Centro de Investigacion Cientifica y de Educacion Superior de Ensenada

SOBRE LA CUANTIFICACION DE LA BIOMASA DE zoestera marina L. EN BAHIA SAN QUINTIN. B. C. DURANTE UN CICLO ANUAL

TESIS

MAESTRIA EN CIENCIAS

MIRIAM POUMIAN TAPIA

ENSENADA, B. C. MEXICO. MAYO DE 1995.

RESUMEN de la Tesis de Miriam Poumián Tapia presentada como requisito parcial para la obtención del grado de **MAESTRO EN CIENCIAS** en **ECOLOGÍA MARINA**. Ensenada, Baja California, México. Mayo de 1995.

SOBRE LA CUANTIFICACIÓN DE LA BIOMASA DE *Zostera marina* L. EN BAHÍA SAN QUINTÍN, B. C. DURANTE UN CICLO ANUAL.

De enero de 1987 a febrero de 1988 se cuantificó la biomasa foliar y subterránea de *Z. marina* en dos niveles de marea (-0.10 m, transecto I y +0.05 m, transecto II NBMI) en Bahía Falsa, San Quintín, B. C. Se midieron variables indirectas (densidades) y directas (g peso seco) y se evaluó la biomasa de macroalgas flotantes, del perifiton y del detritus asociados a *Z. marina*.

Con respecto a la densidad de tallos apicales, de las ramas laterales y de sus hojas expuestas, sólo en otoño se encontraron diferencias significativas entre transectos ($p<0.05$) con las mayores densidades en el transecto II. Las variaciones temporales fueron significativas en el transecto I, presentando un máximo en julio y un mínimo en noviembre; mientras que, en el transecto II, las densidades de tallos y de hojas expuestas se mantuvieron sin cambios significativos ($p>0.05$). Un Análisis de Componentes Principales (ACP) indicó que la luz es el factor principal que covaría con esta variable. Los tallos reproductivos se presentaron de febrero a octubre, con una densidad promedio de 5%. La densidad de semillas germinadas fue máxima durante el otoño.

La biomasa foliar de los tallos vegetativos (apicales y ramas laterales) fue alta durante verano-otoño alcanzando los valores máximos en septiembre y octubre (transecto I y II respectivamente) y los mínimos en abril para ambos niveles. La biomasa foliar y el índice de área foliar (L.A.I.) estuvieron altamente correlacionadas entre sí y su relación lineal fue significativa en los dos transectos; estos resultados sugieren que el área foliar es un buen predictor de la biomasa foliar. Un ACP indicó que la temperatura es la variable que tiene mayor covariación con la biomasa y área foliares de *Z. marina*. La biomasa de las raíces y rizomas no varió en espacio y tiempo y representó 47% de la biomasa total. La biomasa y área foliares, la densidad de tallos vegetativos y el porcentaje de tallos reproductivos fue menor a la obtenida en 1982, en la misma zona; en tanto que la biomasa subterránea fue similar.

La relación entre variables bióticas indicó que en el transecto I existe una relación inversa entre la biomasa y área foliar con la densidad de tallos y de hojas, mientras que en el transecto II, la misma relación es independiente.

Las macroalgas a la deriva estuvieron presentes todo el año, con valores mayores en mayo y septiembre; se identificaron seis especies de algas verdes y tres de algas rojas.

Durante verano-otoño se encontró mayor biomasa del perifiton en el transecto I, donde fluctuó en función de la disponibilidad del sustrato, con un valor promedio de 5% respecto a la biomasa foliar de *Z. marina*; mientras que en el transecto II el perifiton no varió significativamente y representó el 4%.

La biomasa del detritus varió significativamente sólo en el transecto I, con mayores biomasas en invierno y principios de verano y menores durante verano y otoño.

ABSTRACT

From January 1987 to February 1988 aboveground and belowground biomass of *Zostera marina* were measured on two sea levels (-0.10 m, transect I and +0.05 m, transect II MLLW) in Bahia Falsa, San Quintin, B.C. Indirect and direct measurements (density and g dry weight, respectively) were taken and the biomass of drift algae, periphyton and detritus found in association with eelgrass were measured also.

In the density of apical shoots, lateral shoots and exposed leaves, we found significant differences between transects ($p<0.05$) only in fall, with the highest densities on transect II. Temporal variations on transect I were significant, with the highest densities in July and lowest in November; in transect II, the shoot and exposed leaf density did not show significant variability ($p<0.05$). A principal component analysis (PCA) indicated the light as the principal factor which covaried with the shoot and leaf density. Reproductive shoots were present from February to October averaged 5% of total shoots. Seedling density was highest during fall.

Aboveground biomass of vegetative shoots (apical and lateral) was high during summer-fall, reaching the highest values in September and October (transect I and II, respectively), and the lowest in April at both levels. Aboveground biomass and leaf area index (L.A.I.) were highly correlated and their lineal functional relationship was significant at both transects, these results sugest that L.A.I. is a good predictor for aboveground biomass. A PCA revealed that the temperature is the principal factor which covaried with the aboveground biomass and the L.A.I. of *Z. marina.* The belowground biomass did not have significant differences in space and time, and it accounted 47% of the total biomass. The aboveground biomass, leaf area index, vegetative shoot density and percentage of reproductive shoots were lower in 1987 than samples which had been collected in 1982 on the same area; however, the belowground was similar.

At transect I the biotic variables showed an inverse relationship between aboveground biomass and leaf area index with shoot and leaf density; at transect II, there is no such relationship.

Drift macroalgae were present all year, six green algae species and three red ones were identified; their biomass had higest values in May and September.

Periphyton biomass during summer-fall was higher on transect I than transect II, with highest values; the fluctuations were related with the substratum available. At transect I the periphyton biomass percentage was 4% of the aboveground biomass of *Z. marina*; at transect II, the periphyton did not vary significantly and it accounted 4%.

Detritus biomass varied significantly only at transect I, with higher biomass in winter and the beginning of summer, and lower values during summer-fall.

CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE

EDUCACIÓN SUPERIOR DE ENSENADA

DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA

DIVISIÓN DE OCEANOLOGÍA

SOBRE LA CUANTIFICACIÓN DE LA BIOMASA DE *Zostera marina* ***L. EN BAHÍA SAN QUINTÍN, B. C. DURANTE UN CICLO ANUAL.***

TESIS

que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para

obtener el grado de MAESTRO EN CIENCIAS presenta:

MIRIAM POUMIÁN TAPIA

Ensenada, Baja California, México. Mayo de 1995.

DEDICATORIAS

A mis padres: Benjamín Poumián M.
Evangelina Tapia G.
por su apoyo incondicional.

A Héctor Atilano S. por su fuerza, disciplina
y amor que me transmite cuando tengo
crucigramas mentales.

A mi príncipe Filippo y a mi
hermosa Eva Consuelo, quienes
con una sonrisa o palabra me hacen sentir
feliz y con energía para ser cada día mejor.

AGRADECIMIENTOS

Ante todo y antes que a otra persona, agradezco a mi madre por el tiempo que le dedicó a mis hijos en las tardes y noches, por esta ayuda pude llevar a cabo diferentes etapas de la tesis.

Agradezco a mi asesor la Dra. Silvia Ibarra por su dirección, su apoyo, sus correciones al escrito y su invaluable ayuda en la escritura de la Discusión.

Agradezco a mis sinodales, M. en C. Elena Solana, Dra. Diana Tentori, Dr. Oscar Sosa y Dr. Helmut Maske por sus comentarios, sugerencias y por la revisión del escrito.

Agradezco a P.B. Xenia Reyes Ronfini por su ayuda proporcionada en la recolecta de muestras en el campo y en la separación de muestras en el laboratorio.

Agradezco a los señores Juan Sidón Pérez y Martín Díaz Lucero por su apoyo técnico en todas y cada una de las salidas a la Bahía de San Quintín.

Agradezco al Cand. Dr. Carlos Torres Navarrete, por su ayuda en el cálculo de las horas de exposición de los transectos estudiados en el presente estudio.

Al Oc. Ignacio González N. del Departamento de Mareografía por proporcionar los datos de mareas necesarios para el cálculo de las horas de exposición de los transectos estudiados.

Al Oc. César Almeda por su asesoramiento en el manejo de los diversos paquetes estadísticos utilizados en el desarrollo de este trabajo.

Al M. en C. Héctor Atilano Silva por la gran ayuda otorgada en la revisión del escrito final.

LISTA DE FIGURAS

Figura		***Página***
1	Distribución mundial de *Zostera marina* L. (tomada de McRoy y McMillan, 1977).	10
2	Morfologia de *Zostera marina* L.; A) Tallo apical vegetativo y rama lateral de *Zostera marina*; B) tallo reproductivo; C) flores masculinas y femeninas; D) corte transversal de una hoja, mostrando su estructura interna. (Tomado de Tomlinson, 1980; Jacobs y Pierson, 1981; Jacobs, 1984).	14
3	A) Esquema de la península de Baja California, señalando la ubicación de la Bahía de San Quintín; B) la Bahía, indicando el nombre de los dos brazos que la forman; C) polígono mostrando la forma del bajo donde se realizó el estudio y la ubicación de los dos transectos; D) perfil indicando el nivel de los dos transectos. NBMI=Nivel de Bajamar Medio Inferior.	26
4	Densidad de tallos apicales vegetativos y ramas laterales, expresada en número de tallos o ramas por metro cuadrado. Las barras verticales indican ±1 error estándar.	37
5	Densidad total de tallos vegetativos (sumatoria de los tallos apicales vegetativos y las ramas laterales, expresada en número de tallos o ramas laterales por metro cuadrado. Las barras verticales indican ±1 error estándar.	39
6	Densidad de tallos reproductivos, expresada en número de tallos por metro cuadrado. Las barras verticales indican ±1 error estándar.	41
7	Densidad de hojas expuestas y de hojas ocultas dentro de la vaina de los tallos apicales vegetativos. Las barras verticales indican ±1 error estándar.	43
8	Densidad de hojas expuestas y de hojas ocultas dentro de la vaina de las ramas laterales. Las barras verticales indican ±1 error estándar.	45
9	Densidad total de hojas expuestas y ocultas de los tallos vegetativos que incluyen los tallos apicales y las ramas laterales. Las barras verticales indican ±1 error estándar.	48

LISTA DE FIGURAS (continuación).

Figura		***Página***
10	Densidad de hojas de los tallos reproductivos encontrada en los dos transectos. Las barras verticales representan ±1 error estándar.	50
11	Densidad de semilas sin germinar y de semillas germinadas de *Zostera marina* cuantificada cada dos meses en los dos transectos. Las barras verticales representan ±1 error estándar.	51
12	Indice de área foliar (L.A.I.) de los tallos vegetativos (sumatoria de los tallos apicales vegetativos y las ramas laterales), cuantificada en los dos transectos. Las barras verticales representan ±1 error estándar.	53
13	Biomasa de las vainas de los tallos vegetativos (tallos apicales y sus ramas laterales) evaluada en los dos transectos. Las barras verticales representan ±1 error estándar.	55
14	Biomasa de hojas expuestas y hojas ocultas dentro de la vaina de los tallos vegetativos (tallos apicales y ramas laterales) evaluada en los dos transectos. Las barras verticales representan ±1 error estándar.	57
15	Biomasa foliar (hojas expuestas, ocultas y vainas) de los tallos vegetativos (tallos apicales y sus ramas laterales) evaluada en los dos transectos. Las barras representan ±1 error estándar.	59
16	Distribución porcentual de la biomasa de vainas, de hojas expuestas y de hojas ocultas, a la biomasa foliar de los tallos vegetativos (apicales y ramas laterales) evaluada en los dos transectos.	61
17	Biomasa foliar (hojas, espádices y vainas) de los tallos reproductivos cuantificada en los dos transectos. Las barras verticales representan ±1 error estándar.	63

LISTA DE FIGURAS (continuación).

Figura		***Página***
18	Distribución porcentual de espádices, de vainas y de hojas, a la biomasa total de los tallos reproductivos evaluada en los dos transectos.	64
19	Biomasa de semillas sin germinar y de semillas germinadas de *Zostera marina* evaluada en los dos transectos cada dos meses. Las barras verticales representan ±1 error estándar.	66
20	Biomasa de raíces de *Zostera marina* cuantificada en los dos transectos cada dos meses. Las barras verticales representan ±1 error estándar.	68
21	Biomasa de rizomas de *Zostera marina* cuantificada en los dos transectos. Las barras verticales representan ±1 error estándar.	69
22	Biomasa subterránea (sumatoria de la biomasa de las raíces y los rizomas) cuantificada cada dos meses en los dos transectos. Las barras verticales representan ±1 error estándar.	70
23	Contribución porcentual de las raíces y rizomas a la biomasa subterránea de *Zostera marina*, en los dos transectos.	72
24	Representación gráfica de las correlaciones de las variables con cada factor. Análisis de Componentes Principales de las variables que representan todas las partes foliares de *Zostera marina*. Se realizó por separado para cada transecto. A=densidad de tallos; B=densidad de hojas; C=área foliar; D=biomasa de hojas; E=biomasa de vainas; F=biomasa foliar total.	75
25	Representación gráfica de las correlaciones de las variables con cada factor. Análisis de Componentes Principales de las variables que representan la biomasa subterránea y la biomasa foliar total de *Zostera marina*. Se realizó por separado para cada transecto. A=densidad de tallos; B=densidad de hojas; C=área foliar; D=biomasa de hojas; E=biomasa de vainas; F=biomasa foliar total.	79

LISTA DE FIGURAS (continuación).

Figura		***Página***
26	Biomasa del perifiton de las hojas de los tallos vegetativos de *Zostera marina*, tanto en el transecto I como en el transecto II. Las barras verticales corresponden a ±1 error estándar.	83
27	Biomasa de las macroalgas asociadas a *Zostera marina* que se encontraron en los dos transectos. Las barras verticales corresponden a ±1 error estándar.	85
28	Biomasa del detritus encontrado en las muestras de *Zostera marina*, se presenta la biomasa encontrada en los dos transectos. Las barras verticales corresponden a ±1 error estándar.	88
29	Sumatoria mensual de las horas que se expusieron al aire tanto el transecto I, como el transecto II y la irradiancia medida al mediodía durante 1987 y los dos primeros meses de 1988.	90
30	Temperatura subsuperficial y salinidad del agua medida a un metro de profundidad en la zona de estudio, en Bahía Falsa, San Quintín, B.C., durante 1987 y los dos primeros meses de 1988.	91
31	Concentraciones (µM) de nitratos, nitritos y fosfatos medidos en el agua a un metro de profundidad, en la zona de estudio, en Bahía Falsa, San Quintín, B.C. durante 1987 y los dos primeros meses de 1988.	93
32	Análisis de Componentes Principales. Gráficas de las correlaciones de las variables bióticas (foliares) del transecto I y las variables abióticas medidas en la zona de estudio, con los factores 1, 2, 3 y 4. B=luz, C=temperatura, D=salinidad, E=nitratos, F=nitritos, G=fosfatos, H=horas de exposición, I=densidad de tallos, J=densidad de hojas, K=área foliar, L=biomasa de hojas, M=biomasa de vainas, N=biomasa foliar total.	97

LISTA DE FIGURAS (continuación).

Figura		***Página***
33	Análisis de componentes principales. Gráficas de las correlaciones de las variables bióticas (foliares) del transecto II y las variables abióticas medidas en la zona de estudio, con los factores 1, 2 y 4. B=luz, C=temperatura, D=salinidad, E=nitratos, F=nitritos, G=fosfatos, H=horas de exposición, I=densidad de tallos, J=densidad de hojas, K=área foliar, L=biomasa de hojas, M=biomasa de vainas, N=biomasa foliar total.	99

LISTA DE TABLAS

Tabla		***Página***
I	Eigenvalores y eigenvectores del Análisis de Componentes Principales para las variables de biomasa foliar de *Zostera marina* en el transecto I.	73
II	Eigenvalores y eigenvectores del Análisis de Componentes Principales para las variables de biomasa foliar de *Zostera marina* en el transecto II.	76
III	Eigenvalores y eigenvectores del Análisis de Componentes Principales para las variables de biomasa subterránea y foliar total de *Zostera marina* en el transecto I.	80
IV	Eigenvalores y eigenvectores del Análisis de Componentes Principales para las variables de biomasa subterránea y foliar total de *Zostera marina* en el transecto II.	81
V	Especies de macroalgas asociadas a *Zostera marina*.	86
VI	Eigenvalores y eigenvectores del Análisis de Componentes Principales para las variables bióticas foliares de *Zostera marina* correspondientes al transecto I y variables abióticas medidas en la zona de estudio en Bahía San Quintín.	95
VII	Eigenvalores y eigenvectores del Análisis de Componentes Principales para las variables bióticas foliares de *Zostera marina* correspondientes al transecto II y variables abióticas medidas en la zona de estudio en Bahía San Quintín.	98
VIII	Densidad de tallos vegetativos y porcentajes de tallos reproductivos de *Zostera marina* en varios sitios del Oceáno Pacífico y del Oceáno Atlántico. Se indica los meses en que se presenta la densidad máxima.	103
IX	Indice de área foliar (L.A.I.) de *Zostera marina*, expresado en metros cuadrados de hojas por metro cuadrado de sustrato en varios sitios geográficos. (Tomada y modificada de Ibarra-Obando, 1992).	111

LISTA DE TABLAS (continuación).

Tabla		***Página***
X	Biomasa foliar y subterránea de *Zostera marina* en varios sitios del Oceáno Pacífico y del Oceáno Atlántico. Se indica los meses en que se presenta la biomasa máxima. (Tomada y modificada de Ibarra-Obando, 1992).	114
XI	Proporción de biomasa foliar/biomasa subterránea de *Zostera marina* en varios sitios del Oceáno Pacífico y del Oceáno Atlántico.	120

CONTENIDO

	Página
I INTRODUCCIÓN	1
I.1 Características bióticas y ecóticas de *Zostera marina* L.	7
I.1.1 Sistemática y distribución de *Zostera marina* L.	7
I.1.2 Morfología y crecimiento	9
I.1.3 Características del hábitat	13
I.2 Perifiton	20
I.3 Macroalgas a la deriva	22
I.4 Objetivos	23
II MATERIAL Y MÉTODOS	25
II.1 Descripción del área de estudio	25
II.2 Metodología de campo	28
II.3 Metodología de laboratorio	30
II.4 Análisis de los datos	32
III RESULTADOS	36
III.1 Densidad	36
III.1.1 Tallos apicales vegetativos	36
III.1.2 Ramas laterales	36
III.1.3 Densidad total de tallos vegetativos	38
III.1.4 Tallos reproductivos	40
III.1.5 Hojas de tallos apicales vegetativos	42
III.1.6 Hojas de ramas laterales	44
III.1.7 Densidad total de hojas de tallos vegetativos	46
III.1.8 Hojas de tallos reproductivos	47
III.1.9 Semillas sin germinar y semillas germinadas	49
III.2 Índice de área foliar (L.A.I.)	52
III.3 Biomasa foliar de *Zostera marina L.*	54
III.3.1 Vainas de tallos vegetativos	54
III.3.2 Hojas de tallos vegetativos	54
III.3.3 Biomasa foliar total	58
III.4 Biomasa foliar de tallos reproductivos	61
III.5 Semillas sin germinar y semillas germinadas	62
III.6 Biomasa subterránea: raíces y rizomas	67
III.7 Relaciones entre variables de densidad y biomasa	71
III.8 Biomasa del perifiton	82
III.9 Biomasa de macroalgas	84
III.10 Biomasa del detritus	87

III.11 Variables físico-químicas del área de estudio 87
III.12 Análisis de las variables bióticas y abióticas 92
IV DISCUSIÓN 101
V CONCLUSIONES 128
VI RECOMENDACIONES 131
LITERATURA CITADA 133
APÉNDICE A 152

SOBRE LA CUANTIFICACIÓN DE LA BIOMASA DE Zostera marina *L. EN BAHÍA SAN QUINTÍN, B.C. DURANTE UN CICLO ANUAL.*

I INTRODUCCIÓN

En los ecosistemas costeros, desde los trópicos hasta las zonas boreales, se encuentran praderas de fanerógamas marinas conocidas comúnmente como pastos marinos. Estos vegetales forman comunidades que tienen dos funciones importantes en el ecosistema: una trófica y otra estructural. Con la primera contribuyen directamente a la producción primaria del ecosistema ya que al realizar la fotosíntesis sintetizan compuestos orgánicos a partir de materiales inorgánicos en presencia de la energía de la luz solar; con la segunda, proporcionan hábitat para el crecimiento, refugio y alimentación de comunidades de invertebrados, peces y aves. De esta forma, las praderas de fanerógamas marinas son uno de los ecosistemas costeros más productivos (Phillips, 1978; Duarte, 1989).

Varios autores han mencionado la importancia ecológica de los pastos marinos: Wood *et al.* (1969); McRoy y Goering (1974); Phillips (1974); Thayer y Phillips (1977); Phillips (1978); McRoy y McMillan (1977); Phillips (1980); Zieman (1982); Phillips (1984); Pellikan y Nienhuis (1988); Short *et al.* (1989); y han concluído que:

a) Los pastos marinos tienen una elevada tasa de producción primaria neta, comparable a la de los cultivos agrícolas más productivos; b) pocos organismos

pueden comer directamente los pastos, porque la mayoría de la fauna marina carece de las enzimas adecuadas para digerirlos, de tal forma que las principales cadenas alimenticias se basan en la descomposición del pasto en detritus y en la acción de sus microbios residentes; c) tanto la materia orgánica en el detritus como la de las raíces y rizomas en decaimiento son el substrato para la reducción bacteriana del sulfato, influyendo en la actividad del ciclo del azufre; d) las raíces estabilizan los sedimentos y junto con la protección ejercida por las hojas, la erosión superficial disminuye, preservando así la flora microbiana del sedimento y la de la interfase sedimento-agua; e) las hojas disminuyen las corrientes e incrementan la sedimentación de materiales orgánicos e inorgánicos alrededor de las plantas; f) las hojas permiten la fijación de un gran número de organismos epifíticos con una biomasa en algunos casos aproximada a la del pasto mismo. A su vez, estas epífitas son alimento para otros invertebrados.

La cuantificación de la biomasa de los pastos marinos y su variabilidad es necesaria en cualquier análisis del papel ecológico de estas fanerógamas ya que no sólo determina la cantidad de materia orgánica que es liberada al ecosistema sino que también influye en la estructura del hábitat y de la biota asociada (Duarte, 1989). El concepto de biomasa y los métodos para medirla han sido discutidos por varios autores. Se entiende por biomasa el peso de todas las partes que constituyen las plantas comprendidas en una unidad de área en un tiempo definido (Wetzel, 1964, 1965; Westlake, 1965; Vollenweider, 1969; McRoy

y McMillan, 1977). La biomasa la podemos dividir en foliar y subterránea, a partir de la región meristemática de los tallos.

Los métodos para evaluar la biomasa de los pastos marinos se han dividido en directos e indirectos. Los indirectos dan información básica sobre la población, sus cambios morfológicos y su densidad. Algunas de las variables obtenidas son: a)medidas de longitud y ancho de las partes que constituyen el rizoma; b) dimensiones de las partes foliares de las plantas como son la longitud y el ancho de las hojas y las vainas; c) longitud total del tallo; d) el índice de área foliar (área de tejido fotosintético por metro cuadrado de fondo tomando en cuenta un lado de la superficie foliar); e) la densidad de los tallos vegetativos y reproductivos; f) el número de hojas por tallo; g) el porcentaje de cobertura; h) el número de espádices; i) el número de semillas sin germinar y de semillas germinadas (Jacobs, 1984).

Las medidas directas de biomasa comprenden la evaluación del peso húmedo, del peso seco y del peso seco libre de cenizas, este último representa el contenido de materia orgánica de la planta. El peso seco se obtiene después de haber llevado los tallos a peso constante en el horno. Aunque el peso seco es más usado en la determinación de biomasa, el peso seco libre de cenizas es más útil y se determina por pérdida de peso después de ignición a 550ºC (Westlake, 1965).

