento y completo' (McCune y Mefford, 1999). Esta opción selecciona la solución óptima (i.e., mínimo estrés) para cada dimensionalidad hasta un máximo de 6. El estrés es una medida de la calidad de la ordenación en la representación de la disimilitud de la matriz. Un estrés < 0.1 indica una buena representación de la estructura de la comunidad sin riesgo real de mal interpretación. El intervalo de valores de estrés 0.1 - 0.2 indica una ordenación útil, aunque no debe ponerse mucho énfasis en detalles para valores de estrés cercanos al límite superior del intervalo (Clarke y Warwick, 1994). El modo automático provee además la base para una prueba de significancia de Monte Carlo entre la mejor de 40 corridas, usando los datos reales con una configuración inicial aleatoria, y 50 corridas usando datos aleatorizados (McCune y Mefford, 1999). La estabilidad final de la solución fue evaluada examinando los valores de stress vs. el número de iteraciones, hasta un máximo de 400. La solución fue considerada inaceptable si el valor de inestabilidad final $\geq 10^{-4}$ (McCune *et al.*, 2002).

Experimentos de Inclusión del Pez Pipa de Bahía

Para poner a prueba experimentalmente las hipótesis del modelo presentado en la 'Introducción', sobre el funcionamiento de las praderas de pastos marinos, construí una serie de hipótesis estadísticas en la forma de hipótesis nulas (Underwood, 1997). Estas hipótesis nulas fueron contrastadas bajo un diseño experimental anidado. En primer lugar analicé el efecto directo del pez pipa sobre la estructura de la asociación de invertebrados bentónicos por período y pradera. Para ello apliqué un PERMANOVA de tres vías con los factores 'período', 'pradera' y 'tratamiento' fijos. Los niveles del factor 'tratamiento'

fueron anidados dentro de cada nivel del factor ‘pradera’, que a su vez se anidaron dentro de los niveles del factor ‘período’. Comparé la respuesta de los invertebrados a los tratamientos experimentales de inclusión (I) o exclusión (E) en cada pradera y período, bajo la siguiente hipótesis nula,

$H_{0,1}$) El pez pipa de bahía no afecta la estructura de las asociaciones de invertebrados bentónicos (I vs E).

H_{Modelo}) La estructura de la asociación de invertebrados bentónicos es afectada por el pez pipa.

(La hipótesis nula de ‘no diferencias’ entre los grupos comparados fue rechazada si el p-valor asociado fue ≤ 0.05 . Detalles adicionales del análisis fueron descritos en la sección ‘Estructura de las Tramas Tróficas: Biomasa de Grupos Funcionales’).

El efecto del pez pipa sobre la abundancia de mesoherbívoros fue evaluado también mediante índices que cuantifican la fuerza de interacción per capita del depredador. La fuerza de interacción estima la magnitud del efecto de una especie (e.g., el pez pipa) sobre otra (i.e., sus presas), y es un parámetro importante de muchos modelos de tramas tróficas, y tiene importantes implicancias para el conservación y manejo de ecosistemas (Laska y Wootton, 1998; Berlow *et al.*, 1999; Berlow *et al.*, 2004). Existen varias aproximaciones para estimar empíricamente la fuerza de interacción entre especies. Preferí el Índice Dinámico, DI (Wootton, 1997; Berlow *et al.*, 1999), porque se relaciona directamente con conceptos teóricos, ya que estima el valor exacto del parámetro α de la ecuación generalizada de Lotka-Volterra cuando la presa exhibe un crecimiento exponencial positivo o una mortalidad exponencial negativa (Berlow *et al.*, 1999).

Como se basa en la versión de tiempos discretos de la ecuación no necesita suponer que las poblaciones interactuantes están en equilibrio, y es entonces especialmente recomendable para experimentos cortos (Wootton, 1997; Laska y Wootton, 1998; Berlow *et al.*, 1999). Además este índice tiene la ventaja de poder ser utilizado para comparar sitios de productividad variable, i.e. es robusto a capacidad de carga variables, y no comete sesgos en la estimación de efectos positivos o negativos (Berlow *et al.*, 1999). El índice DI se expresa como,

(3)

$$DI = \ln\left(\frac{I}{E}\right) / Y_t \text{ (Wootton, 1997),}$$

donde I es la abundancia de la presa en los corrales de inclusión del pez pipa; E es la abundancia de las presas en los corrales donde el depredador fue excluido; y Y es la densidad del depredador. La expresión representa el impacto de un depredador en un lapso de tiempo t . Para evitar los problemas de calcular logaritmos de cero, o de ceros en el denominador E , las comparaciones entre los corrales fueron computadas como $\ln [(I + 1) / (E + 1)]$.

El índice DI fue calculado reemplazando directamente los promedios de abundancia de las ‘presas’ en los tratamientos I y E en la ecuación 3 y, alternativamente por un procedimiento de permutaciones ‘bootstrap’, para describir una medida de la varianza de cada estimación (Crowley, 1992). El procedimiento ‘bootstrap’ estimó el índice DI para cada interacción tantas veces como réplicas fueron consideradas por tratamiento ($n = 4$) a partir de la selección aleatoria de las muestras con reposición. El procedimiento se repitió

más de 100 veces para estimar la media y su error estándar (sensu Paine, 1992). El índice DI tiene la desventaja de enfatizar las diferencias entre presas raras o poco abundantes. Para suplir esta falencia lo complementé con el cálculo del índice de ‘diferencias crudas’ (RD), que simplemente se estima a partir de, $RD = I - E / Y$. El índice RD es mayor para especies más abundantes pero es más apropiado para experimentos largos y condiciones de equilibrio (Berlow *et al.*, 1999).

El modelo presentado en la ‘Introducción’ sostiene que el pez pipa afecta la estructura de la asociación de mesoherbívoros en praderas de pastos marinos. Pero, especifica además que los efectos indirectos del depredador sobre la biomasa de epifitas y *Zostera marina* dependerán de la disponibilidad de recursos alimentarios para los mesoherbívoros. Explícitamente,

H_{Modelo}) Mesoherbívoros presa del pez pipa de bahía, *Syngnathus leptorhynchus*, dominan la asociación de invertebrados asociados a praderas de pastos marinos en corrales de exclusión de depredadores errantes. En los corrales de exclusión los mesoherbívoros controlan la acumulación de epifitas en las hojas del pasto marino aún donde la productividad de algas oportunistas es estimulada por el aporte de nutrientes de surgencias costeras (i.e., BY y BF). En corrales de inclusión, los peces pipa reducen significativamente la densidad de mesoherbívoros y favorecen la acumulación de epifitas en BY y BF, afectando negativamente al crecimiento y biomasa de *Z. marina*. En la pradera en el extremo inferior del gradiente de productividad (SQ) la exclusión de los depredadores promueve el consumo de tejidos del pasto marino, pudiendo afectar su crecimiento y biomasa.

Para evaluar los efectos indirectos del pez pipa sobre la estructura de la vegetación, y en particular sobre la biomasa de epifitas y el crecimiento, densidad y biomasa de *Zostera marina*, realicé un PERMANOVA de dos vías ('períodos' y 'praderas') considerando la densidad de ocho taxa de mesoherbívoros como covariables. La densidad de mesoherbívoros no fue controlada por el experimentador y por lo tanto no constituye un verdadero 'factor' del análisis. Sin embargo fue medida en todas las unidades experimentales y proporciona inferencia fuerte acerca del efecto indirecto de los peces pipa sobre la estructura de la vegetación (ver Winer, 1971).

En un análisis de covarianza cada conjunto de datos de un tratamiento (e.g., BF verano) puede ser representado por una recta de regresión en un gráfico de la relación entre la covariable (x) y la variable respuesta (y) (Gotelli y Ellison, 2004). Se pone a prueba la similitud de las rectas de regresión entre los diferentes tratamientos y si estas pendientes difieren de cero. Si las pendientes de las rectas de regresión no difieren de cero, entonces el efecto de las covariables no es significativo. Cuando el efecto de la covariable es significativo (i.e., pendiente distinta de cero) pero las rectas de regresión no difieren entre sí, los tratamientos no tienen un efecto significativo sobre la variable respuesta y la relación entre x e y puede representarse por una recta de regresión para todos los tratamientos. También cuando las pendientes y las ordenadas al origen de las rectas de regresión son distintas de cero y las rectas son aproximadamente paralelas es usual ajustar una recta de regresión común para todos los tratamientos. En cambio, cuando las rectas de regresión se

cruzan, la respuesta a los tratamientos depende de los valores tomados por las covariables y será necesario ajustar una recta de regresión para cada tratamiento (Gotelli y Ellison, 2004).

El modelo propuesto predice que la biomasa de epifitas y el crecimiento y la biomasa de *Zostera marina* dependerán de la abundancia de mesoherbívoros (covariables) pero también de la productividad de la pradera (tratamiento), i.e., covariables y tratamientos tendrán un efecto significativo sobre la estructura vegetal. Para poner a prueba las predicciones del modelo construí las siguientes hipótesis nulas,

H_{0,2a}) La estructura vegetal de las praderas de pastos marinos en Bahía San Quintín no difiere a lo largo del gradiente de productividad algal, i.e., BY = BF = SQ.

H_{Modelo,2a}) A lo largo del gradiente de productividad la estructura vegetal de las praderas de pastos marinos se modifica significativamente.

Y,

H_{0,2b}) La estructura vegetal de las praderas de pastos marinos no es afectada por la abundancia y composición de mesoherbívoros, i.e., covariable no significativa.

H_{Modelo,2a}) La abundancia y composición de mesoherbívoros afecta la estructura vegetal de las praderas de pastos marinos a lo largo del gradiente de productividad.

Las predicciones particulares del modelo son mejor visualizadas mediante gráficos cartesianos de la relación entre las covariables (x , e.g., densidad de anfípodos, carídeos, etc) y las variables respuesta (y , e.g., biomasa de epifitas, biomasa y crecimiento de *Zostera marina*, etc) en cada pradera (Fig. 4). El modelo postula que la biomasa de epifitas

disminuirá con aumentos de la densidad de mesoherbívoros en las praderas eutróficas (BY y BF), pero que será significativamente menor, e independiente de la densidad de mesoherbívoros, en SQ. La biomasa (y crecimiento) de *Z. marina* presentará un patrón inverso al de la biomasa de epífitas en BY y BF, y disminuirá en SQ con el aumento de la abundancia de mesoherbívoros (Fig. 4). Para evaluar estas predicciones hice regresiones lineales simples entre la densidad de los taxa de mesoherbívoros numéricamente dominantes y las variables descriptoras de la vegetación.

Finalmente, para determinar si el efecto de cascada trófica es factible en situaciones reales estimé la fuerza de interacción absoluta (o colectiva) como la fuerza de interacción per capita multiplicada por densidades variables del pez pipa, suponiendo una relación lineal entre ambos parámetros. Si bien los peces pipa pudieran exhibir respuestas funcionales de depredación no lineales, la suposición de una respuesta lineal provee una estimación razonable del impacto de *S. leptorhynchus* cuando las respuestas funcionales para la especie son desconocidas (ver Sala y Graham, 2002).

Estimé el número mínimo de peces pipa necesarios para determinar una disminución significativa del número de anfípodos y observar cascada trófica y luego comparé esta densidad con las densidades de campo observadas. Para esto apliqué una ecuación de regresión que relaciona la producción de *Z. marina* con el número de anfípodos, y estimé la densidad máxima de anfípodos para la que la producción del pasto marino se reduce significativamente. Estimé luego la densidad de peces pipa que determinaría la reducción de anfípodos crítica a partir de la relación lineal entre la fuerza de interacción colectiva y la densidad de peces.

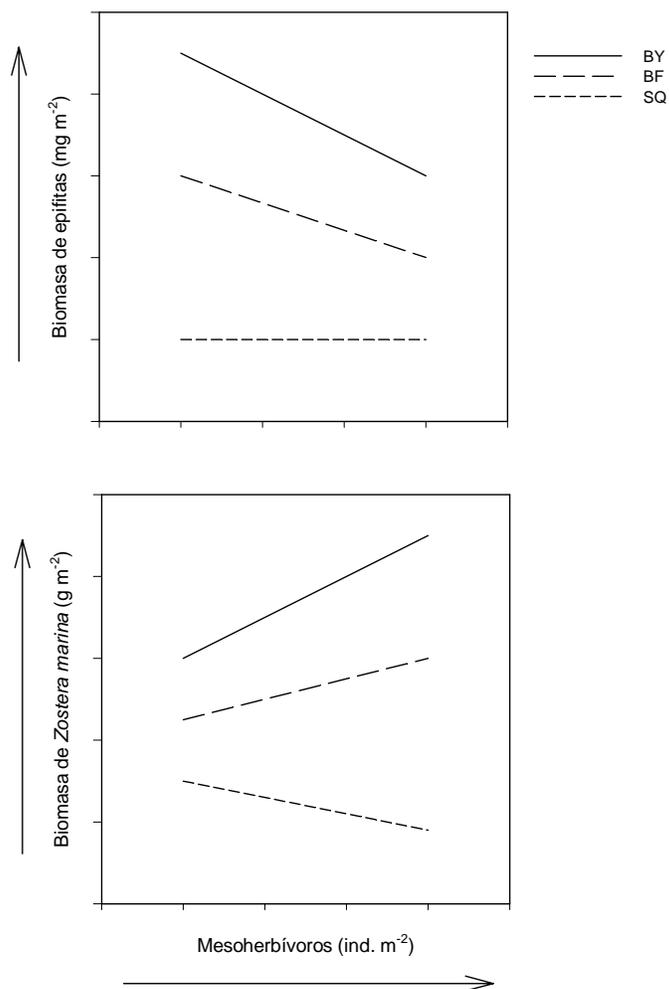


Figura 4. Relación hipotética entre la densidad de mesoherbívoros y la biomasa de epifitas (arriba) y *Zostera marina* (abajo) en las praderas sumergidas a lo largo del gradiente de productividad, BY: pradera de la base de la Y (alta productividad de algas); BF: Bahía Falsa (productividad intermedia); SQ: San Quintín (productividad baja).

RESULTADOS

BIOMASA DE GRUPOS FUNCIONALES

Patrones de alternancia de abundancias (biomasa o producción) entre niveles tróficos sucesivos fueron evidentes en BY y BF (Fig. 5).

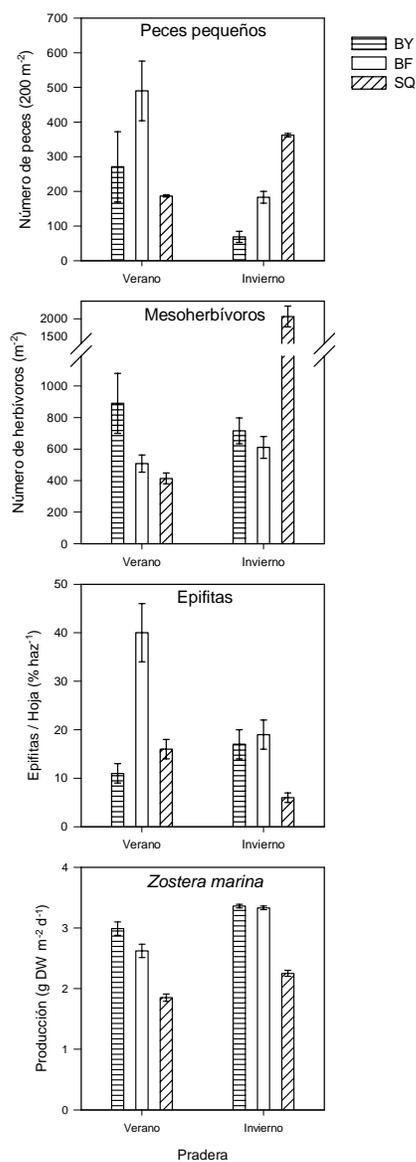


Figura 5. Patrones de abundancia total (o biomasa, o producción) medios (\pm SE) a lo largo de cuatro niveles tróficos (o grupos funcionales) de las cadenas tróficas de las praderas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ), durante verano 2001 e invierno 2002. El modelo de cascada trófica predice que una alta abundancia de pequeños peces depredadores (e.g., peces pipa) controla la abundancia de mesoherbívoros (e.g., anfipodos) e indirectamente promueve la acumulación de epifitas sobre el pasto marino en las praderas eutróficas (BY y BF). Fue hipotetizado que la relación mutualista entre mesoherbívoros y *Zostera marina* en BY y BF cambiaría a una relación neutra o antagonista en la pradera del extremo inferior del gradiente de productividad (SQ).

En estas praderas las muestras de la columna de agua fueron claramente segregadas de las de SQ por su concentración de nitrato, además de por su salinidad (PC 2 Fig. 6, Apéndice 1). Las concentraciones de nitrato fueron mayores en la pradera BY, intermedias en BF y menores en SQ, tanto en verano como en invierno (Fig. 7). Concentraciones decrecientes de DIN (sigla del inglés, referida al nitrógeno inorgánico disuelto) desde BY y BF hasta SQ (Fig. 7), dominadas por nitratos + nitritos en BY, así como los patrones de concentración de los silicatos (Apéndice 2) y los valores del índice de surgencia de Bakun para la región³, indicaron que las series de tiempo de verano e invierno fueron coincidentes con eventos de surgencia, o el inicio del período de relajamiento subsiguiente.

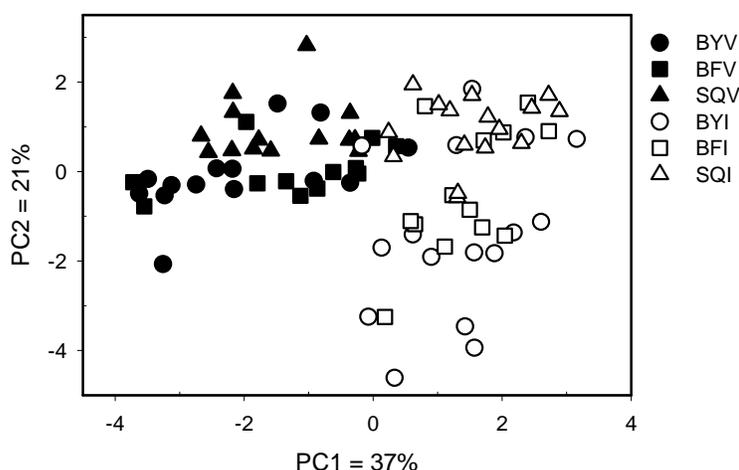


Figura 6. Ordenamiento de las muestras de la columna del agua en las praderas sumergidas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ) mediante un análisis de componentes principales (PCA). Los dos primeros componentes (PC 1, PC 2) explicaron conjuntamente el 58% de la variabilidad de los datos (N= 86). La tercer letra de los códigos de las muestras identifica la estación: verano 2001 (V), o invierno 2002 (I).

³ Pacific Fisheries Environmental Laboratory, NOAA: <http://upwell.pfeg.noaa.gov> (30°N, 119°W). El índice de surgencia promedio durante los muestreos fue 80 (SE = 9) m³ s⁻¹ (100 m)⁻¹ de costa (verano), y 180 (SE = 35) s⁻¹ (100 m)⁻¹ de costa (invierno).

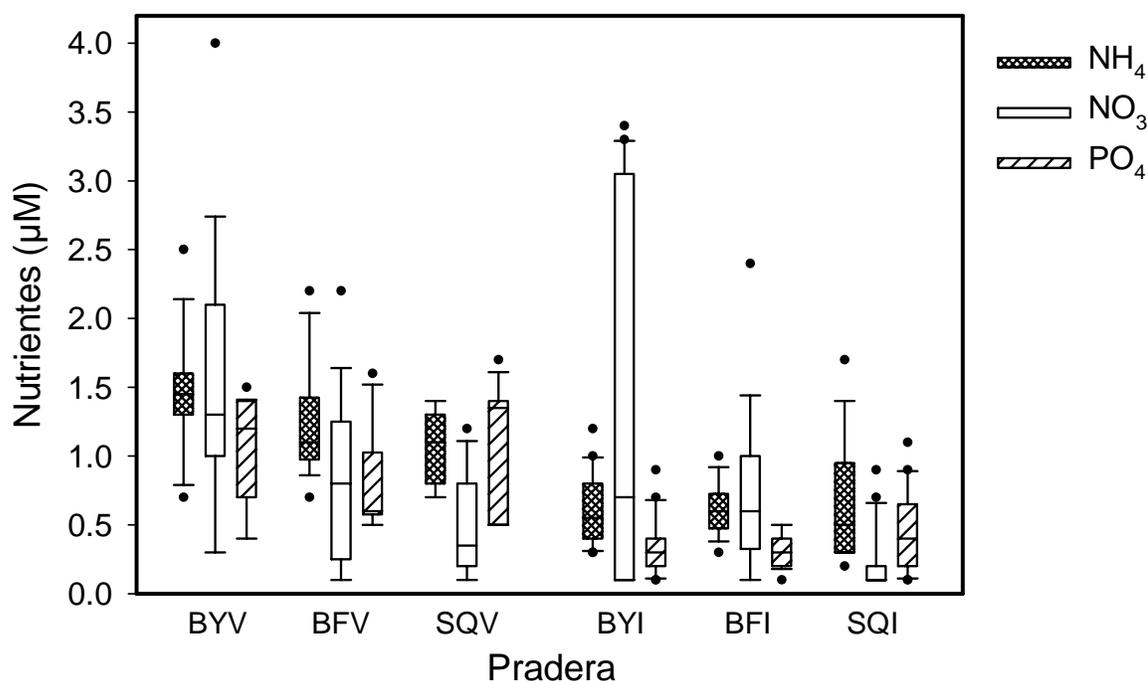


Figura 7. Diagrama de cajas de la concentración de nitrógeno y fósforo inorgánicos de las praderas sumergidas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ). La tercer letra de los códigos de las muestras identifica la estación: verano 2001 (V), o invierno 2002 (I); N = 86. El borde de las cajas indica el intervalo intercuartil 25°-75° alrededor de la mediana. Los ‘whiskers’ indican los percentiles 10° y 90°. Los ‘outliers’ son indicados con puntos.

El patrón clásico de cascada tri-trófica desde los pequeños peces hasta las epifitas fue detectado solamente en BF durante el verano (Fig. 5). Sin embargo, patrones consistentes con el control de la abundancia de mesoherbívoros por peces pequeños fueron notorios en todas las praderas bajo regímenes de disponibilidad de DIN intermedios o altos. Diferencias significativas en la asociación de pequeños peces entre praderas (Tabla II, PERMANOVA anidado de dos vías), fueron fuertemente influenciadas por la variabilidad de la abundancia del pez pipa de bahía, *Syngnathus leptorhynchus* (Tabla III).

Tabla II. Resumen del análisis de varianza multivariado permutacional (PERMANOVA) anidado de dos vías para probar la hipótesis nula de no diferencias entre las praderas dentro de cada período estacional ($\alpha \leq 0.05$). PERMDISP: Prueba de homogeneidad de varianzas entre grupos

Necton	Fuente de variación	df	SS	MS	F	p	PERMDISP
	Período	1	3058	3058	4	0.0030	0.8989
	Pradera	4	14344	3586	5	0.0002	0.0040
	Residual	12	8640	720			
	Total	17	26041				
Epifauna	Fuente de variación	df	SS	MS	F	P	PERMDISP
	Período	1	5867	5867	10	0.0001	0.0977
	Pradera	4	30660	7665	14	0.0001	0.3766
	Residual	18	10189	566			
	Total	23	46717				
Vegetación	Fuente de variación	df	SS	MS	F	p	PERMDISP
	Período	1	2442	2442	45	0.0001	0.8001
	Pradera	4	2814	704	13	0.0001	0.0535
	Residual	42	2260	54			
	Total	47	7517				

El pez pipa de bahía excedió el 80% del total de los organismos nectónicos en cuatro de las seis combinaciones entre períodos y praderas (Tabla III). Cuando los peces pipa (y los peces pequeños) fueron abundantes, la densidad de la epifauna fue baja y la biomasa de epifitas sobre las hojas del pasto marino elevada (BF en verano, Fig. 5).

Cuando la abundancia de peces pipa, o de los peces pequeños, fue intermedia o baja, los mesoherbívoros alcanzaron máximos de densidad, y la biomasa de epifitas fue consistentemente más baja (BY ambos períodos, y BF en invierno, Fig. 5).

Tabla III. Abundancia media (± 1 SE) de las especies de necton (ind. 200 m⁻²) numéricamente más importantes en las praderas de *Zostera marina*, BY: Base de la Y; BF: Bahía Falsa; SQ: San Quintín, durante el verano 2001 y el invierno 2002; n = 3.

	Verano			Invierno		
	BY	BF	SQ	BY	BF	SQ
<i>Syngnathus leptorhynchus</i>	186 (59)	395 (90)	166 (10)	26 (14)	162 (12)	352 (3)
<i>Hypsoblennius gentilis</i>	16 (10)	22 (6)	2 (2)	1 (1)	1 (1)	1 (1)
<i>Hypsoblennius jenkinsi</i>	31 (25)	25 (4)	1 (1)	1 (1)	2 (2)	0 (0)
<i>Hyperprosopon argenteum</i>	3 (2)	7 (1)	3 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<i>Cymatogaster aggregata</i>	4 (2)	14 (3)	2 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<i>Scorpaena guttata</i>	8 (5)	8 (4)	4 (2)	0 (0)	1 (1)	0 (0)
<i>Paralabrax clathratus</i>	3 (3)	1 (2)	2 (1)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
<i>Paralabrax nebulifer</i>	2 (1)	1 (1)	2 (2)	0 (0)	0 (0)	0 (0)
Total	271 (101)	490 (86)	187 (3)	69 (16)	183 (17)	362 (5)

La composición y abundancia de la asociación de mesoherbívoros difirió significativamente entre períodos y praderas (Tablas II y IV). Las diferencias detectadas fueron estructurales y no explicadas por una desigualdad en la dispersión multivariada de las muestras entre los grupos comparados (PERMDISP, Tabla II).

Tabla IV. Abundancia media (± 1 SE) de las especies epifaunales (ind. m⁻²) numéricamente más importantes en las praderas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintin (SQ) durante verano 2001 e invierno 2002.

	Verano			Invierno		
	BY	BF	SQ	BY	BF	SQ
Crustacea						
<i>Nebalia</i> sp	195 (67)	3 (2)	0 (0)	0 (0)	4 (2)	22 (11)
<i>Paracerceis sculpta</i>	29 (10)	26 (6)	53 (13)	4 (2)	28 (25)	953 (78)
<i>Erichsonella crenulata</i>	5 (2)	12 (5)	27 (7)	52 (17)	24 (6)	4 (2)
Anfípodos	407 (72)	93 (21)	41 (7)	86 (6)	121 (22)	730 (164)
Caridea	140 (76)	105 (20)	39 (9)	113 (15)	95 (16)	36 (11)
Mollusca						
<i>Notoacmea depicta</i>	36 (10)	37 (12)	204 (26)	60 (12)	16 (3)	155 (19)
<i>Mitrella</i> spp	23 (10)	72 (19)	5 (3)	253 (61)	14 (4)	68 (32)
Polychaeta						
Phyllodocida	56 (16)	160 (18)	46 (16)	149 (27)	308 (43)	97 (31)
Echinodermata						
<i>Amphipolis squamata</i>	14 (8)	16 (9)	0 (0)	6 (4)	40 (26)	0 (0)
Total	945 (195)	562 (63)	468 (47)	892 (98)	789 (98)	2167 (303)

Las comparaciones pareadas a posteriori del PERMANOVA indicaron diferencias significativas entre todas las comparaciones posibles bajo el diseño anidado ($p < 0.01$). Los coeficientes de correlación epifauna-vegetación ('especies-ambiente') de Pearson sugirieron una relación fuerte y significativa (prueba de Monte Carlo, $p = 0.02$) entre 15 taxa epifaunales y la estructura de la vegetación para los primeros tres ejes del CCA (0.87, 0.86 y 0.79, respectivamente; ver Fig. 8, Apéndices 3 y 4).

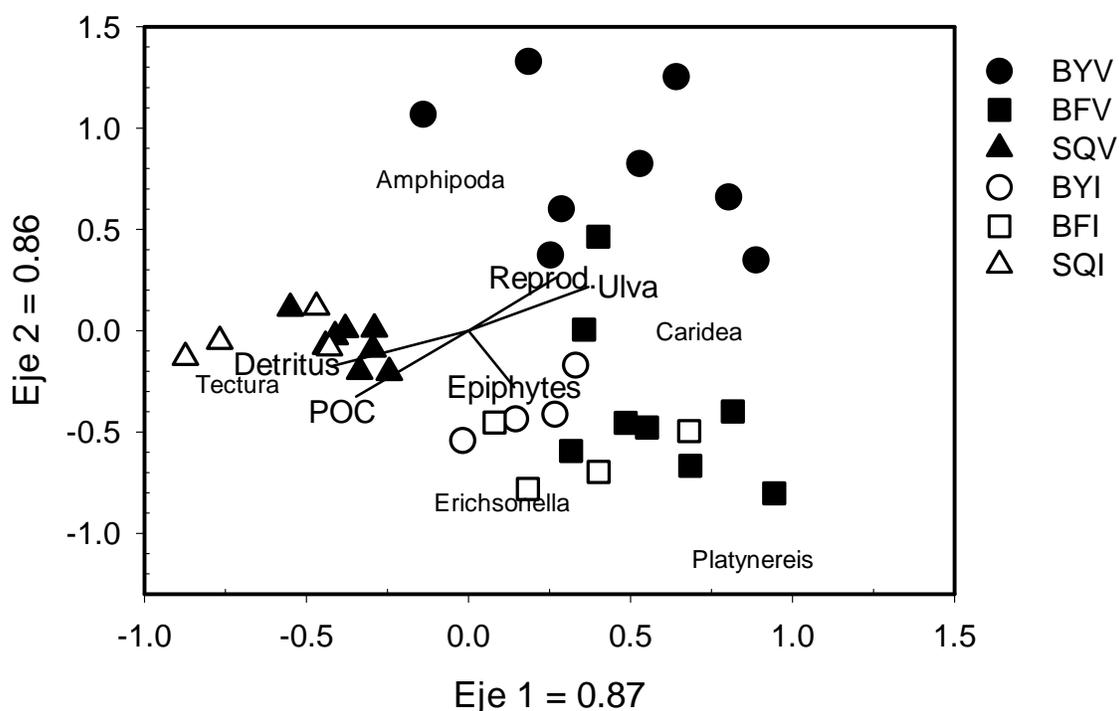


Figura 8. 'Triplot' del ordenamiento de las muestras bentónicas por un análisis de correspondencia canónica (CCA). Se indican las unidades de muestreo (praderas); los componentes de la vegetación, como vectores irradiando del centroide; y los 'taxa' epifaunales en la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintin (SQ). La tercer letra de los códigos de las muestras identifica la estación: verano 2001 (V), o invierno 2002 (I). La longitud de los vectores de la vegetación representa la fuerza de la tendencia, y el ángulo entre pares de vectores refleja la correlación entre las respectivas variables. Las etiquetas de la epifauna en el plano de ordenación localizan su óptimo de distribución. Los dos primeros ejes del CCA representan el 39% de la variabilidad de los datos de la comunidad. Para cada eje del CCA se indica el coeficiente de correlación de Pearson entre la matriz de los taxa epifaunal y la de la estructura de la vegetación.

Dos grupos de mesoherbívoros numéricamente importantes estuvieron diferencialmente relacionados a la biomasa de epifitas. El poliqueto *Platynereis bicanaliculata* tuvo su óptimo de distribución en muestras con alta biomasa de epifitas sobre las hojas del pasto marino (Figs. 8 y 9). El isópodo *Erichsonella crenulata* y los

pequeños gasterópodos *Mitrella* spp fueron incluidos en el grupo de *Platynereis* pero tuvieron una correlación positiva más débil con las epifitas (Fig. 8, Apéndices 3 y 4). Contrariamente, la abundancia de anfípodos estuvo inversamente relacionada a la biomasa de epifitas y fue mayor en BY durante el verano y en SQ en invierno (Figs. 8 y 9).

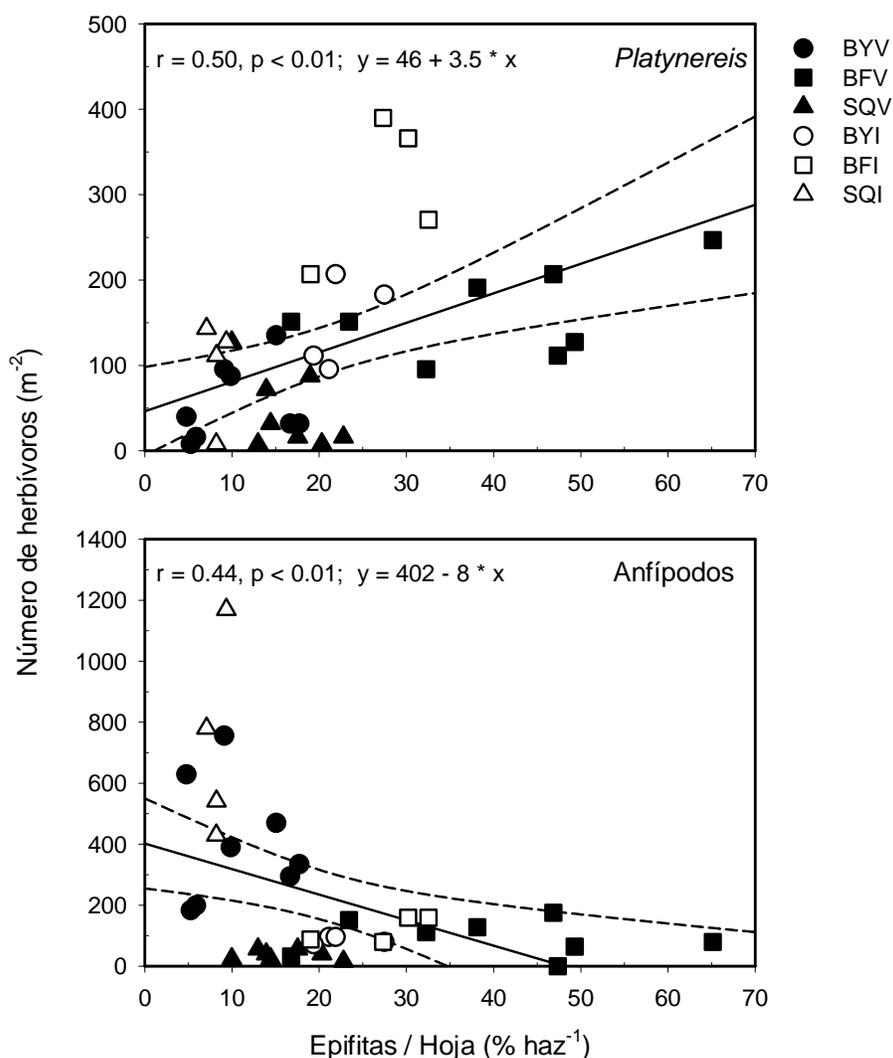


Figura 9. Relación entre la abundancia de mesoherbívoros (*Platynereis bicanaliculata* y anfípodos) y la biomasa de epifitas en las praderas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ) (N = 36). La tercer letra de los códigos de las muestras identifica la estación: verano 2001 (V), o invierno 2002 (I). La línea sólida representa el modelo de regresión lineal; las líneas punteadas delimitan los intervalos de confianza de 95%.

La asociación vegetal difirió significativamente tanto estacional- como espacialmente, aunque las comparaciones fueron sensibles a varianzas heterogéneas entre los grupos (Tabla II; PERMDISP). Sin embargo, las pruebas a posteriori del PERMANOVA indicaron diferencias significativas entre todas las praderas ($p < 0.01$; PERMDISP, $p > 0.05$), excepto entre BY y BF durante invierno (PERMANOVA, $p > 0.05$). La biomasa de las macroalgas ($> 90\%$ *Ulva expansa*) fue responsable de gran parte de las diferencias estructurales de la vegetación entre las praderas (Fig. 8, Tabla V, Apéndices 3 y 4).