Existen otros métodos para determinar la biomasa, como medir la concentración de clorofilas, de proteínas, de carbohidratos y de grasas; el contenido de carbono, de fósforo y de nitrógeno; así como el valor calórico de la planta. La eficiencia de estas medidas de biomasa no ha sido probada todavía (Jacobs, 1984).

Algunos autores (McRoy, 1970; Backman y Barilotti, 1976; Nienhuis y De Bree, 1977; Harrison, 1982; Thorne-Miller *et al.*, 1983) han establecido relaciones lineales entre la biomasa, expresada tanto en gramos de peso seco como en peso seco libre de cenizas y el porcentaje de cobertura o la densidad de los tallos. En el análisis de estas relaciones, Jacobs (1984) indica que no se pueden generalizar debido a que: 1) la aplicación de este tipo de relaciones sólo puede hacerse con la biomasa foliar, 2) no existe una relación general entre la biomasa foliar y la subterránea; 3) las relaciones encontradas solamente pueden ser aplicables en las praderas de pastos de donde se calcularon. El análisis de estas relaciones permite ver diferentes pendientes e interceptos, lo que indica una fuerte influencia de factores locales específicos.

Una vez establecida la relación entre la biomasa y las variables no destructivas, como la densidad de tallos y de hojas, se pueden hacer estimaciones de biomasa más fácil y rápidamente para detectar variaciones espacio-temporales y los factores que la causan. Las relaciones entre biomasa y densidades se deben corroborar en forma periódica (Jacobs, 1984).

Duarte (1989) analizando la distribución temporal de algunas comunidades de pastos, encuentra que 67% de la variabilidad de la biomasa de los pastos se debe a las fluctuaciones estacionales de cada pradera; sin embargo, ésta no es la única fuente de variabilidad, ya que la latitud también influye. Así, este autor encuentra que las comunidades de pastos marinos de zonas templadas presentan mayor variabilidad temporal que las de zonas tropicales y subtropicales, además de que presentan una mayor diferencia entre los valores máximos y mínimos; sin embargo, no encuentra relación entre el tiempo en que se alcanza la máxima biomasa y la latitud, y sugiere que las condiciones del medio ambiente ocultan cualquier relación con la latitud.

La influencia del clima en las diferencias geográficas del crecimiento de *Z. marina*, está frecuentemente oculto por los efectos locales de factores fisiográficos tales como la profundidad, la turbidez y los nutrimentos (Short, 1987).

Se tienen registrados siete géneros de pastos marinos para México, de los cuales tres existen sólo en el Golfo de México: *Thalassia, Syringodium* y *Halophila*; y dos en el Pacífico: *Zostera* y *Phylloxpadix*. Los géneros *Ruppia* y *Halodule* son comunes a ambas costas (Lot-Helgueras, 1971; Aguilar-Rosas y López-Ruelas, 1985).

En las lagunas costeras de la costa oeste de Baja California se encuentran *Zostera marina* y *Ruppia maritima*. La primera especie cubre grandes extensiones

de bajos lodosos y forma praderas que se encuentran tanto en la zona intermareal como en el nivel sublitoral (Dawson, 1962).

Para Bahía San Quintín, Dawson (1962), encontró que el 95% de la vegetación marina estaba representada por praderas de *Zostera marina* y el 5% restante lo conformaban las macroalgas y la vegetación de marismas.

Kramer (1976) mencionó que la distribución de *Zostera marina* L. comprendía un 85% del área total de la Bahía en febrero de 1975, y que ésto representaba un 40% de acres más que lo reportado por Dawson (1962) en abril de 1960, aunque indicó que las diferencias pudieron deberse a variaciones estacionales.

La primera evaluación de la biomasa de *Z. marina* en Bahía San Quintín se realizó en 1982 en el período de junio a diciembre, permitiendo conocer que tanto la densidad de tallos como la biomasa expresada en gramos de peso seco, eran máximas en verano. Ambas variables presentaron valores comparables a los de las zonas más productivas de la costa del Pacífico. La biomasa foliar fue superior en la zona más profunda de la pradera. La biomasa de raíces y rizomas no varió con la profundidad y en general representó el 27% de la biomasa total. La biomasa de epífitas nunca fue superior al 8% de la biomasa de hojas y no varió en forma significativa en el tiempo, pero sí hubo diferencias con la profundidad. El porcentaje de tallos reproductivos fue en promedio 10% y el de semillas germinadas fue de 37% (Poumián-Tapia, 1986).

Estos resultados abarcaron sólo una parte del año, por lo que era necesario realizar un ciclo anual para conocer la variabilidad estructural de *Z. marina* que está directamente relacionada a las influencias del medio ambiente.

El conocimiento de algunos aspectos bióticos y ecóticos de la especie es una necesidad inherente al estudio, a la que se suma el hecho de que para la Bahía de San Quintín, el presente estudio es el primero que evalúa los cambios de la biomasa de *Z. marina* durante un año. Por lo tanto, en la siguiente sección se presentan algunos aspectos de la biología de este pasto marino, de las variables que influyen en su distribución, crecimiento y biomasa y se mencionan algunas características del perifiton y las macroalgas a la deriva asociadas a esta especie.

I.1 Características bióticas y ecóticas de Zostera marina L.

I.1.1 Sistemática y distribución de Zostera marina L.

Los pastos marinos son fanerógamas marinas, de la subdivisión Angiosperma, Monocotiledónea y del orden Helobiae; están clasificados en dos familias; la familia Potamogetonaceae que contiene nueve géneros y 39 especies y la familia Hydrocharitaceae que tiene tres géneros y 11 especies. De los 12 géneros, siete son considerados tropicales y cinco son de aguas templadas; están ampliamente distribuídos y se presentan en las aguas de la zona costera, a excepción de las costas del Artico, Antártico y Sudamérica. Habitan fondos arenosos-lodosos y algunas especies se fijan en substrato rocoso o arrecifal. Se encuentran tanto en

zonas costeras protegidas como en zonas expuestas (den Hartog, 1970; Phillips, 1978, 1980).

Uno de los nueve géneros de la familia Potamogetonaceae es *Zostera* que tiene once especies de las cuales *Z. marina* es la especie con más amplia distribución. Setchell (1933) subdividió en cuatro variedades a la especie: *stenophylla, angustifolia, typica* y *latifolia*, en función del grado de desarrollo y robustez de las hojas, de las inflorescencias y de los rizomas; sin embargo, Phillips y Grant (1965) y Phillips (1972) demostraron que las mencionadas variedades son respuestas fenotípicas de *Zostera marina* a los diferentes factores locales del medio ambiente. Por lo tanto, no existen variedades genotípicas de la especie.

Jacobs (1984) realizó observaciones de algunos tallos de *Z. marina* con hojas acanaladas en Roscoff, Francia; los tallos eran similares a los descritos por Setchell (1933), y a los cuales colocó en la forma *sulcatifolia*. Sin embargo, algunos meses después, desaparecieron estos tallos del área, lo que originó que Jacobs (1984) considerara que los tallos no eran una verdadera variedad de la especie, sino una respuesta morfológica a un ataque de parásitos o a condiciones locales que originaron un microambiente.

La distribución de *Zostera marina* está restringida a aguas costeras del norte de los oceános Atlántico y Pacífico. A lo largo de la costa del Pacífico, se extiende desde la costa norte de la Península de Seward (66°N), en Alaska y el mar de

Béring, hasta el sur de la Laguna de Agiobampo, Sinaloa (26°N) y el Golfo de California (McRoy, 1966; McMillan y Phillips, 1979). En el este de Asia parece estar restringida a la parte sur de Sakhalin (URSS), las costas de Corea, de Japón y el Mar Amarillo en China.

En el continente americano, en la costa del Atlántico, *Z. marina* se extiende desde la Bahía de Hudson, Canadá (65°N) y desde el oeste de Groenlandia (64°N) hasta Cabo Hateras en Carolina del Norte (35°N). A lo largo de las costas europeas, parece penetrar hasta el Círculo Polar Artico, como consecuencia de la Corriente del Golfo, alcanzando el Mar Blanco (67°N) y el Mar de Barents en el norte (70°N). Se encuentra también en el mar Báltico (56°N) a lo largo de las costas de Noruega y Dinamarca. El límite sur de la distribución en Europa es alcanzado en España cerca de Gilbratar (36°N). En el Mediterráneo es rara, ocurriendo en el delta del Ebro (40°N), en España, en el sur de Francia (43°N), y en la parte norte del Mar Adriático (45°N) (Jacobs, 1984) (figura 1).

I.1.2 Morfología y crecimiento

Los pastos marinos presentan una gran uniformidad en su apariencia vegetativa, tienen hojas lanceoladas (exceptuando *Halophila*), tienen un sistema de anclaje bien desarrollado (raíces y rizomas), un sistema vascular (un sistema conductor, floema y xilema), un crecimiento vegetativo (ramificaciones a partir de un individuo) y una reproducción sexual con polinización hidrófila (Wood *et al.*,

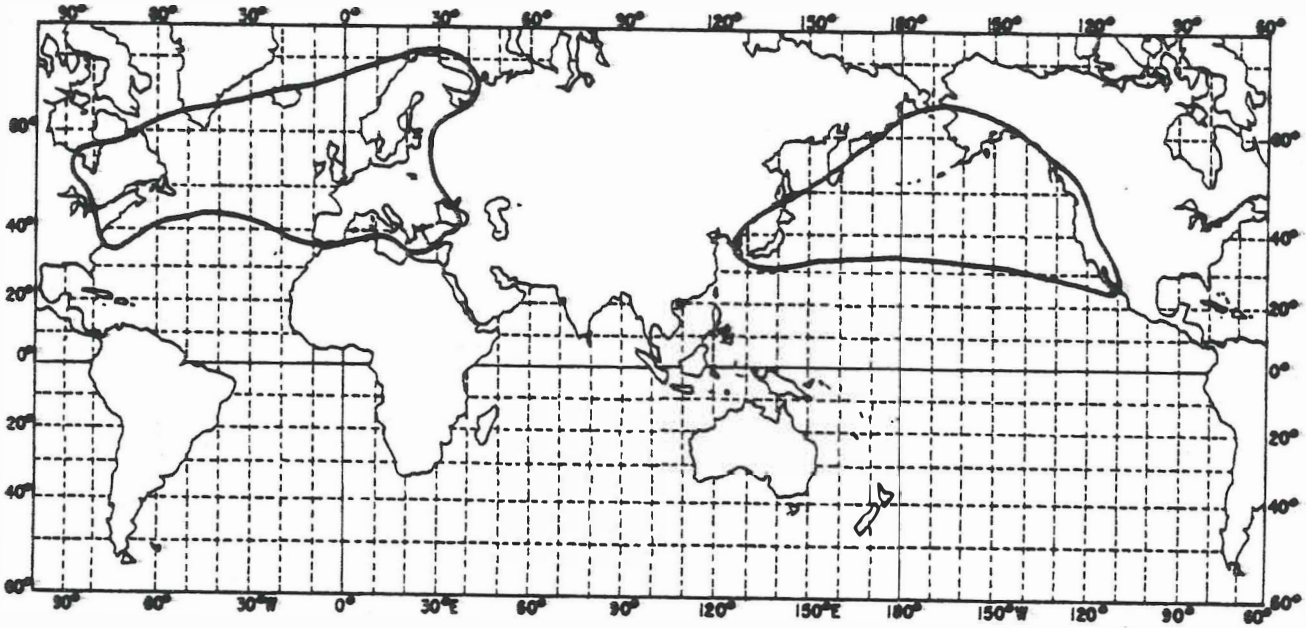

Figura 1. Distribución mundial de *Zostera marina* L. (tomada de McRoy y McMillan, 1977).

1969; Thayer *et al.*, 1975; den Hartog, 1977; Ibarra-Obando, 1993; Ibarra-Obando y Ríos, 1993).

Las hojas tienen adaptaciones morfológicas al medio ambiente acuático, como el ser delgadas, de una a tres capas de células, tener una epidermis sin estomas y una cutícula delgada. El mesófilo encierra espacios bien desarrollados llamados lagunas (Tomlinson, 1980; Kentula, 1983). Los meristemos presentes en el rizoma y en la base de las hojas son el origen de la biomasa de los pastos, ya que el crecimiento y la ramificación de las plantas depende de su actividad (Tomlinson, 1974).

El rizoma está compuesto de nodos y entrenodos; algunos nodos llevan un tallo lateral y la frecuencia de éstos es variable en cada individuo. Se desarrollan separándose del eje primario en una dirección casi perpendicular. Los entrenodos más viejos pertenecientes al eje primario, obscurecen sucesivamente su color café y mueren. Debido a esta destrucción, las ramas laterales o ejes secundarios se aislan y se vuelven ejes primarios (Tomlinson, 1974).

Este crecimiento vegetativo, es una característica común de todas las plantas clonales (un clon es una sola planta que se replica en fragmentos conforme crece) y se hace difícil distinguir una planta de otra; en este punto tenemos que hacer la diferencia entre individuo genético e individuo fisiológico: el primero se define como todos los miembros idénticos genéticamente, de un clon derivado de un sólo cigoto y es llamado *genet,* mientras que un individuo fisiológico es un tallo

con su sistema de raíces capaz de sobrevivir y morir en forma independiente y es llamado *ramet* (Sarukhan y Harper, 1973; Harper, 1977; Cook, 1979; Cook, 1983; Tomasko y Dawes, 1989) por lo tanto, al hablar de tallos en las praderas de pastos marinos se hace referencia a individuos fisiológicos o ramets.

Setchell (1929), en un estudio de la morfología y fenología de *Z. marina*, explica su ciclo de crecimiento estableciendo períodos.

1.- Primer período de crecimiento. Empieza con la germinación hasta la producción del primer tallo, lo que sucede durante la primera estación de crecimiento.

2.- Segundo período de crecimiento. También sucede en la primera estación de crecimiento. Comprende el alargamiento de los internodos del tallo, la formación de un nuevo tallo terminal en la punta del rizoma alargado junto con dos ramas laterales, más pequeñas que el tallo terminal. Este período es seguido por uno de latencia.

3.- Tercer período de crecimiento. Se desarrolla en la segunda estación de crecimiento e incluye:

a) El desarrollo del segundo tallo en tallo reproductivo, la producción de flores, fruto y muerte del tallo, con su consecuente desprendimiento del sustrato.

b) El desarrollo de las protuberancias del rizoma en segmentos laterales, cada uno con un tallo terminal y ramas laterales.

c) La muerte del eje principal del rizoma, dejando libres los segmentos laterales del rizoma.

4.- El cuarto período de crecimiento y los sucesivos son como en el tercero.

Así tenemos que *Z. marina* tiene dos tipos de tallos: vegetativos y reproductivos. Los primeros son postrados, con un rizoma horizontal del cual se originan el conjunto de hojas que están envueltas en su parte basal por una vaina. El tallo reproductivo es más delgado, erecto, con ramificaciones y flores (figura 2A y 2B). Los tallos reproductivos tienen espatas, que están formadas de una hoja y una vaina, ésta envuelve a un espádice lanceolado y monoico, en el cual se encuentran las flores femeninas (pistilos) y las flores masculinas (anteras) (figura 2C) (Jacobs y Pierson, 1981; Ibarra-Obando, 1986). Como produce flores hasta la segunda estación de crecimiento, *Z. marina* se parece a una planta bianual (Setchell, 1929), aunque por la consistencia de producción de tallos vegetativos es considerada como perenne. Por otra parte, se han reportado poblaciones anuales como en el Golfo de California, desarrollándose en invierno-primavera y llegando a convertirse el 100% de los tallos en reproductivos (Felger y McRoy, 1974); sin embargo, no existen diferencias a nivel genético entre plantas anuales y perennes (Gagnon *et al.*,1980).

I.1.3 Características del hábitat

Los gradientes de radiación solar determinan la distribución en profundidad de *Z. marina*, pues la luz afecta las respuestas fotosintéticas y el crecimiento de la

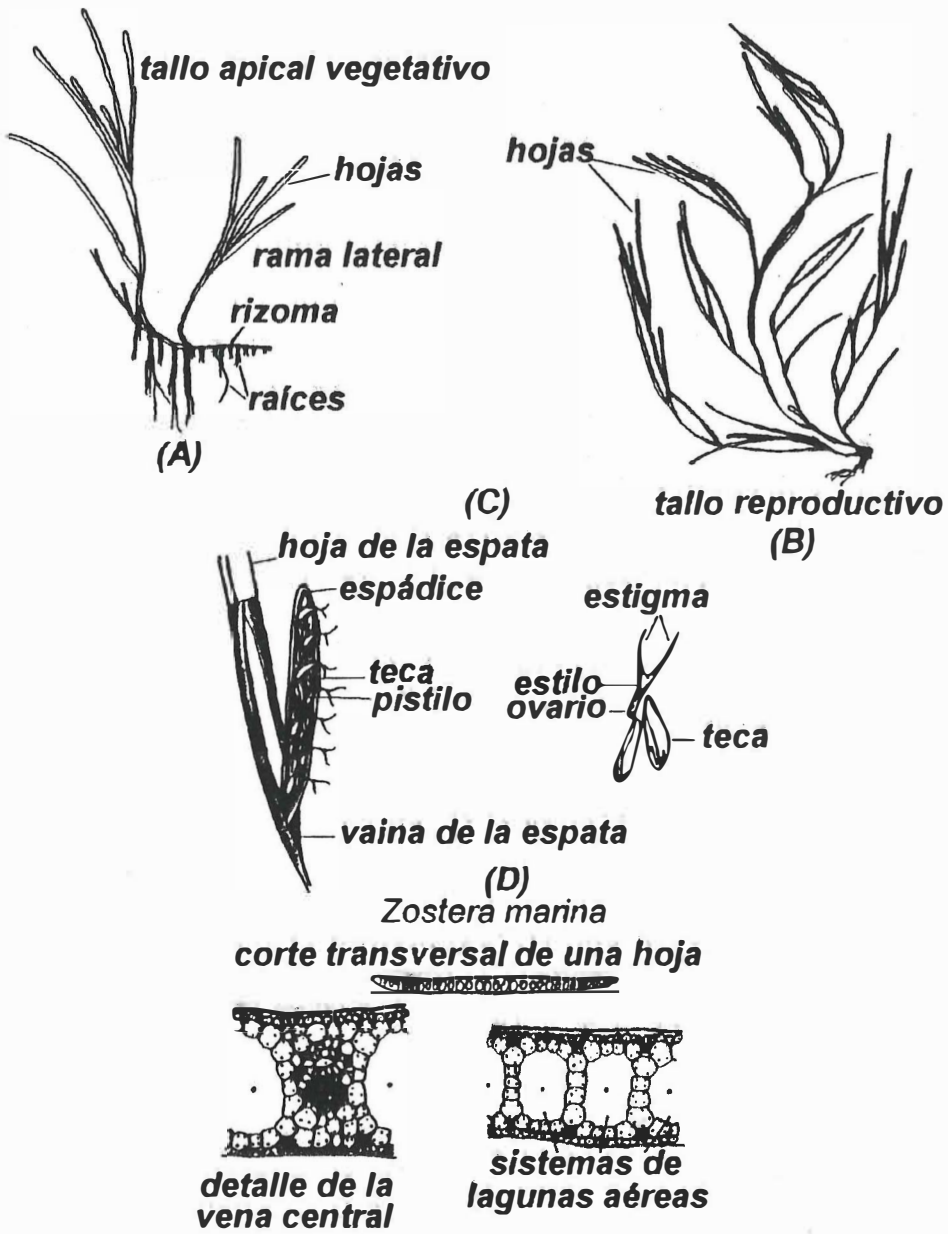

Figura 2. Morfologia de *Z. marina*. A) Tallo apical vegetativo y rama lateral de *Z. marina* L.; B) tallo reproductivo; C) flores masculinas y femeninas; D) corte transversal de una hoja, mostrando su estructura interna. (Tomado de Tomlinson, 1980; Jacobs y Pierson, 1981; Jacobs, 1984).

planta. La radiación que llega a las praderas de los pastos, se puede medir como flujos de fotones fotosintéticamente activos (comprendidos en el intervalo de 400 a 700 nm)(Dennison y Alberte, 1982). Estos mismos autores determinaron los períodos del día en que las intensidades luminosas excedían el punto de compensación para *Z. marina* y lo llamaron $H_{comp.}$ (el punto de compensación es la intensidad de luz a la cual la tasa de respiración es igual a la de la fotosíntesis). También midieron los períodos en que se rebasaba el punto de saturación y lo llamaron $H_{sat.}$ (el punto de saturación es la intensidad luminosa a la cual la fotosíntesis es máxima).

Dennison y Alberte (1982) manipularon los períodos $H_{comp.}$ y $H_{sat.}$ en una pradera somera y en otra profunda (en Great Harbor, Woods Hole, Massachusetts), encontrando que en la primera no hubo cambios en parámetros como las tasas de respiración, el área foliar, la producción de las hojas, las tasas fotosintéticas, la densidad y el tamaño de la unidad fotosintética; sin embargo, en la pradera profunda hubo cambios en la producción de hojas y en las tasas de clorofila a/b. Los mismos autores, en 1985, pudieron determinar que cerca de la profundidad máxima de penetración, el crecimiento y la biomasa de *Z. marina* es controlado principalmente por los períodos diarios de saturación de luz ($H_{sat.}$). En general, al disminuir el flujo de fotones fotosintéticamente activos se disminuye la biomasa y el crecimiento, pero al aumentarlo no se tiene un efecto significativo sobre esos parámetros (Dennison y Alberte, 1985).

Z. marina tolera amplios rangos de salinidad (10-40‰) y temperatura (0-40°C). Sin embargo, las condiciones óptimas de reproducción y crecimiento se restringen a un intervalo entre 10 y 30‰ y entre 10 y 20°C. Las plantas florecen cuando la temperatura rebasa en algunas praderas los 9°C y en otras los 15°C. La germinación es óptima a salinidades entre 4.5 y 9‰ (Phillips, 1974).

Uno de los factores limitantes para el crecimiento de *Z. marina* es la disponibilidad de los nutrimentos. Para esta especie, se ha observado que las tasas de renovación del nitrógeno en el sedimento, son mucho más rápidas que las del fósforo, lo que sugiere que el nitrógeno regula el crecimiento de la planta (McRoy y McMillan, 1977; McRoy *et al.*, 1972). Short (1987) estudió la influencia de los nutrimentos en las poblaciones de pastos marinos y determinó que en las especies de zonas templadas, donde los sedimentos son de origen terrígeno, el nutrimento limitante es el nitrógeno; mientras que en las especies de zonas tropicales, cuyos sedimentos se caracterizan por un alto contenido de carbonato, el nutrimento limitante es el fósforo. De las fuentes de nitrógeno en el sedimento, el amonio es la forma más abundante en los sedimentos anóxicos colonizados por *Z. marina* y es también la forma de asimilación preferida (Short, 1987).

Short (1983) encontró que la cantidad de nitrógeno está relacionada directamente con el tamaño de la hoja e inversamente a la densidad de tallos, por lo que se dice que este elemento es importante en la composición espacial de las praderas de *Z. marina*. El mismo autor observó que si el aporte de nitrógeno se

incrementa por medio de fertilizantes, las plantas responden produciendo nuevos tallos. Un patrón similar fue encontrado por Covin y Zedler (1988) al agregar nitrógeno a zonas donde *Spartina foliosa* era la única especie presente, además encontraron un aumento en los niveles de nitrógeno foliar. Por otra parte, Short (1983), menciona que cuando bajo condiciones naturales se encuentran concentraciones elevadas de nitrógeno, se producen menos tallos pero más grandes que en áreas más pobres en nitrógeno.

En áreas de bajo contenido de nitrógeno, el sistema de raíces y rizomas es de menor tamaño pero de estructura más compleja que en ambientes con concentraciones de nitrógeno altas. Cuando existen bajas concentraciones de nitrógeno, la cantidad de las raíces y los pelos de las raíces es mayor para aumentar el volumen de sedimento que está en contacto con el sistema de raíces y así optimizar la captación del nutrimento (Short, 1983).

El pasto anguila, como se conoce comúnmente a *Z. marina*, coloniza sedimentos que varían desde arena hasta limo y arcillas en ambientes protegidos (Phillips, 1974). Las plantas absorben nutrimentos de los sedimentos a través del sistema de raíces y rizomas, estimulando la formación de hojas; cuando éstas se desprenden de los tallos, se rompen, tanto por procesos mecánicos, como por la acción de los microrganismos, agregando materiales orgánicos e inorgánicos al sedimento. Por medio de este mecanismo, la densidad de tallos puede incrementarse, lo que lleva a un aumento en el número de hojas que se

desprenden y se suman a la materia orgánica en descomposición de los sedimentos, por lo tanto, las zonas con mayor densidad tendrán los sedimentos más ricos en materia orgánica (Phillips, 1984).

De la misma manera, los tallos forman una densa madeja de raíces y rizomas que no sólo estabilizan los materiales del fondo, sino que con el tiempo, determinan el tamaño y forma de las partículas del sedimento, parámetros que tienen influencia en el potencial redox de los sedimentos y en los ciclos de los nutrimentos (Phillips, 1974; Fonseca *et al.*, 1982; Kenworthy *et al.*, 1982).

La velocidad de las corrientes tiene un efecto sobre el crecimiento de las plantas marinas, pues afecta los gradientes de difusión entre la superficie foliar y los nutrimentos de la columna de agua. Al presentarse flujos turbulentos se reduce la capa frontera de difusión y así se facilita la asimilación de las sales minerales disueltas (Fonseca y Kenworthy, 1987).

Conover (1968) reportó que la biomasa de *Z. marina* disminuye en corrientes de 50 cm/seg., como consecuencia del daño mecánico o la erosión a que están expuestas las hojas. En aquellos sitios con velocidad de corriente elevada, se acumulan pocos nutrimentos en los sedimentos y las plantas desarrollan mayor biomasa de raíces. El sistema de raíces y rizomas es mayor en áreas de alta energía para asimilar en forma eficiente los pocos nutrimentos disponibles y para mantener la estabilidad de la pradera.

La velocidad de la corriente influye en la forma de las praderas. En zonas de baja energía, las orillas de las praderas son generalmente irregulares por una combinación de fuerzas de erosión y depositación. Con velocidades altas, la forma de la pradera es más elipsoide, con más pendiente vertical y tiende a desarrollarse perpendicular al flujo de agua (Conover, 1968).

El crecimiento de *Z. marina* a diferentes niveles de profundidad, es función de las horas de exposición al aire cuando baja la marea, de las temperaturas y de la intensidad de la luz (Bayer, 1979). Así podemos mencionar algunas variables bióticas que cambian con la profundidad:

a) Longitud y biomasa de los tallos. Los tallos más largos y las mayores biomasas foliares se han reportado para el nivel inferior de bajamar media (McRoy, 1966; Keller y Harris, 1966; Backman y Barilotti, 1976).

b) Densidad de tallos. McRoy (1966) encontró las mayores densidades de tallos en las praderas más someras de la zona intermareal.

c) Biomasa de rizomas, tamaño de la hoja y abundancia de los tallos con flores. Las praderas someras de la zona intermareal se caracterizan por una baja biomasa de rizomas, por hojas pequeñas y numerosos tallos con flores. Las praderas profundas, por el contrario, presentan una alta biomasa de rizomas, hojas grandes y tallos sin flores. Esta variabilidad parece estar relacionada principalmente con la temperatura (McRoy, 1966).

d) Producción de flores y frutos. Jacobs y Pierson (1981) trabajando en Roscoff, Francia, reportan un desarrollo y maduración de flores y frutos más rápido en praderas del sublitoral que en las intermareales superiores (McRoy, 1966, 1970; Bayer, 1979).

I.2 Perifiton

En una comunidad de pastos marinos, éstos no son los únicos productores primarios, sino que están presentes también las macro y microalgas. El término epífita define tanto a las micro como a las macroalgas que colonizan las hojas de los pastos. El término perifiton es usado en un sentido más amplio e incluye microalgas, esporas de algas, bacterias, microfauna, y el material inorgánico particulado que se encuentra en la capa mucosa que comúnmente cubre a las hojas de los pastos (van Montfrans *et al.*, 1984). Cuando no se puede o no se requiere separar los diferentes grupos mencionados anteriormente, es más correcto usar el término perifiton.

El desarrollo del perifiton sobre las hojas de *Z. marina*, comienza con la diatomea *Cocconeis scutellum*, que forma una capa sobre la cual se asientan otras microalgas (*Nitzschia, Noctiluca, Mastogloia, Navicula*), bacterias y esporas (Sieburth y Thomas, 1973). En este sustrato foliar se establecen esponjas, briozoarios y buscan refugio o alimentación invertebrados tales como protozoarios, hidrozoarios, serpúlidos, gasterópodos, anfípodos, isópodos y poliquetos (Harlin, 1980; Ibarra-Obando y Ríos, 1993). Además, a esta compleja

capa de microrganismos se llegan a establecer y desarrollar filamentos de macroalgas como *Ceramium*, *Spirulina* (Sieburth y Thomas, 1973), *Giffordia sandriana* (Ibarra-Obando y Aguilar-Rosas, 1985), *Enteromorpha*, *Punctuaria* y *Smithora* (Harlin, 1975).

La biomasa de epífitas puede llegar a ser igual a la biomasa de las hojas (Harlin, 1975; McRoy y McMillan, 1977; van Montfrans *et al.*, 1984). Penhale (1977) observó que la producción fotosintética de las epífitas alcanzaba hasta un 18% de la producción anual de carbono de *Z. marina*.

Varios factores controlan la productividad y la composición de especies en la comunidad de epífitas: las interacciones químicas entre hojas y epífitas; la edad, la tasa de crecimiento y la morfología de las hojas; la disponibilidad de los propágulos de algas; la competencia con otras algas; el pastoreo; la disponibilidad de los nutrimentos; la salinidad y dentro de los factores físicos, tenemos la turbulencia, las corrientes, la abrasión de las hojas, la luz y el grado de desecación de los pastos (van Montfrans *et al.*, 1984).

El perifiton y las macroalgas tienen efectos benéficos y nocivos sobre los pastos marinos. Entre los efectos benéficos podemos mencionar los siguientes:

a) Reducen el grado de desecación de los pastos marinos al protegerlos durante la baja marea. El perifiton presente sobre las hojas, genera intersticios que atrapan agua y mantiene la humedad de las hojas (Penhale y Smith, 1977).

b) El pastoreo selectivo que se lleva a cabo en la punta de las hojas. Las partes más viejas de las hojas son las puntas, por lo tanto tienen la mayor cantidad de epífitas. Los organismos pastoreadores eligen estas áreas por la densidad de alimento presente. Este pastoreo selectivo causa menos daño a las hojas y al eliminar las hojas viejas, se incrementa la penetración de luz a la pradera, favoreciendo la fotosíntesis (van Montfrans *et al.*, 1984).

Entre los efectos perjudiciales tenemos:

a) La competencia por la luz y los nutrimentos que se establece entre el pasto y las epífitas. Las epífitas pueden inhibir la tasa fotosintética de *Z. marina* hasta en un 30% debido al efecto de sombra y a una disminución de la tasa de difusión del carbono (Sand-Jensen, 1977; Borum y Wium-Andersen, 1980; van Montfrans *et al.*, 1984).

I.3 Macroalgas a la deriva

Dentro de las praderas de pastos marinos, se encuentran también macroalgas que no están adheridas a las hojas de los pastos, sino que son movidas por las corrientes y las mareas. Se considera que estas algas flotan a la deriva (Williams, 1978; Ibarra-Obando y Aguilar-Rosas, 1985; Virnstein y Carbonara, 1985).

Estas macroalgas compiten por luz con los pastos marinos, afectando su capacidad fotosintética. La productividad neta de las algas a la deriva puede ser importante en áreas de escaso desarrollo de pastos y en ambientes de calma (Williams, 1978).

Ecológicamente, las algas a la deriva desempeñan un papel importante, ya que proveen alimento, hábitat y refugio para pequeños invertebrados, especialmente gasterópodos juveniles y cangrejos. De la misma manera, al descomponerse, contribuyen a la formación de detritus, que es la principal fuente de materia orgánica en las lagunas costeras (Williams, 1978).

I.4 Objetivos

Los objetivos del presente trabajo son:

a) Evaluar la biomasa foliar y subterránea de *Z. marina* por métodos directos e indirectos en dos niveles de marea en Bahía Falsa, San Quintín, B.C. durante un ciclo anual.

b) Conocer las intercorrelaciones que se establecen entre las variables medidas en forma directa y aquellas medidas en forma indirecta, identificando las variables que en un futuro nos permitan hacer evaluaciones rápidas y confiables de la biomasa.

c) Medir la biomasa del perifiton encontrado en las hojas de *Z.marina*.

d) Determinar las especies y la biomasa de las macroalgas flotantes asociadas a *Z. marina*.

e) Cuantificar la variabilidad espacio-temporal de la biomasa del detritus asociado a *Z. marina*.

f) Evaluar cuál o cuáles de las variables abióticas medidas (irradiancia, temperatura, salinidad, nutrimentos y horas de exposición al aire) tienen mayor correlación con la biomasa de *Z. marina* en Bahía Falsa, San Quintín, B.C.

Las hipótesis de trabajo son: a) existen diferencias significativas en las variables bióticas medidas en los dos diferentes niveles de marea en Bahía Falsa, San Quintín, B.C.; b) existe una covariación entre las variables de biomasa medidas en forma directa y las medidas en forma indirecta y c) existe una covariación entre las variables bióticas y abióticas medidas en el tiempo y espacio de este estudio.

II MATERIAL Y MÉTODOS

II.1 Descripción del área de estudio

Bahía San Quintín es una laguna costera localizada en la costa Noroccidental de Baja California, entre los paralelos 30º 24' y 30º 30' N y los meridianos 115º 56' y 116º 01' W, abarcando un área de 41.6 km² en pleamar. Tiene forma de "Y", ya que está dividida en dos brazos, el oeste llamado Bahía Falsa, que tiene una profundidad promedio de 4 m y el este, llamado Bahía San Quintín, con una profundidad promedio de 8 m (figura 3). La laguna es somera, ya que pocos canales exceden los 8 m de profundidad y la mayor parte de la bahía no excede los 3 m (Barnard, 1962).

El movimiento del agua es causado sólo por mareas y viento (Lara-Lara *et al.* 1980). El ciclo de mareas es mixto con predominancia semidiurno (Dawson, 1951). Usando datos de mareas y de batimetría de San Quintín, Lara-Lara *et al.,* (1980) realizaron una estimación del volumen de agua durante marea alta y baja y se pudo obtener que hasta 80% del agua de la bahía puede intercambiarse. Durante las mareas bajas, 20% del fondo queda expuesto. El clima es árido, con una precipitación anual de 5 a 10 cm (Dawson, 1951).

Debido a las bajas profundidades y la turbulencia causada por las corrientes de marea, no hay gradientes verticales significativos en salinidad, temperatura, fosfato inorgánico y silicato (Lara-Lara y Alvarez-Borrego, 1975; Alvarez-Borrego y Chee-Barragan, 1976). Los gradientes horizontales que se forman son muy

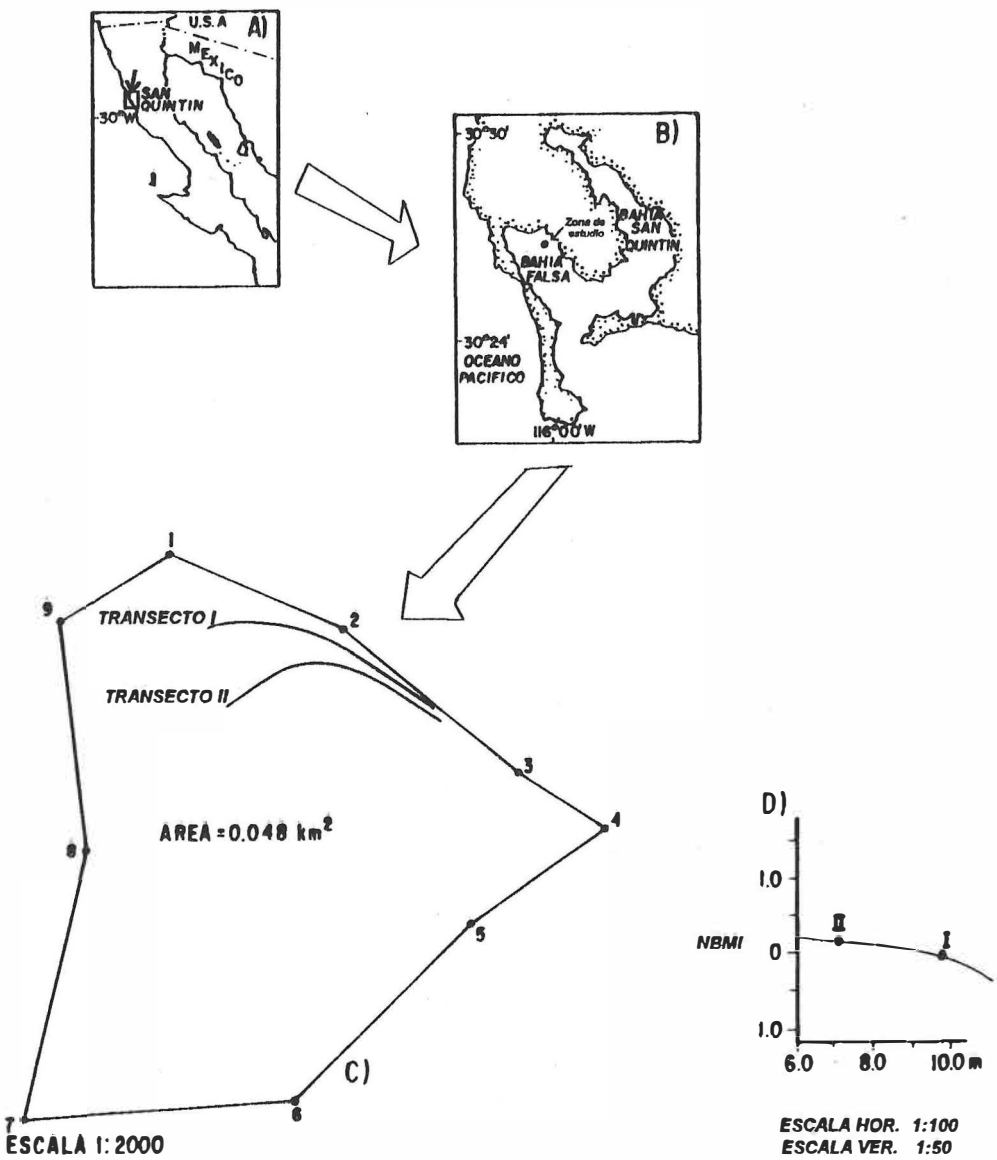

Figura 3. (A) Esquema de la península de Baja California, señalando la ubicación de la Bahía de San Quintín. (B) la Bahía, indicando el nombre de los dos brazos que la forman.(C) polígono mostrando la forma del bajo donde se realizó el estudio y la ubicación de los dos transectos. (D) perfil indicando el nivel de los dos transectos. NBMI= Nivel de Bajamar Medio Inferior.

variables, causados en parte por la presencia de surgencias al sur de la entrada a la bahía, en primavera y verano, ya que las corrientes de marea propagan estas aguas de surgencias al interior de la bahía (Alvarez-Borrego y Alvarez-Borrego, 1982; Millán-Núñez *et al.*, 1982).

El ciclo de la temperatura y la salinidad es semidiurno de acuerdo con las mareas, correspondiendo temperaturas altas con las mareas bajas y viceversa (Lara-Lara *et al.*, 1980; Alvarez-Borrego y Alvarez-Borrego, 1982). La temperatura aumenta, en general, de la boca hacia el interior de la bahía, excepto durante algunos períodos en invierno, cuando el gradiente se invierte (Alvarez-Borrego y Alvarez-Borrego, 1982).

Los gradientes horizontales de nutrimentos en la bahía son muy variables. Durante un evento de surgencia las concentraciones de nitratos, nitritos y fosfatos, son más altas en la boca que en los extremos o cabezas de la bahía. La situación se invierte en el período de relajación de la surgencia. Sin embargo, existen otros factores que intervienen en la variabilidad de los nutrimentos: procesos físicos como turbulencias, mezcla de sedimentos por reflujo de mareas; procesos bióticos y químicos como acciones de oxidación de materia orgánica, procesos de remineralización, interacciones de los productores primarios con el sedimento y la columna de agua.(Millán-Núñez *et al.*, 1982).

En las zonas someras o bajos, hay una mezcla de sedimentos: 1) arena poco compacta, 2) arena o limo más compacto, que forma fondos de un fango pegajoso

comúnmente encontrado en bajos intermareales; y 3) arena limosa, frecuentemente gris oscuro o negra debido al exceso de actividad metabólica (Barnard, 1962).

Las praderas de *Z. marina* están mejor desarrolladas en el área central de la Bahía. En ninguno de los canales más profundos crece esta especie y sólo está presente bordeando las partes altas de los canales (Barnard, 1962; Dawson, 1962).

Se considera que las sales minerales disueltas en el agua no son limitantes, ya que la bahía funciona como una cuenca de remineralización (Alvarez-Borrego y Chee-Barragán, 1976).

El estudio de la variabilidad anual de *Z. marina* se realizó de enero de 1987 a febrero de 1988, en una pradera cercana al campo pesquero denominado El Chute, en Bahía Falsa, en la misma zona en que se realizó el estudio de 1982 (Poumián-Tapia, 1986).

Esta pradera tiene aproximadamente 0.048 km² y *Z. marina* se desarrolla entre los -0.35 m y los +0.35 m referidos al nivel de Bajamar Medio Inferior (Ibarra-Obando y Aguilar-Rosas, 1985).

II.2 Metodología de campo

En la pradera elegida se instalaron dos transectos paralelos a la costa, de 115 m de longitud cada uno. El primer transecto se ubicó a -0.10 m y el segundo a +0.05 m con respecto al Nivel de Bajamar Medio Inferior (NBMI).

El diseño del muestreo y el análisis de laboratorio, fue el mismo utilizado en 1982, en el cual los transectos se señalaron con estacas de PVC cada 5 m. La longitud comprendida entre dos estacas se dividió en parcelas de 0.05 m, teniendo así 10 parcelas en cada intervalo y un total de 230 parcelas por transecto (Poumián-Tapia, 1986).

Utilizando una tabla de números al azar, en cada transecto se tomaron siete réplicas, de enero de 1987 a febrero de 1988, recolectando todo el material comprendido en un cuadrante de 0.04 m^2. El material foliar de *Z. marina* se recolectó mensualmente y cada dos meses se incluía la recolecta del material subterráneo hasta una profundidad aproximada de 10 cm, en función de la profundidad alcanzada por las raíces y los rizomas. En las recolectas bimensuales se incluyeron el detritus y las macroalgas asociadas a *Z. marina*. Con base en la información obtenida en 1982 (Poumián-Tapia, 1986) se vió la necesidad de aumentar el número de réplicas de cinco a siete, debido a que los errores estándar como porcentaje de la media variaron entre 10 y 65% para los datos de densidad de tallos.

El material recolectado se colocó en un tamiz de 1 mm de luz de malla, se enjuagó con agua de mar y se guardó en bolsas de polietileno previamente marcadas, depositando por separado los tallos del material asociado con el sedimento (raíces, rizomas y detritus). Las bolsas se mantuvieron en hieleras hasta llegar al laboratorio, donde se refrigeraron hasta ser procesadas.

Cada dos semanas, en el canal cercano a la pradera y a un metro de profundidad se tomaron muestras de agua, para medir la salinidad utilizando un hidrómetro (precisión 0.1‰) y los nutrimentos disueltos (nitratos, nitritos, fosfatos) con los métodos tradicionales de Strickland y Parsons (1972). Se midió la temperatura del agua con un termómetro de cubeta, con precisión 0.1°C; también se registró la irradiancia, en E/m², en el aire (a las 12:00 horas) con un radiómetro-fotómetro marca LI-COR y con un tiempo de integración de 1000 segundos. Por último, tomando en cuenta los datos de predicción de mareas y los programas de cómputo de la sección de mareografía del CICESE, se calcularon las horas de exposición de cada uno de los transectos en intervalos mensuales.

II.3 Metodología de laboratorio

Al analizar los tallos de *Zostera marina*, se hizo la diferencia entre tallos vegetativos y tallos reproductivos, y dentro de los primeros se diferenciaron los tallos apicales de las ramas laterales. Los tallos fueron procesados de la siguiente manera:

En un tamiz de 1mm de luz de malla se colocó una muestra, que contenía varios tallos, y se enjuagó con agua destilada para eliminar sales y sedimento. Se registró el número de tallos apicales vegetativos, de ramas laterales y de tallos reproductivos.

Debido a que se estaba probando una nueva metodología para entender la dinámica foliar, el crecimiento y la producción de las hojas de *Z. marina*, utilizando

hojas enteras (Ibarra-Obando, 1992; Ibarra-Obando y Boudouresque, 1994), se consideró importante evaluar también la densidad y biomasa de las porciones de las hojas que quedaban dentro de la vaina; para su cuantificación se abrió la vaina de los tallos y se obtuvieron las hojas que estaban dentro llamándolas hojas ocultas y que se diferenciaron de las hojas que se encontraban fuera de la vaina, a las cuales se les llamó hojas expuestas. Además, con objeto de saber la cantidad total de hojas presentes en los tallos en un tiempo dado, se sumaron las expuestas y ocultas, designando a esta sumatoria como hojas totales. Cada tallo se separó en hojas y vainas. En el caso de los tallos reproductivos también se separaron los espádices.

El material asociado con el sedimento se colectó en períodos bimensuales, separándolo en semillas germinadas, semillas sin germinar, raíces, rizomas, detritus y macroalgas. Estas últimas se cuantificaron en conjunto, sin separar por especies. Todo el tejido muerto de hojas, raíces y rizomas formó parte del detritus.

Los diferentes tipos de material ya mencionados, una vez que habían sido lavados, se colocaron por separado en trastes de aluminio previamente llevados a peso constante (70°C durante 48 horas). Sólo las hojas de *Z. marina* se extendieron en placas de vidrio previamente marcadas y medidas, cubriéndose con papel aluminio; las hojas se colocaron de tal manera que no quedaban espacios vacíos entre ellas, posteriormente se medía el área que ocupaban todas las hojas de una muestra y se extrapolaba a un metro cuadrado. De esta manera

se calculó el área foliar por metro cuadrado, resultado conocido como el índice de área foliar y cuyas siglas en inglés L.A.I. (leaf area index) son comúnmente utilizadas cuando se hace referencia al índice (Jacobs, 1984). Matemáticamente, este índice queda sin unidades de medida porque en el numerador tenemos el área foliar expresada en metros cuadrados y en el denominador se considera un metro cuadrado de superficie de sedimento.

Todo el material ya separado se liofilizó a -50°C y 10 militors de presión. Las hojas se liofilizaron durante 24 horas, y por 72 horas todas las otras categorías.

Las hojas ya secas se limpiaron del perifiton por medio de un raspado, utilizando un cubreobjetos de plástico pegado a dos portaobjetos (Kentula,1983).

Después de la liofilización se obtuvo el peso seco de todo el material mediante secado al horno a 70°C durante 96 horas y determinación del peso usando una balanza analítica (precisión 0.01mg).

Para las macroalgas flotantes, además de obtener su biomasa, por el procedimiento descrito anteriormente, también se hizo su identificación taxonómica utilizando las claves dicotómicas de Abbott y Hollenberg (1976).