Tabla V. Biomasa media (± 1 SE) de los componentes de la vegetación (g m^{-2}) en las praderas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintin (SQ) durante verano 2001 e invierno 2002.

	Verano			Invierno		
	BY	BF	SQ	BY	BF	SQ
Hojas	95 (22)	86 (20)	113 (19)	70 (6)	73 (11)	83 (13)
Vainas	45 (9)	39 (5)	29 (6)	75 (6)	103 (21)	54 (12)
Haces reproductivos	71 (18)	51 (10)	20 (9)	0 (0)	0 (0)	5 (2)
Rizomas y raíces	59 (13)	93 (17)	154 (17)	264 (23)	193 (22)	378 (38)
Macroalgas (<i>Ulva</i> sp.)	150 (25)	35 (10)	0 (0)	37 (16)	127 (50)	1 (1)
Epifitas (% hojas)	11 (2)	40 (6)	16 (2)	17 (3)	19 (3)	6 (1)
Detrito	53 (18)	80 (14)	186 (18)	203 (84)	123 (20)	280 (37)
POC (%)	3 (0)	7 (1)	14 (1)	12 (0)	9 (1)	12 (1)

Ulva expansa (a partir de ahora también llamada ‘*Ulva*’) representó el 90% de la media total de la biomasa foliar de *Zostera marina* en BY verano, aún cuando el pasto

marino alcanzó en esa pradera la biomasa más elevada de hojas más haces reproductivos del estudio (Tabla V). En cambio, *Ulva* estuvo prácticamente ausente en el extremo inferior del gradiente de productividad, i.e. SQ.

A pesar de la importante atenuación de la luz incidente sobre el dosel de hojas de las praderas eutróficas (Fig. 10), el pasto marino aparentemente no fue afectado por los mantos flotantes de la macroalga (Apéndice 5).

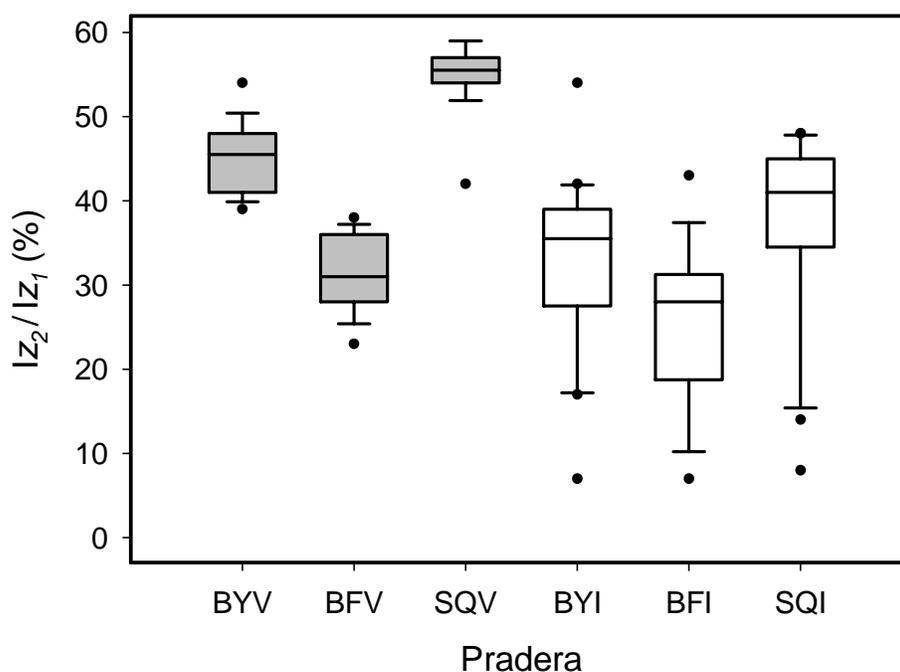


Figura 10. Luz incidente (I_z) sobre la superficie del sedimento (z_2) en las praderas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintin (SQ) estimada a partir de una relación lineal entre el coeficiente de atenuación de la luz, $K(av, z)$, y el seston: $K(av, z) = 0.43 + 0.134 * \text{seston}$ ($r^2 = 0.83$, $p < 0.01$) basada en la ecuación de Beer corregida por el intervalo de mareas (ver 'Métodos'). La tercer letra de los códigos de las muestras identifica la estación: verano 2001 (V), o invierno 2002 (I). El borde de las cajas indica el intervalo intercuartil 25°-75° alrededor de la mediana. Los 'whiskers' indican los percentiles 10° y 90°. Los 'outliers' son indicados con puntos. $N = 86$.

Ninguno de los componentes de *Z. marina* de la Tabla V, ni de los descriptores de la arquitectura del pasto marino mostrados en la Tabla VI estuvo significativamente correlacionado con la biomasa de *Ulva* ($p > 0.05$, Apéndice 5). La densidad de haces vegetativos, sin embargo, estuvo inversamente relacionada a la biomasa de epifitas sobre las hojas de los pastos ($r = -0.32$; $p = 0.0266$). Diferencias en la densidad y tasas de crecimiento de los haces vegetativos de *Z. marina* entre las praderas explicaron los patrones de la variabilidad de la producción en la base de las cadenas tróficas (Fig. 5).

Tabla VI. Media (± 1 SE) de variables descriptoras de la arquitectura de *Zostera marina* en las praderas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ) durante verano 2001 e invierno 2002. Densidad expresada como número de haces m^{-2} .

	Verano			Invierno		
	BY	BF	SQ	BY	BF	SQ
Variables de las hojas						
Número (haz ⁻¹)	3.8 (0.1)	3.5 (0.2)	3.8 (0.1)	5.3 (0.2)	4.9 (0.3)	4.9 (0.2)
Longitud (mm hoja ⁻¹)	363 (20)	443 (36)	363 (31)	272 (10)	269 (13)	148 (6)
Ancho (mm hoja ⁻¹)	5.6 (0.2)	6.3 (0.3)	5.5 (0.1)	5.4 (0.0)	5.7 (0.2)	4.2 (0.1)
Variables de densidad						
Haces vegetativos	506 (76)	288 (47)	440 (52)	560 (64)	476 (57)	1024 (239)
Haces reproductivos	142 (26)	99 (17)	33 (11)	0 (0)	0 (0)	34 (14)

Las tasas de crecimiento del pasto marino fueron menores en la pradera SQ a pesar de soportar una biomasa de epifitas reducida y de beneficiarse con una mayor disponibilidad de luz que las otras praderas ($p < 0.05$, Tabla VII). Un análisis de regresión múltiple restringida a las muestras S₂ (N = 12) indicó que el crecimiento en biomasa es bien

descrito por sólo tres variables independientes. La densidad de la lapita *Tectura depicta* y del isópodo *Erichsonella crenulata*, y el largo de las hojas del pasto marino explicaron la mayor parte de la variabilidad del crecimiento de *Z. marina* ($R^2 = 0.80$; $p = 0.0036$).

Tabla VII. Crecimiento medio (± 1 SE) de *Zostera marina* en las praderas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintin (SQ) durante verano 2001 e invierno 2002.

	Verano			Invierno		
	BY	BF	SQ	BY	BF	SQ
Longitud ($\text{cm d}^{-1} \text{ haz}^{-1}$)	3.5 (0.5)	3.9 (0.7)	2.3 (0.2)	4.3 (0.2)	4.7 (0.4)	2.3 (0.2)
Peso ($\text{mg d}^{-1} \text{ haz}^{-1}$)	5.9 (1.4)	9.1 (2.3)	4.2 (1.1)	6.0 (0.4)	7.0 (0.6)	2.2 (0.2)

La densidad de *T. depicta* estuvo inversamente correlacionada con el crecimiento del pasto marino (correlación parcial = -0.79; $p = 0.0061$) (Fig. 11), mientras que *E. crenulata* mostró una relación positiva con la variable respuesta (correl. parc. = 0.69; $p = 0.0278$). El crecimiento del pasto marino también estuvo directa- y positivamente relacionado al largo de las hojas (correl. parc. = 0.67; $p = 0.0338$).

El modelo de regresión explicó una mayor proporción de la variabilidad del crecimiento de *Z. marina* cuando la variable respuesta fue expresada como crecimiento en largo ($R^2 = 0.97$; $p = 0.0001$). Sin embargo, cinco variables independientes contribuyeron significativamente al modelo. Además de las tres variables independientes ya mencionadas, la biomasa subterránea pareció afectar positivamente al crecimiento del pasto marino (correl. parc. = 0.75; $p = 0.0316$), mientras que el contenido de materia orgánica en el

sedimento estuvo inversamente correlacionado a la variable respuesta (correl. parc. = -0.88; $p = 0.0041$).

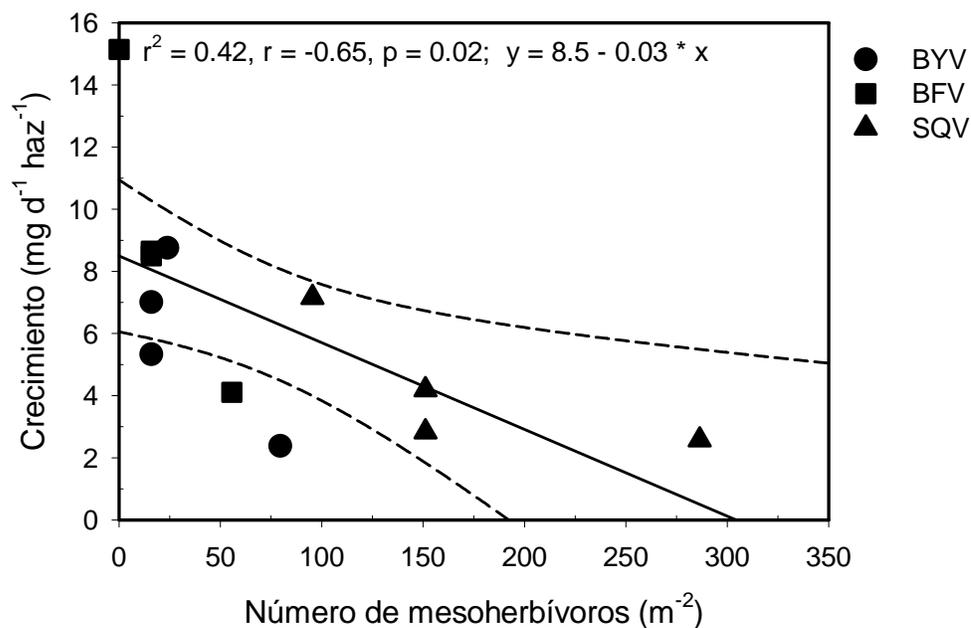


Figura 11. Relación entre la tasa de crecimiento de *Zostera marina* y la abundancia de *Tectura depicta* durante verano en las praderas de la Base de la Y (BYV), Bahía Falsa (BFV) y San Quintín (SQV); N = 12. La línea sólida representa el modelo de regresión lineal; las líneas punteadas delimitan los intervalos de confianza de 95%.

FLUJO DE MATERIA

La interacción amensalista entre la lapita *T. depicta* y *Z. marina* sugerida por los análisis de regresión es sustentada además por análisis isotópicos de la lapita y el pasto marino. La lapita tuvo una firma isotópica consistente con una dieta basada enteramente en el consumo de *Z. marina* (Apéndice 6). La preferencia alimentaria de *T. depicta* constituyó, sin embargo, una excepción más que una norma. La mayor parte de los invertebrados de praderas de *Z. marina* en Bahía San Quintín se sustentaron en el consumo de algas

bentónicas. Organismos típicamente mesoherbívoros como anfípodos, isópodos, gasterópodos y el poliqueto *Platynereis bicanaliculata* constituyeron al menos el 80% de los individuos asociados a pastos marinos en Bahía San Quintín (Tabla IV), y mostraron $\delta^{13}\text{C}$ yuxtapuestos a los de *U. expansa* o algas epifitas en las hojas del pasto marino (Fig. 12). Un grupo menor de consumidores primarios, compuesto principalmente por copépodos calanoideos y ostiones cultivados en Bahía Falsa, presentó firmas isotópicas del C consistentes con una alimentación exclusivamente fitoplanctónica (Fig. 13, Apéndice 6).

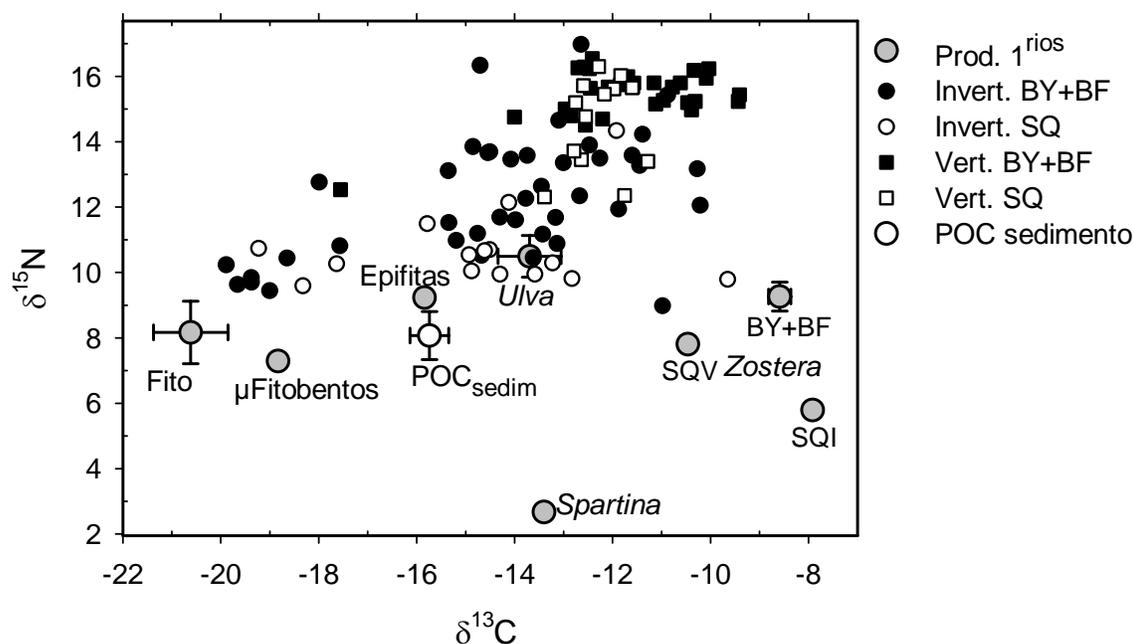


Figura 12. Relación de los isótopos estables del C y del N ($\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{15}\text{N}$) de los principales productores primarios y fuentes de alimento para consumidores (invertebrados y vertebrados) en las praderas submareales de *Zostera marina* de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ), durante verano 2001 e invierno 2002. Las barras de error indican los límites de los intervalos de confianza de 95%; $1 \leq n < 6$. Los valores delta no fueron corregidos por fraccionamiento trófico: para los invertebrados debe sumarse +0.5 y +2.3 al $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las fuentes, respectivamente; para los vertebrados debe sumarse +0.8 y +3.4 al $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los invertebrados, respectivamente (ver 'Métodos'). *Spartina foliosa*: Herzka y Talley, no publicado.

El análisis del $\delta^{15}\text{N}$ de los consumidores primarios indicó, sin embargo, diferencias importantes en la estructura trófica entre las praderas. Los invertebrados de SQ estuvieron enriquecidos en ^{14}N con respecto a los de las praderas más productivas, i.e., BY y BF (Fig. 12). El nMDS de las firmas isotópicas de los invertebrados distinguió cinco grupos tróficos y reflejó más claramente la alternancia de varios mesoherbívoros entre una dieta basada en algas bentónicas en las praderas eutróficas y, aparentemente, el consumo de materia orgánica depositada ($\text{POC}_{\text{sedim}}$) en SQ (Fig. 13).

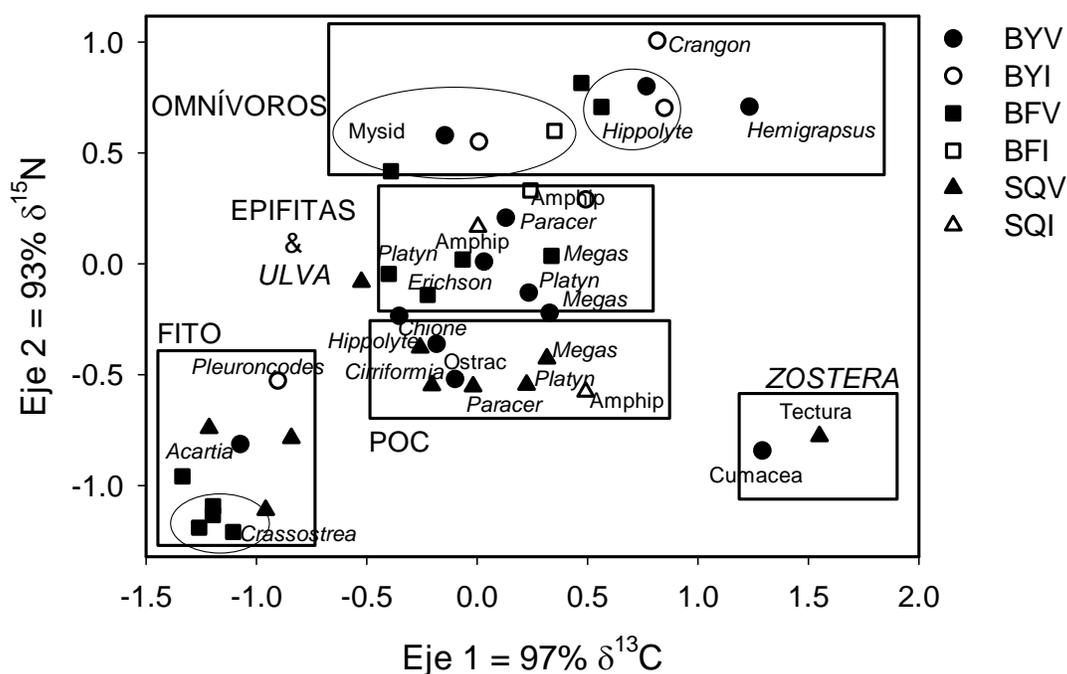


Figura 13. Ordenamiento de las muestras de isótopos estables de invertebrados en las praderas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ) mediante un nMDS. La tercer letra de los códigos de las muestras identifica la estación: verano 2001 (V), o invierno 2002 (I). Los ejes 1 y 2 explicaron el 97 y el 93% de la variabilidad original de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, respectivamente. Estrés = 0.05. Códigos de invertebrados en Apéndice 6.

En contraste con BY y BF, la abundancia de algas bentónicas en SQ fue pobre y el suplemento de materia orgánica y detritos en el sedimento abundante y constante (Tabla V). Los valores isotópicos del C y la razón C:N de la materia orgánica particulada en suspensión (POC_{susp}) y en el sedimento ($\text{POC}_{\text{sedim}}$) se ubicaron entre los $\delta^{13}\text{C}$ y C:N del fitoplancton y macroalgas (Figs. 12 y 14), pero *Z. marina* tuvo una contribución importante en el $\text{POC}_{\text{sedim}}$ de SQ. El aporte de C y N orgánico de *Z. marina* al sedimento superficial fue inferior al 30% en praderas eutróficas y particularmente bajo en BF, donde la contribución de *Ulva expansa* fue incluso superior a la del fitoplancton (Tabla VIII). En contraste, en SQ la contribución elemental de *U. expansa* fue nula y el aporte de materia de *Z. marina* al sedimento mayor al del fitoplancton (o microfitobentos) (Tabla VIII).

Tabla VIII. Estimación de la contribución elemental porcentual de los principales productores primarios (fitoplancton, *Ulva expansa* y *Zostera marina*) a la materia orgánica en sedimento en las praderas submareales de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ), integrada al verano 2001 e invierno 2002, mediante el modelo de mezcla de Phillips y Koch (2002).

	BY			BF			SQ		
	Fito	Ulva	Zost	Fito	Ulva	Zost	Fito	Ulva	Zost
C	56	16	28	38	47	15	47	00	52
N	54	16	30	36	48	16	45	00	55

Las contribuciones máximas factibles de *Z. marina* al 75% de los mesoherbívoros (anfipodos, los isópodos *Paracerceis sculpta* y *Erichsonella.crenulata*, el poliqueto *Platynereis bicanaliculata*, el gasterópodo *Megastrea undosa* y el camarón carídeo *Hippolyte californiensis*) fueron inferiores al 20% del total en BF (Fig. 15). En SQ

alrededor del 70% de las contribuciones mínimas factibles del pasto marino al mismo grupo de mesoherbívoros fue superior al 30%, y el 70% de las máximas superior al 40%. En BY la importancia de *Z. marina* para los mesoherbívoros fue intermedia entre BF y SQ. El 70% de las contribuciones máximas factibles superó el 30% y casi el 60% de las mínimas fue mayor al 20% (Fig. 15).

La magnitud de las contribuciones de *Z. marina* contrasta con las de *Ulva expansa* a los mismos mesoherbívoros. En SQ es nula, mientras que en BF cerca del 80% de las contribuciones máximas fue del 70% o superior (Fig. 15). Además fue notoria la baja contribución de materia orgánica fitoplanctónica en general, y en particular en BF, donde el 75% de las contribuciones máximas factibles de fitoplancton a los mesoherbívoros fue inferior al 20%. La contribución de epifitas fue importante pero muy variable (Fig. 15).

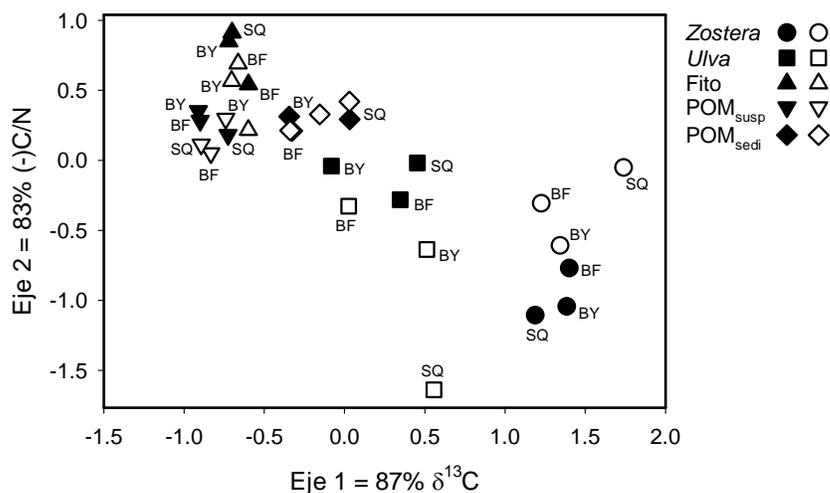


Figura 14. Ordenamiento de las muestras de productores y fuentes primarias de alimento, mediante un escalamiento multidimensional no-métrico (nMDS), en las praderas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y Bahía San Quintín (SQ) durante el verano de 2001 (símbolos negros) e invierno de 2002 (símbolos blancos). Los ejes 1 y 2 explican el 87 y el 83% (R^2) de la variabilidad de $\delta^{13}C$ y C:N, respectivamente. Estrés = 0.05.

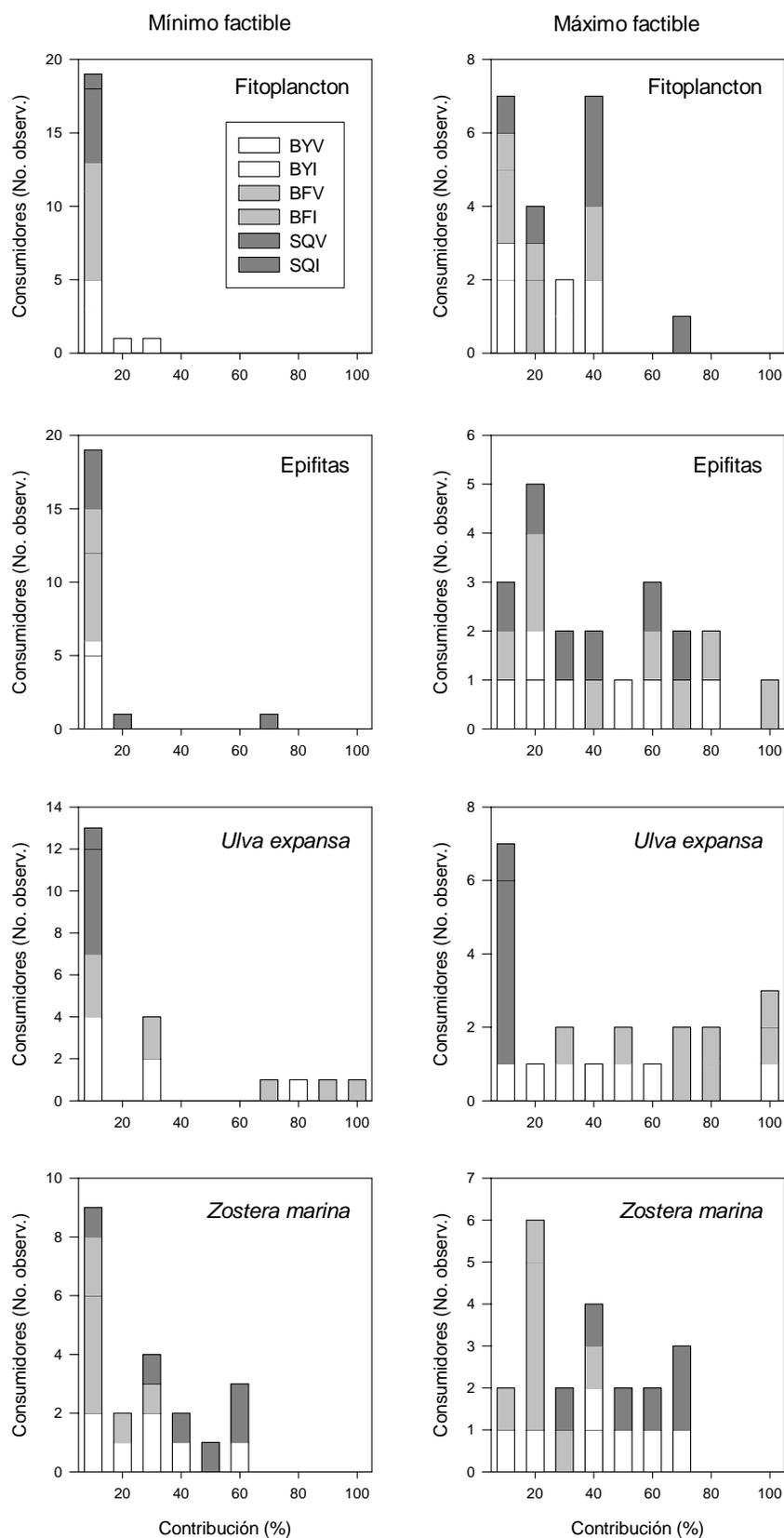


Figura 15. Histogramas de contribuciones factibles mínimas y máximas de las cuatro principales fuentes de materia orgánica a los mesoherbívoros de tres praderas de *Zostera marina*, BY: Base de la Y; BF: Bahía Falsa; SQ: San Quintín, durante el verano 2001 (V) y el invierno 2002 (I).

La estructura trófica de SQ no sólo se caracterizó por una mayor contribución de *Z. marina* a los mesoherbívoros, sino además por un menor grado de omnivoría (i.e., consumo en más de un nivel trófico) y la reducción del nivel trófico de algunos taxa. Durante el verano, en BY y BF camarones carídeos y mísidos presentaron un nivel trófico intermedio (TL ~2.5) entre los consumidores primarios (TL = 2.0) y la mayoría de los peces (TL = 3.0). En SQ carídeos y mísidos presentaron un TL = 2.0 y 2.1 respectivamente, y aparentemente tuvieron un comportamiento trófico detritívoro, como al parecer gran parte de los mesoherbívoros en la pradera menos influenciada por eventos de surgencia.

Mayoritariamente pequeños peces, pero también algunos invertebrados como pulpos, caracoles carnívoros, nudibranchios, nemertinos y estrellas de mar, ocuparon el nivel trófico superior en las praderas de pastos marinos submareales (Fig. 12). En comparación con los consumidores primarios, no fueron detectadas diferencias espaciales tan contrastantes entre los consumidores secundarios de las distintas praderas. En general los peces de todas las praderas se sustentaron en una trama trófica basada en el pastoreo de algas bentónicas, a partir del consumo de carídeos en BF o BY. El 50% de las contribuciones mínimas factibles de *Hippolyte californiensis* a los consumidores secundarios fue superior al 20%, y el 70% de las máximas superior al 50% (Fig. 16).

La contribución de consumidores primarios utilizados como ‘proxies’ del fitoplancton (i.e., *Acartia californiensis*, *Crassostrea gigas* o alevines de peces) fue muy baja en las tres praderas. Casi el 80% de las contribuciones máximas de copépodos o alevines fue inferior al 30%. En tanto, aproximadamente el 70% de las contribuciones máximas del ‘proxy’ de *Z. marina* (*Tectura depicta*) fue menor al 40% (Fig. 16).

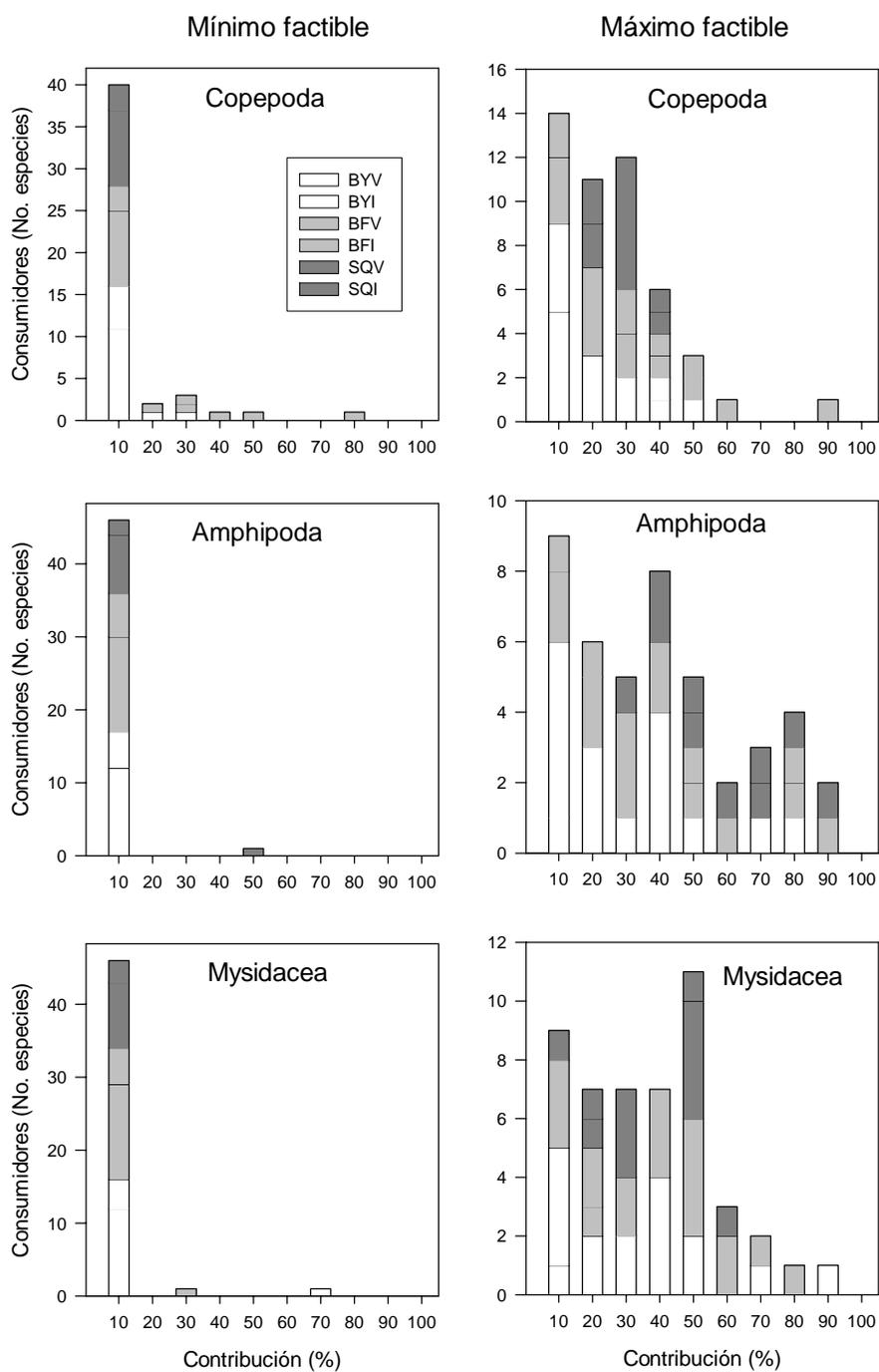


Figura 16. Histogramas de contribuciones factibles mínimas y máximas de las principales fuentes de materia orgánica para los consumidores secundarios de tres praderas de *Zostera marina*, BY: Base de la Y; BF: Bahía Falsa; SQ: San Quintín, durante el verano 2001 (V) y el invierno 2002 (I). Los intervalos de contribución están indicados al límite superior. (continúa pág. sig.).

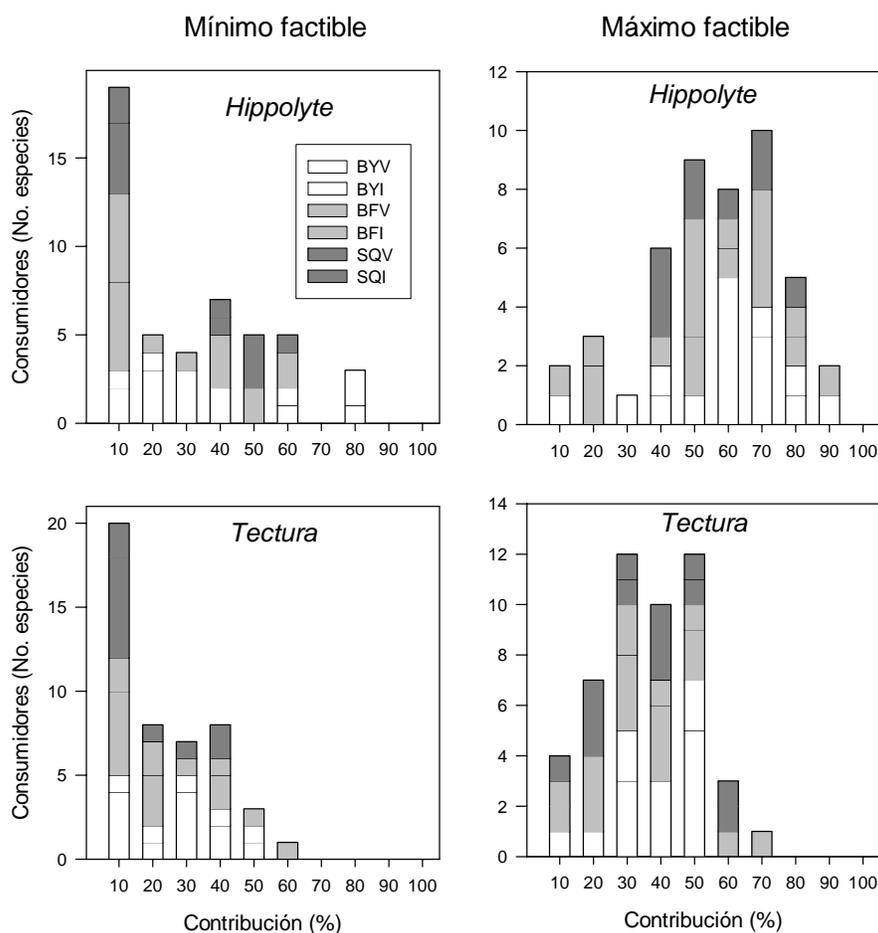


Figura 16 (cont.). Histogramas de contribuciones factibles mínimas y máximas de las principales fuentes de materia orgánica para los consumidores secundarios de tres praderas de *Zostera marina*, BY: Base de la Y; BF: Bahía Falsa; SQ: San Quintín, durante el verano 2001 (V) y el invierno 2002 (I). Los intervalos de contribución están indicados al límite superior.

El nMDS de las firmas isotópicas de los peces discriminó cuatro grupos por la importancia relativa en las contribuciones de *H. californiensis*, *T. depicta* y de anfípodos (Fig. 17). La contribución máxima de anfípodos fue alta sólo para pequeños peces del grupo de *Paraclinus integripinnis* (Fig. 18), constituido en parte por juveniles y adultos de *S. leptorhynchus* procedentes de SQ (Fig. 17). Contribuciones máximas de anfípodos

superiores al 40% fueron observadas en el 70, 35 y 18% de los casos en SQ, BF y BY, respectivamente (Fig. 16).

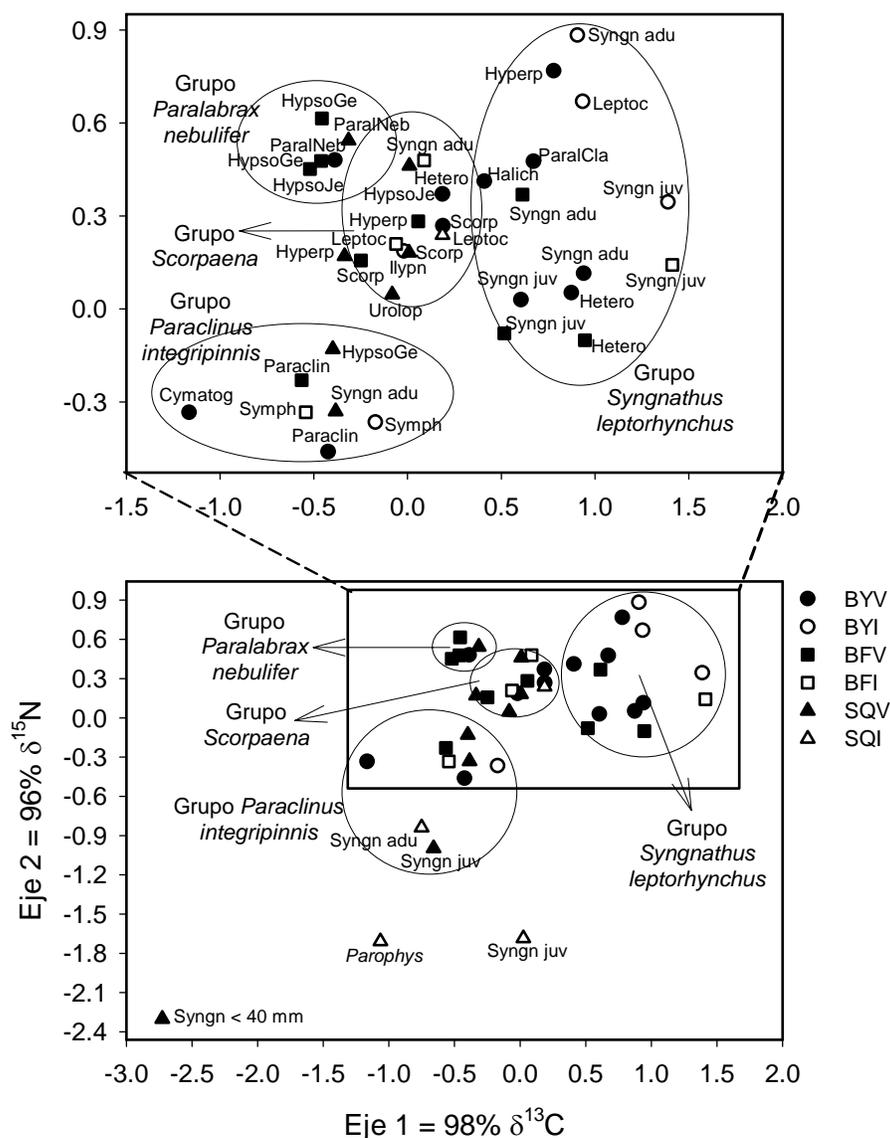


Figura 17. Ordenamiento de las muestras de isótopos estables de vertebrados en las praderas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ) mediante un nMDS. La tercer letra de los códigos de las muestras identifica la estación: verano 2001 (V), o invierno 2002 (I). Los ejes 1 y 2 explicaron el 98 y el 96% de la variabilidad original de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, respectivamente. Estrés = 0.05. Códigos de vertebrados en Apéndice 6.

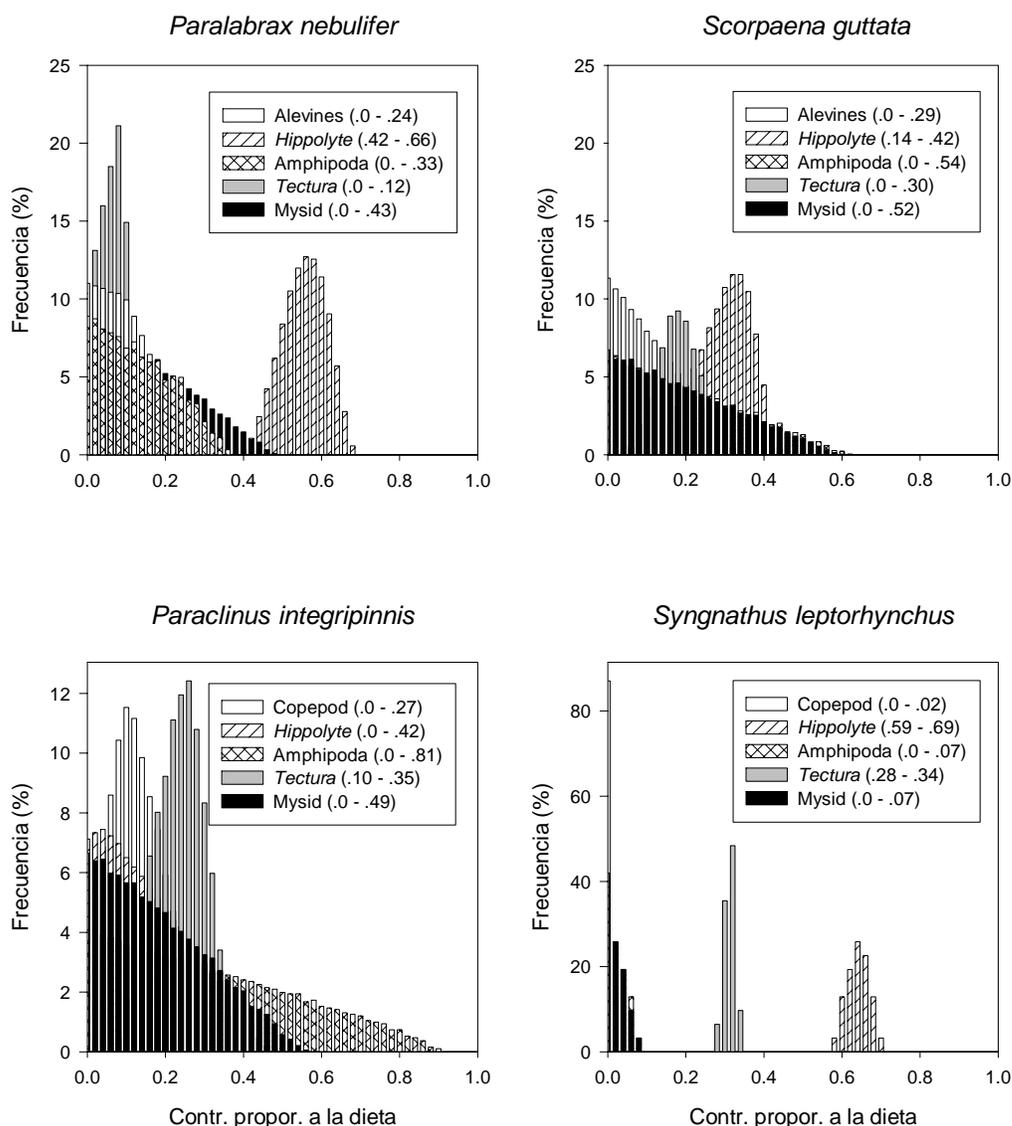


Figura 18. Distribución de frecuencias de las contribuciones factibles de las principales fuentes de materia orgánica para cuatro especies de peces representativas de los grupos diferenciados en la Fig. 17 por sus hábitos alimentarios. Los ejemplos ilustrados corresponden a animales capturados en la pradera BF en verano.

Los otros tres grupos caracterizados por el nMDS básicamente se diferenciaron entre sí por las contribuciones relativas de *H. californiensis*, asociadas con valores altos de $\delta^{15}\text{N}$, y *T. depicta*, asociadas con valores menos negativos de $\delta^{13}\text{C}$. Por ejemplo, en BF

durante el verano la cabrilla *Paralabrax nebulifer* y el pez pipa de bahía *S. leptorhynchus* se caracterizaron por una alta contribución de *H. californiensis* en su dieta, pero la cabrilla se diferenció por la baja contribución de *T. depicta*, o de alguna otra presa con una alimentación dominante en *Z. marina* (Fig. 18).

El análisis del contenido estomacal de los peces en general fue consistente con los resultados de los isótopos estables del C y N. La diferencia más notoria entre ambos análisis se fundamentó en la alta frecuencia de anfípodos en los estómagos de casi todos los peces capturados (e.g., peces de Fig. 19). En concordancia con el análisis isotópico, el ordenamiento de los peces por la composición y abundancia de sus ítems alimentarios separó a los animales con dietas con presencia importante de carídeos de aquellos que consumieron casi exclusivamente presas menores, como anfípodos y copépodos (nMDS no mostrado).

Los peces pipa de bahía fueron claramente segregados por su tamaño. Ejemplares juveniles (< 100 mm) consumieron preferentemente copépodos y anfípodos, mientras que la proporción de copépodos en los estómagos de ejemplares adultos (> 150 mm) fue mínima (Fig. 19). La ocurrencia de carídeos en el estómago de peces pipa adultos es consistente con inferencias de la importancia de esta presa a partir del análisis de isótopos estables. Llama la atención, sin embargo, la disparidad de los resultados con relación a la importancia de los anfípodos en las praderas eutróficas (comparar con Figuras 17 y 18).

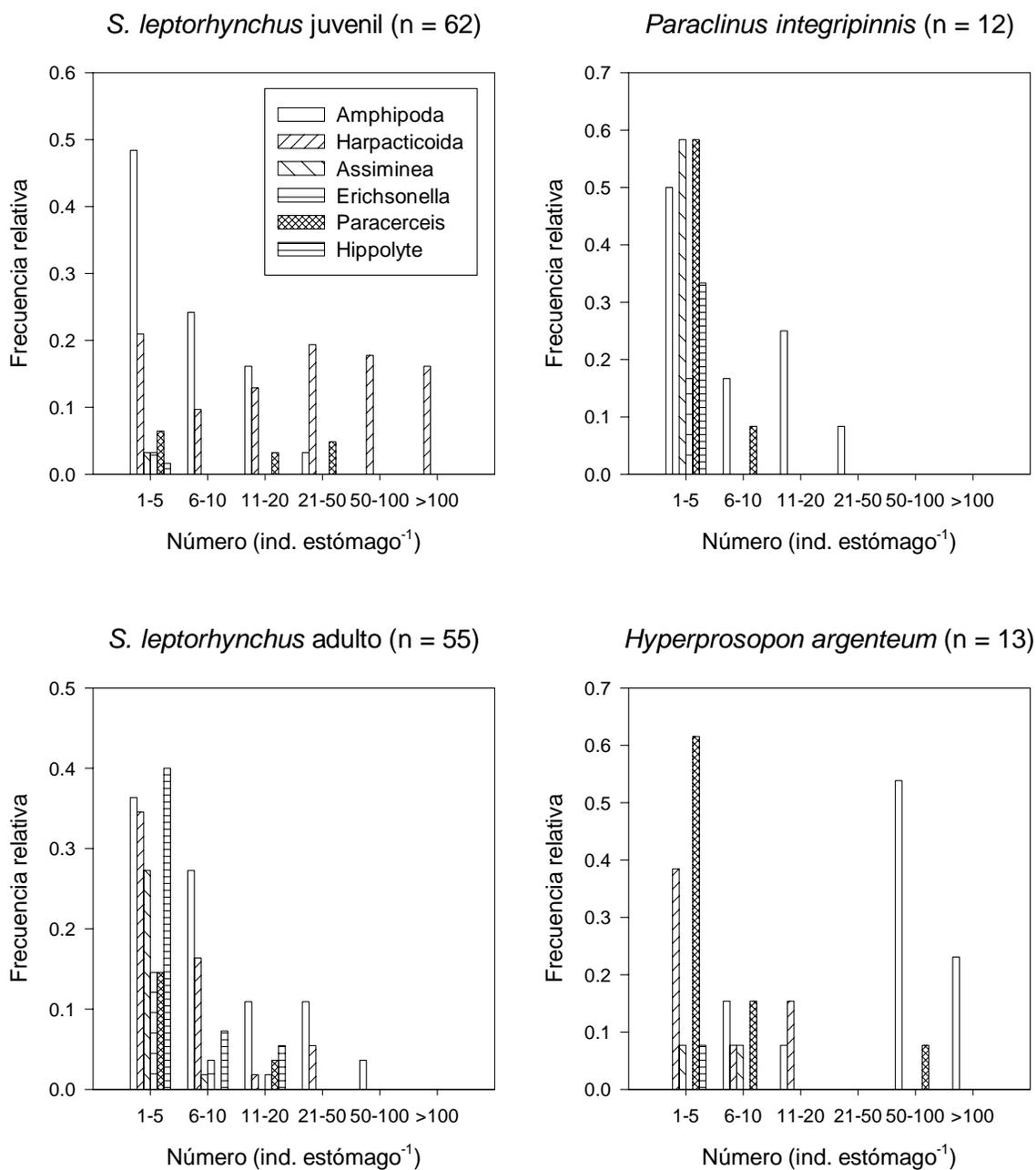


Figura 19. Frecuencias relativas de observaciones por categoría de abundancia de los principales organismos presa en el estómago de los peces más representativos de la ictiofauna de las praderas submareles de *Zostera marina* en Bahía San Quintín (continúa pág. sig.).

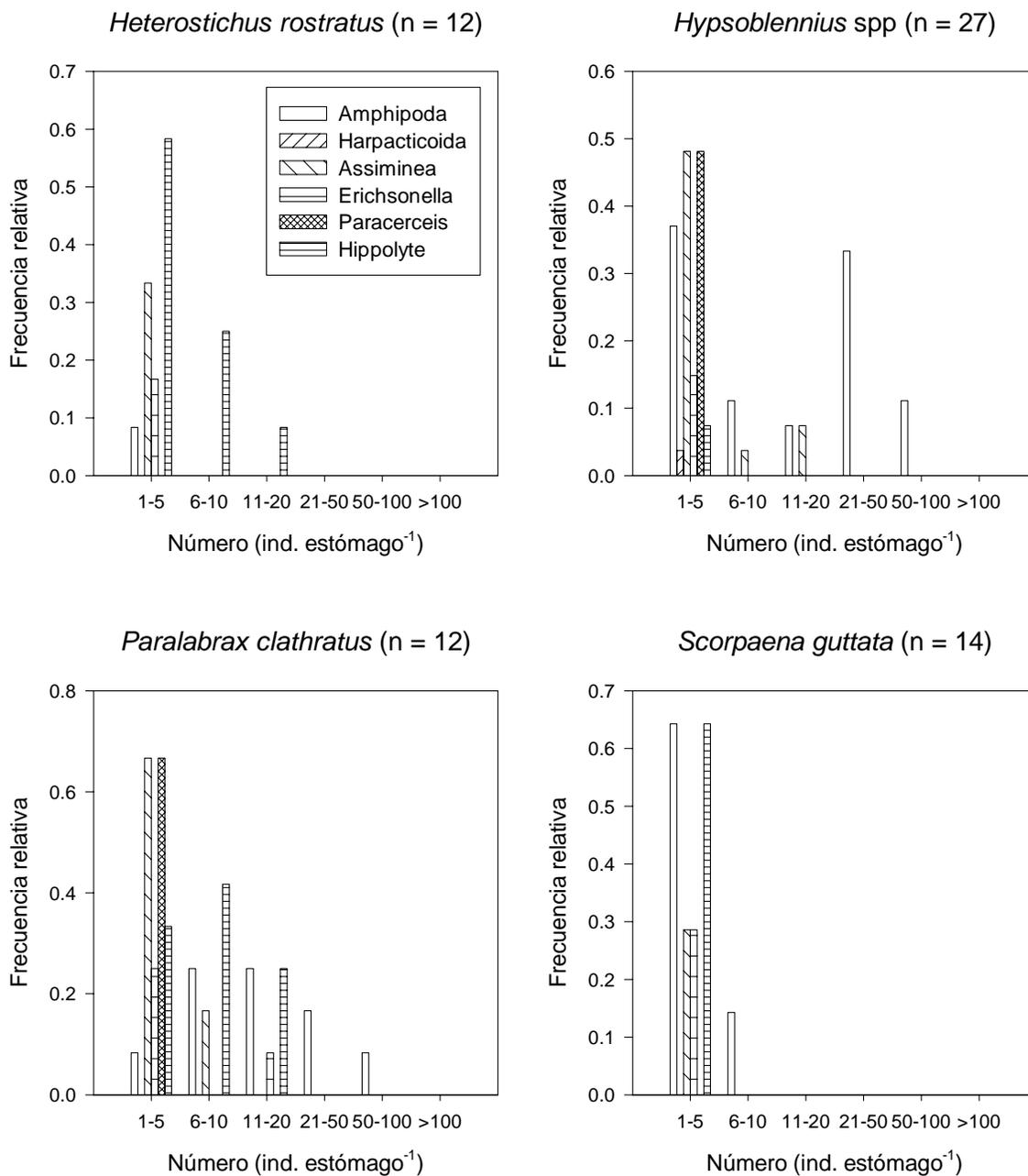


Figura 19 (cont.). Frecuencias relativas de observaciones por categoría de abundancia de los principales organismos presa en el estómago de los peces más representativos de la ictiofauna de las praderas submareles de *Zostera marina* en Bahía San Quintín.

Las contribuciones máximas factibles de anfípodos a ejemplares adultos de *S. leptorhynchus* estimadas a partir del análisis de isótopos estables en verano/invierno fueron bajas (0.13/0.04 en BY y 0.07/0.45 en BF), pero los anfípodos ocurrieron en el 90% de 55 estómagos de peces de más de 15 cm de longitud, a un promedio de 10 anfípodos por estómago. En contraste, los resultados de isótopos estables y contenidos alimentarios coincidieron en el análisis de la dieta de *Heterostichus rostratus*, que en las praderas eutróficas tuvo firmas isotópicas similares a las del pez pipa de bahía (Fig. 17), y baja ocurrencia de anfípodos en el estómago (Fig. 19).

IMPACTO DE DEPREDADORES

La abundancia final de los peces pipa incluidos en los corrales se aproximó a la densidad deseada de 5 ind. m⁻², excepto en SQ durante invierno donde la supervivencia fue de 100% (Tabla IX). La composición y abundancia de los ítems alimentarios ingeridos por los peces pipa fue similar a la de *S. leptorhynchus* de tamaños comparables capturados en el ambiente natural (nMDS, no mostrado). Los peces pipa confinados a los corrales consumieron proporcionalmente más ostrácodos y menos carídeos, pero según el análisis de los contenidos estomacales los anfípodos fueron preferidos tanto por los ejemplares en cautiverio como por los capturados en el ambiente (Figs. 19 y 20).

Los peces incluidos afectaron significativamente la estructura de las asociaciones de invertebrados bentónicos (i.e., fue rechazada $H_{0,1}$, ver Análisis de los Datos - Experimentos de Inclusión del Pez Pipa de Bahía'), aún cuando difirieron notoriamente en su composición y abundancia entre períodos y praderas (Fig. 21, Tabla X). El pez pipa tuvo un

efecto per capita significativo, negativo o positivo, en el 33% de 48 interacciones posibles con los ocho taxa de mesoherbívoros numéricamente dominantes a lo largo del estudio (Fig. 22).

Tabla IX. Abundancia media ± 1 SE (largo total medio ± 1 SE) de los peces pipa de bahía incluidos en los corrales al finalizar el experimento de campo en las praderas de *Zostera marina*, BY: Base de la Y; BF: Bahía Falsa; SQ: San Quintín, durante el verano 2001 y el invierno 2002; n = 4. Fueron incluidos 5 ejemplares por corral inicialmente, y 3 más mediando el experimento para compensar pérdidas por mortalidad.

	Pradera		
	BY	BF	SQ
Verano	5 \pm 1 (150 \pm 4)	6 \pm 1 (148 \pm 5)	5 \pm 1 (127 \pm 5)
Invierno	5 \pm 1 (114 \pm 6)	6 \pm 1 (134 \pm 4)	8 \pm 0 (141 \pm 5)

Tabla X. Resumen del análisis de varianza multivariado permutacional (PERMANOVA) anidado de tres vías para probar la hipótesis de no diferencias entre las asociaciones de macroinvertebrados dentro de los corrales de inclusión de peces pipa y exclusión de depredadores en las praderas de *Zostera marina* por período ($\alpha \leq 0.05$; n = 4). PERMDISP: Prueba de homogeneidad de varianzas entre grupos (V: verano; I: invierno)

Macroinvertebrados	Fuente de variación	df	SS	MS	F	P	PERMDISP
	Período	1	2801	2801	4	0.0070	
	Pradera	4	45245	11311	17	0.0001	0.3365 (V) / 0.3934 (I)
	Tratamiento	6	8985	1498	2	0.0042	0.0260 (V) / 0.2224 (I)
	Residual	36	24261	674			
	Total	47	81293				

En verano, el pez pipa no tuvo efecto sobre el número de mesoherbívoros en 63% de las interacciones (i.e., fue indistinguible de 0), y en 33% tuvo un efecto negativo significativo. En invierno el pez pipa no afectó la abundancia de mesoherbívoros en el 71% de los casos, y tuvo un efecto negativo en menos del 1% de las interacciones cuantificadas (Fig. 22). De los 71 taxa identificados los anfípodos fueron en general los que respondieron con mayor fuerza a los tratamientos experimentales de inclusión del pez pipa (I) y de exclusión de depredadores epibentónicos (E) (Apéndices 7 y 8). La abundancia de los anfípodos estuvo fuertemente correlacionada al eje 2 del nMDS ($r = 0.8$, Apéndice 9), que agrupó a las muestras por su pertenencia a los tratamientos experimentales dentro de cada pradera y período (Fig. 21).

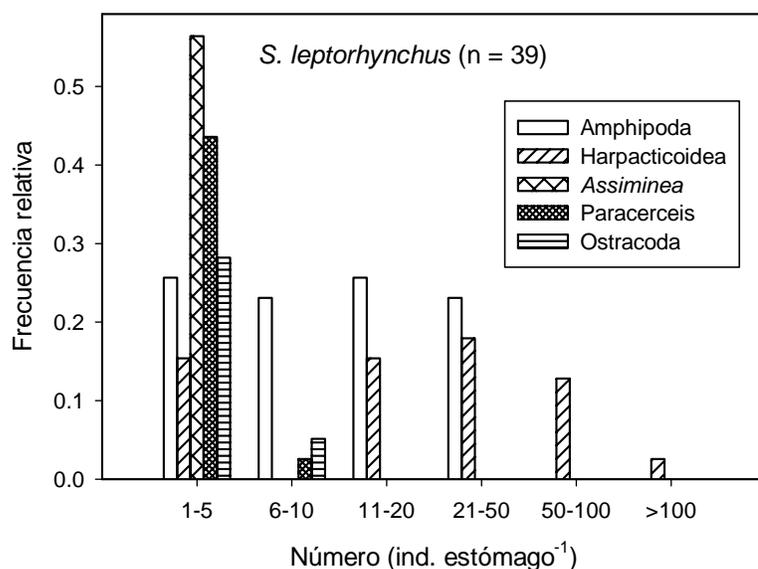


Figura 20. Frecuencias relativas de observaciones por categoría de abundancia de los principales organismos presa en estómagos no vacíos de los peces pipa de bahía incluidos en corrales de las praderas submareles de *Zostera marina* de Bahía San Quintín.

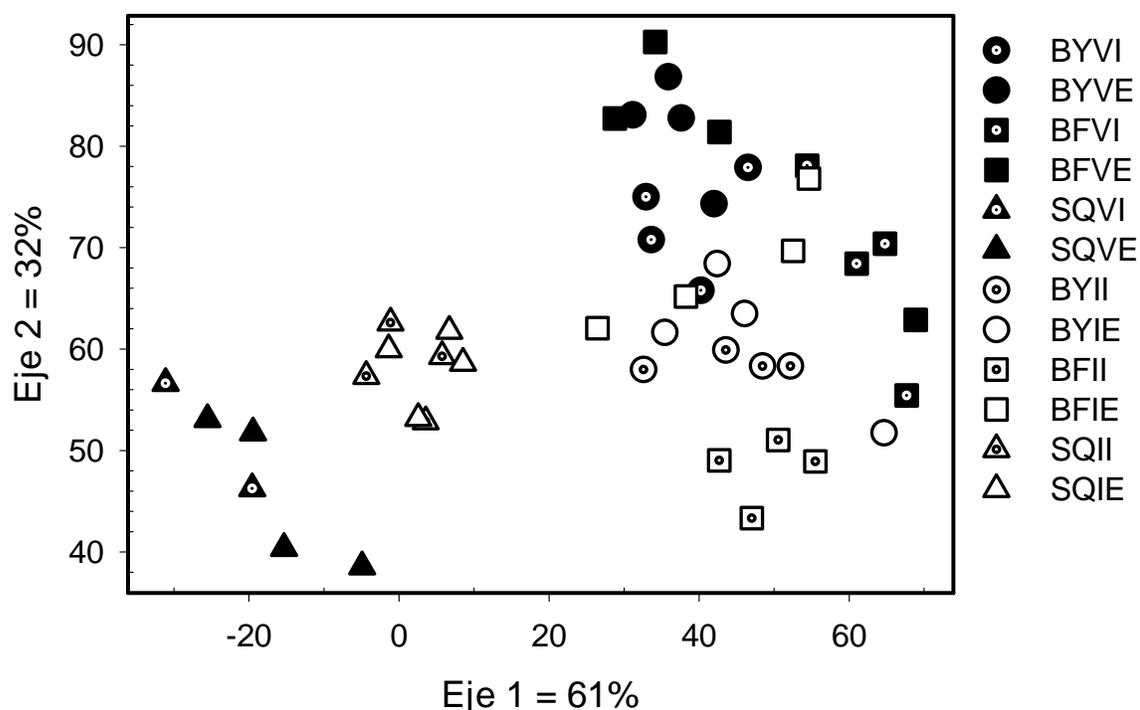


Figura 21. Ordenamiento de las muestras de invertebrados macrobentónicos dentro de los corrales de inclusión de peces pipa de bahía y exclusión de depredadores en praderas de *Zostera marina* de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ) mediante un nMDS. Las dos primeras letras de los códigos de las muestras identifican a la pradera; la tercer letra al período de muestreo: verano 2001 (V), o invierno 2002 (I); y la cuarta al tratamiento: inclusión (I), o exclusión (E); $n = 4$. Los ejes 1 y 2 explicaron conjuntamente el 93% de la variabilidad original de la matriz de abundancia. Stress = 0.11. Dos de las muestras pertenecientes a SQVI no se muestran para facilitar la interpretación de la figura, pero fueron incluidas en el análisis y se agruparon con las de su mismo tratamiento. La correlación de las variables con los ejes del nMDS es mostrada en el Apéndice 8.

Los efectos del pez pipa sobre las comunidades asociadas a los pastos marinos fueron más severos durante el verano en las praderas eutróficas, BY y BF (i.e., fue rechazada $H_{0,2a}$), donde los anfípodos alcanzaron el 56 y 47 %, de la densidad total de invertebrados en los corrales de exclusión de depredadores respectivamente; y durante el

invierno en BF (31% de anfípodos) (Apéndice 7). *Syngnathus leptorhynchus* afectó negativamente la abundancia de anfípodos también en SQ durante el verano, pero sobre una densidad dos órdenes de magnitud por debajo de las BY o BF. En estos casos cada pez pipa removió en 30 días el 1.6% de la población de anfípodos en BYV (DI = -0.016), el 2.0% en BFV (DI = -0.02), el 2.9% en BFI (DI = -0.029) y el 8.3% en SQV (DI = -0.083) (Fig. 22, Apéndice 8).

Al finalizar el experimento la población de anfípodos en los corrales de inclusión de BY fue reducida a la mitad, y en BF a un tercio, respecto de la densidad de anfípodos en los corrales de exclusión correspondientes (Fig. 23, Apéndice 7). El pez pipa no tuvo un efecto significativo global sobre las asociaciones de SQ (Fig. 21), largamente dominadas por el gasterópodo *Assiminea californica* (tratamiento de exclusión, verano: 56%; invierno: 47%) (Apéndices 7 y 8).

Tabla XI. Resumen del análisis de covarianza multivariado permutacional (PERMANOVA con covariables) anidado de dos vías para probar la hipótesis nula de no diferencias entre las asociaciones de la vegetación dentro de los corrales de inclusión de peces pipa de bahía y exclusión de depredadores en praderas de *Zostera marina* para cada período ($\alpha \leq 0.05$; $n = 4$) con relación a la abundancia y composición de mesoherbívoros.

Vegetación	Fuente de variación	df	SS	MS	F	P
	Covariables (Mesoherbívoros)	8	19532	2441	22	0.0001
	Período	1	493	493	4	0.0068
	Pradera	4	3073	768	7	0.0001
	Residual	34	3766	111		
	Total	47	26863			

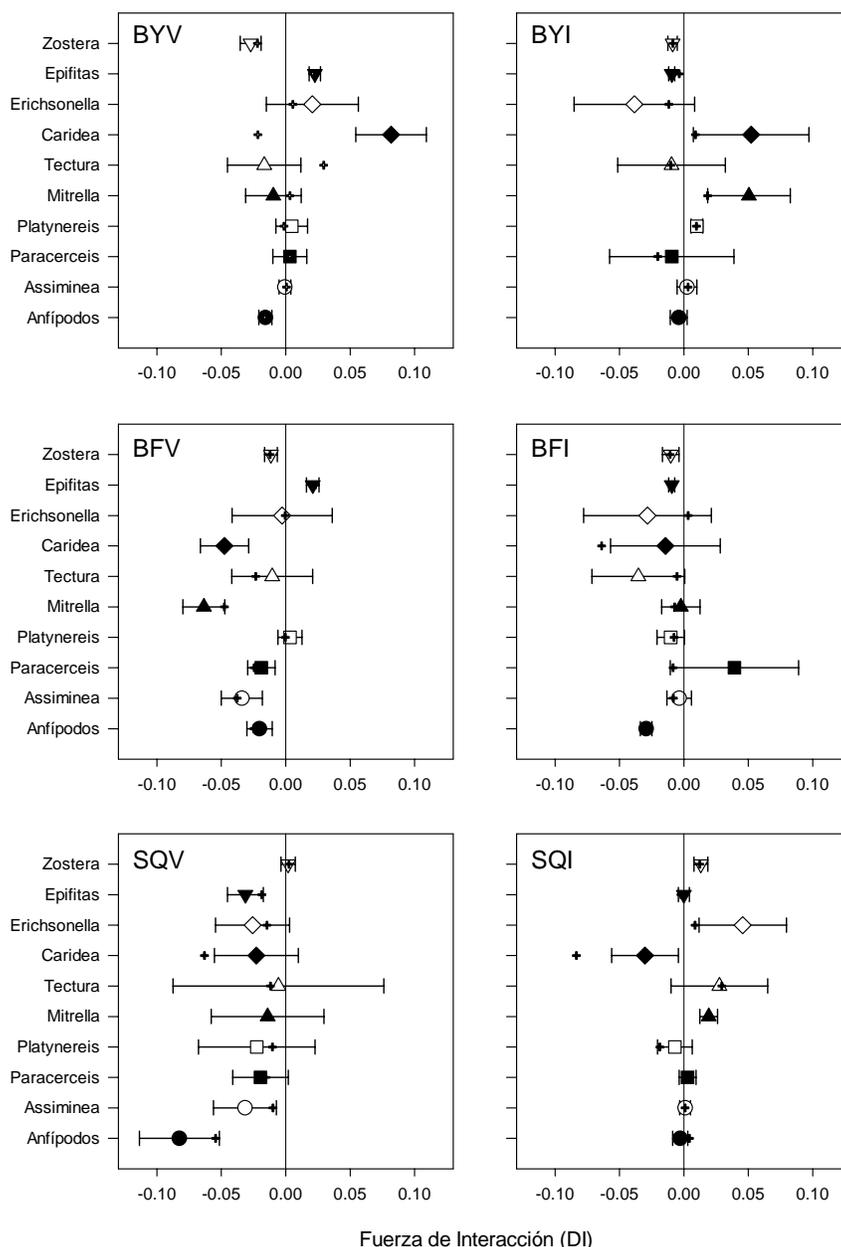


Figura 22. Fuerza de interacción per capita de *Syngnathus leptorhynchus* estimada por ‘bootstrapping’ (media con barras de SE), y a partir de los promedios de los tratamientos (cruces), y expresada como la capacidad del pez de impactar la abundancia de mesoherbívoros, la biomasa de epifitas y el crecimiento de *Z. marina* en las praderas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ), en verano 2001 (V), o invierno 2002 (I). DI: índice dinámico de Wootton (1997), $DI = (\ln(I / E)) / \text{no. de peces pipa}$, ([no. ‘presas’ consumidas] [no. total de ‘presas’]⁻¹ [mes⁻¹] [m⁻² de pradera]); I: corrales de inclusión de peces pipa, E: exclusión de depredadores. Barras de error = 1 SE.