II.4 Análisis de los datos

Para probar si existían o no, diferencias significativas entre transectos y en función del tiempo, se realizaron pruebas de análisis de varianza de una vía. La decisión de utilizar estadística paramétrica, dependió de que fueran positivos los resultados de las pruebas de homogeneidad de varianza y de ajuste a una

distribución normal en cada variable biótica medida, en caso de no cumplirse las condiciones previas, se utilizaron pruebas estadísticas no-paramétricas.

Se realizó un análisis multivariado para poder cumplir con los objetivos de encontrar variables bióticas que medidas en forma directa puedan reflejar las variaciones de la biomasa expresada en gramos de peso seco y detectar las variables del medio ambiente que covaríen en mayor proporción con las variaciones de la biomasa y densidad de *Z. marina*.

El análisis multivariado es una técnica matemática que involucra más de dos variables y proporciona la estadística necesaria para estudiar sus relaciones en conjunto. Puede ser útil en las diferentes etapas de la investigación, se han usado con más frecuencia en un sentido exploratorio, cuando las preguntas en la investigación son aún imprecisas. Los resultados pueden sugerir algunas causas, lo que conduce a formularse nuevas hipótesis en la investigación y posteriormente a modelos que involucran causas de determinado fenómeno. (James y McCulloch, 1990). En un sentido exploratorio es como ha sido usado en este trabajo.

Dentro de las diferentes técnicas del análisis multivariado tenemos al Análisis de Componentes Principales (ACP), reduce las dimensiones de "x" variables y encuentra combinaciones lineales de éstas para producir índices "f", llamados factores o componentes ortogonales y ordenados tal que el primer factor tiene la variación más alta, el segundo factor contiene la segunda variación más alta y así

sucesivamente; con frecuencia la mayor parte de la variación puede ser resumida con pocos componentes. En el ACP se usan dos tipos de modelos estadísticos, uno con la variación absoluta entre variables (cuando se tiene la misma escala de medición) y el otro con la variación estandarizada (cuando la escala es diferente). Con el primero se maneja una matriz de varianza-covarianza y con el segundo una matriz de correlación; los eigenvalores son las varianzas de los componentes principales y los eigenvectores proporcionan los coeficientes de los componentes principales que son las correlaciones de cada variable sobre los ejes (Pimentel, 1979; Manly, 1986; James y McCulloch, 1990).

Se realizó un Análisis de Componentes Principales entre las variables que miden la parte foliar de *Z. marina*: la densidad de tallos vegetativos, densidad de hojas expuestas, el índice de área foliar, la biomasa de hojas expuestas, biomasa de vainas y la biomasa foliar total, con objeto de definir las intercorrelaciones y detectar la o las variables indirectas que covaríen con las variables directas de biomasa y que puedan proponerse para posteriormente encontrar las relaciones matemáticas que nos conduzcan a evaluar la biomasa en forma rápida y no destructiva.

El mismo tipo de análisis se realizó entre algunas variables de la parte foliar y de la parte subterránea de *Z. marina*, con el objeto de determinar las intercorrelaciones que tuvieran mayor peso en las variaciones de la biomasa total de esta especie.

Por último, se realizó un ACP con: la densidad de los tallos vegetativos, densidad y biomasa de las hojas expuestas, biomasa de vainas, biomasa foliar total, irradiancia, temperatura, salinidad, nutrimentos y horas de exposición al aire, para explorar las covariaciones de las variables bióticas y abióticas en conjunto, y generar hipótesis que señalan la dirección hacia investigaciones futuras.

Todos los análisis de datos y gráficas se hicieron haciendo uso de los programas de computadora Statgraphics (Versión 5.0; Statistical Graphics Corporation, 1991), Qpro para Windows (Versión 1.00; Borland International Inc., 1992) y Statistica para Windows (Versión 4.2; StatSoft, Inc.,1993). El nivel de significancia utilizado fue del 0.05%.

III RESULTADOS

III.1 Densidad

III.1.1 Tallos apicales vegetativos

En la densidad de los tallos apicales vegetativos se encontraron diferencias significativas entre transectos ($p<0.05$) únicamente en el mes de octubre, encontrando una mayor densidad en el transecto II (829±109 tallos/m²) que en el transecto I (354±78 tallos/m²).

En lo que respecta a las variaciones en el tiempo, sólo fueron significativas ($p<0.05$) en el transecto I, con un máximo en julio de 929±71 tallos/m² y un mínimo en diciembre con 279±80 tallos/m², lo que representa una disminución del 70% en la densidad de tallos apicales vegetativos (figura 4). En este transecto, el coeficiente de variación fue de 7.6 a 28.6%. En el transecto II, no hubo diferencias significativas en el tiempo ($p>0.05$), encontrando para 1987 un promedio de 741±52 tallos/m², con un coeficiente de variación de 13 a 30.8% (figura 4).

III.1.2 Ramas laterales

En los meses de septiembre y octubre se encontraron diferencias significativas entre transectos ($p<0.05$), con mayores densidades en el transecto II (125±45 y 150±29 ramas laterales/m²) que en el transecto I (4±4 y 75±19 ramas laterales/m²). Por otra parte, en los dos transectos se presentaron diferencias significativas en el tiempo ($p<0.05$) (figura 4).

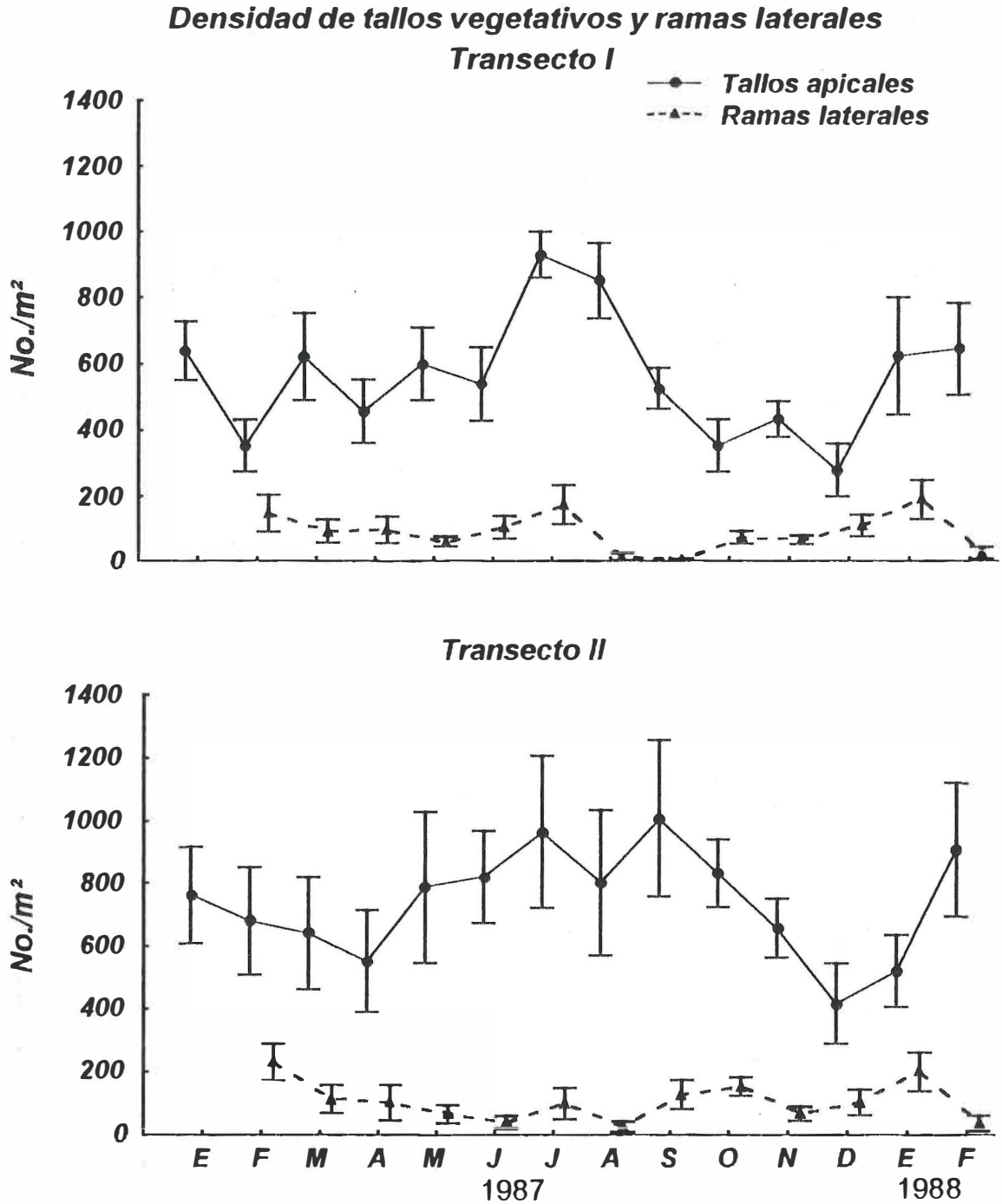

Figura 4. Densidad de tallos apicales vegetativos y ramas laterales, expresada en número de tallos o ramas por metro cuadrado. Las barras verticales indican ±1 error estándar.

En el transecto I, en julio de 1987 y enero de 1988 se encontraron las máximas densidades, 175±59 y 189±59 ramas laterales/m² respectivamente; mientras que el mínimo se encontró en septiembre llegando a tener en promedio 4 ramas laterales/m². Con lo anterior se calcula que el porcentaje de disminución fue de 98%. En este transecto, los coeficientes de variación llegaron a ser de 100% en septiembre. En el transecto II, se encontraron las mayores densidades en febrero de 1987 (229±58 ramas laterales/m²) y enero de 1988 (196±61 ramas laterales/m²), después de febrero de 1987 la densidad disminuye hasta el mes de agosto con 25±16 ramas laterales/m², aquí la diferencia entre los valores máximo y mínimo fue de 89%. Entre enero y febrero de 1988, la disminución fue de 82%. En este transecto el coeficiente de variación fue de 19 a 65% (figura 4).

III.1.3 Densidad total de tallos vegetativos

La mayoría de los investigadores que hacen estudios de biomasa de pastos marinos, no hacen diferencias entre los tallos apicales vegetativos y las ramas laterales, por lo cual para efectos de comparación, se presenta la suma de estos dos tipos de tallos (figura 5).

Al igual que en los tallos apicales vegetativos, se encontraron diferencias significativas en función de la profundidad sólo en octubre ($p<0.05$) con una mayor densidad en el transecto II (979±124 tallos/m²) que en el transecto I (429±90 tallos/m²). En cuanto a las variaciones temporales, únicamente fueron significativas en el transecto I ($p<0.05$), con un máximo en julio de 1104±112

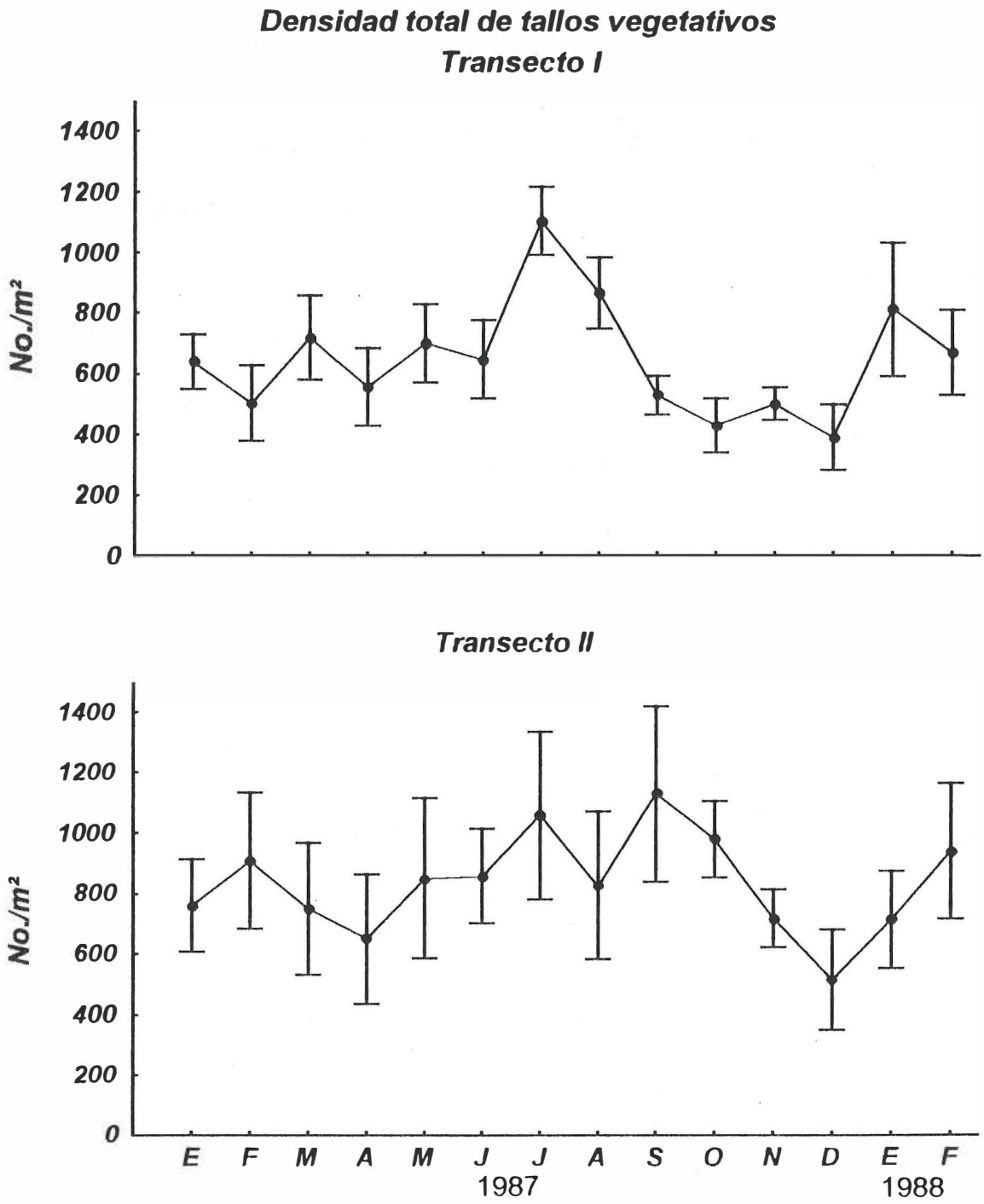

Figura 5. Densidad total de tallos vegetativos (sumatoria de los tallos apicales vegetativos y las ramas laterales, expresada en número de tallos o ramas laterales por metro cuadrado. Las barras verticales indican ±1 error estándar.

tallos/m² y un mínimo en diciembre de 389±109 tallos/m² con un coeficiente de variación de 10 a 28%. En el transecto II el promedio anual fue de 837±57 tallos/m², con un coeficiente de variación de 13 a 33% (figura 5).

Se encontraron patrones similares entre los períodos de enero-febrero de 1987 y de 1988, en cada uno de los transectos, caracterizados por una disminución de densidades en el transecto I y un aumento en el transecto II.

Las ramas laterales en promedio representaron 15% de la densidad total de tallos en el transecto I, con una variación de 1% en agosto y septiembre a 29% en febrero y diciembre de 1987; mientras que en el transecto II el promedio de las ramas laterales fue de 13%, variando de 6% en junio-agosto hasta 22% en febrero y diciembre de 1987.

III.1.4 Tallos reproductivos

Los tallos reproductivos estuvieron presentes de marzo a septiembre en el transecto I con un promedio de 5% con respecto a la densidad total de tallos y con un intervalo de 1% (7±5 tallos reproductivos/m²) en septiembre, a 8% (68 tallos reproductivos/m²) en mayo. En el transecto II los tallos reproductivos se encontraron de febrero a octubre. El promedio encontrado fue de 4% con una variación de 0.4% (4±4 tallos reproductivos/m²) en octubre, hasta 11% en marzo y junio, encontrando en este último mes 104±42 tallos reproductivos/m² (figura 6). En los meses en que se encontraron tallos reproductivos, no se encontraron diferencias significativas entre transectos ($p>0.05$).

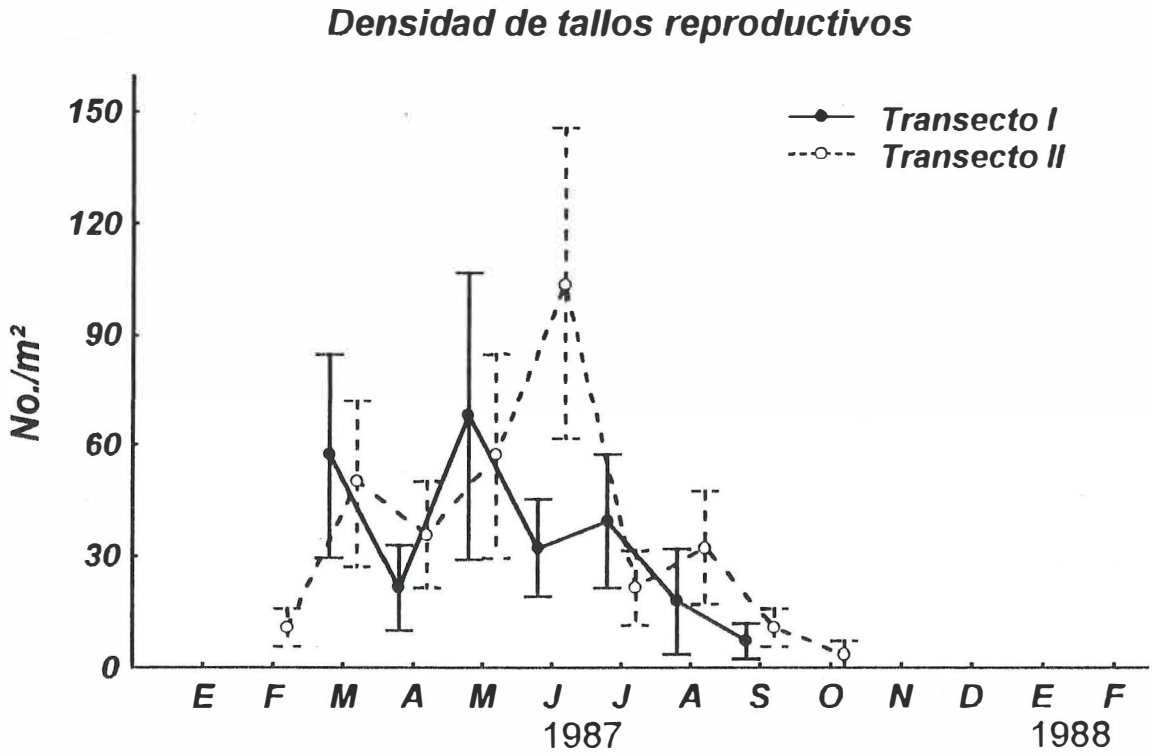

Figura 6. Densidad de tallos reproductivos, expresada en número de tallos por metro cuadrado. Las barras verticales indican ±1 error estándar.

III.1.5 Hojas de tallos apicales vegetativos

En función de la profundidad, la densidad de hojas expuestas mostró diferencias significativas en los meses de septiembre, octubre y noviembre ($p<0.05$), con promedios más bajos en el transecto I (1586±208 hojas/m², 1564±228 hojas/m², 1075±174 hojas/m²) que en el transecto II (3521±855 hojas/m², 3114±442 hojas/m², 2657±378 hojas/m²) (figura7). La densidad de hojas ocultas mostró diferencias significativas entre transectos en los meses de julio y septiembre ($p<0.05$), con densidades en el transecto I de 536±69 hojas/m² y 261±30 hojas/m² respectivamente y en el transecto II con 293±56 hojas/m² y 443±95 hojas/m² (figura7). En la densidad de hojas totales, las diferencias entre transectos fueron significativas en los mismos meses que las hojas expuestas, es decir, en septiembre, octubre y noviembre ($p<0.05$).

En el transecto I las variaciones temporales fueron significativas para las hojas expuestas, ocultas y totales ($p<0.05$). En las tres categorías de hojas se observó una densidad máxima en el mes de julio, con 4321±550 hojas expuestas/m², 536±69 hojas ocultas/m² y 4857±547 hojas totales/m². Las densidades mínimas se observaron en el mes de noviembre en las hojas expuestas y hojas totales, con valores de 1075±174 hojas/m² y 1411±207 hojas/m² respectivamente. El valor mínimo para la densidad de hojas ocultas se presentó en el mes de febrero, con 154±45 hojas/m² (figura 7).

En el transecto II no hubo diferencias significativas en el tiempo para ninguna de las tres categorías de hojas ($p>0.05$), con un promedio anual de 3079±201

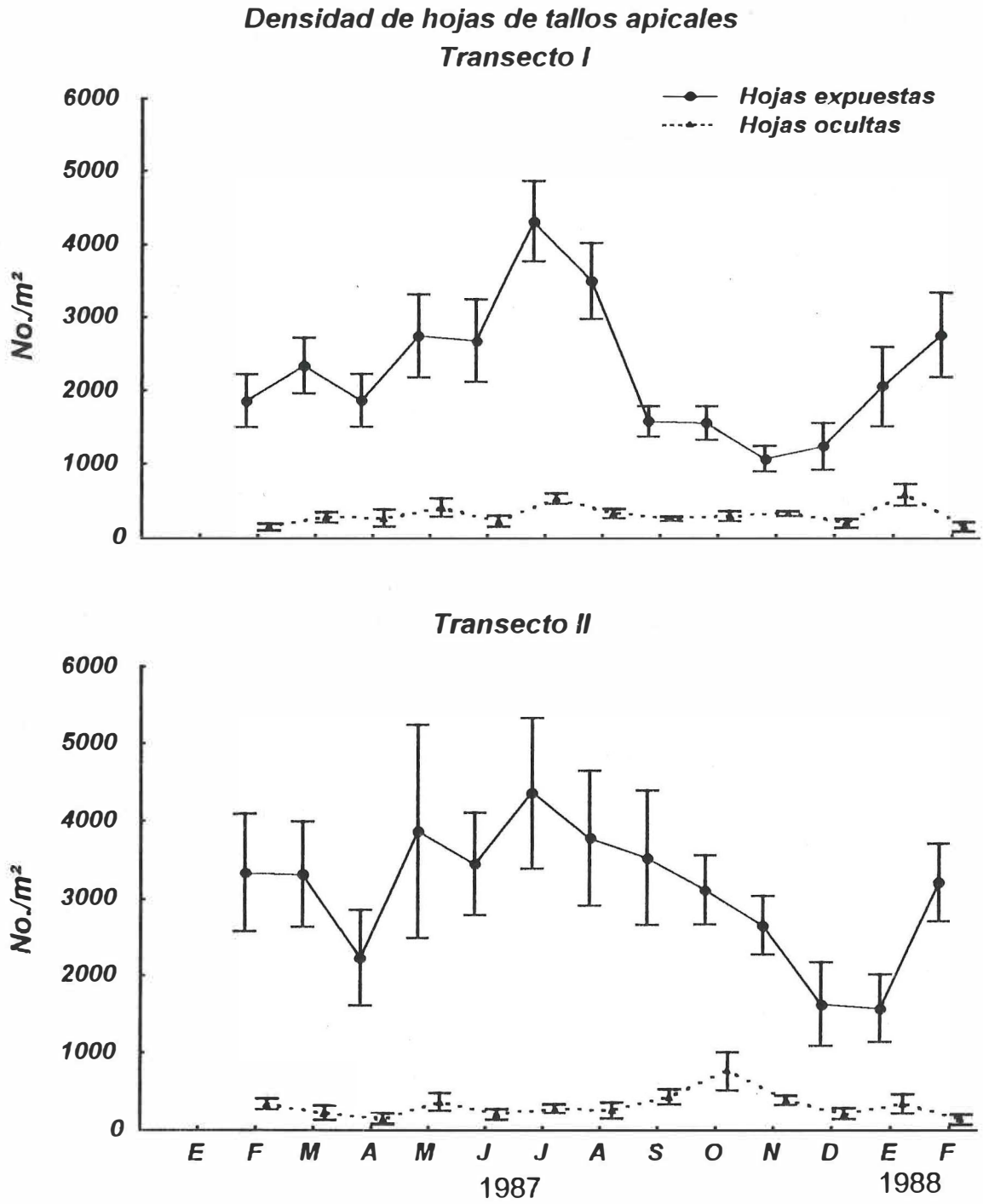

Figura 7. Densidad de hojas expuestas y de hojas ocultas dentro de la vaina de los tallos apicales vegetativos. Las barras verticales indican ±1 error estándar.

hojas expuestas/m², 326±31 hojas ocultas/m², y 3384±213 hojas totales/m² (figura 7).

En términos de porcentajes de hojas ocultas con respecto al total de hojas, en el transecto I se encontró un promedio anual de 12.5% y en el transecto II de 9.9%, aunque los mayores porcentajes ocurrieron en otoño, con un promedio de 18% en el transecto I y de 14% en el transecto II.

III.1.6 Hojas de ramas laterales

También en las ramas laterales se hizo la diferencia entre las hojas expuestas y las hojas ocultas dentro de la vaina.

En la densidad de hojas expuestas se encontraron diferencias significativas entre transectos, en los meses de septiembre y octubre ($p<0.05$), con mayores densidades en el transecto II (182±58 y 200±37 hojas/m² respectivamente) que en el transecto I (4±4 y 86±19 hojas/m²) (figura 8).

Por lo que respecta a la densidad de hojas ocultas por la vaina, hubo diferencias significativas entre transectos en septiembre y noviembre ($p<0.05$), con 32±10 y 21±8 hojas/m² en el transecto II; mientras que en el transecto I, se encontró 0 y 68±17 hojas/m² en los mismos meses (figura 8).

Las variaciones en el tiempo fueron significativas en los dos transectos para la densidad de las hojas expuestas y las hojas ocultas ($p<0.05$). En el transecto I, se observó un patrón estacional con un mayor promedio de hojas expuestas de febrero a julio (205 hojas/m²) que de agosto a diciembre (69 hojas/m²), después

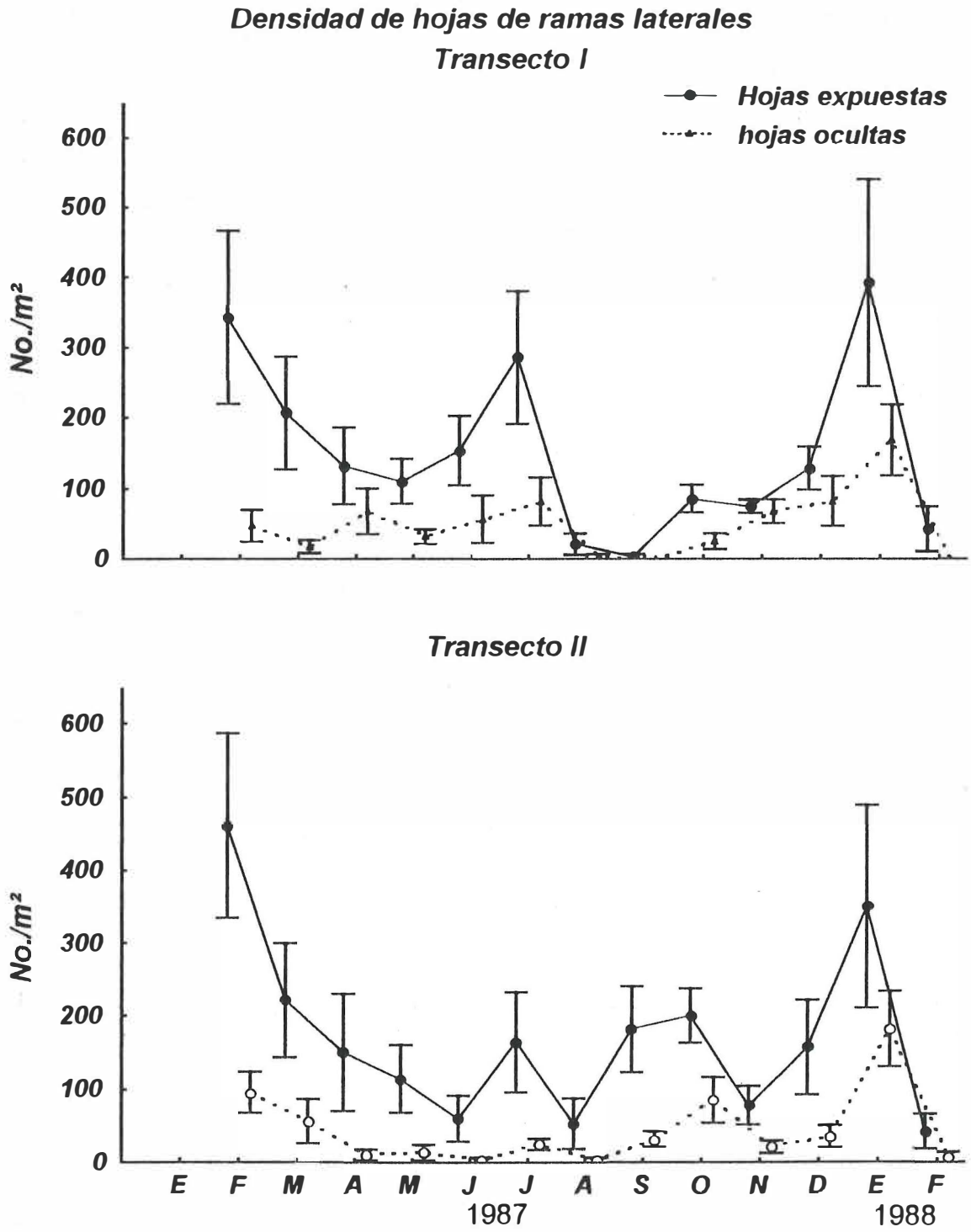

Figura 8. Densidad de hojas expuestas y de hojas ocultas dentro de la vaina de las ramas laterales. Las barras verticales indican ±1 error estándar.

de lo cual se encontró el valor máximo en enero de 1988; en las hojas ocultas se encontró 4 y 0 hojas/m² en agosto y septiembre, mientras que en el resto del año se obtuvo un promedio de 53 hojas/m². En el transecto II se encontraron los valores máximos en el mes de febrero para las tres categorías de hojas, con 461±126 hojas expuestas/m², 96±28 hojas ocultas/m² y 557±153 hojas totales/m². Los valores mínimos se encontraron en el mes de agosto para todas las categorías de hojas, un mes antes que en el transecto I, con valores de 54±35 hojas expuestas/m², 4 hojas ocultas/m² y 57±37 hojas totales/m² (figura 8).

El porcentaje de hojas ocultas en la vaina de las ramas laterales fue mayor que en los tallos apicales. En el transecto I, los mayores porcentajes se observaron a finales de otoño y principios de invierno (31%) de hojas ocultas por la vaina; aunque también se encontró un valor alto en el mes de abril, de 32%. En el transecto II se presentaron valores altos de hojas ocultas durante otoño-invierno (20%), sin embargo, también se vió un valor alto en el mes de julio (22%).

III.1.7 Densidad total de hojas de tallos vegetativos

En la densidad de hojas expuestas se encontraron diferencias significativas entre transectos ($p<0.05$) sólo en los meses de octubre y noviembre, con densidades mayores en el transecto II (3314±451 y 2735±376 hojas/m²) que en el transecto I (1650±235 y 1150±175 hojas/m²). Para la densidad de las hojas ocultas las diferencias significativas entre transectos ($p<0.05$) se encontraron en

julio y septiembre encontrando en el transecto I, 617±100 y 260±30 hojas/m² respectivamente, contrastando con 318±59 y 554±75 hojas/m² (figura 9).

En el transecto I, las diferencias en el tiempo fueron significativas para los dos grupos de hojas ($p<0.05$). En la densidad de las hojas expuestas el valor máximo se alcanzó en julio con 4607±530 hojas/m², disminuyendo hasta una densidad de 1150±175 hojas/m² en noviembre. En lo que se refiere a la densidad de las hojas ocultas, en febrero se registró la menor densidad, 200±65 hojas/m², después de lo cual se incrementa hasta un máximo de 618±101 hojas/m² en julio. En los siguientes meses del año las densidades son similares a las que se presentaron durante la primavera. En enero de 1988 se presentó una densidad todavía mayor a la encontrada en el mes de julio y que fue de 754±181 hojas/m².

En el transecto II, sólo hubo diferencias significativas ($p<0.05$), en la densidad de las hojas ocultas, en donde el valor máximo se encontró en octubre con 860±249 hojas/m² y el mínimo en abril con 168±77 hojas/m².

Los mayores porcentajes de hojas ocultas se encontraron en otoño para los dos transectos con 21% para el transecto I y 15% para el transecto II.

III.1.8 Hojas de tallos reproductivos

En la densidad de hojas de tallos reproductivos no se encontraron diferencias significativas entre transectos ($p>0.05$), pero en función del tiempo sí se presentaron ($p<0.05$).

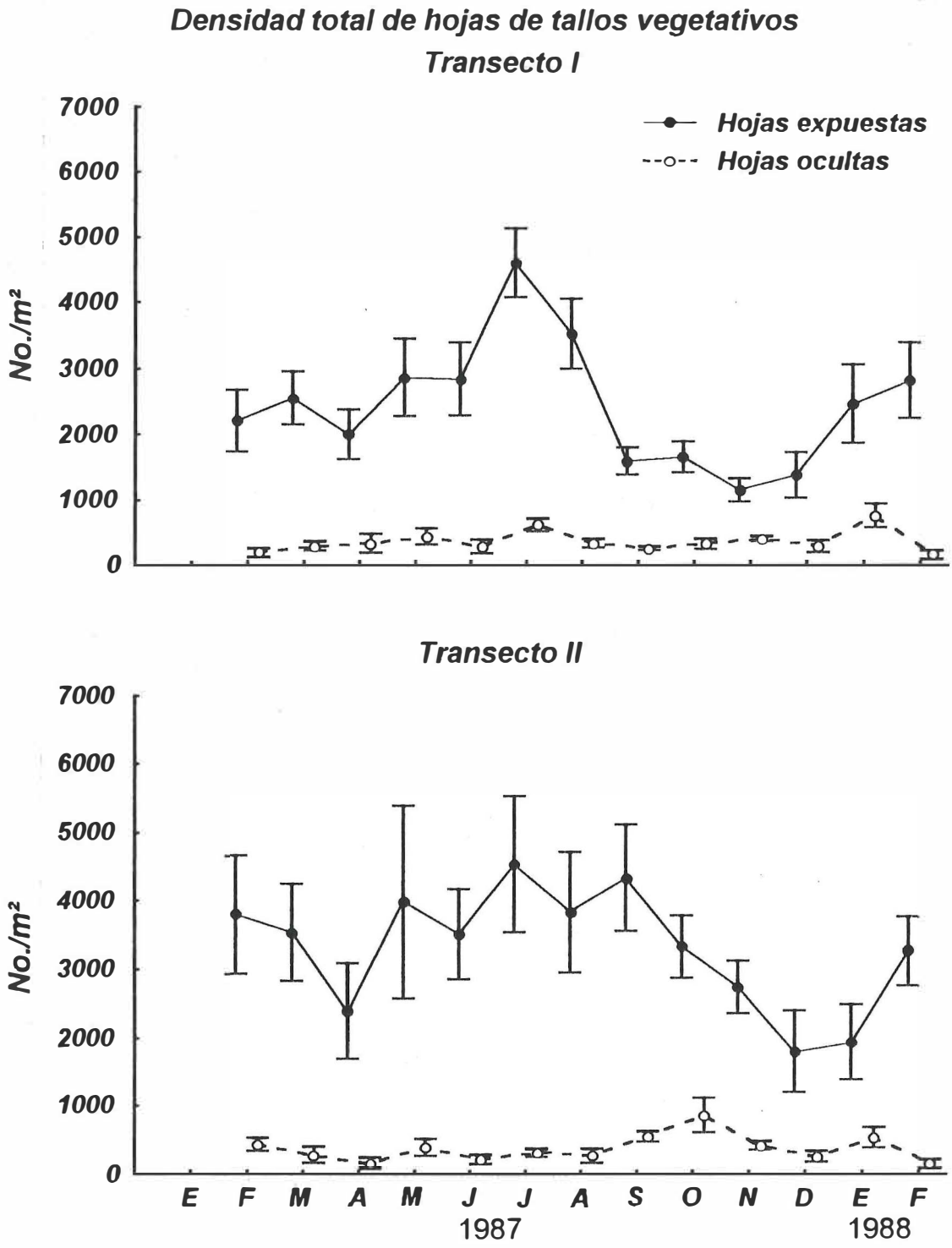

Figura 9. Densidad total de hojas expuestas y ocultas de los tallos vegetativos que incluyen los tallos apicales y las ramas laterales. Las barras verticales indican ±1 error estándar.

En el transecto I, la máxima densidad de hojas se observó en marzo, (468±235 hojas/m²) y en septiembre la mínima (60±75 hojas/m²). En el transecto II, el promedio más alto fue en junio (375±122 hojas/m²) y la densidad menor en octubre (7±7 hojas/m²) (figura 10). El porcentaje de las hojas con respecto al total de tallos varió entre 2-14% para el transecto I y entre 0.2-9.2% para el transecto II.

III.1.9 Semillas sin germinar y semillas germinadas

La densidad de semillas sin germinar, mostró diferencias significativas entre transectos sólo en los meses de mayo y noviembre ($p<0.05$), con mayores densidades en el transecto I (1553±240 y 3968±673 semillas/m²) que en el transecto II (825±239 y 2107±400 semillas/m²) (figura 11).

Las diferencias en función del tiempo fueron significativas sólo en el transecto I ($p<0.05$), siendo noviembre el mes de mayor densidad de semillas con 3968±673 semillas/m² y un promedio de 1921 semillas/m², en los meses restantes.

Por lo que se refiere a la densidad de semillas germinadas, en ningún mes se presentaron diferencias significativas entre transectos ($p>0.05$), pero sí las hubo en función del tiempo en los dos transectos ($p<0.05$).

En el transecto I, las semillas germinadas variaron de 393±148 semillas/m² en mayo hasta 1661±327 semillas/m² en noviembre. En el transecto II, esta variable fluctuó de 21±11 semillas/m² en febrero a 821±238 semillas/m² en septiembre (figura 11).

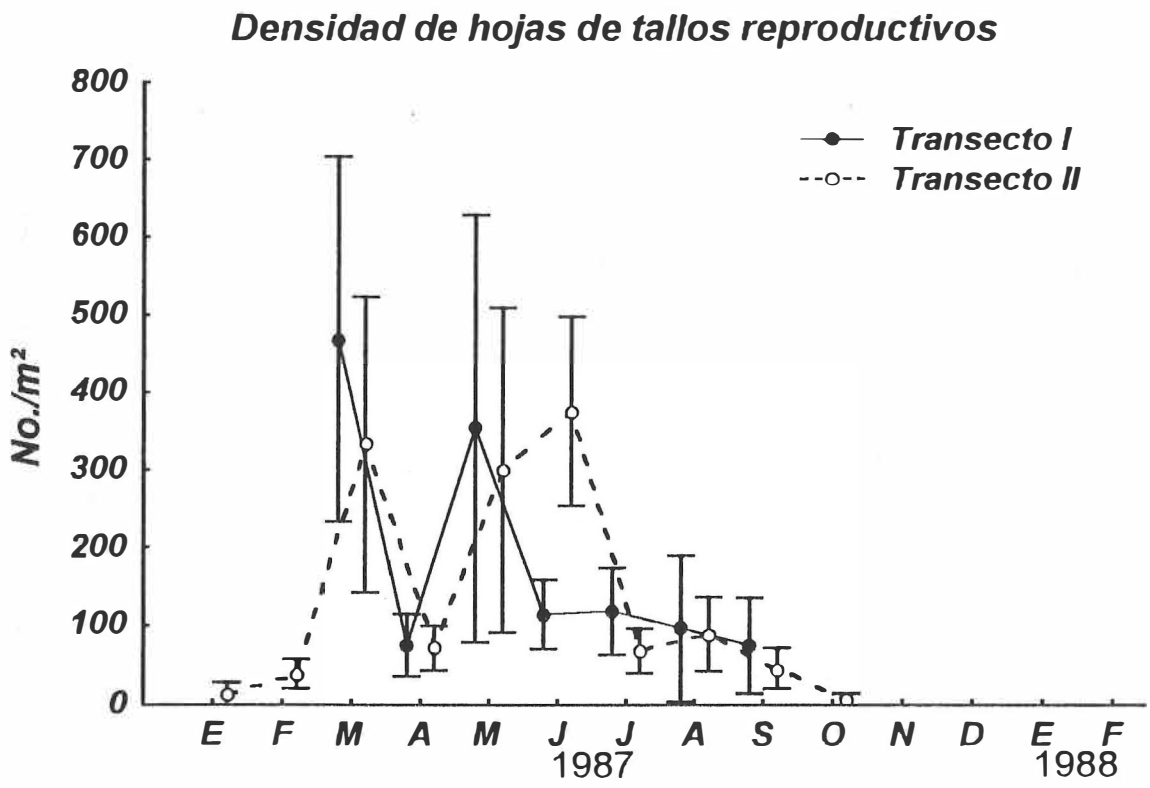

Figura 10. Densidad de hojas de los tallos reproductivos encontrada en los dos transectos. Las barras verticales representan ±1 error estándar.

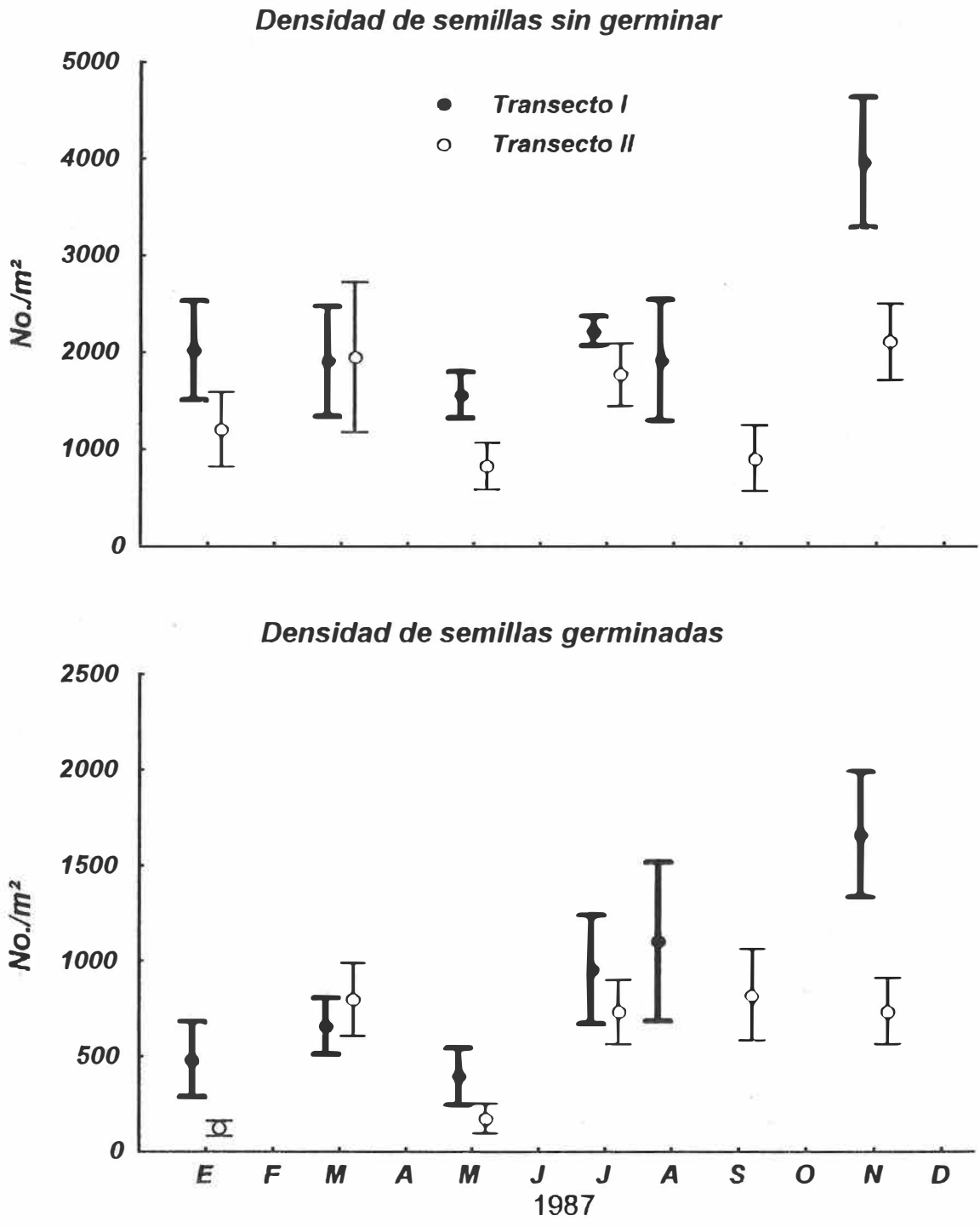

Figura 11. Densidad de semillas sin germinar y de semillas germinadas de *Z. marina* cuantificada cada dos meses en los dos transectos. Las barras verticales representan ±1 error estándar.

III.2 Índice de área foliar (L.A.I.)

En el cálculo del índice de área foliar, sólo se tomó en cuenta el área de las hojas expuestas, sin hacer diferencias entre los tallos apicales y las ramas laterales.

Se encontró homogeneidad de varianzas, para el arreglo de datos utilizados en el análisis entre transectos, por lo que se realizó un análisis de varianza paramétrico de una vía que mostró que no había diferencias significativas entre transectos en ningún mes ($p>0.05$).

Por otra parte, el análisis en función del tiempo dentro de cada transecto indicó que no había homogeneidad de varianzas en el tiempo, por lo que se realizó un análisis de varianza no-paramétrico de una vía. Tanto en el transecto I como en el II, las diferencias en el tiempo fueron significativas ($p<0.05$). El valor máximo en el transecto I se observó en septiembre con 3.2±0.5 m^2 de hoja por metro cuadrado de substrato y en abril se detectó el mínimo valor (0.8±0.1). En el transecto II el máximo fue de 3.1±0.8 en el mes de octubre y el valor más bajo se obtuvo en abril (0.7±0.2) (figura 12).

Los mayores valores del L.A.I. se encontraron a finales de verano y durante el período de otoño, tanto en el transecto I como en el transecto II. Excluyendo el valor de enero de 1987, las áreas foliares mínimas se encontraron en el período de invierno-primavera.