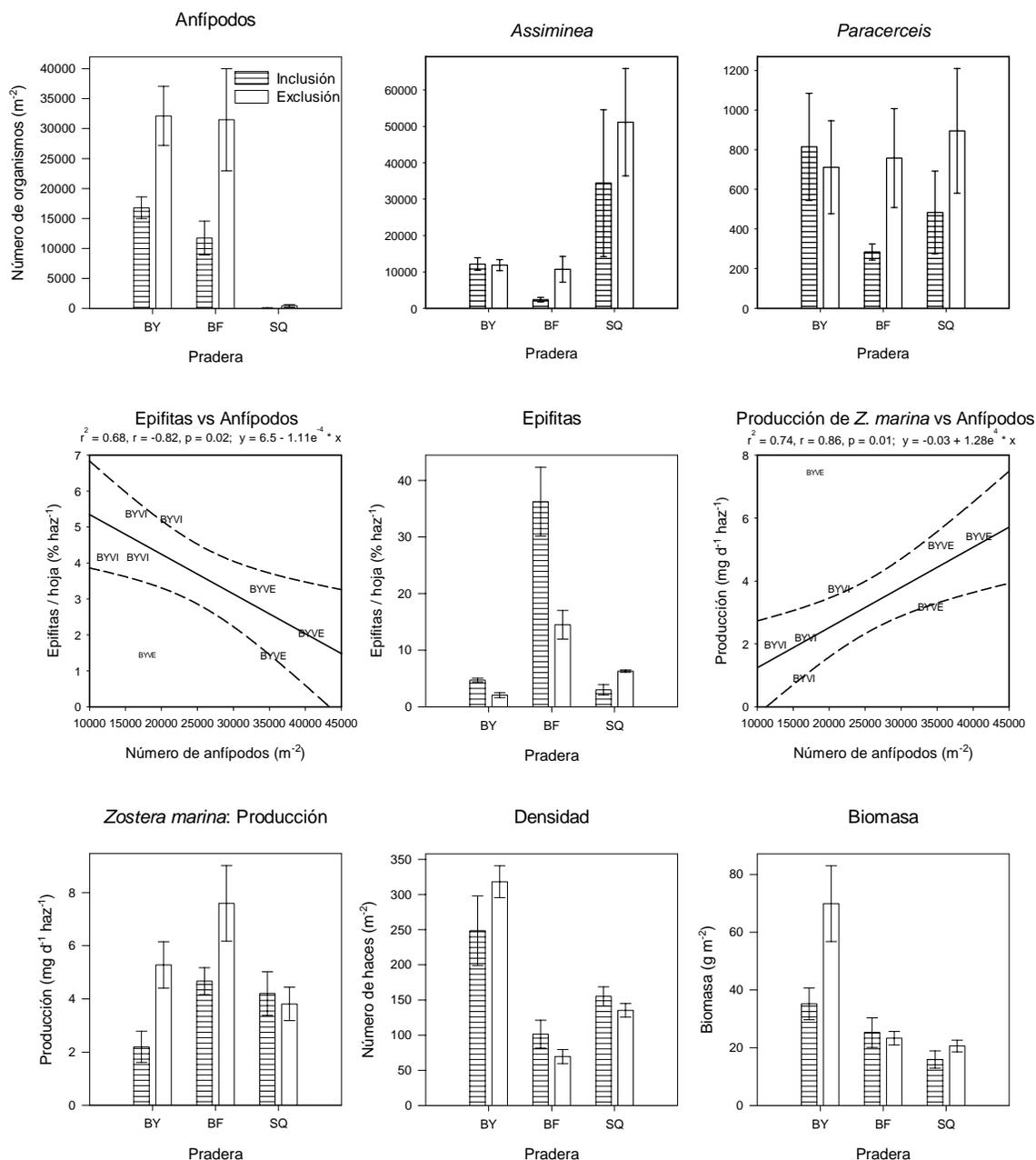


Figura 23. Patrones de abundancia de mesoherbívoros, biomasa de epifitas y producción, densidad y biomasa de *Zostera marina* dentro de los corrales de inclusión de peces pipa de bahía (I) y de exclusión de depredadores (E) en las praderas sumergidas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ), durante verano 2001 (V). Los histogramas indican media \pm 1 SE (n = 4); en las regresiones la línea sólida representa el modelo de regresión lineal; las líneas punteadas delimitan los intervalos de confianza de 95% y las muestras indicadas por códigos con menor tamaño de fuente representan 'outliers', desconsiderados en la construcción del modelo.

Además de los anfípodos otros taxa de mesoherbívoros respondieron similarmente a la inclusión del pez pipa de bahía en verano, en particular en BF (Fig. 22). En BF el pez pipa redujo significativamente las abundancias de los caracolitos *Assiminea californica* y *Mitrella* spp, del isópodo *Paracerceis sculpta* y de los camarones carídeos (Figs. 22 y 23). El signo y la intensidad de la respuesta de los mesoherbívoros a la inclusión del pez pipa tuvieron consecuencias importantes para la asociación de la vegetación bentónica, y en particular para las epifitas y *Zostera marina* (Apéndices 10 y 11). La composición y abundancia relativa de los mesoherbívoros afectó significativamente a la estructura de la asociación vegetal, i.e., se rechazó $H_{0,2b}$ (covariables, Tabla XI).

Durante verano, dentro de los corrales de inclusión de las praderas más influenciadas por las surgencia costeras (BY y BF) hubo un incremento significativo de la biomasa de epifitas sobre las hojas de *Z. marina* (Fig. 23). En BYV y en BFV cada pez pipa incrementó un 2.0 y un 2.2% la biomasa de epifitas por mes y provocó una reducción del crecimiento de *Z. marina* equivalente al 2.2 y 1.2%, respectivamente (Fig. 22). En contraste, la biomasa de epifitas dentro de los corrales de inclusión fue menor que en los de exclusión de depredadores en SQ (Fig. 23).

El patrón en los corrales I de BY y BF fue consistente con la hipótesis de la acumulación de epifitas bajo concentraciones relativamente altas de nutrientes inorgánicos disueltos en la columna de agua en la presencia de pequeños peces depredadores. En estos corrales los peces pipa redujeron la abundancia de mesoherbívoros, y en particular de anfípodos, promovieron la acumulación de epifitas y afectaron negativamente el crecimiento de *Z. marina* (Figs. 22 y 23).

En BY la biomasa de epifitas se correlacionó significativa- y negativamente con la abundancia de anfípodos, mediada a su vez por la presencia, o ausencia, de peces pipa (Fig. 23). En contraste, la producción del pasto marino se relacionó positivamente con la abundancia de anfípodos, y por tanto inversamente a la biomasa de epifitas (Fig. 23). Existió además una relación significativa opuesta entre la abundancia del gasterópodo *A. californica* y la densidad de haces vegetativos, aunque no fueron detectadas diferencias estadísticas en la densidad de haces entre los tratamientos experimentales (Fig. 23). En cambio, la biomasa de haces vegetativos en los corrales de exclusión duplicó a la de los corrales de inclusión del pez pipa (Fig. 23). La biomasa del pasto marino tuvo una relación positiva, aunque no significativa ($p > 0.05$), con las abundancias del poliqueto nereideo *P. bicanaliculata* y los camarones carideos en los corrales (no mostrado).

En BF la interacción negativa entre los mesoherbívoros y la biomasa de epifitas y la respuesta de *Z. marina* estuvo fuertemente influenciada por la ocurrencia del pez pipa de bahía. *Syngnathus leptorhynchus* provocó: (1) una fuerte reducción de la densidad de las poblaciones de anfípodos, los pequeños gasterópodos *A. californica* y *Mitrella* spp, el isópodo *P. sculpta* y de camarones carideos, (2) un incremento del 250% de la abundancia de epifitas y, (3) una disminución significativa de la producción de *Z. marina* en comparación con los corrales E (Figs. 22 - 25, Apéndices 7 y 8). La producción del pasto marino tuvo una relación positiva significativa con la abundancia de todos los mesoherbívoros inversamente asociados con la biomasa de epifitas, excepto los carideos.

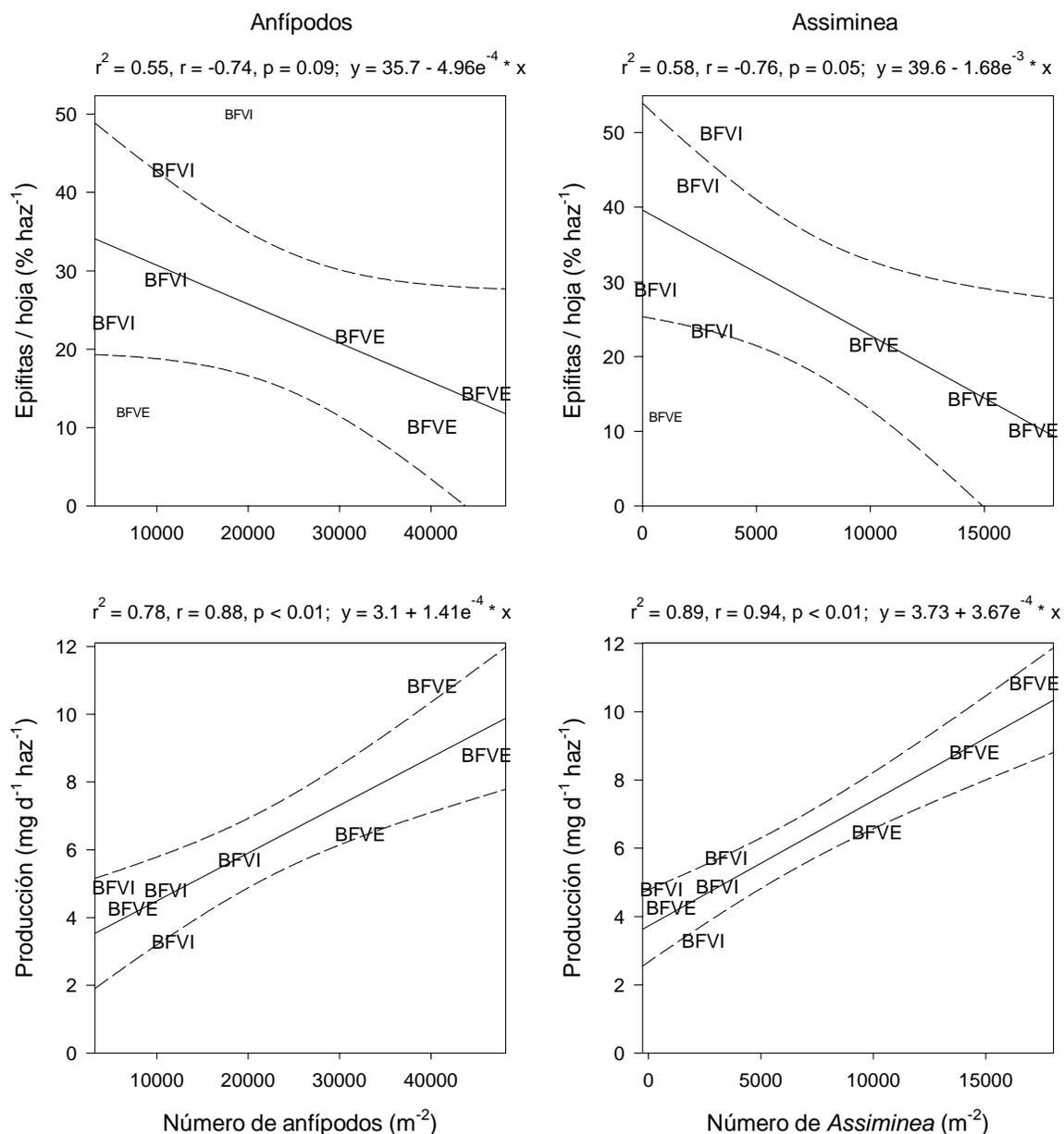


Figura 24. Relación entre la abundancia de mesoherbívoros (anfípodos y *Assiminea californica*) y la biomasa de epifitas y producción de *Zostera marina* en la pradera de Bahía Falsa (BF) durante verano. La cuarta letra de los códigos de las muestras identifica al tratamiento: I, corrales de inclusión del pez pipa, o E: corrales de exclusión de depredadores; $n = 4$. La línea sólida representa el modelo de regresión lineal; las líneas punteadas delimitan los intervalos de confianza de 95%. Las muestras indicadas por códigos con menor tamaño de fuente representan 'outliers', desconsiderados en la construcción del modelo lineal.

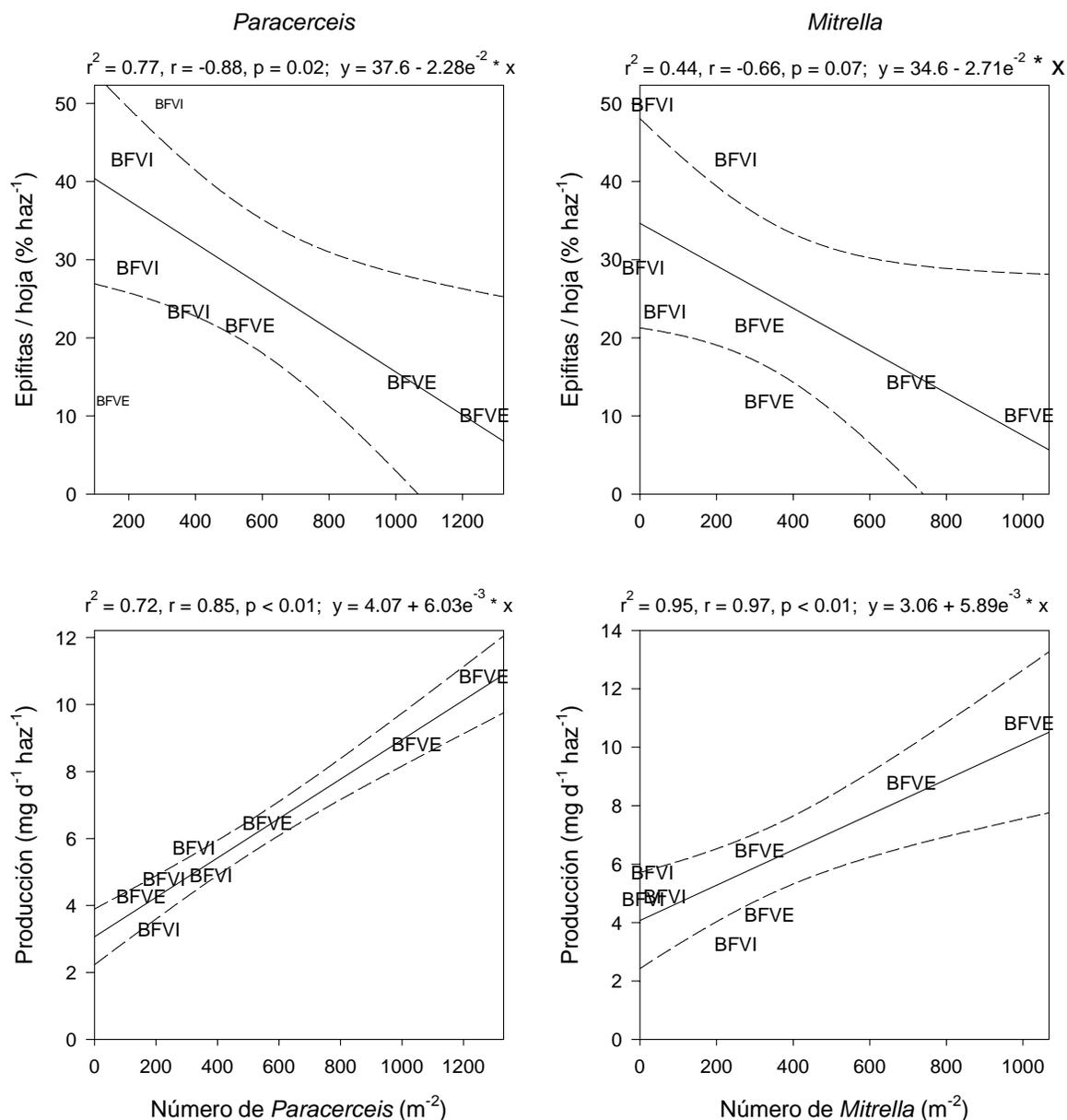


Figura 25. Relación entre la abundancia de mesoherbívoros (*Paracerceis sculpta* y *Mitrella* spp) y la biomasa de epifitas y producción de *Zostera marina* en la pradera de Bahía Falsa (BF) durante verano (V). La cuarta letra de los códigos de las muestras identifica al tratamiento: I, corrales de inclusión del pez pipa, o E: corrales de exclusión de depredadores; n = 4. La línea sólida representa el modelo de regresión lineal; las líneas punteadas delimitan los intervalos de confianza de 95%. Las muestras indicadas por códigos con menor tamaño de fuente representan 'outliers', desconsiderados en la construcción del modelo lineal.

Los anfípodos presentaron una correlación positiva, aunque no significativa, con la biomasa de haces vegetativos (no mostrada). A diferencia de la situación en BY, y en contraste con la predicciones del modelo, ni la densidad de haces vegetativos ni la biomasa de *Z. marina* fueron significativamente mayores en el tratamiento de exclusión de depredadores errantes, e incluso la densidad de haces fue superior en I (Fig. 23).

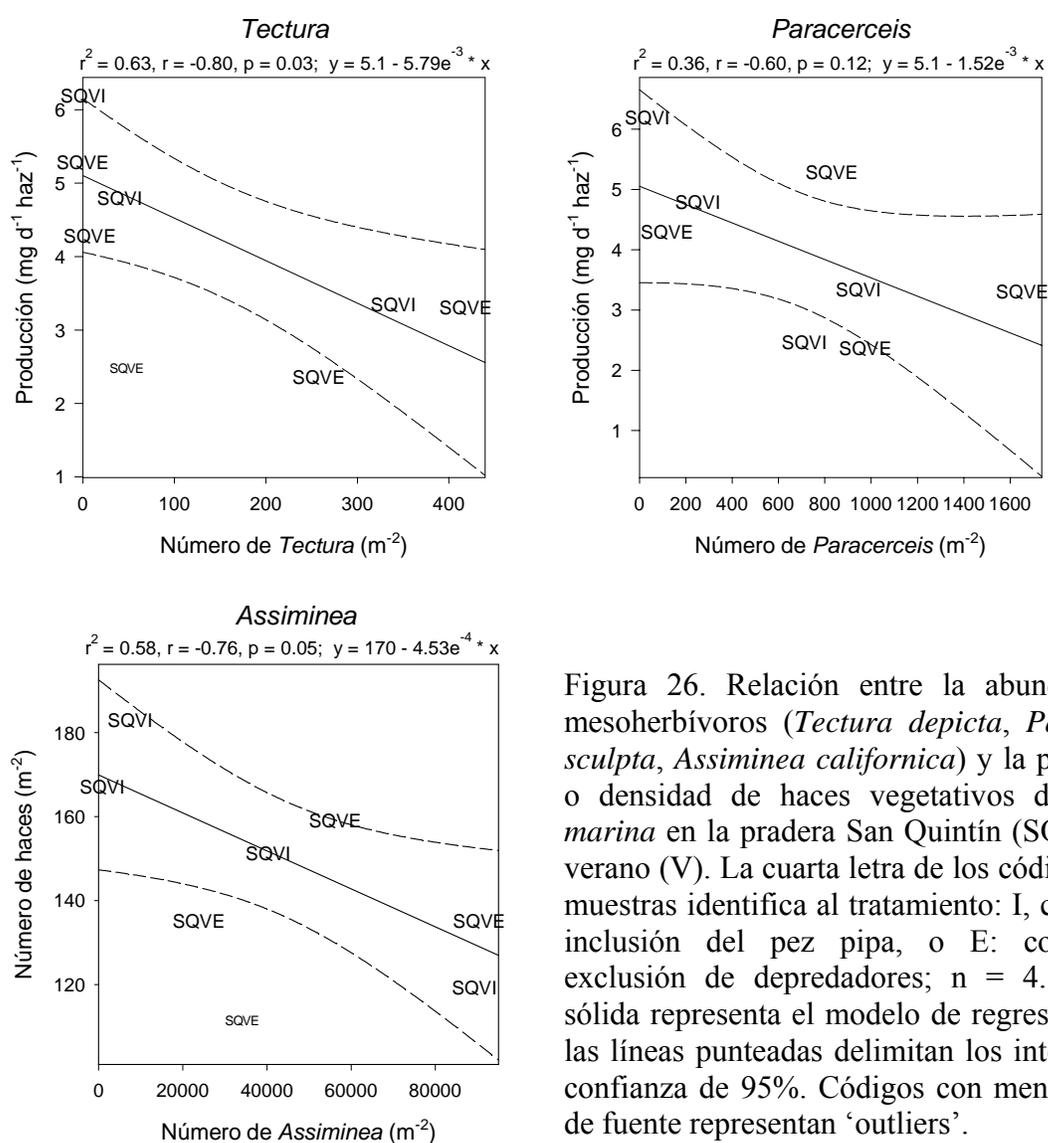


Figura 26. Relación entre la abundancia de mesoherbívoros (*Tectura depicta*, *Paracerceis sculpta*, *Assiminea californica*) y la producción o densidad de haces vegetativos de *Zostera marina* en la pradera San Quintín (SQ) durante verano (V). La cuarta letra de los códigos de las muestras identifica al tratamiento: I, corrales de inclusión del pez pipa, o E: corrales de exclusión de depredadores; n = 4. La línea sólida representa el modelo de regresión lineal; las líneas punteadas delimitan los intervalos de confianza de 95%. Códigos con menor tamaño de fuente representan 'outliers'.

En el extremo inferior del gradiente de productividad de algas (SQ) las asociaciones bentónicas animales y vegetales no respondieron globalmente a la inclusión de *S. leptorhynchus* (Fig. 21, nMDS de la vegetación no mostrado). Más aún, la variabilidad de la biomasa de epifitas no estuvo significativamente asociada en ningún caso a la abundancia de los mesoherbívoros en la pradera. En cambio *Z. marina* sí se relacionó a la densidad de algunas especies de mesoherbívoros.

En todos los casos los mesoherbívoros involucrados mostraron una relación inversa con el pasto marino, en concordancia con las predicciones del modelo para SQ. Incrementos de 0 a 400 ind. m⁻² de la lapita *Tectura depicta* y de alrededor de 1500 *P. sculpta* m⁻² se relacionaron con una reducción de ~40% del crecimiento de *Z. marina* (Fig. 26). Asimismo, diferencias de dos órdenes de magnitud de la abundancia del caracolito *Assiminea californica* se relacionaron inversamente con una disminución de ~15% de la densidad de haces vegetativos del pasto marino en el interior de los corrales SQ.

Mientras que durante el verano el pez pipa afectó negativamente la abundancia de los mesoherbívoros numéricamente dominantes en BY y BF (e.g, anfípodos, *Assiminea californica*, *Paracerceis sculpta*, *Mitrella* spp, Caridea), en invierno mesoherbívoros como *Platynereis bicanaliculata*, *Mitrella* spp y *Tectura depicta*, con frecuencia llegaron a ser significativamente más abundantes en el tratamiento de inclusión que en el de exclusión de depredadores (Fig. 22, Apéndice 7). Además, la importancia de los anfípodos fue mucho menor que en verano. En invierno los anfípodos alcanzaron menos de la mitad de la densidad estival, y el pez pipa redujo significativamente su abundancia sólo en BF (Figs. 23 y 27).

Estas diferencias estacionales en las asociaciones macrobentónicas sujetas a la inclusión del pez pipa repercutieron en la estructura de la vegetación (Tablas IX y X). En BY el poliqueto nereídeo *P. bicanaliculata* y los camarones carídeos alcanzaron en los corrales de inclusión del pez pipa una densidad promedio ~50% superior a la de los corrales de exclusión de depredadores. De forma similar, la densidad de *Mitrella* spp en I duplicó la de E (i.e., fue 100% superior).

El patrón de abundancia de estas especies fue consistente con una reducción significativa del 15% de la biomasa de epifitas en los corrales de inclusión (Fig. 27). *Platynereis bicanaliculata* alcanzó en estos corrales la densidad promedio más elevada del experimento y estuvo inversamente relacionado a la biomasa de epifitas (Fig. 27). La menor acumulación de epifitas en el tratamiento I no estuvo aparejada, sin embargo, a un aumento de ninguno de los descriptores de *Z. marina* (Fig. 22, Apéndices 10 y 11). Por el contrario, *Z. marina* presentó una producción mayor en los corrales de exclusión (Fig. 22 y 27).

Durante invierno los anfípodos y *Mitrella* spp ocurrieron en BY en densidades relativamente bajas y se correlacionaron positivamente con la densidad o biomasa de *Z. marina*, mientras que camarones carídeos estuvieron relacionados negativamente con el número de haces vegetativos del pasto marino (Figs. 27 - 29).

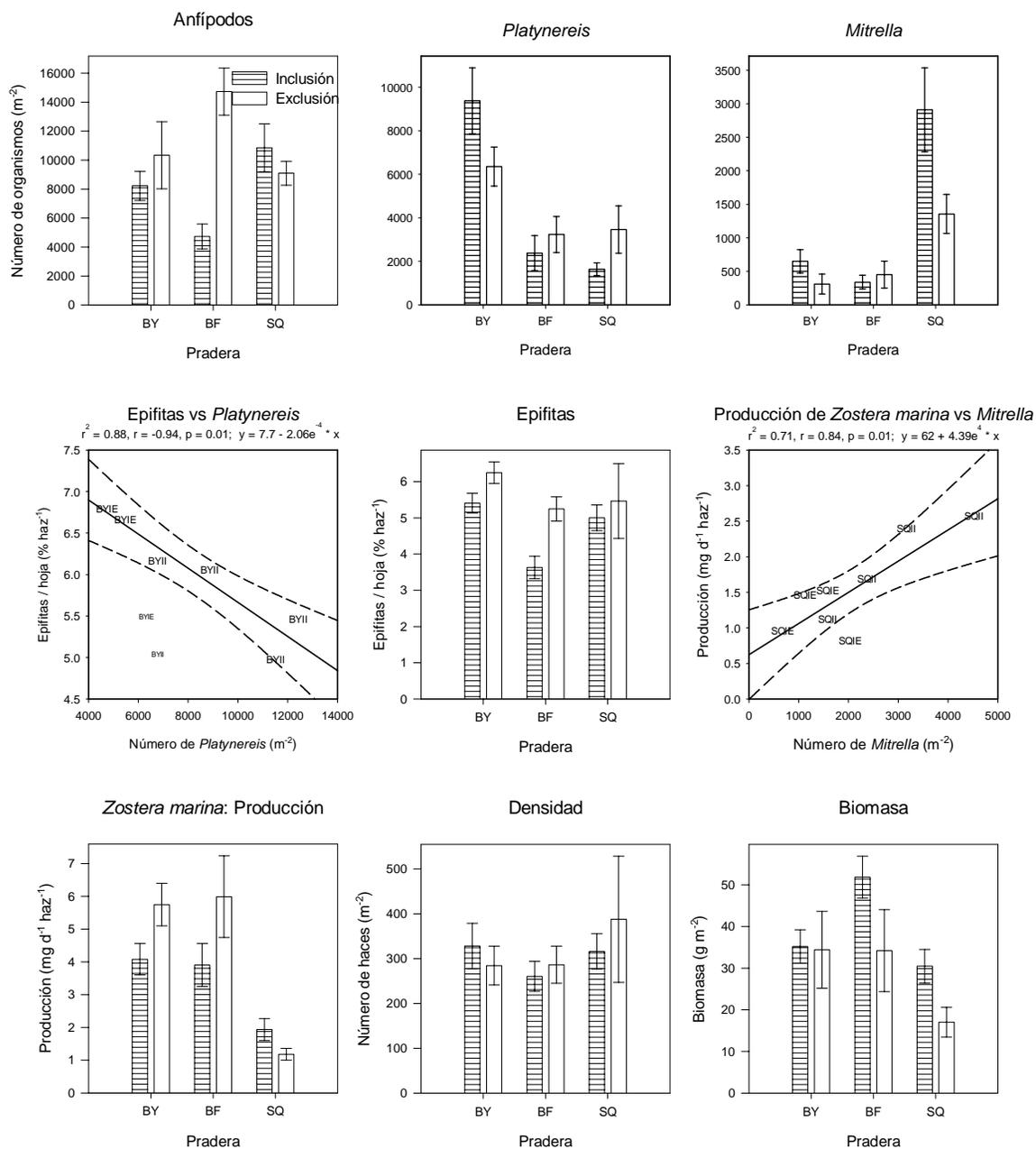


Figura 27. Patrones de abundancia de mesoherbívoros, biomasa de epifitas y producción, densidad y biomasa de *Zostera marina* dentro de los corrales de inclusión de peces pipa de bahía (I) y de exclusión de depredadores (E) en las praderas sumergidas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ), durante invierno 2002 (I). Los histogramas indican media ± 1 SE (n = 4); en las regresiones la línea sólida representa el modelo de regresión lineal; las líneas punteadas delimitan los intervalos de confianza de 95% y las muestras indicadas por códigos con menor tamaño de fuente representan ‘outliers’, desconsiderados en la construcción del modelo.

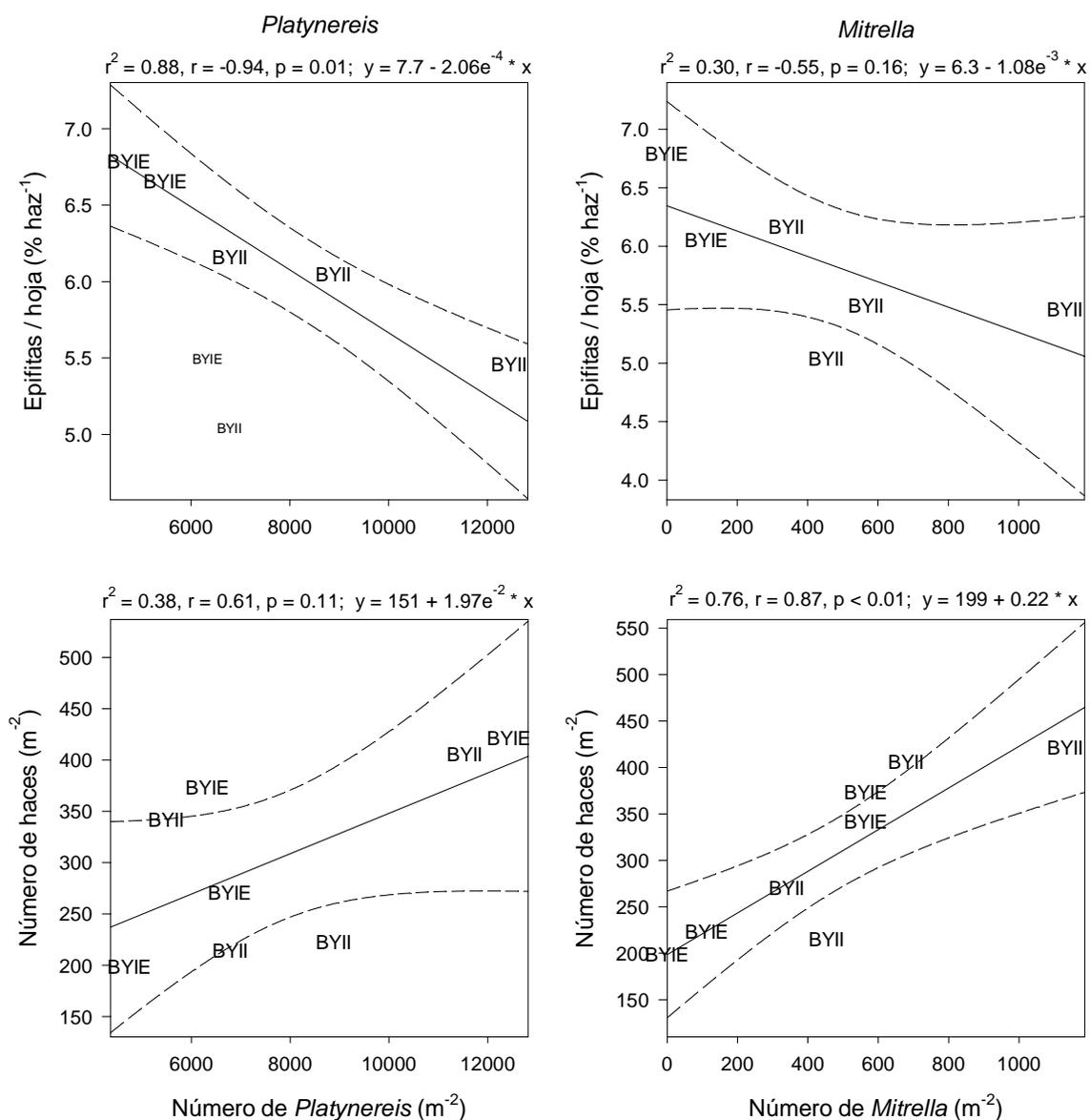


Figura 28. Relación entre la abundancia de mesoherbívoros (*Platynereis californica* y *Mitrella* spp) y la biomasa de epifitas y la densidad de haces vegetativos de *Zostera marina* en la pradera de la Base de la Y (BY) durante invierno (I). La cuarta letra de los códigos de las muestras identifica al tratamiento: I, corrales de inclusión del pez pipa, o E: corrales de exclusión de depredadores; n = 4. La línea sólida representa el modelo de regresión lineal; las líneas punteadas delimitan los intervalos de confianza de 95%. Códigos con menor tamaño de fuente representan 'outliers', desconsiderados en la construcción del modelo.

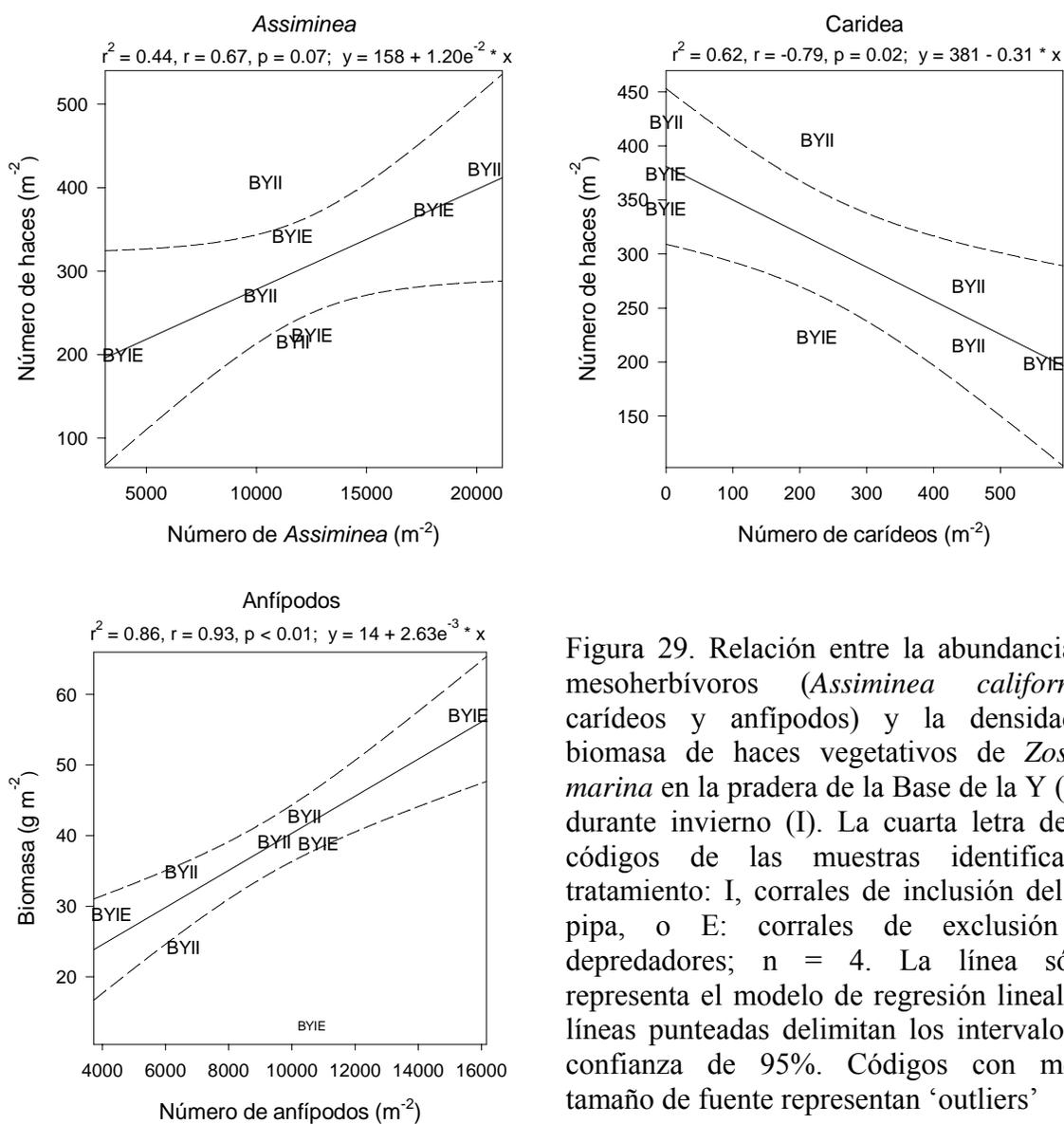


Figura 29. Relación entre la abundancia de mesoherbívoros (*Assimineae californica*, carídeos y anfípodos) y la densidad o biomasa de haces vegetativos de *Zostera marina* en la pradera de la Base de la Y (BY) durante invierno (I). La cuarta letra de los códigos de las muestras identifica al tratamiento: I, corrales de inclusión del pez pipa, o E: corrales de exclusión de depredadores; n = 4. La línea sólida representa el modelo de regresión lineal; las líneas punteadas delimitan los intervalos de confianza de 95%. Códigos con menor tamaño de fuente representan ‘outliers’

En BF no se observaron incrementos de densidad en los corrales de inclusión, como en BY. En comparación con BY, en BF *Platynereis bicanaliculata* y *Mitrella* spp alcanzaron densidades menores y no mostraron diferencias significativas entre los

tratamientos experimentales (Apéndice 7). En contraste, la densidad de anfípodos fue intensamente reducida por el pez pipa de bahía en BF (Figs. 22 y 27).

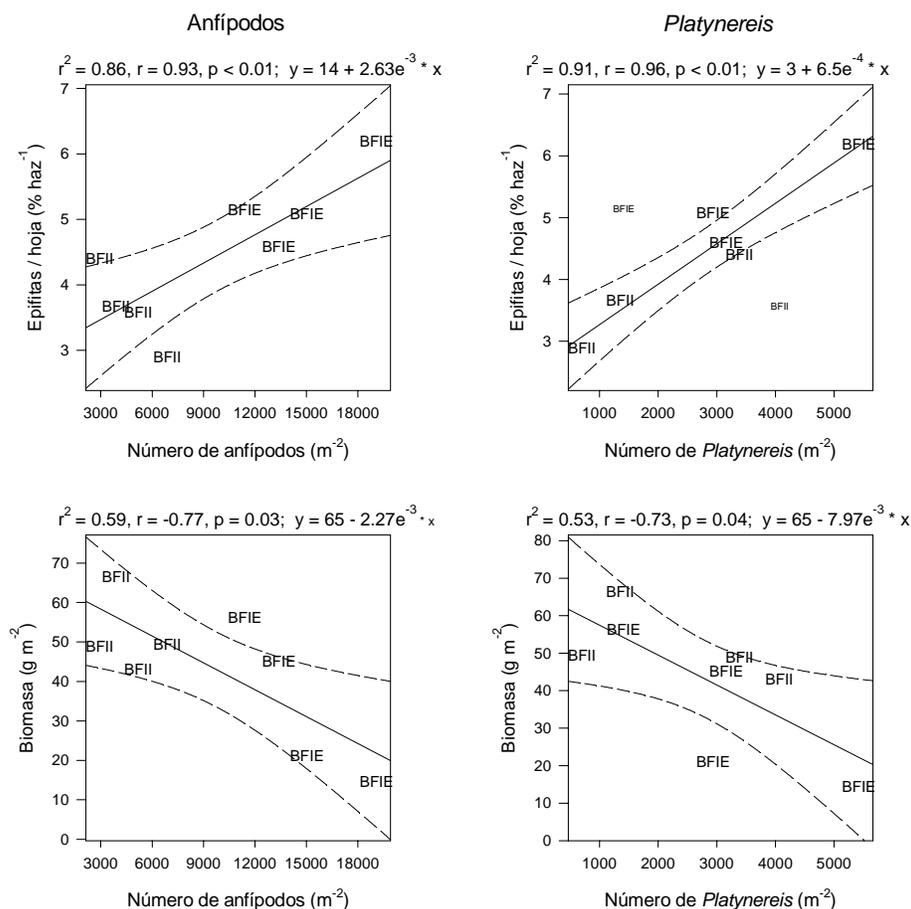


Figura 30. Relación entre la abundancia de mesoherbívoros (anfípodos y *Platynereis bicanaliculata*) y la biomasa de epifitas y hojas de *Zostera marina* en la pradera de Bahía Falsa (BF) durante invierno (I). La cuarta letra de los códigos de las muestras identifica al tratamiento: I, corrales de inclusión del pez pipa, o E: corrales de exclusión de depredadores; n = 4. La línea sólida representa el modelo de regresión lineal; las líneas punteadas delimitan los intervalos de confianza de 95%. Códigos con menor tamaño de fuente representan ‘outliers’.

En el tratamiento de exclusión de depredadores los anfípodos triplicaron su abundancia, pero esa diferencia no estuvo acompañada de una reducción proporcional de la

biomasa de epifitas. Al contrario, existió un aumento consistente del número de anfípodos con la biomasa de epifitas, en oposición a las predicciones del modelo propuesto (Fig. 30). *Platynereis bicanaliculata* presentó un comportamiento similar respecto a las epifitas, con la salvedad de que las densidades del poliqueto no fueron afectadas por el pez pipa.

La biomasa de *Z. marina* tuvo una relación inversa con la biomasa de epifitas, y por ende, con las densidades de los anfípodos y *P. bicanaliculata* (Figs. 27 y 30). Fue significativamente mayor en el tratamiento de inclusión del pez pipa (Fig. 27). En contraste, la producción del pasto marino durante el período experimental fue superior en el tratamiento de exclusión de depredadores, y estuvo positivamente correlacionada con la densidad de *A. californica* (Figs. 27 y 31).

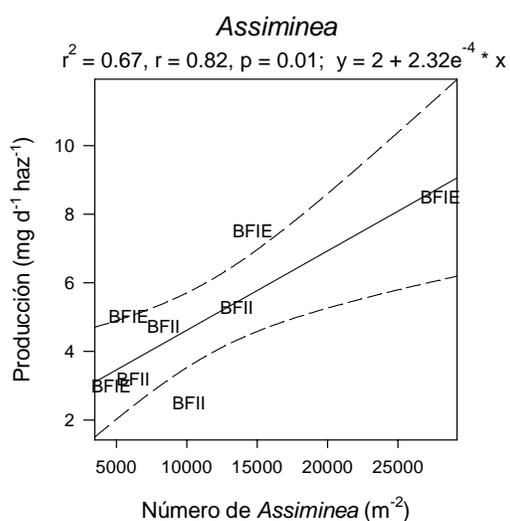


Figura 31. Relación entre la abundancia de *Assimineae californica* y la producción de *Zostera marina* en la pradera de Bahía Falsa (BF) durante invierno (I). La cuarta letra de los códigos de las muestras identifica al tratamiento: I, corrales de inclusión del pez pipa, o E: corrales de exclusión de depredadores; $n = 4$. La línea sólida representa el modelo de regresión lineal; las líneas punteadas delimitan los intervalos de confianza de 95%.

En SQ el pez pipa de bahía redujo la densidad de *P. bicanaliculata* a menos de la mitad de la densidad media en los corrales de exclusión de depredadores (Fig. 27). Sin

embargo, aún en estos corrales la densidad del poliqueto fue relativamente baja y estuvo positivamente asociada a la biomasa de epifitas e inversamente correlacionada con la biomasa de *Z. marina* (Fig. 32). En el tratamiento de inclusión la biomasa del pasto marino fue 80% mayor que en la exclusión del pez pipa (Fig. 27). Estas diferencias pudieron haber sido explicadas por la ocurrencia de más del triple de lapitas, *T. depicta*, y el doble de *Mitrella* spp, en I que en E (Apéndice 7). La lapita y *Mitrella* spp, tuvieron en invierno una relación positiva con el crecimiento de *Z. marina* (Figs. 27 y 32).

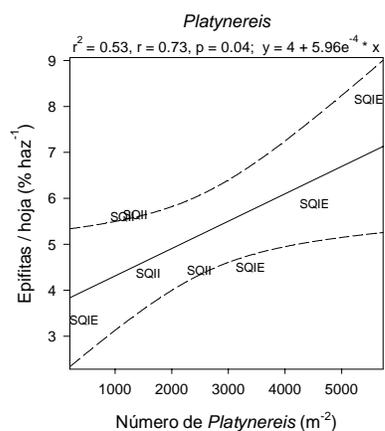
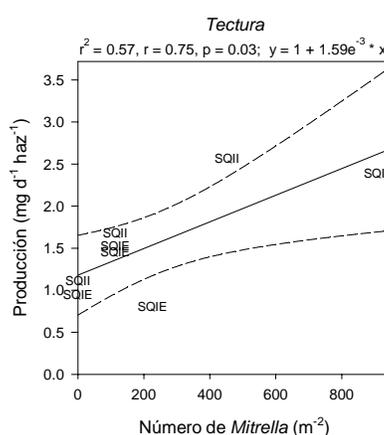
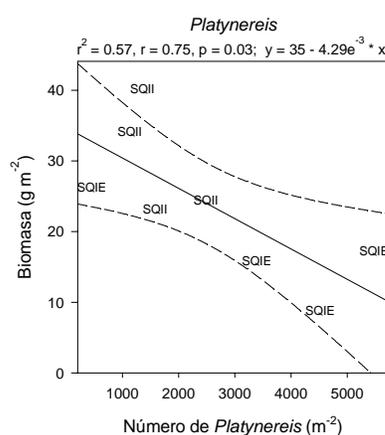


Figura 32. Relación entre la abundancia de mesoherbívoros (*Tectura depicta*, *Platynereis bicanaliculata*), la biomasa de epifitas y la producción o biomasa de haces vegetativos de *Zostera marina* en la pradera San Quintín (SQ) durante invierno (I). La cuarta letra de los códigos de las muestras identifica al tratamiento: I, corrales de inclusión del pez pipa, o E: corrales de exclusión de depredadores; $n = 4$. La línea sólida representa el modelo de regresión lineal; las líneas punteadas delimitan los intervalos de confianza de 95%.



Finalizando, si bien las predicciones del modelo de cascada trófica se cumplieron para las situaciones de mayor productividad en verano (BYV y BFV), la ocurrencia de la cascada trófica queda únicamente demostrada para la densidad de peces pipa utilizada en el experimento (40 peces m^{-2}). El impacto absoluto del pez pipa sobre la dinámica de las praderas de pastos marinos de Bahía San Quintín dependerá de la densidad que pueda llegar a alcanzar *S. leptorhynchus* en condiciones naturales. Para determinar si el efecto de cascada trófica es factible en situaciones reales estimé la variabilidad de la fuerza de interacción colectiva suponiendo una relación lineal con la densidad de peces pipa (Fig. 33).

Para la evaluación de la cascada trófica en Bahía San Quintín me centré específicamente en BY, donde presenté evidencias de que el resultado de la interacción entre la biomasa de epifitas y el ajuste de *Z. marina* depende casi exclusivamente de las abundancias relativas del pez pipa y la densidad de anfípodos (Figs. 22 y 23). Para estimar el número mínimo de peces pipa necesarios para determinar una disminución significativa del número de anfípodos y observar cascada trófica apliqué la ecuación de regresión que relaciona la producción de *Z. marina* con el número de anfípodos (Fig. 23), y estimé la densidad máxima de anfípodos (= 23672 anfípodos m^{-2}) para la que la producción del pasto marino se reduce significativamente ($\sim 3 \text{ mg d}^{-1} \text{ haz}^{-1}$, Fig. 23), en comparación con la media para la pradera en el tratamiento de exclusión. De la relación lineal de la Figura 33 se desprende que 22 peces pipa determinarían los 23672 anfípodos m^{-2} , teniendo en cuenta que la diferencia entre la densidad promedio de anfípodos en los corrales (I – E) fue

determinada por 40 peces pipa m^{-2} , que en un mes removieron 65% de los anfípodos (Fig. 33).

Concluyo entonces que aproximadamente 20 peces pipa m^{-2} determinarían una reducción de poco menos de 40% de anfípodos, un aumento similar de la biomasa de epifitas y una disminución de casi el 50% de la producción de *Z. marina* (Fig. 33). El patrón sería similar en BF durante el verano, con la diferencia que otros mesoherbívoros pudieran tener un papel importante en la dinámica de las praderas de pastos marinos. En contraste en SQ, y en general en invierno, la producción de *Z. marina* no está visiblemente relacionada a cambios en la densidad de *S. leptorhynchus* (Fig. 33).

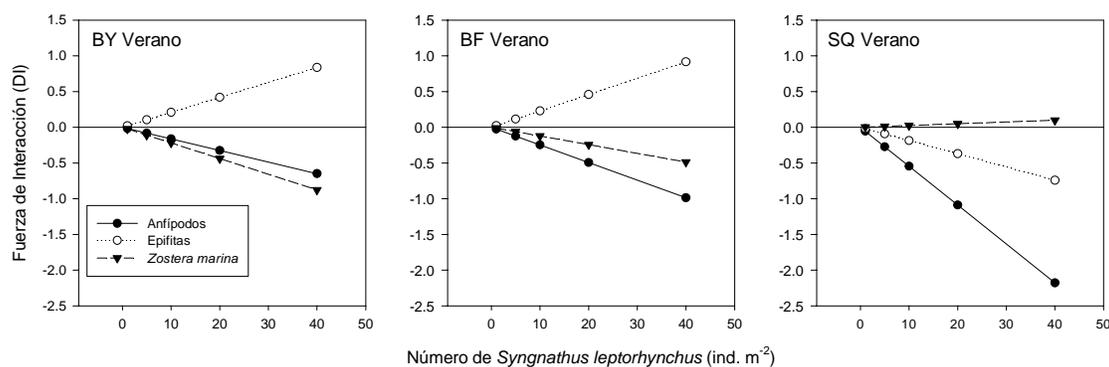


Figura 33. Variación del ‘impacto’ o fuerza de interacción combinada potencial de *Syngnathus leptorhynchus*, sobre la abundancia de anfípodos, la biomasa de epifitas y el crecimiento de *Z. marina*, en praderas sumergidas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ), en verano 2001 ($DI = (\ln(I / E)) * \text{no. de peces pipa}$).

La densidad promedio de peces pipa en BF en verano estimada con una red de patines fue de ~ 2 peces pipa m^{-2} (Tabla III), con capturas máximas de 3 peces m^{-2} . Sin embargo en las muestras bentónicas tomadas con el corral cilíndrico de 40 cm de diámetro

($n = 4$, ver Métodos), *S. leptorhynchus* alcanzó en BYV (S_2) un promedio de 14 ind. m^{-2} , con un máximo de 24 peces m^{-2} . Con este muestreador fueron cuantificadas densidades medias de 8 peces pipa m^{-2} en SQI (S_1), y de 2 peces pipa m^{-2} en BYV (S_1), BFV (S_1 y S_2), y BFI (S_1). Otras especies de peces depredadoras de anfípodos son también abundantes en praderas de pastos marinos de Bahía San Quintín (Tabla III, datos no mostrados), y en conjunto podrían aumentar aún más la presión de depredación sobre los mesoherbívoros. Teniendo en cuenta los patrones de abundancia por nivel trófico en el ambiente natural (Figura 5), y las altas densidades de pequeños peces en praderas de *Z. marina*, la ocurrencia de cascadas tróficas en las praderas de pastos marinos más productivas de Bahía San Quintín sería entonces factible.

DISCUSIÓN

La luz es una condición limitante para el desarrollo de praderas submareales de *Zostera marina* en Bahía San Quintín (Cabello-Pasini *et al.*, 2003; 2004). Recientemente una reducción del 34% de la cobertura de praderas sumergidas de *Z. marina* en la laguna (Ward *et al.*, 2003; 2004), fue atribuida a la disminución de la capacidad fotosintética de los pastos marinos por descargas inusuales de sedimento y nutrientes, y/o efectos de sombreado por macroalgas verdes oportunistas (Cabello-Pasini *et al.*, 2003; Ward *et al.*, 2003). En las praderas eutróficas muestreadas en este estudio, el coeficiente de atenuación de la luz en la columna de agua se aproximó a valores capaces de reducir la biomasa de *Z. marina* en experimentos de sombreado (e.g., Moore y Wetzel, 2000).

La reducción adicional de la disponibilidad de luz por epifitas en las hojas del pasto marino comprometería aún más el balance de C de *Z. marina*. Durante el verano, la atenuación de la luz incidente por la biomasa del complejo de epifitas en BF (= 1.3 mg DW cm⁻²) varió de 26 a 56%, al aplicar dos modelos de regresión para *Z. marina* (c. ref. Brush y Nixon, 2002). Valores similares de atenuación de luz por epifitas redujeron 49% la fotosíntesis en hojas del pasto marino en Monterey Bay (Drake *et al.*, 2003). Pero, a pesar de la limitación potencial de luz para *Z. marina* en las praderas eutróficas, ni el crecimiento del pasto marino ni la biomasa foliar tuvieron relación con $K(av, z)$, la cantidad de *Ulva* flotante, o la biomasa de epifitas en el ambiente natural (Apéndice 5).

En cierta medida, *Z. marina* puede adaptarse bioquímica y morfológicamente a condiciones desfavorables y atenuar la respuesta de los parámetros cuantificados (Greve y Krause-Jensen, 2005). La mayor longitud de las hojas y una menor densidad de haces en

BF durante verano (Tabla VI) podría indicar una respuesta compensatoria de la planta ante los bajos niveles de luz (ver referencias en Greve y Krause-Jensen, 2005). La densidad de haces vegetativos estuvo inversamente relacionada a la biomasa de epifitas ($r^2 = 0.2$; $p = 0.0350$), probablemente reflejando interacciones competitivas potenciales entre *Z. marina* y sus epifitas por la disponibilidad de luz.

El patrón de la distribución espacial de la biomasa subterránea de *Z. marina* sugiere también condiciones de estrés en las praderas eutróficas en verano (Tabla V, ver Bintz *et al.*, 2003). La biomasa de rizomas y raíces estuvo inversamente relacionada a las concentraciones de nutrientes inorgánicos totales y a la concentración de los nutrientes inorgánicos individuales asociados al primer componente del PCA (Figs. 6 y 8). Donde los eventos de surgencia tuvieron una menor influencia y la disponibilidad de luz no fue limitante, el pasto marino probablemente compensó la menor disponibilidad de nutrientes incrementando la superficie de raíces para maximizar su absorción (Figs. 7 y 10, Tabla V. Ver también Apéndice 12 y Lee y Dunton, 1999).

Sin desestimar la importancia de la concentración de nutrientes para el desarrollo de algas oportunistas y su relación con la disponibilidad de luz para *Z. marina* (controles base-arriba), inferencias acerca del resultado de las interacciones entre niveles tróficos (o grupos funcionales) a partir de los patrones de abundancia observados en el ambiente natural indican un fuerte control cima-abajo de las comunidades de pastos marinos en Bahía San Quintín. Es evidente un estricto control de la biomasa de epifitas por mesoherbívoros sobre un amplio intervalo de concentración de nutrientes en la columna de agua y regímenes de productividad (Figs. 5 y 34).

La biomasa de epifitas no fue determinada únicamente por la disponibilidad de nutrientes, y en general estuvo inversamente relacionada a la densidad de las poblaciones de mesoherbívoros (Fig. 34). Este patrón fue notable principalmente bajo condiciones eutróficas, y es entonces inconsistente con modelos deterministas base-arriba, que predicen la acumulación de epifitas oportunistas en las hojas de pastos marinos con el enriquecimiento de nutrientes (e.g., Duarte, 1995).

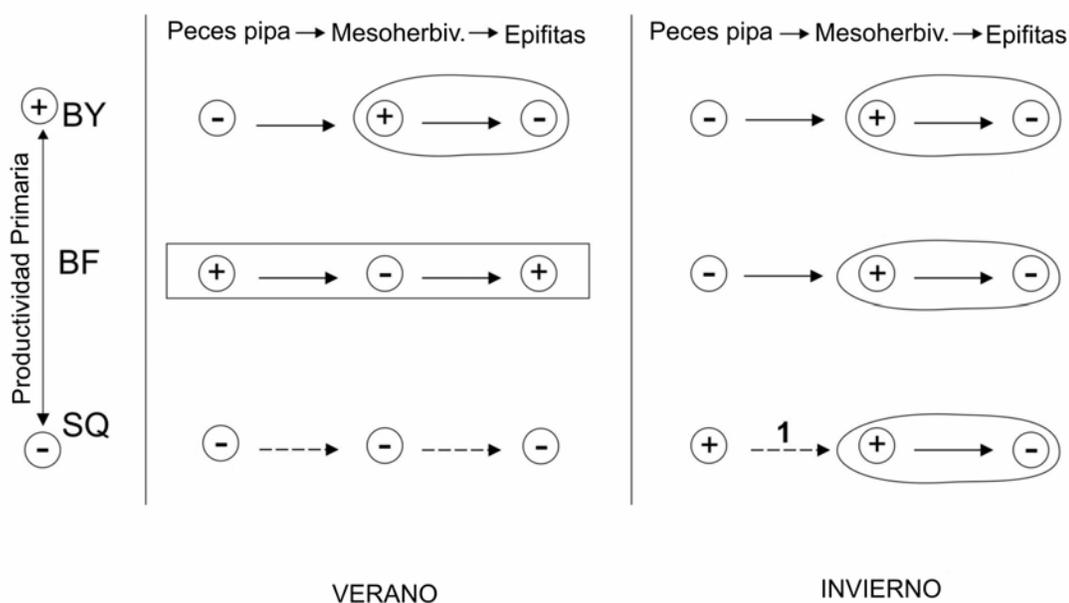


Figura 34. Diagrama de interacciones tróficas inferidas a partir de los patrones de abundancia (o biomasa) a lo largo de los tres niveles de la cadena trófica en las praderas de *Zostera marina* en la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ). Las flechas continuas indican interacciones tróficas negativas fuertes, mientras que las flechas punteadas indican interacciones débiles. Los signos (+) ó (-) indican alta o baja abundancia, respectivamente. El enmarcado rectangular de la alternancia de altas y bajas abundancias (biomasa) entre niveles tróficos sucesivos, indica consistencia con el modelo de cascada trófica; los óvalos resaltan un fuerte control de los mesoherbívoros sobre la biomasa de epifitas. (1): mesoherbívoros con talla de refugio contra peces pipa juveniles.

Mientras que varios estudios de campo reportaron relaciones positivas entre la concentración de nutrientes y la biomasa de epifitas (referencias en Duarte, 1995), no observé tal tendencia. La biomasa de epifitas en la superficie de las hojas de los pastos fue significativamente mayor en la pradera BF durante el verano, pero baja en BY donde la concentración de nutrientes fue máxima (Figs. 7 y 34). Manipulaciones simultáneas de la concentración de nutrientes y la abundancia de mesoherbívoros han demostrado reiteradamente que la biomasa de epifitas no es determinada por la disponibilidad de nutrientes, sino gobernada por la densidad poblacional de mesoherbívoros, como anfípodos, isópodos y gasterópodos (e.g.: Heck *et al.*, 2000; Hughes *et al.*, 2004y referencias allí; Hays, 2005).

Los anfípodos son reconocidos pastoreadores de algas, capaces de modificar fuertemente la estructura de las asociaciones de epifitas en las hojas de *Z. marina* (Duffy y Harvilicz, 2001), y pudieron haber controlado la biomasa de epifitas en BYV a pesar de la elevada disponibilidad de nutrientes en la columna de agua (Fig. 9). Los isópodos y poliquetos de los géneros *Erichsonella* y *Platynereis*, respectivamente, son también importantes consumidores de epifitas (Gambi *et al.*, 2000; Duffy *et al.*, 2001). En este estudio los anfípodos dominaron numéricamente las asociaciones de invertebrados en BY y BF, y conjuntamente con *E. crenulata* y *P. bicanaliculata*, entre otros mesoherbívoros, consumieron preferentemente algas oportunistas (epifitas y *Ulva expansa*), al menos en las praderas más productivas (resultados de isótopos estables).

El impacto de las poblaciones de los mesoherbívoros sobre las asociaciones vegetales en las condiciones experimentales fue altamente significativo (Tabla XI), y en

verano estuvo fuertemente asociado a la presencia de *Syngnathus leptorhynchus*. El pez pipa promovió la acumulación de epifitas en los corrales de inclusión, presumiblemente a partir de una fuerte reducción de las poblaciones de mesoherbívoros en general, y en particular de anfípodos. En la exclusión del pez pipa los anfípodos alcanzaron durante el verano densidades medias > 30 mil anfípodos m^{-2} en BY y BF y explicarían mayormente la reducción de $\sim 60\%$ de la biomasa final de epifitas con respecto a los corrales I (Fig. 24).

Los anfípodos se caracterizan por tener fuerzas de interacción per capita bajas pero con impactos colectivos desproporcionados a su biomasa cuando alcanzan densidades muy elevadas (Duffy y Hay, 2000; Duffy *et al.*, 2001; Sala y Graham, 2002). Suponiendo que el pez pipa no tuvo efectos directos sobre la vegetación, y que la disminución de la biomasa de epifitas en los corrales de exclusión se explica únicamente por un intenso pastoreo de los anfípodos liberados de la presión de depredación del pez pipa, en BYV, donde los anfípodos fueron los únicos que respondieron negativamente al tratamiento de inclusión del pez pipa, aproximadamente 15 mil individuos removerían en un mes $\sim 80\%$ de la biomasa de epifitas de las hojas de *Z. marina* (i.e., $321329 - 16802 = 15330$ anfípodos m^{-2} , asociados al índice de fuerza de interacción colectivo $DI = 0.84$; ver Fig. 24 y Apéndices 7 y 8).

Las suposiciones se sustentan en los hábitos alimentarios del pez pipa de bahía (Figs. 19 y 20) y de los Syngnathidae en general (e.g., Ryer y Orth, 1987; Ryer, 1988; Huh y Kwak, 1997; Teixeira y Musick, 2001; Kwak *et al.*, 2004), el efecto significativo de las poblaciones de mesoherbívoros en la estructura de la vegetación de los corrales (Tabla XI), y las fuertes relación negativa entre la abundancia de mesoherbívoros y la biomasa de epifitas en BY y BF durante verano (Figs. 23-25). La intensidad y ubicuidad del

antagonismo reflejado en las correlaciones entre la abundancia de mesoherbívoros y la biomasa de epifitas no demuestran la causalidad de la interacción, pero conjuntamente con los datos de isótopos estables son consistentes con el modelo que predice un fuerte control cima-abajo en praderas de pastos marinos templadas, fertilizadas por nutrientes inorgánicos.

Las especies de anfípodos involucradas en el impacto fueron probablemente el detritívoro *Erichtonius brasiliensis*, que vive en tubos adheridos a *Zostera marina* o partículas depositadas sobre el sedimento, y el herbívoro *Hyale nigra*, que tiene muy poco contacto con el sedimento y está fuertemente asociado a las hojas del pasto marino (Barnard, 1964). Sólo estas dos especies comprenden ~80% del total de anfípodos en praderas de *Zostera marina* de Bahía San Quintín (Barnard, 1964).

El control de la biomasa de epifitas por invertebrados pastoreadores resulta en efectos positivos ampliamente reconocidos sobre los pastos marinos. Los mesoherbívoros indirectamente promueven el crecimiento de las plantas al reducir la biomasa de epifitas en sus hojas donde, alternativamente, una elevada disponibilidad de nutrientes favorecería a algas competitivamente superiores sobre los pastos marinos (e.g. revisiones de Williams y Heck, 2001; Hughes *et al.*, 2004; Valentine y Duffy, 2006). Sin embargo, patrones de la distribución de abundancias o biomásas por nivel trófico o grupo funcional en las praderas de bahía San Quintín más afectadas por surgencias costeras sugieren que pequeños peces podrían controlar la abundancia de mesoherbívoros y potencialmente afectar el desenlace de la interacción competitiva entre epifitas y pastos marinos a través de una cascada trófica (Figs. 5 y 34).

Las cascadas tróficas son consideradas improbables en praderas de pastos marinos porque varias propiedades inherentes a estos sistemas evitan su ocurrencia (Duffy, 2006; Valentine y Duffy, 2006). La elevada complejidad estructural del hábitat, la alta omnivoría, la auto-regulación de grupos funcionales o niveles tróficos, la resistencia a la transmisión de efectos cima-abajo por palatabilidad negativa o el incremento de la eficiencia en la utilización de los recursos por la alta biodiversidad asociada a pastos marinos, la diversidad genética y la dinámica de las poblaciones estructuradas por tamaño, pueden tener un efecto estabilizador para los pastos marinos (i.e., mayor persistencia y estabilidad de la comunidad) debilitando entonces a las cascadas tróficas (Duffy, 2006).

Aunque anteriormente no fueron documentadas cascadas tróficas en praderas de pastos marinos, fue recientemente sugerido que la relativamente baja diversidad de praderas de pastos marinos templadas, con un menor potencial para la compensación entre especies que praderas tropicales, las haría susceptibles a la dinámica de cascadas tróficas en la presencia de depredadores clave (Duffy, 2006; Valentine y Duffy, 2006). Cascadas tróficas desestabilizadoras comparables involucrando interacciones fuertes entre pequeños peces depredadores, invertebrados pastoreadores, y plantas enraizadas y epifitas son evidentes en lagos vegetados someros (Jones y Sayer, 2003).

Los niveles de abundancia total de mesoherbívoros y de biomasa de epifitas en BF durante el verano, fueron consistentes con las predicciones de un modelo desestabilizador de cascada trófica cuando los pequeños peces fueron numerosos (de los que ~80% fueron peces pipa de bahía, *Syngnathus leptorhynchus*), la complejidad del hábitat fue relativamente baja (i.e., biomasa total del dosel de *Zostera* + *Ulva*), y la disponibilidad de

nutrientes fue alta (Figs. 5 y 34). La alternancia de abundancias bajas y altas de los niveles tróficos sucesivos de BF durante invierno, y BY en ambos períodos, sugiere adicionalmente que los procesos que regulan la abundancia del pez pipa afectan en última instancia la salud de las praderas de *Z. marina* (Figs. 5 y 34).

Los pastos marinos confieren un hábitat complejo que reduce la efectividad de la depredación de muchos consumidores (revisión de Heck y Orth, 2006), pero puede no afectar la tasa de forrajeo de peces Syngnathidae (James y Heck, 1994). Esto es porque caballitos de mar y peces pipa parecen ajustar sus tácticas de forrajeo en respuesta a los cambios en la complejidad estructural del hábitat (Ryer, 1988; James y Heck, 1994). Los Syngnathidae son depredadores de mesoherbívoros particularmente eficientes (Ryer y Orth, 1987), y el pez pipa de bahía no es una excepción.

Aproximadamente 40 *S. leptorhynchus* m⁻² ejercieron una intensa presión de depredación sobre los mesoherbívoros. Los efectos per capita negativos del pez pipa se restringieron casi exclusivamente al verano, en coincidencia con una intensa abundancia de juveniles de anfípodos. Análisis del contenido estomacal de los peces pipa de bahía indican que los anfípodos constituyen la presa más importante para juveniles y adultos de la especie, aunque análisis isotópicos estables sugirieron que camarones carideos u otros invertebrados omnívoros de idéntica firma isotópica son más importantes para su desarrollo (Fig. 18). Independientemente de la fuente de materia orgánica más importante para el pez, o de la frecuencia de consumo de las presas, los resultados de los experimentos de inclusión muestran que la interacción entre el pez pipa de bahía y los anfípodos afecta

significativamente la dinámica de las praderas de *Z. marina* en Bahía San Quintín con consecuencias importantes para su conservación (Figs. 22 y 33).

Estimaciones de la densidad de *S. leptorhynchus* indican que el pez pipa de bahía alcanza en verano densidades medias de hasta 14 ind. m⁻² y máximas de 24 ind. m⁻². A partir de la manipulación de la densidad del pez mostré que en densidades similares *S. leptorhynchus* podría desencadenar efectos de cascada trófica y comprometer la salud de de pastos marinos en praderas eutróficas. Alrededor de 20 peces pipa m⁻² ejercerían una intensa presión de depredación sobre las poblaciones de anfípodos, promoverían la acumulación de epifitas en las hojas de *Z. marina*, y reducirían en aproximadamente 50% la producción del pasto marino en BY y en BF (Fig. 33).

Las praderas eutróficas, en invierno, y SQ, a lo largo del año, no sufrieron efectos de cascada trófica por varios motivos aparentes. Por un lado, la factibilidad de las cascadas tróficas está condicionada a la co-ocurrencia de interacciones fuertes en dos niveles sucesivos de la cadena trófica (Bascompte *et al.*, 2005). Durante invierno la densidad de mesoherbívoros, y en particular de anfípodos, fue significativamente menor a la de las praderas eutróficas en verano, y entonces la fuerza de interacción colectiva de los anfípodos sobre la biomasa de epifitas más débil. En los corrales de exclusión de depredadores epibentónicos la densidad promedio de anfípodos de las praderas eutróficas en invierno sólo alcanzó ~40% de la abundancia media de verano. Estas diferencias de densidad probablemente desencadenaron diferencias sustanciales en el impacto de los anfípodos sobre la biomasa de epifitas e, indirectamente, la producción de *Z. marina*, ya que el

impacto, o efecto colectivo, de una especie puede ser cuantitativa- y cualitativamente diferente cuando varía en abundancia (Berlow, 1999).

En invierno varias especies de mesoherbívoros respondieron positivamente, o presentaron una variabilidad muy acentuada, a la inclusión del pez pipa (Fig. 22). Interacciones caracterizadas por una alta variabilidad usualmente son desconsideradas porque en promedio suelen tener un efecto indistinguible de cero, pero pueden tener efectos indirectos importantes en la dinámica de un sistema (Berlow, 1999). Cuando la asociación de invertebrados fue dominada por anfípodos (verano), los efectos de depredación fueron fuertes, al igual que los efectos indirectos sobre la vegetación aparentemente desencadenados por la remoción de una fracción importante de presas, y oscurecieron la ocurrencia de interacciones complejas con otros mesoherbívoros. Pero, cuando el efecto colectivo de los anfípodos fue menos marcado, otras especies de invertebrados probablemente afectaron el resultado de las interacciones.

En invierno, la interacción tri-trófica entre el pez pipa-anfípodos-epifitas fue sensible a la presencia de especies de mesoherbívoros no afectadas directamente por *S. leptorhynchus*, y entonces la dinámica del sistema no fue predecible por el modelo de cascada trófica simple. La alternancia de especies potencialmente controladores de la biomasa de epifitas resalta el valor complementario, estacional o espacial, de taxa a primera vista redundantes, como *P. bicanaliculata*, *Mitrella* spp, *A. californica*, *P. sculpta*, y los anfípodos. La complementación de la fenología de mesoherbívoros resultó aparentemente en una presión de pastoreo colectivo constante y relativamente fuerte sobre las epifitas, independientemente de la presencia o ausencia del pez pipa (ver Duffy *et al.*, 2001).

La pradera SQ se distingue de las dos restantes porque algas oportunistas están probablemente limitadas por nutrientes. *Ulva* y otras macroalgas efímeras estuvieron prácticamente ausentes durante ambos períodos de muestreo en el ambiente natural (Tabla V), y la biomasa de epifitas fue relativamente baja a pesar de que la abundancia de mesoherbívoros > 3 mm estimada fue la más baja de todo el estudio (Tabla IV). Congruentemente con la escasez de algas efímeras, la contribución de *Z. marina* a la trama trófica de SQ fue proporcionalmente más importante que en las praderas eutróficas (Fig. 15).

Durante verano, la asociación de invertebrados epibentónicos > 3 mm estuvo dominada por *Tectura depicta*, una lapita que se alimenta de la epidermis de la hoja de *Z. marina* (Zimmerman *et al.*, 1996; 2001). La lapita puede impactar dramáticamente la producción y biomasa del pasto marino, aún bajo un ambiente de luz favorable (Zimmerman *et al.* 2001). Una densidad aproximada de 200 lapitas m^{-2} determinarían aproximadamente una reducción de $\sim 50\%$ del crecimiento de *Z. marina*, respecto de praderas sin la lapita (Fig. 11). En contraste con praderas eutróficas donde la complementación de nichos entre mesoherbívoros beneficiaría al pasto marino, parece ser que el desarrollo de *Z. marina* en praderas de baja productividad depende de la identidad de las especies epifaunales.

La abundancia de una especie, como *T. depicta*, puede impactar fuertemente en las propiedades de un ecosistema, no explicadas por la abundancia total de mesoherbívoros en SQ. Esta fuerte relación antagonista entre el crecimiento de *Z. marina* y la abundancia de *T. depicta* fue sorprendente, pero consistente con las predicciones de la importancia creciente

del consumo directo de tejidos de la macrófita cuando la baja disponibilidad de nutrientes limita el desarrollo de algas (Hay *et al.*, 2004; Valentine y Duffy, 2006).