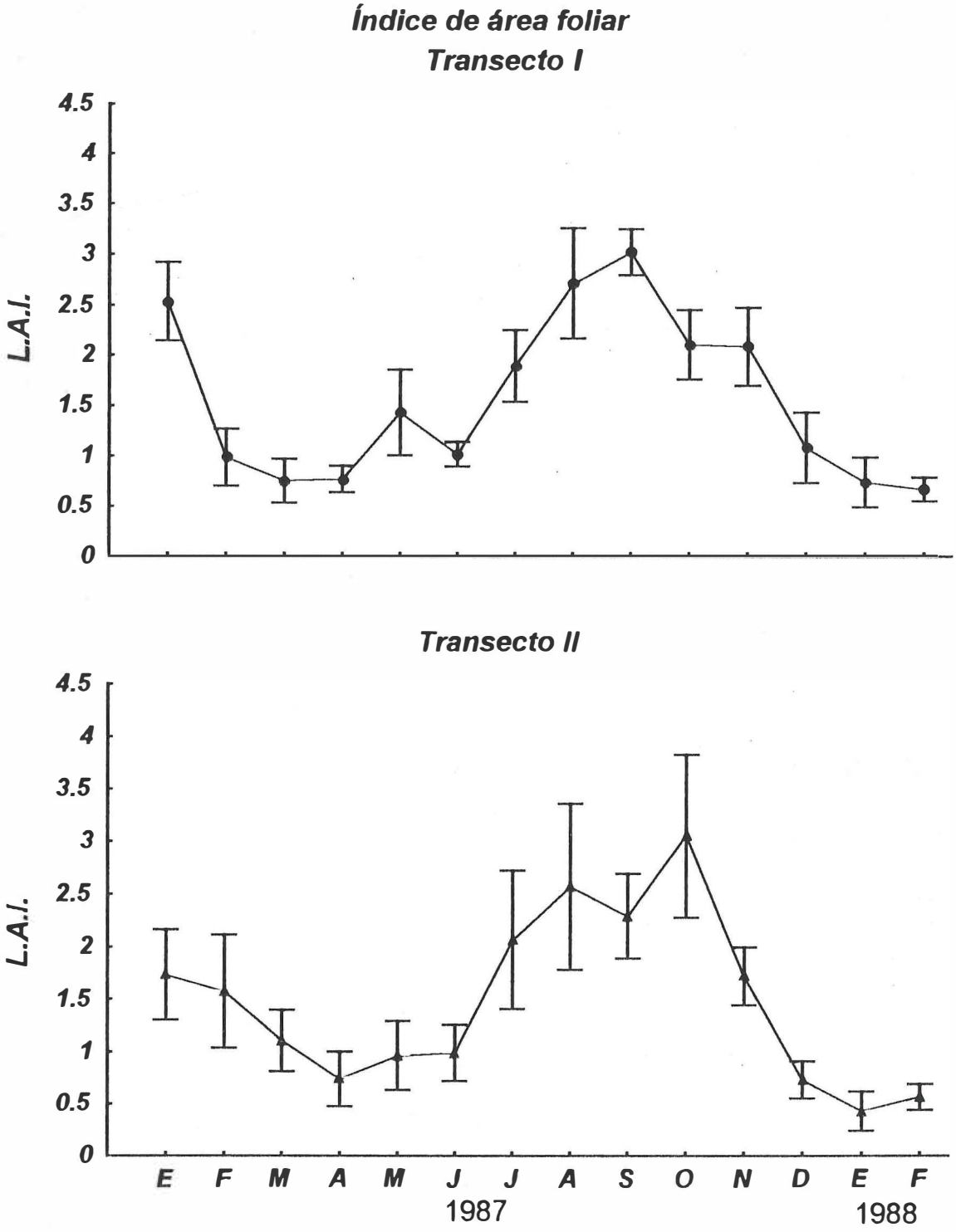

Figura 12. Indice de Area Foliar (L.A.I.) de los tallos vegetativos (sumatoria de los tallos apicales vegetativos y las ramas laterales) cuantificada en los dos transectos. Las barras verticales representan ±1 error estándar.

III.3 Biomasa foliar de Zostera marina L.

III.3.1 Vainas de tallos vegetativos

En el análisis de la biomasa foliar no se hizo diferencias entre los tallos vegetativos y las ramas laterales.

En la biomasa de vainas las diferencias entre transectos sólo fueron significativas en septiembre ($p<0.05$), con una biomasa menor en el transecto II (13.9±1.8 g peso seco/m²) que en el transecto I (30.5±3.3 g peso seco/m²) (figura 13).

En cuanto a las variaciones temporales, en los dos transectos fueron significativas ($p<0.05$). En el transecto I, la menor biomasa se encontró en abril (3.9±1.0 g peso seco/m²) a partir del cual se incrementa hasta un máximo en septiembre (30.5±3.3 g peso seco/m²). En enero y febrero de 1988 se mantienen valores bajos de biomasa comparables a febrero de 1987. En el transecto II la biomasa mínima de vainas ocurrió en abril (2.0±0.9 g peso seco/m²) y el valor máximo se alcanzó en octubre (23.3±6.0 g peso seco/m²) un mes después que en el transecto I (figura 13).

III.3.2 Hojas de tallos vegetativos

Al obtener la biomasa de hojas se mantuvo la diferencia entre la biomasa de hojas expuestas y las ocultas dentro de las vainas.

Biomasa de hojas expuestas.- En la biomasa de hojas expuestas hubo un patrón similar en los dos transectos, no encontrándose diferencias significativas

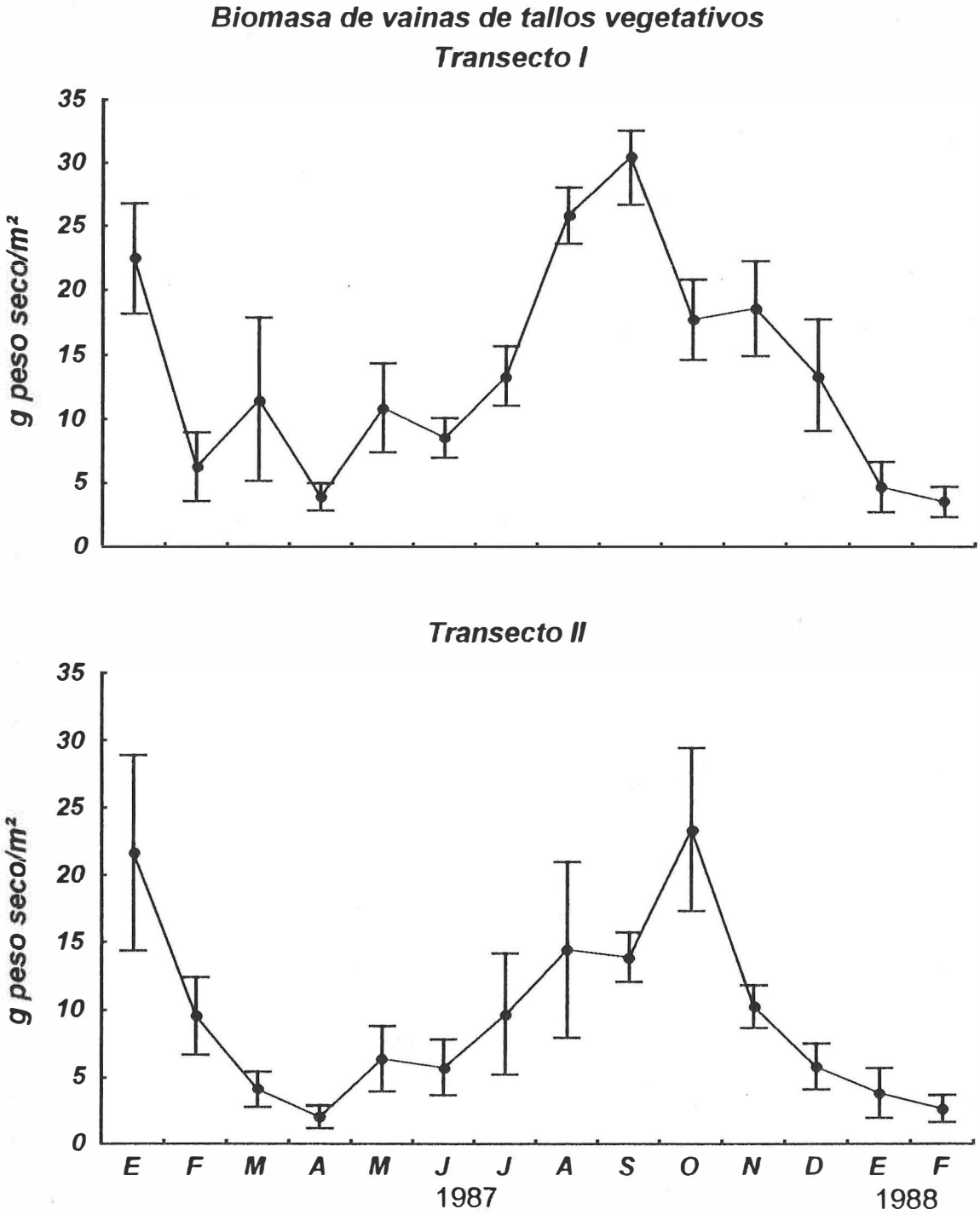

Figura 13. Biomasa de las vainas de los tallos vegetativos (tallos apicales y sus ramas laterales) evaluada en los dos transectos. Las barras verticales representan ±1 error estándar.

entre ellos ($p>0.05$); a su vez, dentro de cada transecto, las variaciones temporales fueron significativas ($p<0.05$). En el transecto I, la biomasa de hojas expuestas varió de 10.8±2.7 g peso seco/m² en abril a 50.6±4.7 g peso seco/m² en septiembre, lo que representa un incremento de 79% en sólo cinco meses. A partir de este máximo la biomasa disminuyó hasta llegar al mínimo en enero y febrero de 1988 con valores comparables a los mínimos de abril de 1987. Un patrón similar se encontró en el transecto II, siendo nuevamente en abril cuando se encontró el valor mínimo (8.5±3.1 g peso seco/m²) y el máximo en octubre (63.0±18.5 g peso seco/m²), un mes después de lo encontrado en el transecto I. El porcentaje de incremento en este caso fue de 86% en seis meses (figura 14).

Biomasa de hojas ocultas.- En agosto y septiembre se encontraron diferencias significativas entre transectos ($p<0.05$), con biomasas mayores en el transecto I (4.2±0.7 y 6.6±0.2 g peso seco/m²) que en el transecto II (1.8±0.7 y 4.4±0.8 g peso seco/m²) (figura 14).

Por lo que respecta a las variaciones en el tiempo, se encontraron diferencias significativas en los dos transectos ($p<0.05$). En el transecto I la biomasa se incrementó a partir de febrero (1.9±0.6 g peso seco/m²), hasta alcanzar un máximo en septiembre (6.6±0.2 g peso seco/m²). En el transecto II, la biomasa de hojas ocultas presenta un valor mínimo en marzo (1.0±0.3 g peso seco/m²) y en octubre el máximo (5.5±1.6 g peso seco/m²) (figura 14).

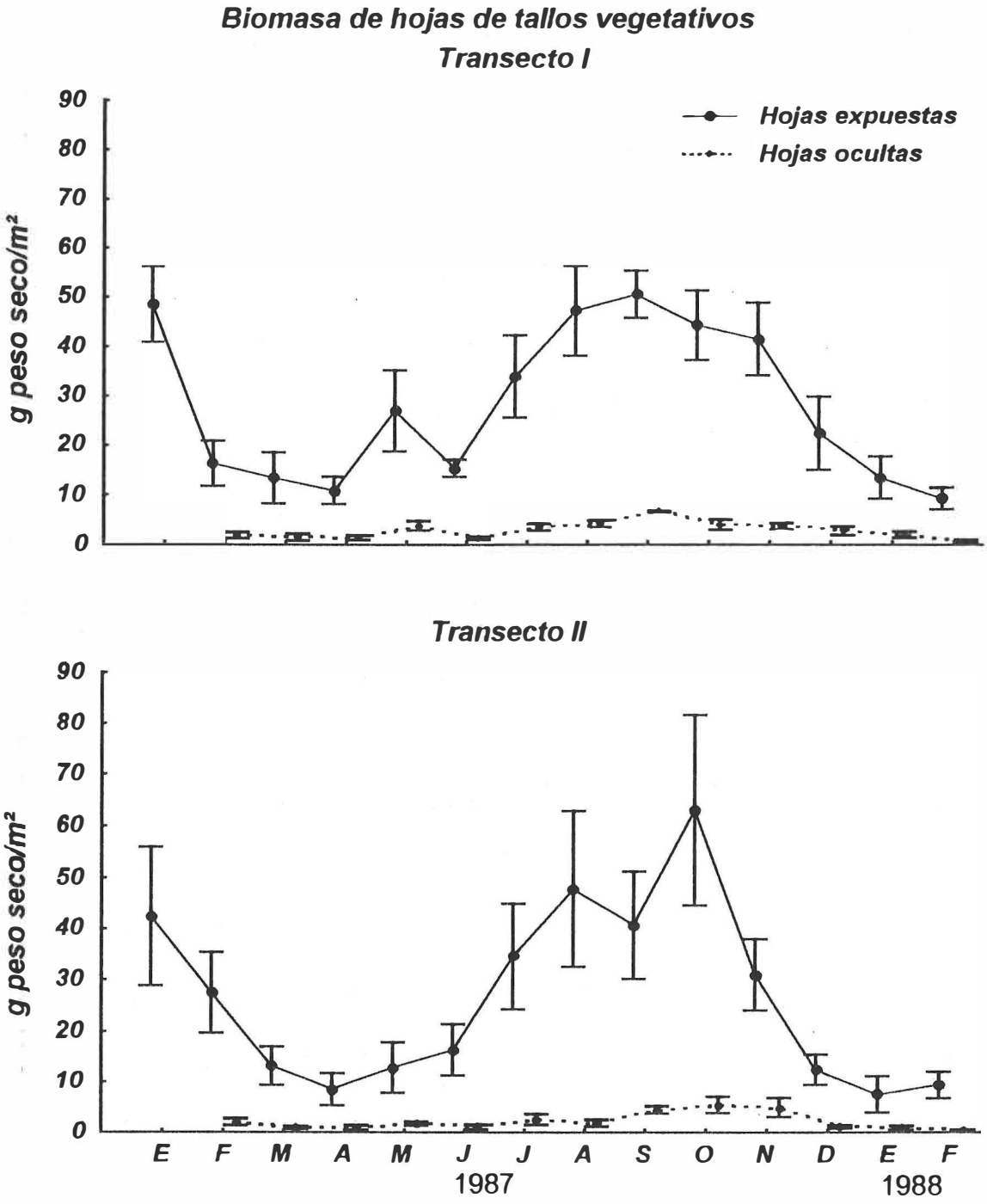

Figura 14. Biomasa de hojas expuestas y hojas ocultas dentro de la vaina de los tallos vegetativos (tallos apicales y ramas laterales) evaluada en los dos transectos. Las barras verticales representan ±1 error estándar.

III.3.3 Biomasa foliar total

A la sumatoria de la biomasa de las hojas expuestas, de las hojas ocultas y las vainas de los tallos vegetativos (apicales y ramas laterales) se le denomina biomasa foliar.

En los dos transectos se observan tendencias similares a las gráficas ya descritas de la biomasa de vainas y de las hojas expuestas.

Sólo en el mes de septiembre se encontraron diferencias significativas entre transectos ($p<0.05$) con una mayor biomasa foliar en el transecto I (83.4±9.5 g peso seco/m²) que en el transecto II (56.7±9.8 g peso seco/m²).

Por otro lado, las variaciones en el tiempo fueron altamente significativas dentro de cada uno de los dos transectos ($p<0.05$), encontrándose tendencias similares en ambos.

En el transecto I se encontró baja biomasa foliar de febrero a junio (24.6 g peso seco/m²), con un mínimo en abril (16.2±3.9 g peso seco/m²). A partir de este mes se incrementa hasta alcanzar un máximo en septiembre (83.4±9.5 g peso seco/m²). De diciembre a febrero de 1988 disminuye la biomasa foliar y se encuentran valores tan bajos como los reportados para abril de 1987 (figura 15).

En el transecto II, de marzo a junio se encontraron valores bajos (18.2 g peso seco/m²) y al igual que en el transecto I, en abril se presentó el mínimo (11.6±0.4.3 g peso seco/m²). El máximo se encontró en octubre (91.9±26.1 g peso seco/m²), un mes después que en el transecto I. De octubre a diciembre la disminución de la biomasa foliar fue drástica, llegando a tener para el período

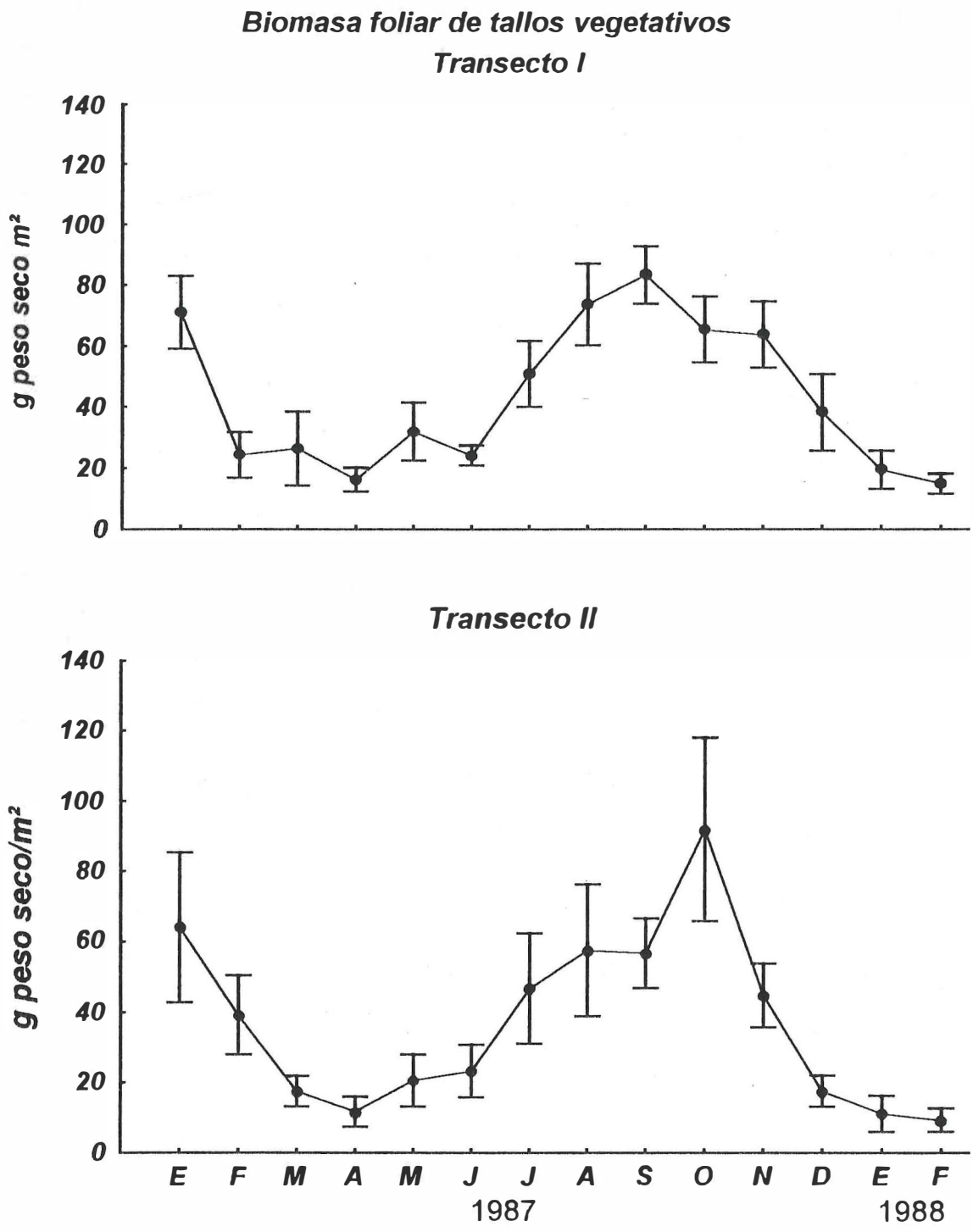

Figura 15. Biomasa foliar (hojas expuestas, ocultas y vainas) de los tallos vegetativos (tallos apicales y sus ramas laterales) evaluada en los dos transectos. Las barras verticales representan ±1 error estándar.

de diciembre de 1987 a febrero de 1988, cantidades similares a las encontradas en el mes de abril de 1987 (figura 15).

Cabe hacer mención que en los dos transectos, en el mes de enero de 1987 se encontraron altas biomasas foliares comparables a las encontradas en verano-otoño, contrastando con las bajas cantidades encontradas en enero de 1988.

En el transecto I, el incremento de biomasa foliar entre los meses de abril y septiembre fue de 81%, en tanto que, la disminución entre los meses de septiembre a febrero de 1988 fue de 82%. La situación fue diferente en el transecto II, donde el incremento en la biomasa foliar fue de 87% y se realizó en seis meses (de abril a octubre); la disminución de octubre a febrero de 1988 fue de 90%.

La contribución de la biomasa de vainas y de hojas expuestas a la biomasa foliar fue significativamente diferente entre transectos ($p<0.05$). En el transecto I la biomasa de vainas contribuyó entre un 23 y un 44%, mientras que en el transecto II fue entre 18 y 31%. La biomasa de hojas expuestas aportó a la biomasa foliar total porcentajes que variaron de 51% a 69% en el transecto I y de 61% a 75% en el transecto II. Por lo que se refiere a la biomasa de hojas ocultas por la vaina, no hubo diferencias significativas entre transectos ($p>0.05$), promediando 7% de contribución a la biomasa foliar total (figura 16).

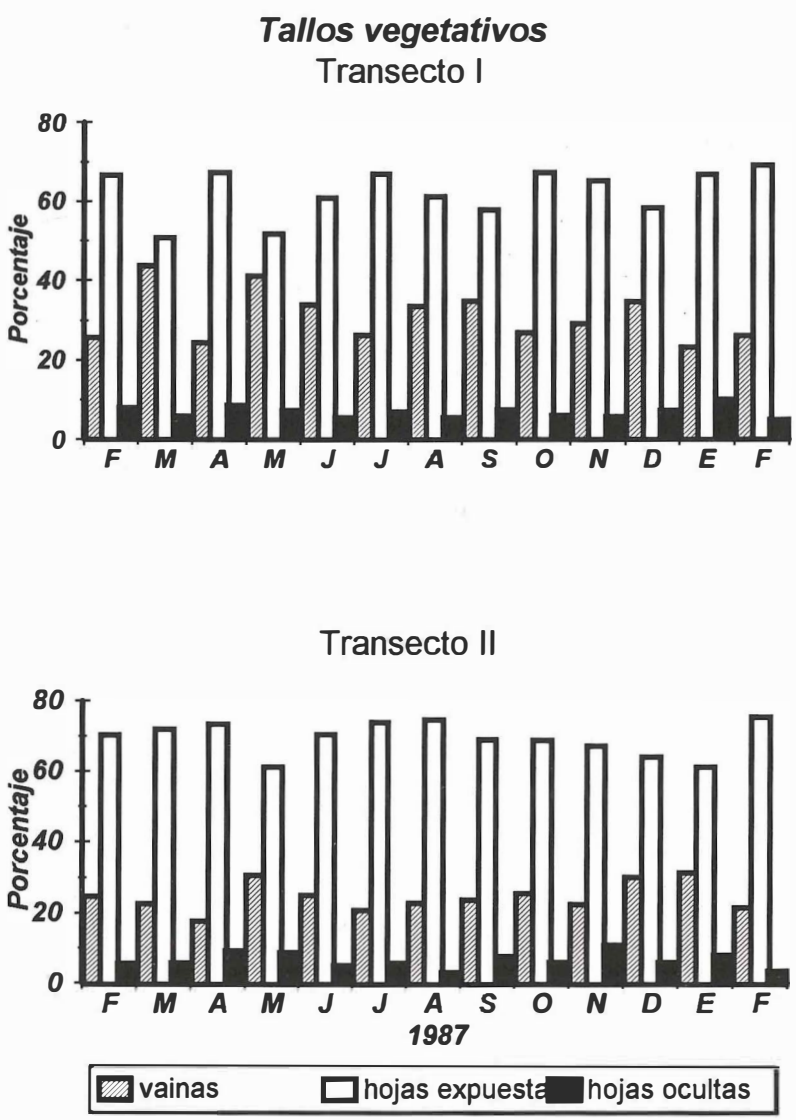

Figura 16. Distribución porcentual de la biomasa de vainas, de hojas expuestas y de hojas ocultas, a la biomasa foliar de los tallos vegetativos (apicales y ramas laterales) evaluada en los dos transectos.

III.4 Biomasa foliar de tallos reproductivos

En los meses en que se encontraron tallos reproductivos en los dos transectos, no hubo diferencias significativas entre éstos ($p>0.05$). Aunque se encontraron variaciones promedio en la biomasa de hojas desde 1.7 hasta 18.3 g peso seco/m², en el transecto I, estas no fueron significativas ($p>0.05$) debido a la ausencia de tallos reproductivos hasta en un 80% de las muestras, originando varianzas muy grandes. Por otra parte, en el transecto II, sí se encontraron variaciones significativas ($p<0.05$), con valores menores a 2.80 g peso seco/m² en dos períodos, febrero-abril y agosto-octubre. La biomasa máxima se midió en julio y fue de 18.0±7 g peso seco/m² (figura 17).

En los dos transectos, la biomasa de hojas contribuye con los menores porcentajes a la biomasa de los tallos reproductivos. La mayor cantidad de biomasa se concentra en los espádices y las vainas, en la mayoría de los casos, en proporciones similares (figura 18).

III.5 Semillas sin germinar y semillas germinadas

En el análisis de la biomasa de semillas sin germinar, se encontraron diferencias significativas entre transectos en los meses de mayo y noviembre ($p<0.05$), con mayores biomasas de semillas sin germinar en el transecto I. En este transecto se encontró en mayo un máximo de 3.3±0.5 g peso seco/m² y un mínimo en noviembre de 6.8±1.1 g peso seco/m²; mientras que, en el transecto II,

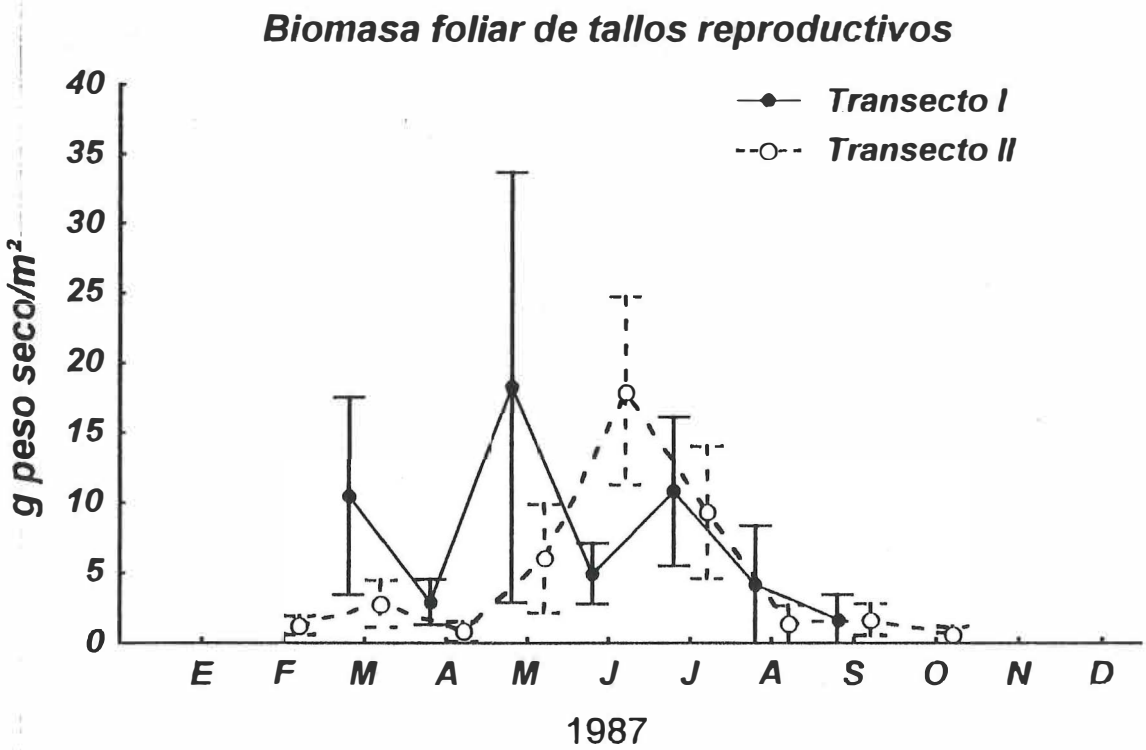

Figura 17. Biomasa foliar (hojas, espádices y vainas) de los tallos reproductivos cuantificada en los dos transectos. Las barras verticales representan ±1 error estándar.

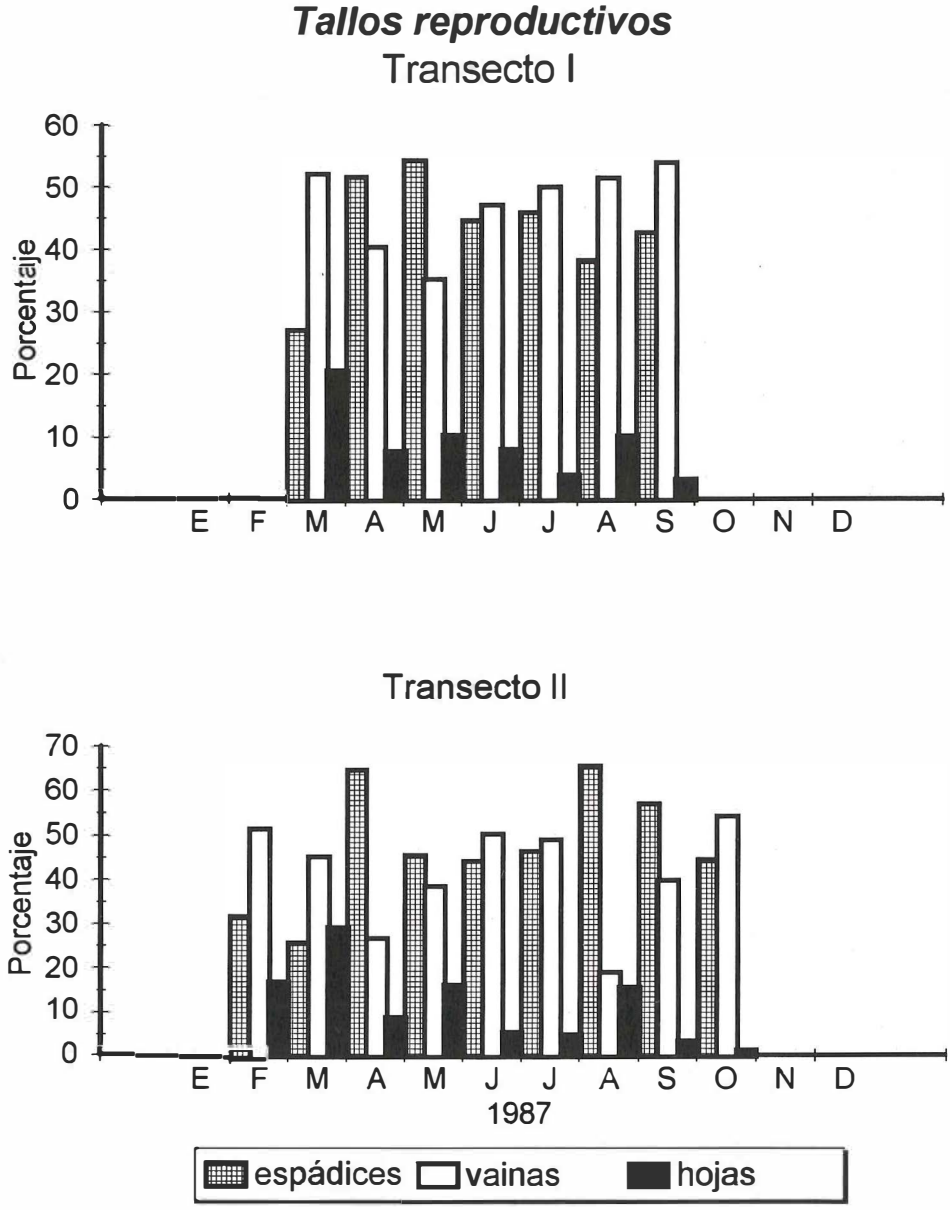

Figura 18. Distribución porcentual de espádices, de vainas y de hojas, a la biomasa total de los tallos reproductivos evaluada en los dos transectos.

en los mismos meses, se encontró 1.6±0.0.6 g peso seco/m² y 3.1±0.7 g peso seco/m² respectivamente (figura 19).

Las variaciones temporales fueron significativas sólo en el transecto I ($p<0.05$), con un mínimo de 3.3±0.5 g peso seco/m² en mayo y con un máximo de 6.8±1.1 g peso seco/m² en noviembre. Mientras que en el transecto II se encontró un promedio de 2.8 g peso seco/m².

Por lo que respecta a la biomasa de semillas germinadas, se encontraron diferencias significativas entre transectos en mayo y julio ($p<0.05$), con mayores valores en el I; en este transecto se cuantificó en mayo 1.8±0.5 g peso seco/m² y en julio 3.5±0.4 g peso seco/m²; contrastando con las biomasas obtenidas en el transecto II que fueron de 0.6±0.2 g peso seco/m² y de 1.9±0.4 g peso seco/m² en los meses respectivos (figura 19).

En lo que concierne a las variaciones temporales, sólo se encontraron diferencias significativas en el transecto II ($p<0.05$), con un mínimo en enero de 0.4±0.1 g peso seco/m²; alcanzando en septiembre un máximo de 2.2±0.8 g peso seco/m². A pesar de que en el transecto I no hubo diferencias significativas en el tiempo, en noviembre se encontró la mayor biomasa de semillas germinadas de todo el estudio, con 6.8±3.2 g peso seco/m². En dicho transecto, el promedio en el año fue de 3.1 g peso seco/m² (figura 19).

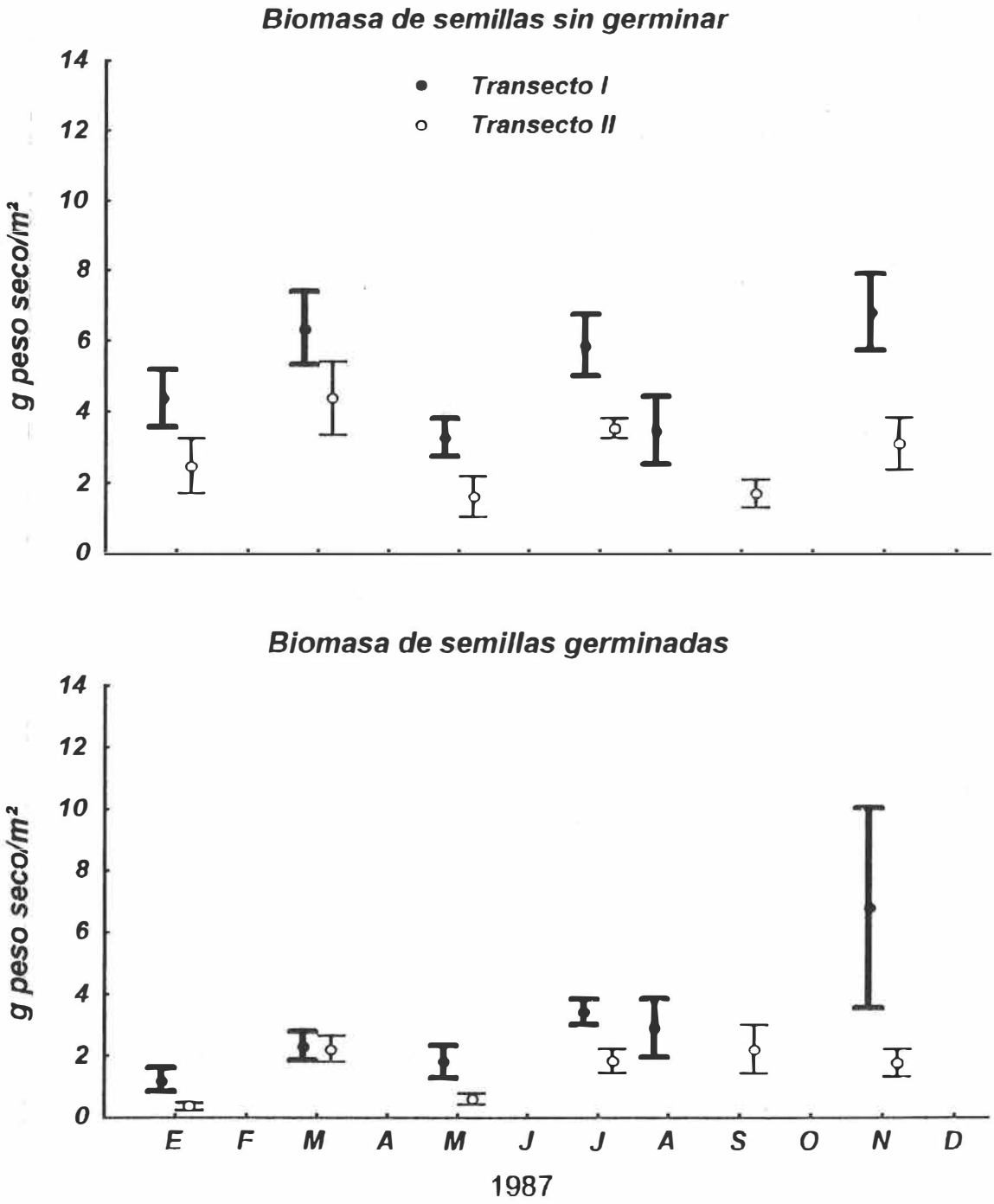

Figura 19. Biomasa de semillas sin germinar y de semillas germinadas de *Z. marina* evaluada en los dos transectos cada dos meses. Las barras verticales representan ±1 error estándar.

III.6 Biomasa subterránea: raíces y rizomas

La biomasa de las raíces y los rizomas se cuantificó también en forma bimensual, con la excepción de que en el transecto I en lugar de recolectar muestras en septiembre, se hizo en agosto.

En el análisis de la biomasa de las raíces no se encontraron diferencias significativas entre transectos ($p>0.05$) y tampoco en el tiempo, dentro de cada uno de los transectos ($p>0.05$). En el transecto I, los promedios de la biomasa de raíces fluctuaron de 14.9±5.7 hasta 24.7±4.2 g peso seco/m² y en el transecto II variaron de 7.6±2.2 hasta 17.6±4.9 g peso seco/m² (figura 20).

En la biomasa de rizomas no se encontraron diferencias significativas entre transectos y tampoco en función del tiempo ($p>0.05$). En el transecto I la biomasa de rizomas fluctuó entre 24.0±2.3 y 39.7±9.7 g peso seco/m², mientras que en el transecto II las fluctuaciones fueron entre 18.5±3.5 y 35.6±4.8 g peso seco/m² (figura 21).

Se sumó la biomasa de las raíces y los rizomas y se le denominó como biomasa subterránea. Estas gráficas tuvieron tendencias similares a aquellas de la biomasa de rizomas, aunado al hecho de que las variaciones en tiempo y espacio tampoco fueron significativas ($p>0.05$). La biomasa subterránea fluctuó entre 43.3±10.1 a 61.0±10 g peso seco/m² en el transecto I y de 26.1±5.7 a 52.1±7.2 g peso seco/m² en el transecto II (figura 22).

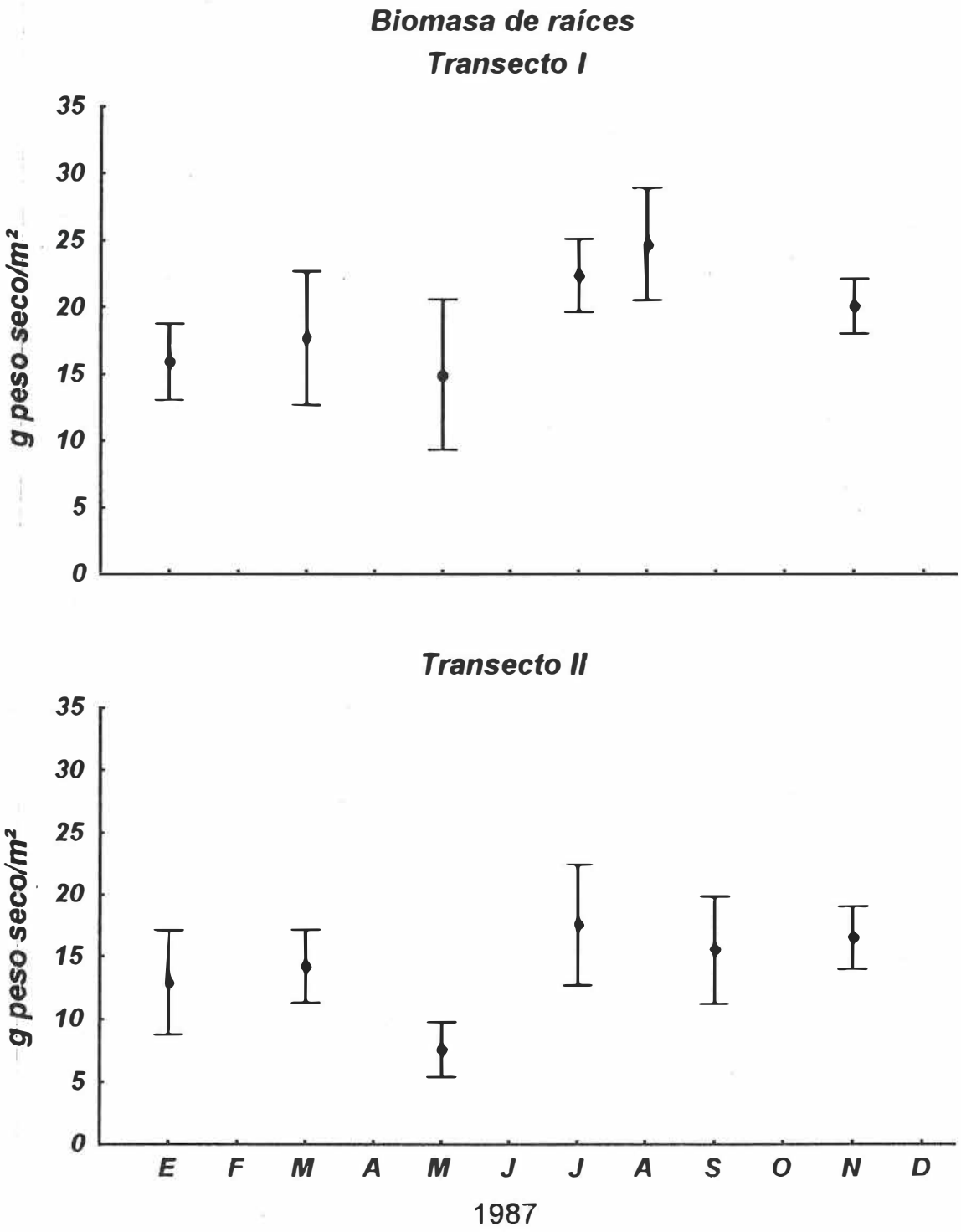

Figura 20. Biomasa de raíces de *Z. marina* cuantificada en los dos transectos cada dos meses. Las barras verticales representan ±1 error estándar.

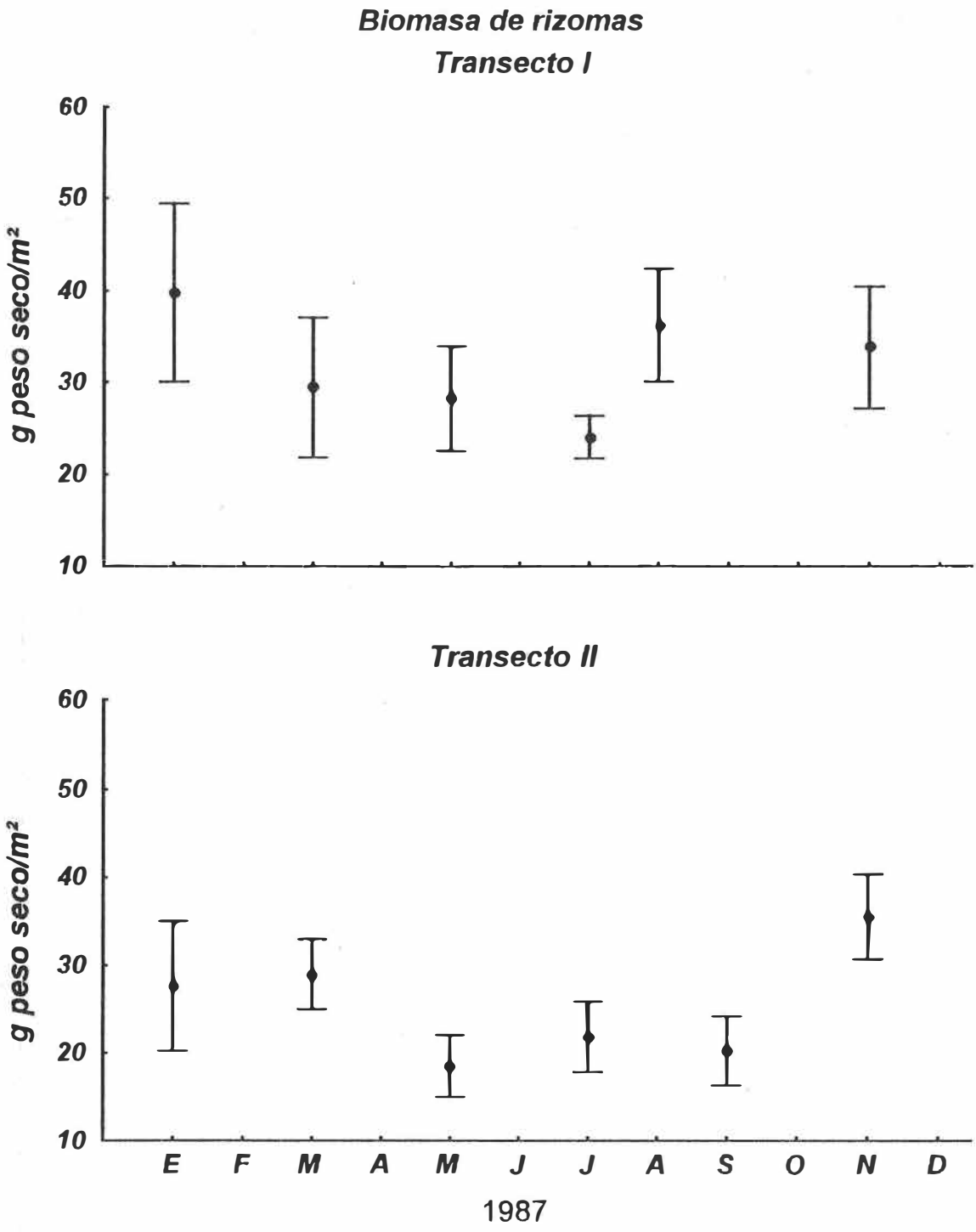

Figura 21. Biomasa de rizomas de *Z. marina* cuantificada en los dos transectos de manera bimensual. Las barras verticales representan ±1 error estándar.