En los experimentos de campo de verano, el efecto global del pez pipa de bahía sobre la estructura de la vegetación y los invertebrados asociados fue débil, pero la hipótesis de que los mesoherbívoros pueden afectar negativamente a los pastos marinos en praderas con baja producción de algas fue sustentada por correlaciones negativas significativas entre *Z. marina* y *T. depicta*, el isópodo *Paracerceis sculpta* y el caracolito *Assiminea californica* (Fig. 26). Estas especies tendrían la capacidad de alimentarse de detritos o tejidos vivos de pastos marinos cuando la producción de algas es baja. Esto es consistente con los análisis de isótopos estables, que indicaron un cambio de dieta de los isópodos entre las praderas.

Paracerceis sculpta consume casi exclusivamente *Ulva expansa* cuando está disponible. La contribución mínima de *U. expansa* fue de 72 y 84% en BY y BF, respectivamente. Donde *U. expansa* u otras macroalgas típicamente oportunistas no ocurrieron (SQ), *P. sculpta* se alimentó al menos en un 46% de *Zostera marina*, o sus detritos. En consecuencia, en una trama trófica sustentada en el consumo de tejidos o detritos de pastos marinos, los mecanismos de retroalimentación positiva basados en el consumo de algas epifitas perderían importancia, y el modelo aplicado a las praderas eutróficas en verano no sería apropiado en SQ.

Las algas bentónicas (e.g., epifitas, macroalgas) tienen un papel primordial como fuente de materia orgánica para los consumidores en las praderas de pastos marinos eutróficas. Micro- y macroalgas tienen elevadas tasas de producción primaria por unidad de

biomasa, y usualmente mayor valor nutricional (i.e., alta proporción de N y bajos contenidos de carbohidratos estructurales) en comparación con pastos marinos (Valiela, 1995). Praderas de *Z. marina* subsidiadas a través de eventos de surgencia por el aporte de materia orgánica lábil y nitrato están asociadas a incrementos de la productividad de algas bentónicas (e.g., *Ulva*, algas epifitas), tasas de depredación más intensas y una mayor transferencia de energía hacia arriba de la trama trófica.

Interacciones positivas similares entre procesos cima-abajo y base-arriba fueron descritos para comunidades del intermareal rocoso, donde importantes diferencias espaciales en la estructura y dinámica de las comunidades son definidas por la variabilidad de subsidios oceanográficos (Menge *et al.*, 1997; 1999; 2002; 2003; 2004; Navarrete *et al.*, 2005). Análogamente, la estructura trófica de la pradera en el límite inferior del gradiente de productividad (i.e., menos afectadas por surgencias costeras) podría ser explicada por controles de depredación más débiles ligados a procesos base-arriba atenuados, y a una transferencia de energía sustentada considerablemente en el reciclaje de materia orgánica de pastos marinos.

CONCLUSIÓN

La producción de praderas de pastos marinos en Bahía San Quintín es fuertemente controlada por consumidores en la trama trófica, y mediada por procesos oceanográficos que afectan la productividad del sistema. Praderas de *Z. marina* subsidiadas por eventos de surgencia mediante el influjo de materia orgánica lábil y nitrato están asociadas a incrementos de la productividad de algas oportunistas, tasas de depredación más intensas y una mayor transferencia de energía hacia arriba de la trama trófica.

En praderas de pastos marinos más aisladas de la fuente de fertilización, *Z. marina* contribuye significativamente a la nutrición de invertebrados y especies de peces pequeños de desplazamiento limitado. Sin embargo, especies de importancia comercial y recreativa como las cabrillas *Paralabrax* spp, el pez escorpión manchado *Scorpaena guttata* y el clínido *Heterostichus rostratus*, capaces de recorrer varios km por día (Valle *et al.*, 1999; Lowe *et al.*, 2003), se alimentan principalmente en praderas eutróficas sustentadas en la transferencia de energía de algas bentónicas (e.g., *Ulva* spp, algas epifitas).

Los resultados de este trabajo confirman la importancia de mecanismos de retroalimentación positiva entre mesoherbívoros y *Zostera marina* en sistemas eutróficos. Básicamente los invertebrados estimulan el crecimiento del pasto marino al reducir la biomasa de epifitas, en tanto que la complejidad estructural ofrecida por las praderas de macrófitas atenúa la presión de depredación sobre la epifauna. Sin embargo, pequeños peces depredadores estrechamente adaptados a alimentarse entre el enmarañado de hojas de pastos marinos pueden reducir la abundancia de mesoherbívoros y potencialmente afectar

el resultado de las interacciones competitivas entre las epifitas y *Z. marina* a través de una cascada trófica desestabilizadora.

Las cascadas tróficas tendientes a afectar negativamente al pasto marino son usualmente atenuadas por mecanismos funcionales del ecosistema, derivados en parte de la diversidad taxonómica y fenológica de los mesoherbívoros, y genética de *Z. marina* (Hughes y Stachowicz, 2004), y de las adaptaciones fisiológicas de la planta a condiciones de luz limitante. En conjunto estos mecanismos confieren a los pastos marinos la habilidad de resistir perturbaciones sin sufrir cambios marcados en su estructura, o de recuperarse rápidamente.

Sin embargo, la alternancia de patrones de abundancia (biomasa o productividad) entre niveles tróficos sucesivos, desde los pequeños peces depredadores, los mesoherbívoros, y los pastos marinos y sus epifitas en sistemas eutróficos, sugiere que cascadas tróficas podrían gobernar su dinámica. Evidencias experimentales del control del pez pipa de bahía en densidades naturales sobre la producción y biomasa de *Z. marina* deben alertar sobre la susceptibilidad del sistema a la alteración de componentes de la trama trófica.

El impacto colectivo de depredadores abundantes adaptados a forrajear eficientemente en el enmarañado de hojas de *Z. marina* podría desencadenar en condiciones naturales la alternancia de un estado de agua clara dominado por vegetación bentónica de crecimiento lento (i.e., *Z. marina*) a un estado de agua turbia dominado por fitoplancton y macroalgas. Impactos que afecten el número efectivo de niveles tróficos (e.g., sobrepesca), aunados a la extinción de grandes herbívoros como la tortuga verde (*Chelonia mydas*) y

otras especies clave, disminuyen la resiliencia y persistencia de las praderas de pastos marinos tornándolas más vulnerables frente a efectos directos e indirectos derivados del deterioro de la calidad de agua y la destrucción del hábitat.

En ecosistemas dominados por praderas de pastos marinos donde la productividad de algas está constreñida por procesos base-arriba, interacciones tróficas indirectas derivadas del pastoreo de epifitas serían menos importantes para el funcionamiento del ecosistema. Procesos cima-abajo, sin embargo, pueden controlar la productividad del pasto marino ya que el consumo directo de tejidos de las macrófitas por mesoherbívoros es importante. Algunas especies de mesoherbívoros son capaces de alternar entre una dieta basada en micro- o macroalgas bentónicas en sistemas eutróficos, a nutrirse de tejidos vivos o detritos de *Z. marina* cuando los recursos preferidos escasean. Otras especies poseen dietas especializadas en el pasto marino. Ambos grupos de especies tienen el potencial de infligir severos daños en praderas relativamente oligotróficas cuando alcanzan densidades altas.

REFERENCIAS

- Aguilar-Rosas, R., M. López-Carrillo y L.E. Aguilar-Rosas. 2005. Macroalgas marinas de la Bahía de San Quintín, Baja California, México. *Polibotánica* 19: 19-38 p.
- Aguirre-Muñoz, A., R.W. Buddemeier, V.F. Camacho-Ibar, J.D. Carriquiry, S.E. Ibarra-Obando, B.W. Massey, S.V. Smith y F. Wulff. 2001. Sustainability of coastal resource use in San Quintin, Mexico. *Ambio* 30(3): 142-149 p.
- Alvarez, F., A.J. Sánchez y L.A. Soto. 1996. Efficiency of two samplers of epibenthic macrofauna in a tropical seagrass meadow. *Rev. Invest. Mar.* 17(1): 17-27 p.
- Alvarez-Borrego, S. 2004. Nutrient and phytoplankton dynamics in a coastal lagoon strongly affected by coastal upwelling. *Cienc. Mar.* 30(1A): 1-19 p.
- Anderson, M.J. 2001a. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol.* 26(1): 32-46 p.
- Anderson, M.J. 2001b. Permutation tests for univariate or multivariate analysis of variance and regression. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58: 629-636 p.
- Anderson, M.J. 2004. PERMDISP: A FORTRAN computer program for permutational analysis of multivariate dispersions (for any two-factor ANOVA design) using permutation tests. Department of Statistics, University of Auckland. Auckland, New Zealand
- Anderson, M.J. 2005. PERMANOVA: A FORTRAN computer program for permutational multivariate analysis of variance. Department of Statistics, University of Auckland. Versión 1.6. Auckland, New Zealand
- Atkinson, M.J. y S.V. Smith. 1983. C:N:P ratios of benthic marine plants. *Limnol. Oceanogr.* 28(3): 568-574 p.
- Attrill, M.J., J.A. Strong y A.A. Rowden. 2000. Are macroinvertebrate communities influenced by seagrass structural complexity? *Ecography* 23(1): 114-121 p.
- Bakun, A. y C.S. Nelson. 1977. Climatology of upwelling related processes off Baja California. *CalCOFI Reports* 19: 107-127 p.
- Barnard, J.L. 1962. Benthic marine exploration of Bahía de San Quintín, Baja California, 1960-61, *General. Pac. Nat.* 3(6): 251-274 p.
- Barnard, J.L. 1964. Marine amphipoda of Bahía de San Quintín, Baja California. *Pac. Nat.* 4(3): 58-77 p.

- Barnard, J.L. 1970. Benthic ecology of Bahia San Quintin, Baja California. Smithsonian Contributions to Zoology. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. 30 pp.
- Bascompte, J., C.J. Melian y E. Sala. 2005. Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 102(15): 5443-5447 p.
- Beck, M.W., K.L. Heck, Jr., K.W. Able, D.L. Childers, D.B. Eggleston, B.M. Gillanders, B. Halpern, C.G. Hays, K. Hoshino, T.J. Minello, R.J. Orth, P.F. Sheridan y M.P. Weinstein. 2001. The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *BioScience* 51(8): 633-641 p.
- Beer, S., A. Shomer-Ilan y Y. Waisel. 1980. Carbon metabolism in seagrasses. II. Patterns of photosynthetic CO₂ incorporation. *J. Exp. Bot.* 31(123): 1019-1026 p.
- Benstead, J.P., J.G. March, B. Fry, K.C. Ewel y C.M. Pringle. 2006. Testing IsoSource: Stable isotope analysis of a tropical fishery with diverse organic matter sources. *Ecology* 87(2): 326-333 p.
- Berlow, E.L. 1999. Strong effects of weak interactions in ecological communities. *Nature* 398(6725): 330-334 p.
- Berlow, E.L., S.A. Navarrete, C.J. Briggs, M.E. Power y B.A. Menge. 1999. Quantifying variation in the strengths of species interactions. *Ecology* 80(7): 2206-2224 p.
- Berlow, E.L., A.-M. Neutel, J.E. Cohen, P.C. de Ruiter, B. Ebenman, M. Emmerson, J.W. Fox, V.A.A. Jansen, J.I. Jones, G.D. Kokkoris, D.O. Logofet, A.J. Mckane, J.M. Montoya y O.L. Petchey. 2004. Interaction strengths in food webs: Issues and opportunities. *J. Anim. Ecol.* 73: 585-598 p.
- Bintz, J.C., S.W. Nixon, B.A. Buckley y S.L. Granger. 2003. Impacts of temperature and nutrients on coastal lagoon plant communities. *Estuaries* 26(3): 765-776 p.
- Bologna, P.A.X. y K.L. Heck, Jr. 1999. Macrofaunal associations with seagrass epiphytes. Relative importance of trophic and structural characteristics. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 242: 21-39 p.
- Borer, E.T., E.W. Seabloom, J.B. Shurin, Anderson, K.E., C.A. Blanchette, B. Broitman, S.D. Cooper y B.S. Halpern. 2005. What determines the strength of a trophic cascade? *Ecology* 86(2): 528-537 p.
- Bouma, T.J., M.B. De Vries, E. Low, G. Peralta, I.C. Tánczos, J. van de Koppel y P.M.J. Herman. 2005. Trade-offs related to ecosystem engineering: A case study on stiffness of emerging macrophytes. *Ecology* 86(8): 2187-2199 p.

- Brush, M.J. y S.W. Nixon. 2002. Direct measurements of light attenuation by epiphytes on eelgrass *Zostera marina*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 238: 73-79 p.
- Cabana, G. y J.B. Rasmussen. 1994. Modelling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. Nature 372: 255-257 p.
- Cabello-Pasini, A., C. Lara-Turrent y R.C. Zimmerman. 2002. Effect of storms on photosynthesis, carbohydrate content and survival of eelgrass populations from a coastal lagoon and the adjacent open ocean. Aquat. Bot. 74(2): 149-164 p.
- Cabello-Pasini, A., R. Muñiz-Salazar y D.H. Ward. 2003. Annual variations of biomass and photosynthesis in *Zostera marina* at its southern end of distribution in the North Pacific. Aquat. Bot. 76(1): 31-47 p.
- Cabello-Pasini, A., R. Muñiz-Salazar y D.H. Ward. 2004. Biochemical characterization of the eelgrass *Zostera marina* at its southern distribution limit in the North Pacific. Cienc. Mar. 30(1A): 21-34: p.
- Calderón-Aguilera, L.E. 1992. Analysis of the benthic infauna from Bahía de San Quintín, Baja California, with emphasis on its use in impact assessment studies. Cienc. Mar. 18(4): 27-46 p.
- Camacho-Ibar, V.F., J.D. Carriquiry y S.V. Smith. 2003. Non-conservative P and N fluxes and net ecosystem production in San Quintín Bay, México. Estuaries 26(5): 1220-1237 p.
- Cattell, R.B. 1966. The scree test for the number of factors. Multivariate Behavioral Research 1: 245-276 p.
- Chatfield, C. y A.J. Collins. 1980. Introduction to multivariate analysis. Chapman and Hall. London. 246 pp.
- Clarke, K.R. y R.N. Gorley. 2001. PRIMER v5: User manual/tutorial. PRIMER-E Ltd. Plymouth, United Kingdom. 91 pp.
- Clarke, K.R. y R.M. Warwick. 1994. Change in marine communities: An approach to statistical analysis and interpretation. Natural Environment Research Council. Plymouth, United Kingdom. 126 pp.
- Cocheret de la Morinière, E., B.J.A. Pollux, I. Nagelkerken, M.A. Hemminga, A.H.L. Huiskes y G. van der Velde. 2003. Ontogenetic dietary changes of coral reef fishes in the mangrove-seagrass-reef continuum: Stable isotopes and gut-content analysis. Mar. Ecol. Prog. Ser. 246: 279-289 p.

- Coleman, F.C. y S.L. Williams. 2002. Overexploiting marine ecosystem engineers: Potential consequences for biodiversity. *Trends Ecol. Evol.* 17(1): 40-44 p.
- Cooper, L.W. 1989. Patterns of carbon isotopic variability in eelgrass, *Zostera marina* L., from Izembek Lagoon, Alaska. *Aquat. Bot.* 34(4): 329-339 p.
- Corona, A., L.A. Soto y A.J. Sanchez. 2000. Epibenthic amphipod abundance and predation efficiency of the pink shrimp *Farfantepenaeus duorarum* (Burkenroad, 1939) in habitats with different physical complexity in a tropical estuarine system. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 253(1): 33-48 p.
- Costanza, R., R. d'Arge, R. De Groot, S. Fraber, M. Grasso, B. Hannon, S. Naeem, K. Limburg, J. Paruelo, R.V. O'Neill, R. Raskin, P. Sutton y M.V.d. Belt. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253-260 p.
- Crowley, P.H. 1992. Resampling methods for computation-intensive data analysis in ecology and evolution. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 23: 405-447 p.
- Dawson, E.Y. 1962. Benthic marine exploration of Bahia de San Quintin, Baja California, 1960-61. Marine and marsh vegetation. *Pac. Nat.* 3(7): 275-280 p.
- Dayton, P.K. 1975. Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal community. *Ecol. Monogr.* 45: 137-159 p.
- de la Torre-Castro, M. 2000. Expanding oyster cultivation in San Quintín Bay, México: Possibilities and constraints. Tesis de Maestría. Stockholms Universitet, Stockholm. Pages pp.
- de Ruiter, P.C., A.M. Neutel y J.C. Moore. 1995. Energetics, patterns of interaction strengths, and stability in real ecosystems. *Science* 269: 1257-1260 p.
- de Ruiter, P.C., V. Wolters, J.C. Moore y K.O. Winemiller. 2005. Food web ecology: Playing jenga and beyond. *Science* 309(5731): 68-71 p.
- DeAngelis, D.L. 1992. Dynamics of nutrient cycling and food webs. Population and Community Biology Series. Chapman & Hall. Primera edición. New York. 270 pp.
- Degens, E.T. 1969. Biogeochemistry of stable carbon isotopes. En: G. Elington y M.T.J. Murphy (eds.). *Organic Geochemistry Methods and Results*. Springer-Verlag, 304-329 p.
- DeNiro, M.J. y S. Epstein. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Ac.* 42(5): 495-506 p.

- DeNiro, M.J. y S. Epstein. 1981. Influence of diet distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Ac.* 45: 341-351 p.
- Drake, L.A., F.C. Dobbs y R.C. Zimmerman. 2003. Effects of epiphyte load on optical properties and photosynthetic potential of the seagrasses *Thalassia testudinum* Banks ex König and *Zostera marina* L. *Limnol. Oceanogr.* 48(1, Part 2): 456-463 p.
- Duarte, C.M. 1992. Nutrient concentration of aquatic plants: Patterns across species. *Limnol. Oceanogr.* 37(4): 882-889 p.
- Duarte, C.M. 1995. Submerged aquatic vegetation in relation to different nutrition regimes. *Ophelia* 41: 87-112 p.
- Duffy, J.E. 2006. Biodiversity and the functioning of seagrass ecosystems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 311: 233-250 p.
- Duffy, J.E. y A.M. Harvilicz. 2001. Species-specific impacts of grazing amphipods in an eelgrass-bed community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 223: 201-211 p.
- Duffy, J.E. y M.E. Hay. 2000. Strong impacts of grazing amphipods on the organization of a benthic community. *Ecol. Monogr.* 70: 237-263 p.
- Duffy, J.E., K.S. Macdonald, J.M. Rhode y J.D. Parker. 2001. Grazer diversity, functional redundancy, and productivity in seagrass beds: An experimental test. *Ecology* 82(9): 2417-2434 p.
- Duffy, J.E., J.P. Richardson y E.A. Canuel. 2003. Grazer diversity effects on ecosystem functioning in seagrass beds. *Ecol. Lett.* 6(7): 637-645 p.
- Duffy, J.E., J.P. Richardson y K.E. France. 2005. Ecosystem consequences of diversity depend on food chain length in estuarine vegetation. *Ecol. Lett.* 8(3): 301-309 p.
- Estes, J.A. y D. Duggins. 1995. Sea otters and kelp forests in Alaska. *Ecol. Monogr.* 65(1): 75-100 p.
- Estes, J.A., D.O. Duggins y G.B. Rathbun. 1989. The ecology of extinctions in kelp forest communities. *Conservation Biology* 3(3): 252-264 p.
- Evrard, V., W. Kiswara, T.J. Bouma y J.J. Middelburg. 2005. Nutrient dynamics of seagrass ecosystems: ¹⁵N evidence for the importance of particulate organic matter and root systems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 295: 49-55 p.
- Eyre, B.D. y A.J.P. Ferguson. 2002. Comparison of carbon production and decomposition, benthic nutrient fluxes and denitrification in seagrass, phytoplankton, benthic

- microalgae and macroalgae dominated warm-temperate Australian lagoons. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 229: 43-59 p.
- Faure, G. 1986. Principles of isotope geology. John Wiley & Sons. 2nd. edición. New York. 589 pp.
- Fourqurean, J.W., S.P. Escorcia, W.T.C. Anderson y Z. Joseph. 2005. Spatial and seasonal variability in elemental content, $\delta^{13}\text{C}$, and $\delta^{15}\text{N}$ of *Thalassia testudinum* from South Florida and its implications for ecosystem studies. *Estuaries* 28(3): 447-461 p.
- Fourqurean, J.W., T.O. Moore, B. Fry y J.T. Hollibaugh. 1997. Spatial and temporal variation in C:N:P ratios, $\delta^{13}\text{C}$ of eelgrass *Zostera marina* as indicators of ecosystem processes, Tomales Bay, California, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 157: 147-157 p.
- Fry, B. y E. Sherr. 1984. $\delta^{13}\text{C}$ Measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contrib. Mar. Sci.* 27: 13-47 p.
- Gambi, M.C., V. Zupo, M.C. Buia y L. Mazzella. 2000. Feeding ecology of *Platynereis dumerilii* (Audouin & Milne-Edwards) in the seagrass *Posidonia oceanica* system: The role of the epiphytic flora. *Ophelia* 53(3): 189-202 p.
- Gannes, L.Z., D.M. O'Brien y C. Martínez del Río. 1997. Stable isotopes in animal ecology: Assumptions, caveats, and a call for more laboratory experiments. *Ecology* 78(4): 1271-1275 p.
- Goering, J.J., V. Alexander y N. Haubenstock. 1990. Seasonal variability of stable carbon and nitrogen isotope ratios of organisms in a North Pacific bay. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 30: 239-260 p.
- Gordina, A.D., L.S. Oven, A.V. Tkach y T.N. Klimova. 1991. Distribution, reproduction and feeding of the pelagic pipefish *Syngnathus schmidti* in the Black Sea. *Vopr. Ikhtiol. J. Ichthyol.* 31(1): 107-114 p.
- Gotelli, N.J. y A.M. Ellison. 2004. A primer of ecological statistics. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts. 776 pp.
- Granata, T.C., T. Serra, J. Colomer, X. Casamitjana, C.M. Duarte y E. Gacia. 2001. Flow and particle distributions in a nearshore seagrass meadow before and after a storm. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 218: 95-106 p.
- Greve, T.M. y D. Krause-Jensen. 2005. Stability of eelgrass (*Zostera marina* L.) depth limits: Influence of habitat type. *Mar. Biol.* 147(3): 803-812 p.

- Hairston, N.G. y N.G. Hairston, Jr. 1993. Cause-effect relationships in energy flow, trophic structure and interspecific interactions. *Am. Nat.* 142: 379-411 p.
- Hairston, N.G., F.E. Smith y L.B. Slobodkin. 1960. Community structure, population control, and competition. *Am. Nat.* XCIV(879): 421-425 p.
- Harrison, P.G. y K.H. Mann. 1975. Detritus formation from eelgrass (*Zostera marina* L.): The relative effects of fragmentation, leaching, and decay. *Limnol. Oceanogr.* 20(6): 924-934 p.
- Hauxwell, J., J. Cebrián, C. Furlong y I. Valiela. 2001. Macroalgal canopies contribute to eelgrass (*Zostera marina*) decline in temperate estuarine ecosystems. *Ecology* 82(4): 1007-1022 p.
- Hauxwell, J., J. Cebrián y I. Valiela. 2003. Eelgrass *Zostera marina* loss in temperate estuaries: Relationship to land-derived nitrogen loads and effect of light limitation imposed by algae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 247: 59-73 p.
- Hauxwell, J., J.W. McClelland, P.J. Behr y I. Valiela. 1998. Relative importance of grazing and nutrient controls of macroalgal biomass in three temperate shallow estuaries. *Estuaries* 21(2): 347-360 p.
- Hay, M.E., J.D. Parker, D.E. Burkepille, C.C. Caudill, A. E.Wilson, Z.P. Hallinan y A.D. Chequer. 2004. Mutualisms and aquatic community structure: The enemy of my enemy is my friend. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 35: 175-197 p.
- Hays, C.G. 2005. Effect of nutrient availability, grazer assemblage and seagrass source population on the interaction between *Thalassia testudinum* (turtle grass) and its algal epiphytes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 314(1): 53-68 p.
- Heck, K.L., Jr. y L.B. Crowder. 1991. Habitat structure and predator-prey interactions in vegetated aquatic systems. En: S.S. Bell, E.D. McCoy y H.R. Mushinsky (eds.). *Habitat complexity: The physical arrangements of objects in space.* Chapman and Hall, London, 281-299 p.
- Heck, K.L., Jr., G. Hays y R.J. Orth. 2003. Critical evaluation of the nursery role hypothesis for seagrass meadows. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 253: 123-136 p.
- Heck, K.L., Jr. y R.J. Orth. 2006. Predation in seagrass beds. En: A.W.D. Larkum, R.J. Orth y C.M. Duarte (eds.). *Seagrass: Biology, Ecology and Conservation.* Springer, The Netherlands, 537-550 p.
- Heck, K.L., Jr., J.R. Pennock, J.F. Valentine, L.D. Coen y S.A. Sklenar. 2000. Effects of nutrient enrichment and small predator density on seagrass ecosystems: An experimental assessment. *Limnol. Oceanogr.* 45(5): 1041-1057 p.

- Heck, K.L., Jr. y J.F. Valentine. 2006. Plant-herbivore interactions in seagrass meadows. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 330(1): 420-436 p.
- Hemminga, M.A. y C.M. Duarte. 2000. *Seagrass ecology*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 298 pp.
- Howard, R.K. y J.D. Kohen. 1985. Population dynamics and feeding ecology of pipefish (Syngnathidae) associated with eelgrass beds of Western Port, Victoria. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* 36: 361-370 p.
- Hughes, A.R., K.J. Bando, L.F. Rodriguez y S.L. Williams. 2004. Relative effects of grazers and nutrients on seagrasses: A meta-analysis approach. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 282: 87-99 p.
- Hughes, A.R. y J.J. Stachowicz. 2004. Genetic diversity enhances the resistance of a seagrass ecosystem to disturbance. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 101(24): 8998-9002 p.
- Huh, S.-H. y S.N. Kwak. 1997. Feeding habits of *Syngnathus schlegeli* in eelgrass (*Zostera marina*) bed in Kwangyang Bay. *Journal of the Korean Fisheries Society* 30(5): 896-902 p.
- Hurlbert, S.H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monogr.* 54(2): 187-211 p.
- Hutchinson, G.E. 1940. Review of Bio-Ecology. *Ecology* 21: 267-268 p.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis-a review of methods and their application. *J. Fish Biol.* 17: 411-429 p.
- Ibarra-Obando, S.E. y R. Aguilar-Rosas. 1985. Drift and epiphytic macroalgae associated with *Zostera marina* L. in San Quintin Bay (B.C., Mexico) during summer-autumn 1982: Biomass and taxonomic composition. *Cienc. Mar.* 11(3): 89-104 p.
- Ibarra-Obando, S.E., C.F. Boudouresque y M. Roux. 1997. Leaf dynamics and production of a *Zostera marina* bed near its southern distributional limit. *Aquat. Bot.* 58: 99-112 p.
- Ibarra-Obando, S.E., V.F. Camacho-Ibar, J.D. Carriquiry y S.V. Smith. 2000. Upwelling and lagoonal ecosystems of the dry Pacific coast of Baja California. En: B. Kjerfve (ed.). *Coastal Marine Ecosystems of Latin America*. Springer-Verlag, New York, 315-339 p.
- Ibarra-Obando, S.E. y G. Elguea-Cazarez. 1987. Benthic microflora biomass on a lagoon of the west coast of Baja California, Mexico. *Cienc. Mar.* 13(1): 39-51 p.

- Ibarra-Obando, S.E. y R. Huerta-Tamayo. 1987. Blade production of *Zostera marina* L. during the summer-autumn period on the Pacific coast of Mexico. *Aquat. Bot.* 28(3-4): 301-315 p.
- Ibarra-Obando, S.E., S.V. Smith, M. Poumian-Tapia, V.F. Camacho-Ibar, J.D. Carriquiry y M.A. Montes-Hugo. 2004. Benthic metabolism in San Quintin Bay, Baja California, Mexico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 283: 99-112 p.
- Invers, O., G.P. Kraemer, M. Pérez y J. Romero. 2004. Effects of nitrogen addition on nitrogen metabolism and carbon reserves in the temperate seagrass *Posidonia oceanica*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 303: 97-114 p.
- Jackson, J.B.C. 1997. Reefs since Columbus. *Coral Reefs* 16: Suppl.:S23-S32 p.
- Jackson, J.B.C. 2001. What was natural in the coastal oceans? *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 98(10): 5411-5418 p.
- Jackson, J.B.C., M.X. Kirby, W.H. Berger, K.A. Bjorndal, L.W. Botsford, B.J. Bourque, R.H. Bradbury, R. Cook, J. Erlandson, J.A. Estes, T.P. Hughes, S. Kidwell, K. Lange, H.S. Lenihan, J.F. Pandolfi, C.H. Peterson, R.S. Steneck, M.J. Tegner y R.R. Warner. 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293(5530): 629-638. p.
- Jackson, J.B.C. y E. Sala. 2001. Unnatural oceans. *Sci. Mar.* 65(Supplement 2): 273-281. p.
- Jacob, U., K. Mintenbeck, T. Brey, R. Knust y K. Beyer. 2005. Stable isotope food web studies: A case for standardized sample treatment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 287: 251-253 p.
- James, F.C. y C.E. McCulloch. 1990. Multivariate analysis in ecology and systematics: Panacea or Pandora's box. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 21: 129-166 p.
- James, P.L. y K.L. Heck, Jr. 1994. The effect of habitat complexity and light intensity on ambush predation within a simulated seagrass habitat. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 176: 187-200 p.
- Jardine, T.D., S.A. McGeachy, C.M. Paton, M. Savoie y R.A. Cunjak. 2003. Stable isotopes in aquatic systems: Sample preparation, analysis, and interpretation. En. *Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1-39 p.
- Jenkins, G.P. y P.A. Hamer. 2001. Spatial variation in the use of seagrass and unvegetated habitats by post-settlement King George whiting (Percoidei: Sillaginidae) in relation to meiofaunal distribution and macrophyte structure. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 224: 219-229 p.

- Jones, C.G. y J.H. Lawton, (eds.). 1995. Linking species & ecosystems. Chapman and Hall. New York. 387 pp.
- Jones, C.G., J.H. Lawton y M. Shachak. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78(7): 1946-1957 p.
- Jones, J.I. y C.D. Sayer. 2003. Does the fish-invertebrate-periphyton cascade precipitate plant loss in shallow lakes? *Ecology* 84(8): 2155-2167 p.
- Jones, W.B., L.A. Cifuentes y J.E. Kaldy. 2003. Stable carbon isotope evidence for coupling between sedimentary bacteria and seagrasses in a sub-tropical lagoon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 255: 15-25 p.
- Kamer, K., P. Fong, R.M. Kennison y K. Schiff. 2004. Nutrient limitation of the macroalga *Enteromorpha intestinalis* collected along a resource gradient in a highly eutrophic estuary. *Estuaries* 27(2): 201-208 p.
- Kharlamenko, V.I., S.I. Kiyashko, A.B. Imbs y D.I. Vyshkvartzev. 2001. Identification of food sources of invertebrates from the seagrass *Zostera marina* community using carbon and sulfur stable isotope ratio and fatty acid analyses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 220: 103-117 p.
- Kirk, J.T.O. 2003. The vertical attenuation of irradiance as a function of the optical properties of the water. *Limnol. Oceanogr.* 48(1): 9-17 p.
- Klumpp, D.W., R.K. Howard y D.A. Pollard. 1989. Trophodynamics and nutritional ecology of seagrass communities. En: A.W.D. Larkum, A.J. McComb y S.A. Shepherd (eds.). *Biology of seagrasses. A treatise on the biology of seagrasses with special reference to the Australian region.* Elsevier Science Publishers, New York, 394-447 p.
- Koch, E.W. 2001. Beyond light: Physical, geological, and geochemical parameters as possible submersed aquatic vegetation habitat requirements. *Estuaries* 24(1): 1-17 p.
- Koch, P.L. y D.L. Phillips. 2002. Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models: A reply to Robbins, Hilderbrand and Farley (2002). *Oecologia* 133(1): 14 - 18 p.
- Kwak, S.N., S.-H. Huh y D.W. Klumpp. 2004. Partitioning of food resources among *Sillago japonica*, *Ditremma temmincki*, *Tridentiger trigonocephalus*, *Hippocampus japonicus* and *Petroscirtes breviceps* in an eelgrass, *Zostera marina*, bed. *Environ. Biol. Fish.* 71(4): 353-365 p.

- Lancaster, J. y S. Waldron. 2001. Stable isotope signatures of lotic invertebrates: Sources of variation, experimental design, and statistical interpretation. *Limnol. Oceanogr.* 46(3): 723-730 p.
- Lara-Lara, J.R., S. Alvarez-Borrego y L.F. Small. 1980. Variability and tidal exchange of ecological properties in a coastal lagoon. *Estuar. Coast. Mar. Sci.* 11(6): 613-637 p.
- Laska, M.S. y J.T. Wootton. 1998. Theoretical concepts and empirical approaches for measuring interaction strength. *Ecology* 79: 461-476 p.
- Laws, E.A., B.N. Popp, R.R. Bidigare, M.C. Kennicutt y S.A. Macko. 1995. Dependence of phytoplankton carbon isotopic composition on growth rate and $[CO_2]_{aq}$: Theoretical considerations and experimental results. *Geochim. Cosmochim. Ac.* 59: 1131-1138. p.
- Leber, K.M. 1985. The influence of predatory decapods, refuge, and microhabitat selection on seagrass communities. *Ecology* 66(6): 1951-1964 p.
- Lee, K.-S. y K.H. Dunton. 1999. Influence of sediment nitrogen-availability on carbon and nitrogen dynamics in the seagrass *Thalassia testudinum*. *Mar. Biol.* 134(2): 217-226 p.
- Lepoint, G., S. Millet, P. Dauby, S. Gobert y J.-M. Bouquegneau. 2002. Annual nitrogen budget of the seagrass *Posidonia oceanica* as determined by in situ uptake experiments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 237: 87-96 p.
- Lepoint, G., F. Nyssen, S. Gobert, P. Dauby y J.-M. Bouquegneau. 2000. Relative impact of a seagrass bed and its adjacent epilithic algal community in consumer diets. *Mar. Biol.* 136(3): 513-518 p.
- Lindeman, R.L. 1942. The trophic dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23: 399-418 p.
- Loneragan, N.R., S.E. Bunn y D.M. Kellaway. 1997. Are mangroves and seagrasses sources of organic carbon for penaeid prawns in a tropical Australian estuary? A multiple stable-isotope study. *Mar. Biol.* 130(2): 289-300 p.
- Loneragan, N.R., M.D.E. Haywood, D.S. Heales, R.A. Kenyon, R.P. Pendrey y D.J. Vance. 2001. Estimating the influence of prawn stocking density and seagrass type on the growth of juvenile tiger prawns (*Penaeus semisulcatus*): Results from field experiments in small enclosures. *Mar. Biol.* 139(2): 343-354 p.
- Lopez-Uriarte, E., A. Escofet, E. Palacios y S. González. 1997. Migrant shorebirds at sandy beaches located between two major wetlands on the Pacific Coast of Baja California, (Mexico). *Natural Areas Journal.* 1997. 17(3):212-218. 17(3): 212-218. p.

- Lotze, H.K. 2005. Radical changes in the Wadden Sea fauna and flora over the last 2,000 years. *Helgoland Marine Research* 59: 71-83 p.
- Lotze, H.K. y I. Milewski. 2004. Two centuries of multiple human impacts and successive changes in a north atlantic food web. *Ecol. Appl.* 14(5): 1428-1447 p.
- Lotze, H.K., K. Reise, B. Worm, J.v. Beusekom, M. Busch, A. Ehlers, D. Heinrich, R.C. Hoffmann, P. Holm, C. Jensen, O.S. Knottnerus, N. Langhanki, W. Prummel, M. Vollmer y W.J. Wolff. 2005. Human transformations of the Wadden Sea ecosystem through time: A synthesis. *Helgoland Marine Research* 59(1): 84-95 p.
- Lowe, C.G., D.T. Topping, D.P. Cartamil y Y.P. Papastamatiou. 2003. Movement patterns, home range, and habitat utilization of adult kelp bass *Paralabrax clathratus* in a temperate no-take marine reserve. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 256: 205–216 p.
- Lubchenco, J. 1995. The relevance of ecology: The societal context and disciplinary implications of linkages across levels of ecological organization. En: C.G. Jones y J.H. Lawton (eds.). *Linking species & ecosystems*. Chapman and Hall, New York, 297-305 p.
- Main, K.L. 1985. The influence of prey identity and size on selection of prey by two marine fishes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 88: 145-152 p.
- Marguillier, S., G. van der Velde, F. Dehairs, M.A. Hemminga y S. Rajagopal. 1997. Trophic relationships in an interlinked mangrove-seagrass ecosystem as traced by $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 151: 115-121 p.
- McArdle, B.H. y M.J. Anderson. 2001. Fitting multivariate models to community data: A comment on distance-based redundancy analysis. *Ecology* 82(1): 290-297 p.
- McClelland, J.W. y I. Valiela. 1998. Changes in food web structure under the influence on increased anthropogenic nitrogen inputs to estuaries. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 168: 259-271 p.
- McConnaughey, T. y C.P. McRoy. 1979a. ^{13}C label identifies eelgrass (*Zostera marina*) carbon in an Alaskan estuarine food web. *Mar. Biol.* 53: 263-269 p.
- McConnaughey, T. y C.P. McRoy. 1979b. Food web structure and the fractionation of carbon isotopes in the Bering Sea. *Mar. Biol.* 53: 257-262 p.
- McCune, B., J.B. Grace y D.L. Urban. 2002. *Analysis of ecological communities*. MjM Software Design. Gleneden Beach, Oregon. 300 pp.
- McCune, B. y M.J. Mefford. 1999. *PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data*. MjM Software. Versión 4.35. Gleneden Beach, Oregon

- McCutchan, J.H., W.M. Lewis, C. Kendall y C.C. McGrath. 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* 102(2): 378-390 p.
- Menge, B.A. 1995. Indirect effects in marine rocky intertidal interaction web: Patterns and importance. *Ecol. Monogr.* 65(1): 21-74 p.
- Menge, B.A., C. Blanchette, P. Raimondi, T. Freidenburg, S. Gaines, J. Lubchenco, D. Lohse, G. Hudson, M. Foley y J. Pamplin. 2004. Species interaction strength: Testing model predictions along an upwelling gradient. *Ecol. Monogr.* 74(4): 663-684 p.
- Menge, B.A., B.A. Daley, J. Lubchenco, E. Sanford, E. Dahlhoff, P.M. Halpin, G. Hudson y J.L. Burnaford. 1999. Top-down and bottom-up regulation of New Zealand rocky intertidal communities. *Ecol. Monogr.* 69(3): 297-330 p.
- Menge, B.A., B.A. Daley, P.A. Wheeler, E.P. Dahlhoff, E. Sanford y P.T. Strub. 1997. Benthic-pelagic links and rocky intertidal communities: Bottom-up effects on top-down control? *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 94(26): 14530-14535 p.
- Menge, B.A., J. Lubchenco, M.E.S. Bracken, F. Chan, M.M. Foley, T.L. Freidenburg, S.D. Gaines, G. Hudson, C. Krenz, H. Leslie, D.N.L. Menge, R. Russell y M.S. Webster. 2003. Coastal oceanography sets the pace of rocky intertidal community dynamics. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 100(21): 12229-12234 p.
- Menge, B.A., E. Sanford, B.A. Daley, T.L. Freidenburg, G. Hudson y J. Lubchenco. 2002. Inter-hemispheric comparison of bottom-up effects on community structure: Insights revealed using the comparative-experimental approach. *Ecological Research* 17(1): 1-16 p.
- Michener, R.H. y D.M. Schell. 1994. Stable isotope ratios as tracers in marine aquatic food webs. En: K. Lajtha y R.H. Michener (eds.). *Stable isotopes in ecology and environmental science*. Blackwell Publishing, Oxford, UK, 138-157 p.
- Millán-Núñez, R., S. Alvarez-Borrego y D.M. Nelson. 1982. Effects of physical phenomena on the distribution of nutrients and phytoplankton productivity in a coastal lagoon. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 15(3): 317-335 p.
- Minagawa, M. y E. Wada. 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochim. Cosmochim. Ac.* 48: 1135-1140 p.
- Minello, T.J., K.W. Able, M.P. Weinstein y C.G. Hays. 2003. Salt marshes as nurseries for nekton: Testing hypotheses on density, growth and survival through meta-analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 246: 39-59 p.

- Miyake, Y. y E. Wada. 1967. The abundance ratio of $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ in marine environments. Records of Oceanographic Works in Japan 8(1): 37-53 p.
- Moncreiff, C.A. y M.J. Sullivan. 2001. Trophic importance of epiphytic algae in subtropical seagrass beds: Evidence from multiple stable isotope analyses. Mar. Ecol. Prog. Ser. 215: 93-106 p.
- Moncreiff, C.A., M.J. Sullivan y A.E. Daehnik. 1992. Primary production dynamics in seagrass beds of Mississippi sound: The contributions of seagrass, epiphytic algae, sand microflora, and phytoplankton. Mar. Ecol. Prog. Ser. 87: 161-174 p.
- Moore, K.A. y R.L. Wetzel. 2000. Seasonal variations in eelgrass (*Zostera marina* L.). Responses to nutrient enrichment and reduced light availability in experimental ecosystems. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 244(1): 1-28 p.
- Motta, P.J., K.B. Clifton, P. Hernandez, B.T. Eggold, S.D. Giordano y R. Wilcox. 1995. Feeding relationships among nine species of seagrass fishes of Tampa Bay, Florida. B. Mar. Sci. 56(1): 185-200 p.
- Nagelkerken, I. y G. van der Velde. 2004a. Are Caribbean mangroves important feeding grounds for juvenile reef fish from adjacent seagrass beds? Mar. Ecol. Prog. Ser. 274: 143-151 p.
- Nagelkerken, I. y G. van der Velde. 2004b. Relative importance of interlinked mangroves and seagrass beds as feeding habitats for juvenile reef fish on a Caribbean island. Mar. Ecol. Prog. Ser. 274: 153-159 p.
- Navarrete, S.A., E.A. Wieters, B.R. Broitman y J.C. Castilla. 2005. Scales of benthic-pelagic coupling and the intensity of species interactions: From recruitment limitation to top-down control. Proc. Nat. Acad. Sci. USA 102(50): 18046-18051 p.
- Neckles, H.A., R.L. Wetzel y R.J. Orth. 1993. Relative effects of nutrient enrichment and grazing on epiphyte-macrophyte (*Zostera marina*) dynamics. Oecologia 93: 285-295 p.
- Nelson, T.A., A.V. Nelson y M. Tjoelker. 2003. Seasonal and spatial patterns of "green tides" (Ulvoid algal blooms) and related water quality parameters in the coastal waters of Washington state, USA. Bot. Mar. 46(3): 263-275 p.
- Nelson, W.G. 1981. Experimental studies of decapod and fish predation on seagrass macrobenthos. Mar. Ecol. Prog. Ser. 5: 141-149 p.
- Nielsen, S.L., K. Sand-Jensen, J. Borum y O. Geertz-Hansen. 2002. Depth colonization of eelgrass (*Zostera marina*) and macroalgae as determined by water transparency in Danish coastal waters. Estuaries 25(5): 1025-1032 p.

- Odum, E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270. p.
- O'Reilly, C.M., P. Verburg, R.E. Hecky, P.-D. Plisnier y A.S. Cohen. 2004. Food web dynamics in stable isotope ecology: Time integration of different trophic levels. En: L. Seuront y P.G. Strutton (eds.). *Handbook of scaling methods in aquatic ecology: Measurement, analysis, simulation*. CRC Press, Boca Raton, FL, 125-133 p.
- Orth, R.J. 1992. A perspective on plant-animal interactions in seagrasses: Physical and biological determinants influencing plant and animal abundance. En: D.M. John, S.J. Hawkins y J.H. Price (eds.). *Plant-animal interactions in the marine benthos*. Clarendon Press, Oxford, 147-164 p.
- Orth, R.J., K.L. Heck, Jr. y J. van Montfrans. 1984. Faunal communities in seagrass beds: A review of the influence of plant structure and prey characteristics on predator-prey relationships. *Estuaries* 7(4A): 339-350 p.
- Orth, R.J. y J. van Montfrans. 2002. Habitat quality and prey size as determinants of survival in post-larval and early juvenile instars of the blue crab *Callinectes sapidus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 231: 205-213 p.
- Pacific-Flyway-Council. 2002. Pacific flyway management plan for Pacific brant. Unpublished report U. S. Fish and Wildlife Service, Portland, Oregon.
- Page, G.W., E. Palacios, L. Alfaro, S. Gonzalez, L. Stenzel y M. Jungers. 1997. Numbers of wintering shorebirds in coastal wetlands of Baja California, Mexico. *Journal of Field Ornithology* 68: 562-574. p.
- Paine, R.T. 1980. Food webs: Linkage, interaction strength and community infrastructure. *J. Anim. Ecol.* 49: 667-685 p.
- Paine, R.T. 1988. Food web: Road maps of interactions or grist for theoretical development? *Ecology* 69(6): 1648-1654 p.
- Paine, R.T. 1992. Food web analysis through field measurements of per capita interaction strength. *Nature* 355: 73-75 p.
- Parker, J.D., J.E. Duffy y R.J. Orth. 2001. Plant species diversity and composition: Experimental effects on marine epifaunal assemblages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 224: 55-67 p.
- Pauly, D., V. Christensen, J. Dalsgaard, R. Froese y F. Torres, Jr. 1998. Fishing down marine food webs. *Science* 279: 860-863 p.
- Pauly, D., V. Christensen, S. Gu nette, T.J. Pitcher, U.R. Sumaila, C.J. Walters, R. Watson y D. Zeller. 2002. Towards sustainability in world fisheries. *Nature* 418: 689-695 p.

- Peralta, G., J.L. Perez-Llorens, I. Hernandez y J.J. Vergara. 2002. Effects of light availability on growth, architecture and nutrient content of the seagrass *Zostera noltii* Hornem. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 269(1): 9-26 p.
- Peters, R.H. 1988. Some general problems for ecology illustrated by food web theory. *Ecology* 69(6): 1673-1676. p.
- Phillips, D.L. y J.W. Gregg. 2001. Uncertainty in source partitioning using stable isotopes. *Oecologia* 127(2): 171-179 p.
- Phillips, D.L. y J.W. Gregg. 2003. Source partitioning using stable isotopes: Coping with too many sources. *Oecologia* 136(2): 261-269 p.
- Phillips, D.L. y P.L. Koch. 2002. Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models. *Oecologia* 130(1): 114-125 p.
- Phillips, D.L., S.D. Newsome y J.W. Gregg. 2005. Combining sources in stable isotope mixing models: Alternative methods. *Oecologia* 144(4): 520-527 p.
- Pimm, S.L. y R.L. Kitching. 1988. Food web patterns: Trivial flaws or the basis of an active research program? *Ecology* 69(6): 1669-1672. p.
- Polis, G.A. 1999. Why are parts of the world green?. Multiple factors control productivity and the distribution of biomass. *Oikos* 86: 3-15 p.
- Polis, G.A., A.L.W. Sears, G.R. Huxel, D.R. Strong, Jr. y J.L. Maron. 2000. When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends Ecol. Evol.* 15(11): 473-475 p.
- Ponsard, S. y R. Ardití. 2000. What can stable isotopes ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) tell about the food web of soil macro-invertebrates? *Ecology* 81(3): 852-864 p.
- Post, D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecology* 83(3): 703-718 p.
- Post, D.M., M.L. Pace y N.G. Hairston, Jr. 2000. Ecosystems size determines food-chain length in lakes. *Nature* 405: 1047-1049 p.
- Poumian-Tapia, M. y S.E. Ibarra-Obando. 1999. Demography and biomass of the seagrass *Zostera marina* in a Mexican coastal lagoon. *Estuaries* 22(4): 879-889 p.
- Power, M.E., D.G. Tilman, J.A. Estes, B.A. Menge, W.J. Bond, L. Scott-Mills, G. Daily, J.C. Castilla, J. Lubchenco y R.T. Paine. 1996. Challenges in the quest for keystones. *BioScience* 46(8): 609-620 p.

- Quiroz-Vázquez, P., S.E. Ibarra-Obando y A.E. Meling-López. 2005. Composition of the epifaunal community associated with the seagrass *Zostera marina* in San Quintin Bay, Baja California. Bull. Southern California Acad. Sci. 104: 100-112 p.
- Rau, G.H., D.G. Ainley, J.L. Bengston, J.J. Torres y T.L. Hopkins. 1992a. $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ in Weddell Sea birds, seals and fish: Implications for diet and trophic structure. Mar. Ecol. Prog. Ser. 84: 1-8 p.
- Rau, G.H., T.L. Hopkins y J.J. Torres. 1991. $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ in Weddell Sea invertebrates: Implications for feeding diversity. Mar. Ecol. Prog. Ser. 77: 1-6 p.
- Rau, G.H., T. Takahashi y D.J. Des Marais. 1989. Latitudinal variations in plankton $\delta^{13}\text{C}$: Implications for CO_2 and productivity in past oceans. Nature 341: 516-518. p.
- Rau, G.H., T. Takahashi, D.J. Des Marais, D.J. Repeta y J.H. Martin. 1992b. The relationship between $\delta^{13}\text{C}$ of organic matter and $[\text{CO}_2(\text{aq})]$ in ocean surface water: Data from a JGOFS site in the northern Atlantic Ocean and a model. Geochim. Cosmochim. Ac. 56: 1413-1419 p.
- Rau, G.H., J.L. Teysse, F. Rassoulzadegan y S.W. Fowler. 1990. $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ variations among size-fractionated marine particles: Implications for their origin and trophic relationships. Mar. Ecol. Prog. Ser. 59: 33-38 p.
- Robbins, C.T. y G.V. Hilderbrand. 2002. Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models: A response to Phillips and Koch (2002). Oecologia 136(1): 10-13 p.
- Rosales-Casián, J.A. 1996. Ichthyofauna of Bahía de San Quintín, Baja California, Mexico, and its adjacent coast. Cienc. Mar. 22(4): 443-458 p.
- Rosales-Casián, J.A. 1997. Inshore soft-bottom fishes of two coastal lagoons on the northern Pacific coast of Baja California. CalCOFI Reports 38: 180-192 p.
- Ryer, C.H. 1988. Pipefish foraging: Effects of fish size, prey size and altered habitat complexity. Mar. Ecol. Prog. Ser. 48: 37-45 p.
- Ryer, C.H. y R.J. Orth. 1987. Feeding ecology of the northern pipefish, *Syngnathus fuscus*, in a seagrass community of the Lower Chesapeake Bay. Estuaries 10(4): 330-336 p.
- Sackett, W.M. 1991. A history of the $\delta^{13}\text{C}$ composition of oceanic plankton. Mar. Chem. 34: 153-156 p.
- Sala, E. 2004. The past and present topology and structure of Mediterranean subtidal rocky-shore food webs. Ecosystems 7(4): 333-340 p.

- Sala, E., O. Aburto-Oropeza, M. Reza, G. Paredes y L.G. López-Lemus. 2004. Fishing down coastal food webs in the Gulf of California. *Fisheries* 29(3): 19-25 p.
- Sala, E. y M.H. Graham. 2002. Community-wide distribution of predator-prey interaction strength in kelp forests. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 99(6): 3678-3683 p.
- Schanz, A., P. Polte y H. Asmus. 2002. Cascading effects of hydrodynamics on an epiphyte-grazer system in intertidal seagrass beds of the Wadden Sea. *Mar. Biol.* 141(2): 287-297 p.
- Scheffer, M., S. Carpenter y B.d. Young. 2005. Cascading effects of overfishing marine systems. *Trends Ecol. Evol.* 20(11): 579-581 p.
- Schoeninger, M.J. y M.J. DeNiro. 1984. Nitrogen and carbon isotopic composition of bone collagen from marine and terrestrial animals. *Geochim. Cosmochim. Ac.* 48: 625-639 p.
- Shachak, M. y C.G. Jones. 1995. Ecological flow chains and ecological systems: Concepts for linking species and ecosystem perspectives. En: C.G. Jones y J.H. Lawton (eds.). *Linking species & ecosystems*. Chapman and Hall, New York, 280-294 p.
- Short, F.T. y C.M. Duarte. 2002. Methods for the measurement of seagrass growth and production. En: F.T. Short y R.G. Coles (eds.). *Global seagrass research methods*. Elsevier, New York, 155-182 p.
- Shurin, J.B., E.T. Borer, E.W. Seabloom, K. Anderson, C.A. Blanchette, B. Broitman, S.D. Cooper y B.S. Halpern. 2002. A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades. *Ecol. Lett.* 5(6): 785-791 p.
- Silliman, B.R. y M.D. Bertness. 2002. A trophic cascade regulates salt marsh primary production. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 99(16): 10500-10505 p.
- Silliman, B.R., C.A. Layman, K. Geyer y J.C. Zieman. 2004. Predation by the black-clawed mud crab, *Panopeus herbstii*, in Mid-Atlantic salt marshes: Further evidence for top-down control of marsh grass production. *Estuaries* 27(2): 188-196 p.
- Simenstad, C.A. y R.C. Wissmar. 1985. $\delta^{13}\text{C}$ evidence of the origins and fates of organic carbon in estuarine and nearshore food webs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 22: 141-152 p.
- Sinicrope-Talley, T., P.K. Dayton y S.E. Ibarra-Obando. 2000. Tidal flat macrofaunal communities and their associated environments in estuaries of southern California and northern Baja California, Mexico. *Estuaries* 23(1): 97-114 p.
- Siqueiros-Beltrones, D.A., S.E. Ibarra-Obando y D.H. Loya-Salinas. 1985. Una aproximación a la estructura florística de las diatomeas epífitas de *Zostera marina* y

- sus variaciones temporales, en Bahía Falsa, San Quintín, B.C. Cienc. Mar. 11(3): 69-88 p.
- Sprague, J.G., N.B. Miller y J.L. Sumich. 1978. Observations of gray whales in Laguna de San Quintín, northwestern Baja California, Mexico. Journal of Mammalogy 59(2): 425-427 p.
- StatSoft. 1996. STATISTICA for Windows. StatSoft, Inc. Versión 5.1. Tulsa, OK
- Steneck, R.S., M.H. Graham, B.J. Bourque, D. Corbett, J.M. Erlandson, J.A. Estes y M.J. Tegner. 2002. Kelp forest ecosystems: Biodiversity, stability, resilience and future. Environ. Conserv. 29(4): 436-459 p.
- Stoner, A.W. y F.G. Lewis III. 1985. The influence of quantitative and qualitative aspects of habitat complexity in tropical sea-grass meadows. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 94: 19-40 p.
- Sundbäck, K., A. Miles, S. Hulth, L. Pihl, P. Engström, E. Selander y A. Svenson. 2003. Importance of benthic nutrient regeneration during initiation of macroalgal blooms in shallow bays. Mar. Ecol. Prog. Ser. 246: 115-126 p.
- Taylor, D.L., S.W. Nixon, S.L. Granger, B.A. Buckley, J.P. McMahon y H.J. Lin. 1995. Response of coastal lagoon plant communities to different forms of nutrient enrichment. A mesocosm experiment. Aquat. Bot. 52: 19-34 p.
- Teixeira, R.L. y J.A. Musick. 2001. Reprodução e hábito alimentar do cavalo-marinho *Hippocampus erectus* (Teleostei: Syngnathidae) de Chesapeake Bay, Virgínia. Rev. Brasil. Biol. 61(1): 79-90 p.
- ter Braak, C.J.F. 1986. Canonical correspondence analysis: A new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. Ecology 67(5): 1167-1179 p.
- Thompson, P.A. y S.E. Calvert. 1994. Carbon-isotopes fractionation by a marine diatom: The influence of irradiance, daylength, pH, and nitrogen source. Limnol. Oceanogr. 39(8): 1835-1844 p.
- Thresher, R.E., P.D. Nichols, J.S. Gunn, B.D. Bruce y D.M. Furlani. 1992. Seagrass detritus as the basis of a coastal planktonic food chain. Limnol. Oceanogr. 37(8): 1754-1758 p.
- Tieszen, L.L., T.W. Boutton, K.G. Tesdahl y N.A. Slade. 1983. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: Implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. Oecologia 57: 32-37 p.

- Touchette, B.W., J.M. Burkholder y H.B. Glasgow, Jr. 2003. Variations in eelgrass (*Zostera marina* L.) morphology and internal nutrient composition as influenced by increased temperature and water column nitrate. *Estuaries* 26(1): 142-155 p.
- Underwood, A.J. 1997. Experiments in ecology. Their logical design and interpretation using analysis of variance. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 503 pp.
- Valentine, J.F. y K.L. Heck. 2005. Perspective review of the impacts of overfishing on coral reef food web linkages. *Coral Reefs* 24(2): 209-213 p.
- Valentine, J.W. y J.E. Duffy. 2006. The central role of grazing in seagrass ecology. En: A.W.D. Larkum, R.J. Orth y C.M. Duarte (eds.). *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer, The Netherlands, 463-501 p.
- Valiela, I. 1995. *Marine ecological processes*. Springer-Verlag. 2nd. edición. New York. 686 pp.
- Valle, C.F., J.W. O'Brien y K.B. Wiese. 1999. Differential habitat use by California halibut, *Paralichthys californicus*, barred sand bass, *Paralabrax nebulifer*, and other juvenile fishes in Alamitos Bay, California. *Fish B-NOAA* 97(3): 646-660 p.
- Vander Zanden, M.J. y J.B. Rasmussen. 1999. Primary consumer $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology* 80: 1395-1404 p.
- Vander Zanden, M.J. y J.B. Rasmussen. 2001. Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. *Limnol. Oceanogr.* 46(8): 2061-2066 p.
- Vander Zanden, M.J., B.J. Shuter, N.P. Lester y J.B. Rasmussen. 1999. Patterns of food chain length in lakes: A stable isotope study. *Am. Nat.* 154: 406-416 p.
- Vander Zanden, M.J. y Y. Vadeboncoeur. 2002. Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes. *Ecology* 83(8): 2152-2161 p.
- Vizzini, S. y A. Mazzola. 2006. Sources and transfer of organic matter in food webs of a Mediterranean coastal environment: Evidence for spatial variability. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 66(3-4): 459-467 p.
- Vizzini, S., G. Sara, M.A. Mateo y A. Mazzola. 2003. $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ variability in *Posidonia oceanica* associated with seasonality and plant fraction. *Aquat. Bot.* 76(3): 195-202 p.
- Vizzini, S., B. Savona, T. Chi y A. Mazzola. 2005. Spatial variability of stable carbon and nitrogen isotope ratios in a Mediterranean coastal lagoon. *Hydrobiologia* 550(1): 73-82 p.

- Vizzini, S.S.G. y A. Mazzola. 2003. Seasonal variations in the stable carbon and nitrogen isotope ratios ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ and $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) of primary producers and consumers in a western Mediterranean coastal lagoon. *Mar. Biol.* 142(5): 1009-1018 p.
- Vizzini, S.S.G. y A. Mazzola. 2004. The trophic structure of the pipefish community (Pisces: Syngnathidae) from a Western Mediterranean seagrass meadow based on stable isotope analysis. *Estuaries* 27(2): 325-333 p.
- Vizzini, S.S.G., R.H. Michener y A. Mazzola. 2002. The role and contribution of the seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile organic matter for secondary consumers as revealed by carbon and nitrogen stable isotope analysis. *Acta Oecol.* 23(4): 277-285 p.
- Ward, D.H., A. Morton, T.L. Tibbitts, D.C. Douglas y E. Carrera-González. 2003. Long-term change in eelgrass distribution at Bahía San Quintín, Baja California, Mexico, using satellite imagery. *Estuaries* 26(6): 1529-1539 p.
- Ward, D.H., T.L. Tibbitts, A. Morton, E. Carrera-González y R. Kempka. 2004. Use of digital multispectral videography to assess seagrass distribution in San Quintín Bay, Baja California, Mexico. *Cienc. Mar.* 30(1A): 57-70 p.
- Web, D.G. y D.G. Parsons. 1991. Impact of predation-disturbance by large epifauna on sediment-dwelling harpacticoid copepods: Field experiments in subtidal seagrass beds. *Mar. Biol.* 109: 485-491 p.
- Williams, R.J. y N.D. Martinez. 2000. Simple rules yield complex food webs. *Nature* 404: 180-183 p.
- Williams, S.L. y K.L. Heck, Jr. 2001. Seagrass community ecology. En: M.D. Bertness, S.D. Gaines y M.E. Hay (eds.). *Marine community ecology*. Sinauer Ass., Inc., Sunderland, MA, 317-337 p.
- Williams, S.L. y M.H. Ruckelshaus. 1993. Effects of nitrogen availability and herbivory on eelgrass (*Zostera marina*) and epiphytes. *Ecology* 74(3): 904-918 p.
- Winemiller, K.O. y G.A. Polis. 1996. Food webs: What can they tell us about the world? En: G.A. Polis y K.O. Winemiller (eds.). *Food webs: Integration of patterns and dynamics*. Chapman and Hall, New York, 1-22 p.
- Winer, B.J. 1971. *Statistical principles in experimental design*. McGraw-Hill Kogakusha. 2nd edición. Tokyo. 907 pp.
- Wootton, J.T. 1997. Estimates and tests of per capita interaction strength: Diet, abundance, and impact of intertidally foraging birds. *Ecol. Monogr.* 67: 45-64 p.

- Worm, B. y R.A. Myers. 2003. Meta-analysis of cod-shrimp interactions reveals top-down control in oceanic food webs. *Ecology* 84(1): 162-173 p.
- Wulff, F. y R.E. Ulanowicz. 1989. A comparative anatomy of the Baltic Sea and Chesapeake Bay ecosystems. En: F. Wulff, J.G. Field y K.H. Mann (eds.). *Network analysis in marine ecology: Methods and applications*. Springer-Verlag, New York, 232-258 p.
- Zedler, J.B., J.C. Callaway, J.S. Desmond, G. Vivian-Smith, G.D. Williams, G. Sullivan, A.E. Brewster y B.K. Bradshaw. 1999. Californian salt-marsh vegetation: An improved model of spatial pattern. *Ecosystems* 2(1): 19-35 p.
- Zedler, J.B., J.C. Callaway y G. Sullivan. 2001. Declining biodiversity: Why species matter and how their functions might be restored in Californian tidal marshes. *BioScience* 51(12): 1005-1017 p.
- Zimmerman, R.C., D.G. Kohrs y R.S. Alberte. 1996. Top-down impact through a bottom-up mechanism: The effect of limpet grazing on growth, productivity and carbon allocation of *Zostera marina* L. (eelgrass). *Oecologia* 107(4): 560-567 p.
- Zimmerman, R.C., D.L. Steller, D.G. Kohrs y R.S. Alberte. 2001. Top-down impact through a bottom-up mechanism. In situ effects of limpet grazing on growth, light requirements and survival of *Zostera marina* L. (eelgrass). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 218: 127-140 p.

APÉNDICES

Apéndice 1. Coeficientes de correlación de Pearson de las variables físicas y químicas de la columna del agua en las praderas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintin (SQ), con los dos primeros componentes (PC) seleccionados por el análisis de componentes principales (PCA).

	PC 1	PC 2
Salinidad	-0.16	0.80
Temperatura	-0.63	0.55
pH	0.36	0.46
O ₂	0.25	0.50
NO ₂ +NO ₃	-0.40	-0.67
NH ₄	-0.86	-0.09
PO ₄	-0.86	0.23
SiO ₂	-0.88	-0.30
POC	0.54	0.04

Apéndice 2. Media e intervalos de confianza del 95% de las variables físicas y químicas de las muestras de la columna de agua en las praderas la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ), durante el verano de 2001, e invierno de 2002; (N = 86). Unidades de medición de las variables: T, °C; O₂, ml L⁻¹; nutrientes inorgánicos disueltos, µM; seston, mg L⁻¹; coeficientes medios de atenuación de la luz en el agua K(av, z), m⁻¹.

		S	T(°C)	pH	O ₂	NO ₃	NH ₄	PO ₄	SiO ₂	Seston	K(av,z)
Verano											
BY	Media	34	19.2	7.96	6.16	1.54	1.46	1.06	14.8	2.96	0.83
	-95%	34	18.7	7.90	5.78	0.98	1.17	0.84	11.8	2.52	
	+95%	34	19.8	8.02	6.53	2.10	1.74	1.29	17.9	3.40	
BF	Media	34	19.2	7.97	5.81	0.82	1.25	0.82	11.6	3.48	0.90
	-95%	34	18.8	7.90	5.55	0.43	0.97	0.57	8.5	2.95	
	+95%	34	19.6	8.04	6.06	1.22	1.52	1.06	14.8	4.02	
SQ	Media	35	20.7	8.00	5.68	0.52	1.08	1.10	8.5	1.43	0.62
	-95%	35	20.2	7.96	5.32	0.30	0.93	0.83	7.1	1.04	
	+95%	35	21.1	8.05	6.04	0.75	1.23	1.37	9.9	1.82	
Invierno											
BY	Media	33	15.3	8.05	5.99	1.44	0.61	0.34	5.4	6.11	1.25
	-95%	32	14.5	7.74	5.51	0.70	0.47	0.22	4.1	4.06	
	+95%	34	16.2	8.36	6.46	2.19	0.76	0.45	6.8	8.16	
BF	Media	34	15.8	8.12	6.01	0.72	0.62	0.30	4.5	5.13	1.12
	-95%	33	15.0	7.85	5.71	0.35	0.50	0.23	3.5	3.35	
	+95%	35	16.7	8.39	6.30	1.10	0.75	0.37	5.5	6.91	

(Apéndice 2, cont.)

(Apéndice 2, cont.)

SQ	Media	35	16.3	8.40	6.58	0.21	0.67	0.45	3.7	4.99	1.10
	-95%	34	15.6	8.25	6.36	0.08	0.41	0.29	2.5	2.98	
	+95%	36	17.1	8.55	6.79	0.34	0.92	0.61	4.9	7.01	

Apéndice 3. Coeficientes de correlación entre los dos primeros ejes de la ordenación del análisis de correspondencia canónica (CCA) y las variables de la vegetación en las muestras bentónicas de las praderas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ).

	Eje 1	Eje 2
Hojas	-0.40	0.13
Haces reproductivos	0.51	0.52
Vainas	-0.40	-0.20
Rizomas y raíces	-0.80	-0.35
Detrito	-0.80	-0.33
Macroalgas (<i>Ulva</i> sp)	0.70	0.43
Epifitas	-0.27	-0.55
POC en sedimento	-0.65	-0.64

Apéndice 4. Coeficientes de correlación de Pearson entre los dos primeros ejes de la ordenación del análisis de correspondencia canónica (CCA) y la abundancia de los taxa epifaunales en las muestras bentónicas de las praderas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintin (SQ).

	Eje 1	Eje 2
<i>Nebalia</i> sp.	0.24	0.56
<i>Paracerceis sculpta</i>	-0.58	0.01
<i>Erichsonella crenulata</i>	-0.18	-0.31
Amphipoda	-0.27	0.35
Caridea	0.13	0.05
<i>Tectura depicta</i>	-0.71	-0.07
<i>Mitrella</i> spp.	0.12	-0.32
<i>Haminoea vesicular</i>	-0.61	-0.02
<i>Donax gouldi</i>	0.30	-0.43
<i>Baseodiscus delineatus</i>	0.27	-0.42
<i>Platynereis bicanaliculata</i>	0.32	-0.60
Ophelidae	0.02	-0.20
Capitellidae	-0.01	-0.23
<i>Amphipolis squamata</i>	0.29	-0.06
<i>Syngnathus leptorhynchus</i>	0.07	0.56

Apéndice 5. Coeficientes de correlación (arriba de la diagonal) y probabilidades (debajo de la diagonal) de la asociación entre las variables de la vegetación en las muestras bentónicas de las praderas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintin (SQ) (N = 48); n.s.: correlación no significativa ($p > 0.05$).

	Hoja	Num	Long	Ancho	Vaina	Dens	Repr	Rizom	Detr	<i>Ulva</i>	Epif	POC
Biomasa de hojas (Hoja)	x	-0.15	0.35	0.23	0.25	0.30	0.16	0.08	0.07	-0.15	-0.10	0.04
Número de hojas (Num)	n.s.	x	-0.16	-0.35	0.35	0.36	-0.55	0.55	0.23	-0.06	-0.20	0.35
Longitud de hojas (Long)	<0.05	n.s.	x	0.76	0.08	-0.31	0.33	-0.47	-0.35	0.05	0.44	-0.17
Ancho de hojas (Ancho)	n.s.	<0.05	<0.05	x	0.17	-0.36	0.30	-0.52	-0.39	0.17	0.42	-0.24
Biomasa de vainas(Vaina)	n.s.	<0.05	n.s.	n.s.	x	0.43	-0.33	0.35	0.03	0.21	-0.15	-0.05
Número de haces vegetativos (Dens)	<0.05	<0.05	<0.05	<0.05	<0.05	x	-0.25	0.58	0.30	-0.17	-0.32	0.19
Haces reproductivos(Repr)	n.s.	<0.05	<0.05	<0.05	<0.05	<0.05	x	-0.51	-0.31	0.22	0.14	-0.46
Rizomas y raíces (Rizom)	n.s.	<0.05	<0.05	<0.05	<0.05	<0.05	<0.05	x	0.44	-0.24	-0.35	0.54
Detritos (Detr)	n.s.	n.s.	<0.05	<0.05	n.s.	<0.05	<0.05	<0.05	x	-0.22	-0.27	0.45
Macroalgas (<i>Ulva</i>)	n.s.	x	-0.03	-0.51								
Epifitas (Epif)	n.s.	n.s.	<0.05	<0.05	n.s.	<0.05	n.s.	<0.05	n.s.	n.s.	x	-0.04
POC	n.s.	<0.05	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	<0.05	<0.05	<0.05	<0.05	n.s.	x

Apéndice 6. Firmas isotópicas del C ($\delta^{13}\text{C}$) y el N ($\delta^{15}\text{N}$), y relación de elementos (C:N), de los componentes de las tramas tróficas de las praderas de *Zostera marina* en la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ). Se indica además el período de muestreo y el número de unidades que conformó la muestra. *: Tratadas con HCl, ver ‘Métodos’.

Componente	Pradera	Período	# unidades	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	C:N
<i>Zostera marina</i> (<i>Zostera</i>)	BF	Verano	36	-8.53	9.09	19.31
	BY	Verano	36	-8.80	8.92	21.76
	SQ	Verano	36	-10.46	7.81	21.97
	BF	Invierno	36	-8.73	9.13	14.95
	BY	Invierno	36	-8.29	9.92	17.53
	SQ	Invierno	36	-7.92	5.79	14.93
<i>Ulva expansa</i> (<i>Ulva</i>)	BF	Verano	14	-14.28	9.75	9.32
	BY	Verano	13	-13.98	10.21	13.53
	SQ	Verano	1	-13.19	8.22	12.12
	BF	Invierno	6	-12.79	10.86	10.18
	BY	Invierno	6	-13.73	11.17	16.67
	SQ	Invierno	1	-13.36	10.56	28.94
*Epifitas	BF	Verano	24	-8.78	12.34	10.96
	BF	Verano	24	-14.97	12.15	6.88
	BF	Verano	48	-7.50	12.70	13.04
	BY	Verano	48	-10.45	12.40	10.63
	SQ	Verano	48	-9.34	11.94	11.00
	BF	Invierno	48	-10.07	12.07	8.55
	BY	Invierno	48	-10.18	9.54	14.19
*POC suspendido (>60 μm)	Océano	Verano	3	-18.95	9.24	6.39
	BF	Verano	3	-18.25	10.05	5.21

(Apéndice 6, cont.) Componente	Pradera	Período	# unidades	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	C:N
*POC suspendido (>60 μm)	BY	Verano	3	-18.45	9.56	4.98
	SQ	Verano	3	-16.24	8.24	5.33
	BF	Invierno	3	-16.45	10.85	5.18
	BY	Invierno	3	-17.74	10.24	6.19
	SQ	Invierno	3	-17.19	10.51	5.03
*Seston (Fito)	BF	Verano	13	-19.91	10.04	7.57
	BY	Verano	22	-21.60	7.99	6.44
	SQ	Verano	14	-20.80	7.05	6.49
	BF	Invierno	8	-20.17	8.26	6.62
	BY	Invierno	10	-19.89	9.37	6.64
	SQ	Invierno	10	-16.67	9.71	6.45
*POC sedimento (POC)	BF	Verano	8	-15.43	8.76	7.41
	BY	Verano	8	-16.17	8.33	7.62
	SQ	Verano	8	-15.29	7.61	9.72
	BF	Invierno	8	-15.72	8.87	7.55
	BY	Invierno	8	-16.26	7.93	8.95
	SQ	Invierno	8	-15.58	6.93	9.48
<i>Acartia californiensis</i> (<i>Acartia</i>)	BF	Ver+Inv	> 800	-19.89	10.24	7.05
	BY	Ver+Inv	> 800	-18.65	10.44	6.11
	SQ	Ver+Inv	> 800	-19.23	10.74	5.67
*Ostracoda	BF+BY+SQ	Verano	632	-14.51	10.70	6.30
Cumacea	BF+BY	Verano	475	-10.98	8.98	6.54
<i>Nebalia</i> sp	BY+SQ	Ver+Inv	94	-14.68	10.53	4.62
Mysidacea	BF	Verano	204	-15.36	13.11	4.53

(Apéndice 6, cont.) Componente	Pradera	Período	# unidades	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	C:N
Mysidacea (Mysid)	BY	Verano	171	-14.55	13.66	4.04
	SQ	Verano	747	-15.78	11.50	4.47
	BF	Invierno	159	-13.00	13.36	3.95
	BY	Invierno	281	-14.08	13.46	3.88
	SQ	Invierno	310	-14.12	12.14	3.95
Amphipoda (Amphip)	BF	Verano	185	-14.31	11.69	5.28
	BY	Verano	95	-13.98	11.61	5.41
	SQ	Verano	387	-17.63	10.27	5.50
	BF	Invierno	96	-13.46	12.63	4.51
	BY	Invierno	178	-12.68	12.35	4.67
	SQ	Invierno	140	-12.83	9.81	4.93
<i>Paracerceis sculpta</i> (<i>Paracer</i>)	BF	Ver+Inv	27	-12.47	13.90	7.45
	BY	Verano	24	-13.77	12.27	6.52
	SQ	Verano	21	-14.30	9.95	7.70
<i>Erichsonella crenulata</i> (<i>Erichson</i>)	BF+BY+SQ	Verano	13	-14.76	11.20	4.94
<i>Hippolyte californiensis</i> (<i>Hippolyte</i>)	BF	Verano	59	-12.26	13.50	3.94
	BY	Verano	97	-11.60	13.58	3.89
	SQ	Verano	31	-14.93	10.54	3.96
	BY	Invierno	36	-11.45	13.28	3.89
<i>Crangon nigricauda</i> (<i>Crangon</i>)	BF+BY	Invierno	24	-11.39	14.23	4.01
<i>Pleuroncodes planipes</i> (<i>Pleuroncodes</i>)	BF+BY	Invierno	12	-17.57	10.82	4.46
<i>Hemigrapsus oregonensis</i> (<i>Hemigrapsus</i>)	BF+BY	Verano	3	-10.27	13.17	4.86
<i>Callinectes bellicosus</i>	BF+BY+SQ	Invierno	16	-10.21	12.06	5.37
<i>Macron lividus</i>	BF+BY	Verano	12	-13.74	13.58	4.42
<i>Megastrea undosa</i> (<i>Megas</i>)	BF+BY+SQ	Ver+Inv	24	-13.62	10.45	4.14

(Apéndice 6, cont.) Componente	Pradera	Período	# unidades	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	C:N
<i>Megastrea undosa</i> (<i>Megas</i>)	BF	Verano	2	-13.16	11.68	3.75
	BY	Verano	7	-13.14	10.89	4.22
	SQ	Verano	4	-13.23	10.29	3.70
<i>Tectura depicta</i> (<i>Tectura</i>)	BF+BY+SQ	Verano	41	-9.65	9.79	4.17
<i>Haminoea vesícula</i>	SQ	Verano	11	-18.33	9.59	5.01
<i>Navanax inermis</i>	BF	Invierno	3	-14.71	16.34	4.08
	BY	Invierno	2	-12.64	16.98	3.98
	SQ	Invierno	4	-14.62	10.67	4.11
<i>Chione californiensis</i> (<i>Chione</i>)	BY	Ver-Inv	6	-15.20	10.98	3.92
<i>Crassostrea gigas</i> adulto (<i>Crassostrea</i>)	BF	Verano	6	-19.37	9.71	5.19
	BF	Verano	6	-19.66	9.63	5.47
	BF	Verano	6	-19.38	9.84	5.00
* <i>Crassostrea gigas</i> (< 1cm)	BF	Verano	48	-19.00	9.45	4.03
<i>Octopus bimaculoides</i>	BF	Invierno	1	-13.10	14.65	3.66
	BY	Verano	3	-10.88	15.43	3.30
	SQ	Verano	3	-11.92	14.34	3.36
<i>Baseodiscus delineatus</i>	BF+BY	Ver+Inv	16	-14.85	13.85	4.06
<i>Platynereis bicanaliculta</i> (<i>Platyn</i>)	BF	Verano	219	-15.34	11.53	3.97
	BY	Verano	73	-13.43	11.17	3.64
	SQ	Verano	74	-13.59	9.95	4.36
	BF+BY+SQ	Invierno	25	-17.99	12.76	4.16
<i>Cirriformia luxuriosa</i> (<i>Cirriformia</i>)	BF+SQ	Verano	12	-14.88	10.05	4.67
Capitellidae	BF+BF	Ver+Inv	5	-11.88	11.94	3.60
<i>Amphipolis squamata</i>	BF+BY+SQ	Verano	12	-6.25	12.30	9.43
<i>Strongylocentrotus purpuratus</i>	BF	Invierno	1	-6.24	12.37	8.33

(Apéndice 6, cont.) Componente	Pradera	Período	# unidades	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	C:N
<i>Pisaster giganteus</i>	BF	Invierno	2	-14.51	13.69	5.92
<i>Syngnathus leptorhynchus</i>						
<i>S. leptorhynchus</i> juvenil (Syngn juv)	BF	Verano	2	-11.12	15.15	3.21
	BY	Verano	7	-10.97	15.27	3.36
	SQ	Verano	4	-12.64	13.45	3.32
	BF	Invierno	14	-9.44	15.24	3.37
	BY	Invierno	21	-9.41	15.44	3.36
	SQ	Invierno	13	-11.76	12.36	3.36
<i>S. leptorhynchus</i> adulto (Syng adu)	BF	Verano	10	-10.78	15.68	3.43
	BY	Verano	4	-10.31	15.23	3.41
	SQ	Verano	5	-12.55	14.77	3.43
	BF	Invierno	4	-11.69	15.99	3.57
	BY	Invierno	2	-10.03	16.23	3.93
	SQ	Invierno	9	-12.79	13.71	3.55
<i>S. leptorhynchus</i> < 40mm (Syng < 40mm)	BF+SQ	Ver+Inv	19	-17.56	12.53	3.62
<i>Ilypnus gilberti</i> (Ilypn)	BY	Invierno	3	-12.02	15.63	3.56
	SQ	Invierno	1	-14.24	10.77	3.44
<i>Paraclinus integripinnis</i> (Paraclin)	BF	Verano	4	-12.97	15.00	3.63
	BY	Verano	3	-12.55	14.51	3.51
<i>Atherinops affinis</i>	SQ Old Mill	Verano	3	-13.91	13.29	3.36
<i>Paralabrax clathratus</i> (ParalCla)	BY	Verano	3	-10.62	15.80	3.61
<i>Paralabrax nebulifer</i> (ParalNeb)	BF	Verano	2	-12.58	16.29	4.47
	SQ	Verano	2	-12.29	16.30	3.48
<i>Scorpaena guttata</i> (Scorp)	BF	Verano	3	-12.46	15.64	3.85
	BY	Verano	3	-11.59	15.68	3.62

(Apéndice 6, cont.) Componente	Pradera	Período	# unidades	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	C:N
<i>Scorpaena guttata</i> (Scorp)	SQ	Verano	4	-11.98	15.62	3.55
<i>Cymatogaster aggregata</i> (Cymat)	BY	Verano	1	-14.00	14.75	3.50
<i>Hyperprosopon argenteum</i> (Hyper)	BF	Verano	3	-11.84	15.74	3.70
	BY	Verano	6	-10.34	16.18	3.47
	SQ	Verano	4	-12.59	15.72	3.62
<i>Hypsoblennius gentilis</i> (HypsoGe)	BF	Verano	6	-12.42	16.54	3.36
	BY	Verano	2	-12.48	16.24	3.65
	SQ	Verano	3	-12.76	15.20	3.45
<i>Heterostichus rostratus</i> (Hetero)	BF	Verano	5	-10.39	14.98	3.32
	BY	Verano	3	-10.47	15.20	3.44
	SQ	Verano	3	-11.83	16.02	3.20
<i>Hypsoblennius jemkimsi</i> (HypsoJe)	BF	Verano	4	-12.71	16.26	3.49
	BY	Verano	5	-11.57	15.80	3.64
<i>Leptocottus armatus</i> (Leptoc)	BF	Invierno	2	-12.09	15.67	3.58
	BY	Invierno	2	-10.09	15.95	3.50
	SQ	Invierno	1	-11.60	15.65	3.53
<i>Urolophus haller</i> (Urolop)	SQ	Verano	3	-12.17	15.46	2.95
<i>Symphurus atricauda</i> (Symph)	BF	Invierno	3	-12.85	14.79	3.36
	BY	Invierno	2	-12.21	14.70	3.26
<i>Parophrys vetulus</i> (Parophys)	SQ (Old Mill)	Verano	2	-11.79	11.25	3.16
	SQ	Invierno	3	-13.39	12.31	3.34
<i>Porichthys myriaster</i>	BY	Verano	1	-14.66	20.58	3.20
<i>Halichoeres semicinctus</i> (Halich)	BY	Verano	2	-11.16	15.80	3.72
<i>Branta bernicla</i>	SQ	Invierno	1	-11.28	13.40	5.82

Apéndice 7. Abundancia media (± 1 SE) de los taxa de mesoherbívoros (ind. m⁻²) numéricamente dominantes dentro de los corrales de inclusión del pez pipa de bahía, *Syngnathus leptorhynchus*, y de exclusión de depredadores errantes en las praderas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ) durante verano 2001 e invierno 2002.

	Verano			Invierno		
	BY	BF	SQ	BY	BF	SQ
<i>Crustacea</i>						
<i>Nebalia</i> sp						
Inclusión	3521 (3010)	1640 (540)	73 (70)	282 (142)	282 (108)	4294 (402)
Exclusión	3369 (607)	1229 (803)	139 (60)	282 (169)	579 (118)	4379 (1093)
<i>Paracerceis</i>						
<i>sculpta</i>						
Inclusión	815 (270)	284 (40)	484 (208)	226 (92)	282 (108)	2006 (392)
Exclusión	711 (234)	758 (250)	895 (314)	508 (187)	395 (267)	1751 (403)
<i>Erichsonella</i>						
<i>crenulata</i>						
Inclusión	40 (19)	143 (68)	38 (30)	71 (71)	226 (160)	339 (65)
Exclusión	32 (27)	145 (56)	68 (53)	113 (65)	198 (96)	240 (93)
<i>Anfipodos</i>						
Inclusión	16802 (1807)	11741 (2819)	46 (44)	8220 (998)	4732 (856)	10847 (1661)
Exclusión	32132 (4911)	31487 (8515)	409 (225)	10339 (2318)	14732 (1632)	9096 (832)

<i>(Apéndice 7, cont.)</i>		Verano			Invierno		
	BY	BF	SQ	BY	BF	SQ	
<i>Caridea</i>							
Inclusión	395 (204)	80 (33)	6 (2)	282 (108)	22 (13)	0 (0)	
Exclusión	939 (509)	522 (214)	74 (62)	198 (133)	282 (246)	28 (28)	
<i>Mollusca</i>							
<i>Assimineae</i>							
<i>californica</i>							
Inclusión	12170 (1718)	2373 (638)	34407 (20180)	13136 (2423)	9576 (1554)	35862 (5640)	
Exclusión	11886 (1504)	10720 (3542)	51145 (14749)	11554 (2906)	13305 (5392)	34605 (5604)	
<i>Tectura depicta</i>							
Inclusión	32 (32)	12 (9)	107 (78)	113 (46)	297 (141)	367 (203)	
Exclusión	10(2)	30 (28)	171 (102)	169 (73)	367 (162)	113 (46)	
<i>Mitrella spp</i>							
Inclusión	66 (53)	89 (55)	151 (84)	650 (175)	339 (103)	2910 (626)	
Exclusión	58 (26)	595 (167)	266 (150)	311 (149)	452 (201)	1356 (292)	
<i>Polychaeta</i>							
<i>Phyllodocida</i>							
Inclusión	2742 (1029)	2443 (641)	948 (371)	9379 (1512)	2379 (803)	1638 (297)	
Exclusión	2896 (1134)	2465 (659)	1430 (976)	6356 (898)	3234 (827)	3460 (1090)	
<i>Continúa</i>							

<i>(Apéndice 7, cont.)</i>	Verano			Invierno		
	BY	BF	SQ	BY	BF	SQ
Total						
Inclusión	40706	30212	68785	55918	24492	84280
	(2986)	(3540)	(31793)	(8535)	(1409)	(7812)
Exclusión	57359	66723	90805	45141	47924	76059
	(6598)	(16200)	(20529)	(7862)	(5179)	(4288)

Apéndice 8. Fuerza de interacción per capita media de *Syngnathus leptorhynchus* expresada como la capacidad del pez de impactar la abundancia de mesoherbívoros, la biomasa de epifitas y el crecimiento de *Z. marina* en las praderas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ), en verano 2001 (V), o invierno 2002 (I). DI: índice dinámico de Wootton (1997); RD: índice de diferencias crudas (ver ‘Métodos’).

	Verano			Invierno		
	BY	BF	SQ	BY	BF	SQ
<i>Paracerceis sculpta</i>						
DI	0.0034	-0.0245	-0.0154	-0.0203	-0.0084	0.0034
RD	2.5813	-11.8514	-10.2797	-7.0621	-2.8249	6.3559
<i>Erichsonella crenulata</i>						
DI	0.0055	-0.0003	-0.0146	-0.0118	0.0033	0.0086
RD	0.1989	-0.0497	-0.7559	-1.0593	0.7062	2.4718
Anfipodos						
DI	-0.0162	-0.0247	-0.0545	-0.0057	-0.0284	0.0044
RD	-383.2403	-493.6390	-9.0763	-52.9660	-250.0001	43.7854
Caridea						
DI	-0.0216	-0.0468	-0.0631	0.0089	-0.0640	-0.0835
RD	-13.5959	-11.0458	-1.7108	2.1186	-6.5152	-0.6812
<i>Assiminea californica</i>						
DI	0.0006	-0.0377	-0.0099	0.0032	-0.0082	0.0009
RD	7.0875	-208.6865	-418.4515	39.5480	-93.2202	31.4265
<i>Tectura depicta</i>						
DI	0.0294	-0.0232	-0.0118	-0.0101	-0.0053	0.0295
RD	0.5571	-0.4576	-1.6113	-1.4124	-1.7655	6.3559
<i>Continúa</i>						

<i>(Apéndice 8, cont.)</i>		Verano			Invierno		
	BY	BF	SQ	BY	BF	SQ	
<i>Mitrella</i> spp							
DI	0.0033	-0.0476	-0.0141	0.0184	-0.0072	0.0191	
RD	0.2039	-12.6571	-2.8746	8.4746	-2.8249	38.8418	
Phyllodocida							
DI	-0.0014	-0.0002	-0.0103	0.0097	-0.0077	-0.0187	
RD	-3.8345	-0.5571	-12.0453	75.5650	-21.3904	-45.5509	
Epifitas							
DI	0.0210	0.0229	-0.0185	-0.0036	-0.0092	-0.0022	
RD	0.0668	0.5438	-0.0824	-0.0210	-0.0404	-0.0116	
<i>Zostera marina</i>							
DI	-0.0219	-0.0122	0.0025	-0.0086	-0.0107	0.0124	
RD	-0.0771	-0.0731	0.0098	-0.0417	-0.0521	0.0189	

Apéndice 9. Coeficientes de correlación de Pearson entre los dos primeros ejes del escalamiento no métrico multidimensional (nMDS) y la abundancia de los taxa de mesoherbívoros numéricamente más representativos en los corrales de inclusión del pez pipa de bahía y de exclusión de depredadores en las praderas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ).

	Eje 1	Eje 2
<i>Paracerceis sculpta</i>	-0.57	0.11
<i>Erichsonella crenulata</i>	-0.13	0.05
Amphipoda	0.26	0.78
Caridea	0.25	0.40
<i>Tectura depicta</i>	-0.18	-0.13
<i>Assiminea californica</i>	-0.88	-0.12
<i>Mitrella</i> spp.	-0.40	0.02
<i>Platynereis bicanaliculata</i>	0.31	0.21

Apéndice 10. Biomasa media (± 1 SE) de los componentes de la vegetación (g m^{-2}) dentro de los corrales de inclusión del pez pipa de bahía y de exclusión de depredadores en las praderas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ) durante verano 2001 e invierno 2002.

	Verano			Invierno		
	BY	BF	SQ	BY	BF	SQ
Hojas						
Inclusión	35 (6)	23 (2)	16 (3)	35 (4)	52 (5)	30 (4)
Exclusión	70 (13)	25 (2)	21 (2)	34 (9)	34 (10)	17 (4)
Vainas						
Inclusión	16 (3)	5 (2)	6 (1)	46 (9)	29 (8)	13 (1)
Exclusión	18 (3)	2.5 (1)	5 (1)	31 (8)	36 (4)	17 (7.7)
Haces reproductivos						
Inclusión	19 (2)	6 (3)	1 (1)	0 (0)	0 (0)	3 (1)
Exclusión	19 (9)	7 (4)	5 (1)	0 (0)	0 (0)	2 (1)
Rizomas y raíces						
Inclusión	51 (4)	50 (13)	113 (22)	187 (37)	171 (12)	186 (18)
Exclusión	40 (5)	62 (14)	87 (16)	171 (17)	136 (22)	219 (19)
Macroalgas (<i>Ulva</i> sp.)						
Inclusión	9 (5)	12 (6)	0 (0)	0 (0)	8 (8)	0 (0)
Exclusión	24 (12)	5 (1)	1 (1)	0 (0)	1 (1)	0 (0)
Epifitas (% hojas)						
Inclusión	4.7 (0.3)	36.2 (6.1)	3.0 (0.9)	5.4 (0.3)	3.6 (0.3)	5.0 (0.4)
Exclusión	2.0 (0.4)	14.5 (2.5)	6.3 (0.2)	6.2 (0.3)	5.2 (0.3)	5.5 (1.03)
Detrito						
Inclusión	54 (9)	79 (21)	121 (26)	316 (18)	114 (11)	390 (34)
Exclusión	23 (12)	62 (14)	172 (25)	200 (58)	107 (2)	202 (60)

<i>(Apéndice 9, cont.)</i>	Verano			Invierno		
	BY	BF	SQ	BY	BF	SQ
POC (%)						
Inclusión	3.3 (0.1)	6.3 (0.3)	11.3 (0.7)	12.6 (1.5)	7.0 (0.6)	11.5 (0.7)
Exclusión	3.3 (0.2)	6.7 (0.6)	14.0 (0.9)	11.5 (1.1)	9.4 (2.2)	10.4 (0.7)

Apéndice 11. Media (± 1 SE) de variables descriptoras de la arquitectura de *Zostera marina* dentro de los corrales de inclusión del pez pipa de bahía y de exclusión de depredadores en las praderas de la Base de la Y (BY), Bahía Falsa (BF) y San Quintín (SQ) durante verano 2001 e invierno 2002. Densidad expresada como número de haces m^{-2} .

	Verano			Invierno		
	BY	BF	SQ	BY	BF	SQ
Variables de las hojas						
Número (haz ⁻¹)						
Inclusión	2.5 (0.3)	3.7 (0.2)	3.2 (0.1)	4.0 (0.5)	3.8 (0.3)	4.7 (0.2)
Exclusión	2.7 (0.4)	3.1 (0.2)	3.4 (0.3)	4.7 (0.2)	3.8 (0.3)	3.8 (0.3)
Longitud (mm hoja ⁻¹)						
Inclusión	282 (10)	341 (22)	239 (24)	237 (10)	232 (21)	138 (7)
Exclusión	275 (30)	260 (35)	247 (8)	269 (16)	311 (42)	112 (12)
Ancho (mm hoja ⁻¹)						
Inclusión	5.5 (0.2)	6.1 (0.5)	4.6 (0.2)	5.5 (0.2)	5.6 (0.2)	3.9 (0.2)
Exclusión	4.7 (0.40)	4.8 (0.2)	4.5 (0.1)	5.5 (0.1)	5.7 (0.2)	3.7 (0.1)
Variables de densidad						
Haces vegetativos						
Inclusión	249 (50)	101 (20)	155 (14)	328 (51)	261 (33)	316 (39)
Exclusión	318 (23)	70 (10)	135 (10)	284 (43)	286 (41)	388 (141)
Haces reproductivos						
Inclusión	40 (11)	28 (20)	6 (4)	0 (0)	0 (0)	30 (10)
Exclusión	66 (20)	26 (9)	18 (4)	0 (0)	0 (0)	3.8 (0.3)
Crecimiento						
Inclusión	2.2 (0.6)	4.7 (0.5)	4.2 (0.8)	4.1 (0.5)	3.9 (0.7)	1.9 (0.3)
Exclusión	5.3 (0.9)	7.6 (1.4)	3.8 (0.6)	5.8 (0.7)	6.0 (1.2)	1.2 (0.2)

Apéndice 12. Resultados complementarios del análisis de isótopos estables. $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los Productores Primarios en Praderas Submarinas de Bahía San Quintín: Respuesta a las condiciones del ambiente.

Los principales autótrofos en praderas submareales de *Zostera marina* mostraron firmas isotópicas del carbono claramente distinguibles entre sí (Fig. 12), justificando la utilización de sus isótopos estables como trazadores de las fuentes de energía para la trama trófica de Bahía San Quintín. Los productores primarios fueron segregados también por su razón C:N, principalmente en verano (Fig. 14, nMDS: estrés = 0.05). Tejidos de las hojas de pastos marinos están normalmente enriquecidos en ^{13}C (Beer *et al.*, 1980), y en Bahía San Quintín se caracterizan por $\delta^{13}\text{C}$ menos negativos que los de otras praderas del Pacífico nororiental (Tabla XII). El $\delta^{13}\text{C}$ del fitoplancton ($\delta^{13}\text{C}$ -20.6‰), estimado a partir de muestras ‘limpias’ de seston, fue muy cercano al valor medio del fitoplancton reportado para aguas oceánicas, $\delta^{13}\text{C}$ -21‰ (Fry y Sherr, 1984). Macroalgas (*Ulva expansa*, $\delta^{13}\text{C}$ -13.6‰) y algas epifitas ($\delta^{13}\text{C}$ -15.0‰) presentaron valores de $\delta^{13}\text{C}$ intermedios entre el fitoplancton y *Z. marina* (Fig. 12).

La variabilidad estacional en la razón de los isótopos estables del C fue baja y sólo importante para *Z. marina* en SQ, donde en verano presentó un $\delta^{13}\text{C}$ extremo de -10.5‰ (Fig. 12). Esto es consistente con mediciones previas que indicaron una tendencia de los pastos marinos a enriquecerse en ^{12}C desde la boca de la laguna hasta el interior del brazo oriental, homónimo a la laguna (Carriquiry, no publicado). La variabilidad temporal o espacial en las firmas isotópicas de pastos marinos está generalmente relacionada con procesos bioquímicos de fraccionamiento asociados a diferencias en las condiciones ambientales y a la disponibilidad efectiva del DIC para fotosíntesis, i.e., balance de C y

dinámica de las reservas en la planta (Cooper, 1989; Fourqurean *et al.*, 1997; Vizzini *et al.*, 2003; Fourqurean *et al.*, 2005). Usualmente se observa una menor discriminación contra el isótopo pesado del C cuando estos elementos están en concentraciones limitantes para el crecimiento.

Tabla XII. Razones isotópicas y elementales del C y el N de los principales productores primarios bentónicos en praderas de *Zostera marina* del Pacífico Nororiental.

Área	$\delta^{13}\text{C}$			$\delta^{15}\text{N}$			C:N		
	\bar{x}	ES	Rango	\bar{x}	ES	Rango	\bar{x}	ES	Rango
<i>Zostera marina</i>									
¹ Izembek Lagoon, AK	-10.3	0.4	3.7						
² Tomales Bay, CA	-9.6	0.2	7.5	9.7	0.3	6.2	19.7	0.7	26.5
^{3*} Hood Canal, WA	-11.6	1.7	8						
⁴ Bahía San Quintín	-8.0								
⁵ Bahía San Quintín	-8.8	0.5	2.6	8.4	0.8	4.1	18.4	1.8	7.1
⁷ Bahía San Quintín	-9.7		4.1	5.2		2.5			
Epífitas de <i>Z. marina</i>									
^{3*} Hood Canal, WA	-17.9	2.2	11						
⁵ Bahía San Quintín	-15.0								
<i>Ulva</i> sp									
⁶ Tijuana Estuary, CA	-19.1	0.7		13.4	0.5				
⁶ San Dieguito, CA	-15.4			10.3					
^{3*} Hood Canal, WA	-12.0	1.7	6						
⁵ Bahía San Quintín	-13.6	0.3	1.5	10.1	0.6	3.0	15.1	4.2	19.6
⁷ Bahía San Quintín	-8.4		3.8	8.7		3.3			

(Tabla XII, cont.)

***Enteromorpha* sp**

⁷Bahía San Quintín -15.8 1.8 4.8 7.9

Spartina foliosa

⁶Tijuana Estuary, CA -15.1 0.2 10.3 0.3

⁶San Dieguito, CA -15.4 10.3

⁷Bahía San Quintín -13.5 0.9 6.7 6.1

Microalga sedimento

⁶Tijuana Estuary, CA -17.7 5.0

¹: McConnaughey y McRoy (1979); ²: Fourqurean et al. (1997); ³: Simenstad y Wissmar (1985); ⁴: Carriquiry et al. unpubl.; ⁵: Este estudio; ⁶: Kwak y Zedler (1997); ⁷: Herzka y Talley unpubl., intermareal (invierno). *: Los valores fueron aproximados visualmente de la Figura 2 de la referencia.

Habitualmente existe un enriquecimiento en los isótopos pesados en los tejidos de pastos durante el verano, cuando los requerimientos nutricionales aumentan en respuesta a un aumento de la temperatura y luminiscencia ambiental (Fourqurean *et al.*, 1997; Vizzini *et al.*, 2003; Fourqurean *et al.*, 2005). Sin embargo no se observó un mayor enriquecimiento en ¹³C durante este período (Fig. 12). En Bahía San Quintín el crecimiento de *Z. marina* no respondió a los patrones de temperatura y luminiscencia estacionales (Figs. 6 y 9), por lo menos entre los períodos comparados.

Variaciones en las tasas de crecimiento de *Z. marina* fueron mayormente explicadas por procesos locales. El crecimiento fue menor en la pradera SQ independientemente de la estación del año, y a pesar de condiciones optimas de temperatura y luz (ver ‘Discusión’). Las menores tasas de crecimiento en SQ fueron atribuidas principalmente al efecto de

herbivoría de *Tectura depicta* (ver ‘Resultados/’), un gasterópodo que afecta la capacidad fotosintética del pasto marino (Zimmerman *et al.*, 1996; Zimmerman *et al.*, 2001).

Valores menos negativos de $\delta^{13}\text{C}$ en BY y BF pudieran explicarse por una fuerte demanda de DIC, asociada a una alta tasa de crecimiento, y pobres reservas de carbohidratos no estructurales (Tablas V y VI, ‘Discusión’), lo que determinaría una baja discriminación contra el ^{13}C . Alternativamente, el bajo $\delta^{13}\text{C}$ de los pastos marinos en SQ podría ser el resultado de la asimilación de C de re-mineralización de materia orgánica enriquecida en ^{12}C , e.g., fitoplancton o plantas terrestres. El aporte de material de origen terrestre en la laguna es insignificante (Ibarra-Obando *et al.*, 2000; Camacho-Ibar *et al.*, 2003). En contraste, a pesar de que existe una influencia decreciente del fitoplancton desde la boca al interior de la laguna (Fig. 14), el aporte de fitoplancton al sedimento de SQ es importante (Tabla VIII) y podría explicar el $\delta^{13}\text{C}$ de *Z. marina*.

El $\delta^{15}\text{N}$ de los productores primarios fue alto y mayormente indistinguible entre sí a lo largo del año (Fig. 12). Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ observados sugieren que surgencias costeras constituyen la principal fuente de N para los productores primarios en gran parte de la laguna (Michener y Schell, 1994). Al principio de un evento de surgencia la disponibilidad de nitrato es alta y el fitoplancton asimila preferentemente ^{14}N (Goering *et al.*, 1990). Mientras el florecimiento de fitoplancton y la demanda por N aumentan, la discriminación contra el ^{15}N disminuye hasta que el fitoplancton refleja un valor isotópico similar al del nitrato (Goering *et al.*, 1990), i.e., ~6-7‰ en la costa nororiental del Océano Pacífico (Miyake y Wada, 1967). Valores de $\delta^{15}\text{N}$ todavía más elevados en materia orgánica y tejidos de productores primarios indican alteración de las razones de isótopos por procesos

posteriores de desnitrificación (Michener y Schell, 1994). En contraste, en sistemas oligotróficos el fitoplancton se nutre de nitrógeno de re-mineralización, como amonio y urea, enriquecido en ^{14}N , e.g., $\delta^{15}\text{N} \sim -3.5\text{‰}$ (Miyake y Wada, 1967).

El $\delta^{15}\text{N}$ y C:N de hojas verdes de *Z. marina* constituyen un buen indicador del estado nutricional de la planta (Atkinson y Smith, 1983; Fourqurean *et al.*, 1997). El análisis elemental de hojas de *Z. marina* de Tomales Bay, una laguna costera del centro de California con características similares a Bahía San Quintín (Ibarra-Obando *et al.*, 2004), reveló que el crecimiento del pasto marino es limitado por la disponibilidad de N hacia el interior de la laguna (Fourqurean *et al.*, 1997). Durante el verano, hojas de pastos marinos de estas praderas relativamente aisladas de la fuente de nutrientes poseen un $\delta^{15}\text{N}$ y un C:N más elevado que praderas más próximas al océano, i.e., fertilizadas por eventos de surgencias (Fourqurean *et al.*, 1997).

Por distancia a la boca y tiempos de residencia del agua, de las tres praderas comparadas SQ es la más aislada de la fuente de fertilización (ver 'Área de Estudio'). A diferencia de lo que ocurre en Tomales Bay, en SQ el $\delta^{15}\text{N}$ de *Z. marina* fue significativamente menor que en las praderas más influenciadas por el aporte de N desde el océano (Fig. 12). Este patrón es consistente con muestreos previos de la variabilidad espacial del $\delta^{15}\text{N}$ de *Z. marina* en Bahía San Quintín. El $\delta^{15}\text{N}$ de los pastos marinos aumenta desde la boca de la laguna hacia el interior de Bahía Falsa y, en cambio, disminuye hacia el interior del brazo San Quintín (Carriquiry *et al.*, no publicado). El $\delta^{15}\text{N}$ de la materia orgánica en sedimentos sigue un patrón de variación espacial similar, también acorde a lo observado en estudios previos (Carriquiry *et al.*, no publicado).

Los patrones de variabilidad espacial del $\delta^{15}\text{N}$ y modelos de balance de masas de la dinámica de nutrientes en la laguna (Camacho-Ibar *et al.*, 2003) indican que la pérdida de DIN del sistema por desnitrificación es mayor en la región de las praderas más dinámicas (BY y BF). Pero la pérdida de N por desnitrificación no debe limitar el crecimiento de pastos en estas praderas. Como en Tomales Bay, la razón C:N de los tejidos muestra un claro patrón estacional caracterizado por máximos en verano (Fig. 14). Sin embargo el patrón espacial de la razón C:N de *Z. marina* en Bahía San Quintín no debe ser controlado por desnitrificación, ya que en verano el C:N de SQ es mayor que en el resto de las praderas (Fig. 14). Más importante, la ocurrencia permanente de talos de más de dos metros de longitud de *U. expansa* en BY y BF indica que las concentraciones de DIN de la columna de agua son incluso suficientes como para mantener la biomasa de algas oportunistas que suelen estar limitadas por nutrientes (Nelson *et al.*, 2003; Sundbäck *et al.*, 2003; Kamer *et al.*, 2004).

Ulva expansa casi no ocurrió en praderas de *Z. marina* de SQ (Tabla V), posiblemente por la menor disponibilidad de N en la columna de agua (Figs. 6-7). A diferencia de macroalgas como *U. expansa*, los pastos marinos incorporan los nutrientes preferentemente del agua intersticial en el sedimento, especialmente en sistemas oligotróficos (Lepoint *et al.*, 2002; Evrard *et al.*, 2005). El desarrollo radicular de *Z. marina* en SQ fue muy superior al observado en las praderas con mayor aporte de N (Tabla V). Esto denota la plasticidad de *Z. marina* para adaptarse a condiciones de N limitantes en la columna de agua. La absorción de DIN intersticial por raíces es reflejada por la similitud del $\delta^{15}\text{N}$ de *Z. marina* y el de la materia orgánica en sedimento (Fig. 13). Sin embargo, la

alta biomasa radicular de *Z. marina* en SQ debe tener un costo energético grande para la planta, que requiere ser compensado por una intensa actividad fotosintética.

La respuesta de *Z. marina* a las condiciones ambientales de Bahía San Quintín es reflejada por los patrones de biomasa con relación a algas oportunistas que pueden limitar la disponibilidad de luz (Fig. 8), la partición de biomasa y anatomía de sus diferentes órganos según las condiciones de luz y nutrientes (Tablas V y VI), y las razones elementales e isotópicas del C y N de sus tejidos (Figs. 13 y 14). El comportamiento de estas variables indica que durante el verano en las praderas con abundancia de nutrientes (BY, BF) el pasto marino contrarresta las condiciones de luz limitante disminuyendo su biomasa subterránea (Tabla V, ver Nielsen *et al.*, 2002; Peralta *et al.*, 2002), alargando sus hojas en busca de la superficie (i.e., tasa de crecimiento y vida media de las hojas altos, Tabla V, referencias en Greve y Krause-Jensen, 2005) y asimilando nutrientes de la columna de agua (Fig. 12). En la pradera alejada de la fuente de fertilización, pero con alta disponibilidad de luz (Fig. 9), *Z. marina* desarrolla una biomasa radicular importante (Tabla V) para explotar los nutrientes del agua intersticial del sedimento (Fig. 13), y posiblemente almacenarlos para períodos de escasez (Touchette *et al.*, 2003; Invers *et al.*, 2004).