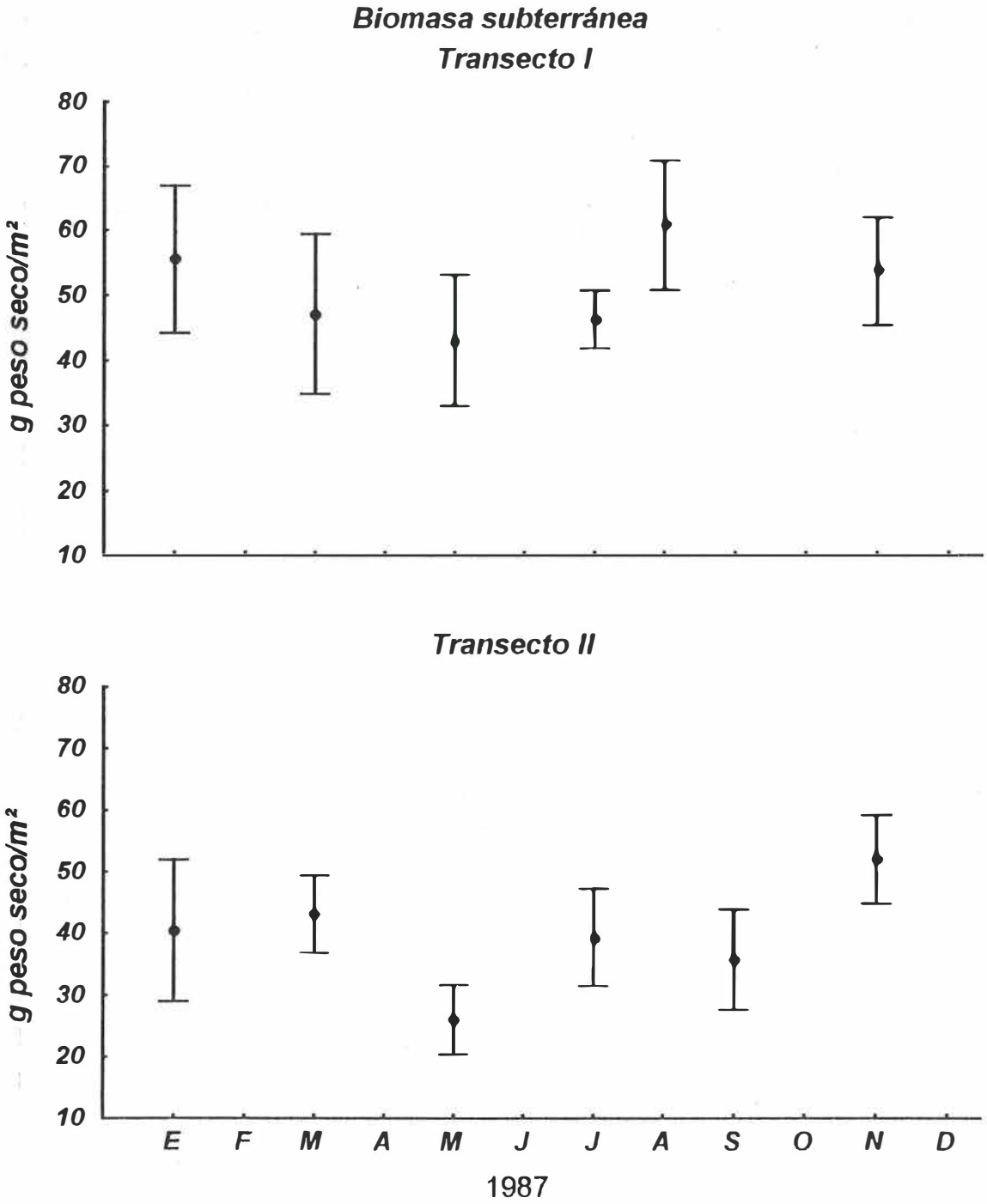

Figura 22. Biomasa subterránea (sumatoria de la biomasa de las raíces y los rizomas) cuantificada cada dos meses en los dos transectos. Las barras verticales representan ±1 error estándar.

El análisis de la contribución porcentual de las raíces y rizomas indica que, en el transecto I, la biomasa de rizomas constituye entre un 52 y un 71% de la biomasa subterránea, porcentajes similares ocurren en el transecto II, de 55 a 71% del total de la biomasa (figura 23).

III.7 Relaciones entre variables de densidad y biomasa

Este aspecto del trabajo desarrollado tenía como objetivo encontrar las posibles covariaciones existentes entre aquellas variables bióticas que pueden ser medidas en forma fácil y rápida en el campo, para considerar la posibilidad de utilizarlos como índices morfométricos de la biomasa.

Se analizaron las variables bióticas, formando dos grupos:

1.- En el primer grupo se tomaron en cuenta aquellas que miden la parte foliar y vegetativa de *Z. marina*, tales como; la densidad de tallos vegetativos, la densidad de hojas expuestas de tallos vegetativos, el área foliar de tallos vegetativos, la biomasa de hojas expuestas, la biomasa de vainas de tallos vegetativos y la biomasa foliar total de tallos vegetativos. Cada transecto se consideró por separado.

Se hizo un Análisis de Componentes Principales (ACP) en el que las seis variables bióticas fueron estandarizadas y se trabajó con la matriz de correlación. Dos componentes principales explican el 97% de la varianza; el primer factor explica el 65% con un eigenvalor de 3.9 y el segundo el 32% con un eigenvalor de 1.9 (tabla I). Las correlaciones entre las seis variables y el primer factor forman dos grupos, el primero con correlaciones bajas y negativas que involucra a

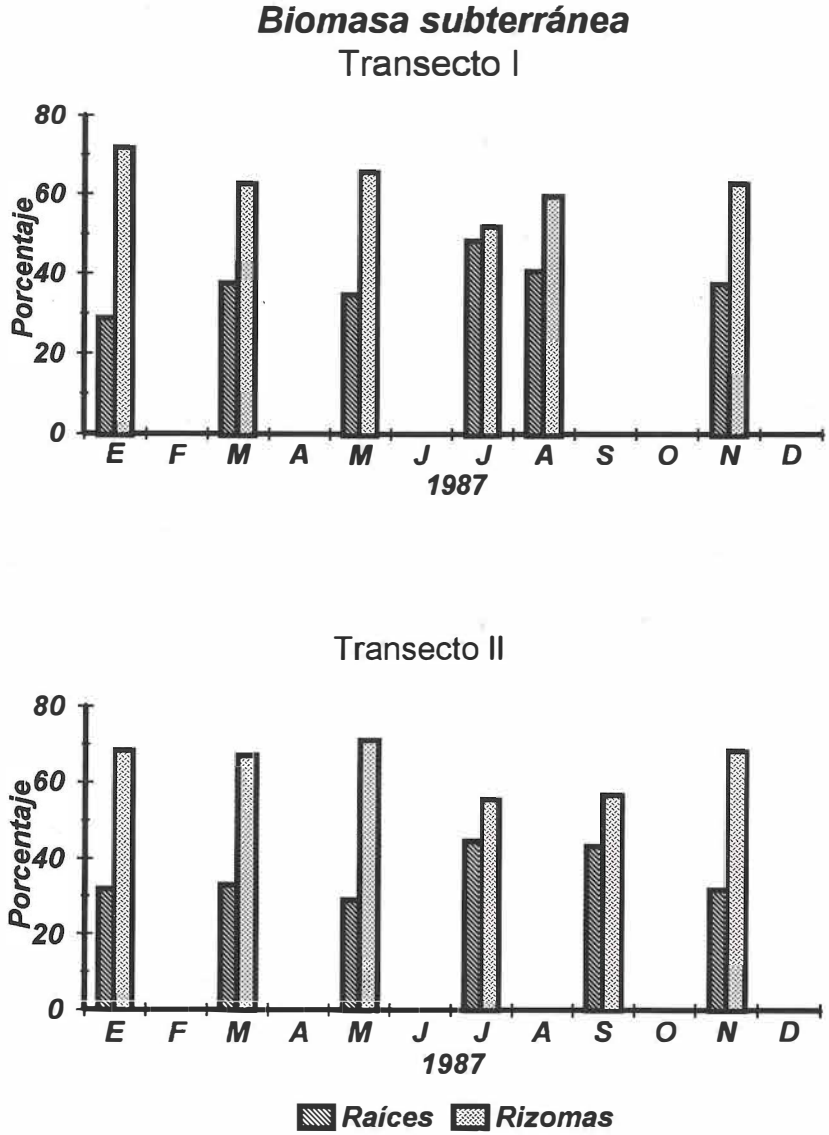

Figura 23. Contribución porcentual de las raíces y rizomas a la biomasa subterránea de *Z. marina,* en los dos transectos.

Tabla I. Eigenvalores y eigenvectores del Análisis de Componentes Principales para las variables de biomasa foliar de *Zostera marina* en el transecto I.

Análisis de Componentes Principales
Matriz de biomasa foliar.
Transecto I

Eigenvalores				
Factor	Eigenvalor	% varianza total	Eigenvalor acumulativo	% acumulativo
1	3.90	65.07	3.90	65.07
2	1.92	32.00	5.82	97.08

Correlaciones en cada factor (rotación: varianza máxima)		
Variable	Factor 1	Factor 2
Densidad de tallos vegetativos	-.002	-.978
Densidad de hojas expuestas	-.028	-.979
Area foliar (L.A.I.)	.991	-.048
Biomasa de hojas expuestas	.987	.008
Biomasa de vainas	.974	.059
Biomasa foliar total	.995	.044
Varianza explicada	3.90	1.92
Proporción total	0.65	0.32

la densidad de tallos vegetativos y la densidad de sus hojas, y el segundo con altas correlaciones positivas, que incluyen al área foliar y a la biomasa de hojas expuestas, vainas y biomasa foliar total. En el segundo factor, las altas correlaciones y con signo negativo corresponden a las relacionadas con la densidad de tallos vegetativos y la densidad de sus hojas (figura 24 y tabla I).

Lo anterior nos lleva a inferir que: a) las variaciones de la biomasa foliar expresada en gramos de peso seco tiene una correlación con magnitud y signo similares a las variaciones del área foliar, con lo que se puede inferir que el área foliar puede ser el indicador que medido fácilmente en el campo y en forma no destructiva, resulte en una evaluación confiable de la biomasa foliar expresada en peso seco; b) un 65% de las variaciones en la biomasa foliar son explicadas por las covariaciones en el peso seco y el área foliar y el 32% en las variaciones de la densidad de tallos y de las hojas de estos tallos. Las diferencias en signos indican que mientras se incrementa el peso seco y el área foliar, la densidad de tallos y la densidad de sus hojas disminuye, y viceversa (figura 24 y tabla I). Lo anterior nos indica que cuando se tienen densidades bajas se presentan hojas más grandes y por lo tanto mayor biomasa que cuando se tienen densidades más altas.

En el transecto II, en el Análisis de Componentes Principales se obtuvieron dos factores que explicaron el 95% de la varianza (tabla II). Con el primer factor se explica el 62% con un eigenvalor de 3.71 y con el segundo factor se explica el 33% con un eigenvalor de 2.00. Con el primer factor las correlaciones de las

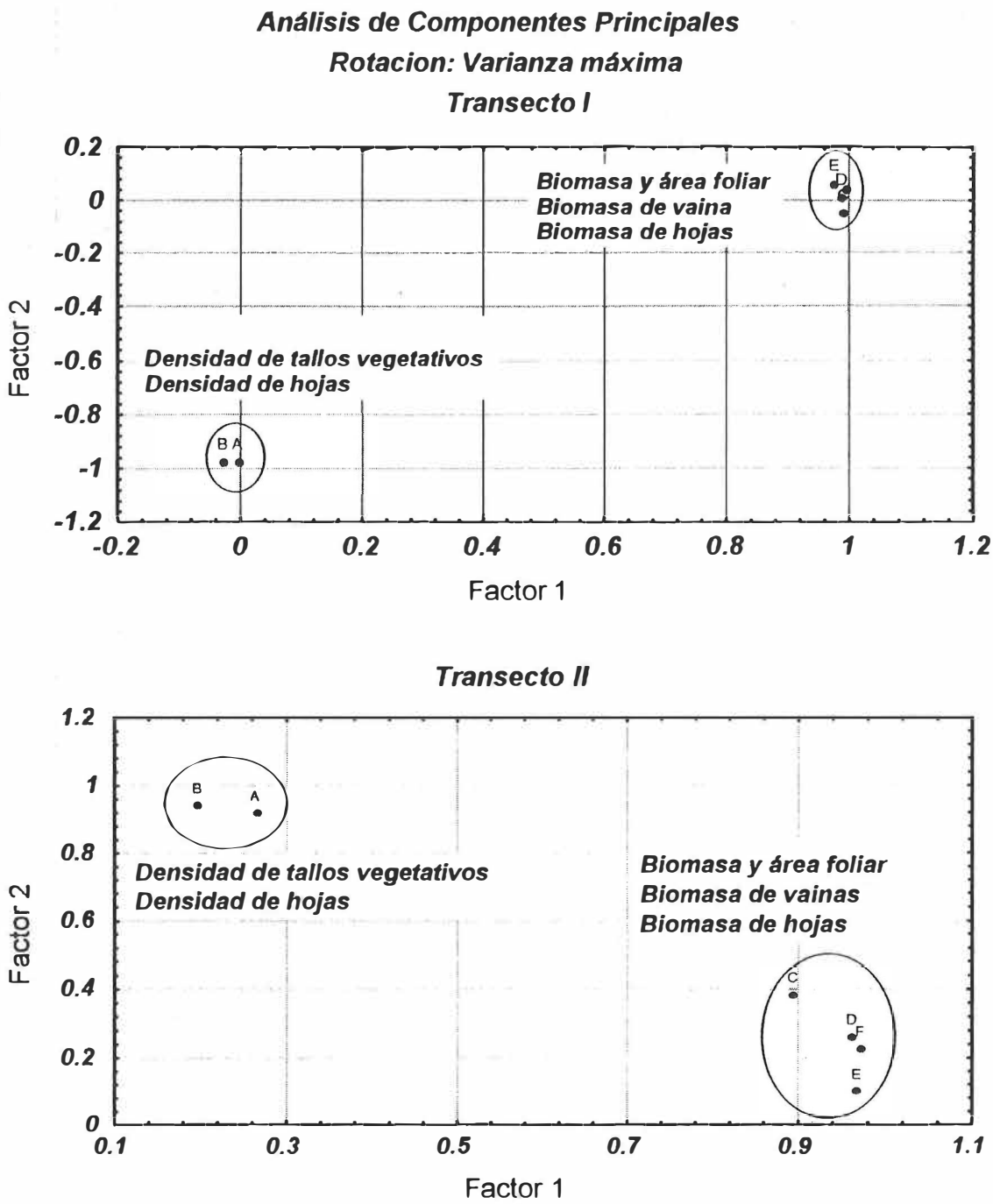

Figura 24. Representación gráfica de las correlaciones de las variables con cada factor. Análisis de Componentes Principales de las variables que representan todas las partes foliares de *Z. marina*. Se realizó por separado para cada transecto. A=densidad de tallos; B=densidad de hojas; C=área foliar; D=biomasa de hojas; E=biomasa de vainas; F=biomasa foliar total.

Tabla II. Eigenvalores y eigenvectores del Análisis de Componentes Principales para las variables de biomasa foliar de *Zostera marina* en el transecto II

Análisis de Componentes Principales
Matriz de biomasa foliar.
Transecto II

Eigenvalores				
Factor	Eigenvalor	% varianza total	Eigenvalor acumulativo	% acumulativo
1	3.71	61.88	3.71	61.88
2	2.00	33.46	5.72	95.35

Correlaciones en cada factor (rotación: varianza máxima)		
Variable	Factor 1	Factor 2
Densidad de tallos vegetativos	.264	.918
Densidad de hojas expuestas	.196	.942
Area foliar (L.A.I.)	.894	.381
Biomasa de hojas expuestas	.961	.261
Biomasa de vainas	.967	.101
Biomasa foliar total	.971	.226
Varianza explicada	3.71	2.00
Proporción total	0.61	0.33

variables que involucran peso seco y área foliar son altas en comparación con las que involucran densidades. Con el segundo factor sucede lo contrario, los altos valores de correlación se presentan con las variables de densidad de tallos vegetativos y la densidad de las hojas expuestas (figura 24 y tabla II).

En el análisis del transecto II, las inferencias son las siguientes: a) al igual que en el transecto I, las variaciones de la biomasa foliar expresada en gramos de peso seco tienen una alta correlación con las variaciones del área foliar, variando en la misma dirección, lo que corrobora que también en el transecto II, el área foliar puede ser un buen indicador del peso seco; b) en el transecto II, todas las variables de biomasa, ya sea expresada en densidad, o en área foliar o en peso seco covarían en la misma dirección (figura 24 y tabla II).

2.- En el segundo grupo se incluyeron las variables de la biomasa subterránea, la biomasa de raíces, de rizomas, y la suma de éstas, así como la biomasa foliar total, el área foliar, la densidad de tallos vegetativos y densidad de hojas expuestas. Los datos de densidad y biomasa foliar comprenden sólo los meses para los que se tenía información de la biomasa subterránea.

En el Análisis de Componentes Principales, en el transecto I, se obtuvieron dos factores que sumaron el 85.7% de la varianza total. El primer factor con un eigenvalor de 3.5 explicó el 50% de la varianza total y las variables de mayor correlación con este factor fueron la biomasa subterránea total, la biomasa foliar y el área foliar seguidos de la biomasa de rizomas y de raíces respectivamente. En

el segundo factor, el eigenvalor fue de 2.5 y explicó el 35.6% de la varianza. En este factor las correlaciones más altas fueron positivas, correspondiendo a la densidad de tallos y de hojas, seguidas de la biomasa de raíces y una correlación negativa de la biomasa de rizomas (figura 25 y tabla III). Podemos decir que en este transecto, la biomasa de raíces covaría con igual sentido con la biomasa y la densidad, mientras que la biomasa de rizomas lo hace con signo igual al de la biomasa y con signo contrario a la densidad.

En el análisis del transecto II, se obtuvieron dos factores que sumaron el 89% de la varianza total. En el primer factor, el eigenvalor fue de 3.4 y explica el 48% de las variaciones en la biomasa total, las correlaciones positivas más altas correspondieron a la biomasa de rizomas y a la biomasa subterránea total y las correlaciones negativas a la densidad de hojas y a la densidad de tallos. El factor dos, comprendió el 41% de la varianza total, con todas las variables involucradas con signo positivo, siendo las de mayor correlación con el factor, la biomasa de raíces, la biomasa foliar y el área foliar, seguidas de la densidad de tallos y de la biomasa subterránea total (figura 25 y tabla IV). Lo anterior nos lleva a formular una hipótesis de que existe una relación inversa entre la densidad y la biomasa de rizomas. Esta combinación de variables está explicando el 48% de la variación de la biomasa de *Z. marina*. Otra hipótesis sería que existe una relación positiva entre la biomasa de raíces con la biomasa y área foliar, covariación que explica el 41% de la varianza total.

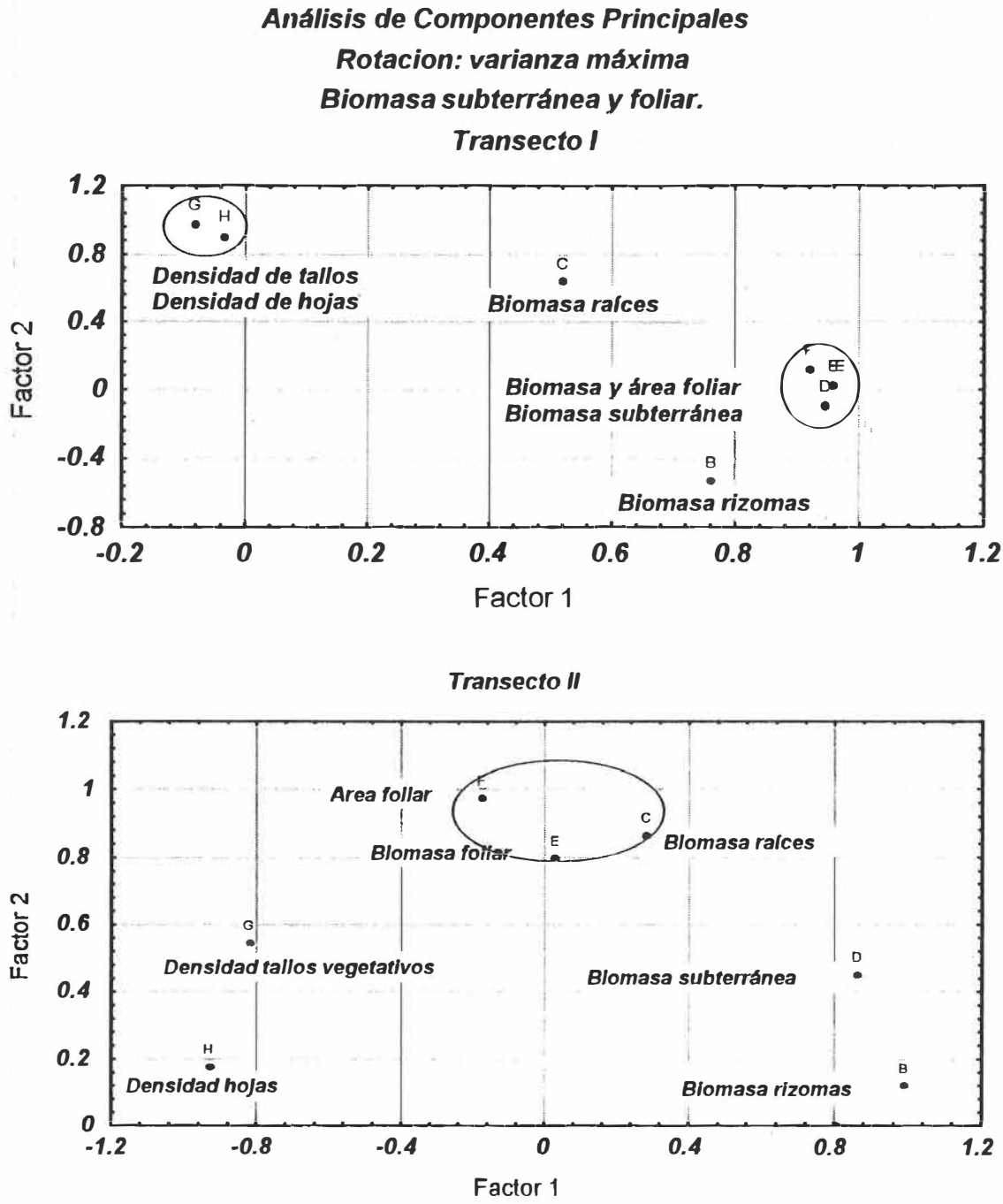

Figura 25. Representación gráfica de las correlaciones de las variables con cada factor. Análisis de Componentes Principales de las variables que representan la biomasa subterránea y la biomasa foliar total de *Z. marina*. Se realizó por separado para cada transecto. A=densidad de tallos; B=densidad de hojas; C=área foliar; D=biomasa de hojas; E=biomasa de vainas; F=biomasa foliar total.

Tabla III. Eigenvalores y eigenvectores del Análisis de Componentes Principales para las variables de biomasa subterránea y foliar total de *Zostera marina* en el transecto I.

Análisis de Componentes Principales
Matriz de biomasa subterránea y foliar total
Transecto I

Eigenvalores				
Factor	Eigenvalor	% varianza total	Eigenvalor acumulativo	% acumulativo
1	3.52	50.40	3.52	50.40
2	2.47	35.34	6.00	85.75

Correlaciones en cada factor (rotación: varianza máxima)		
Variable	Factor 1	Factor 2
Biomasa de rizomas	.761	-.531
Biomasa de raíces	.518	.639
Biomasa subterránea total.	.945	-.090
Biomasa foliar	.957	.030
Area foliar (L.A.I.)	.919	.123
Densidad de tallos vegetativos.	-.082	.974
Densidad de hojas expuestas.	-.035	.908
Varianza explicada	3.51	2.49
Proporción total	0.50	0.35

Tabla IV. Eigenvalores y eigenvectores del Análisis de Componentes Principales para las variables de biomasa subterránea y foliar total de *Zostera marina* en el transecto II.

Análisis de Componentes Principales
Matriz de biomasa subterránea y foliar total
Transecto II

Eigenvalores				
Factor	Eigenvalor	% varianza total	Eigenvalor acumulativo	% acumulativo
1	3.36	48.13	3.36	48.13
2	2.87	41.06	6.24	89.20

Correlaciones en cada factor (rotación: varianza máxima)		
Variable	Factor 1	Factor 2
Biomasa de rizomas	.988	.120
Biomasa de raíces	.282	.864
Biomasa subterránea total.	.861	.452
Biomasa foliar	.028	.797
Area foliar (L.A.I.)	-.175	.973
Densidad de tallos vegetativos.	-.819	.543
Densidad de hojas expuestas.	-.930	.175
Varianza explicada	3.36	2.87
Proporción total	0.48	0.41

III.8 Biomasa del perifiton

Nuestras observaciones indicaron que el perifiton que se eliminó de las hojas de *Z. marina* incluye diversos taxa: diatomeas, macroalgas epífitas en estadios juveniles, briozoarios, esponjas, refugios de isópodos, además de diversos cristales minerales.

En este trabajo se cuantificó la biomasa del perifiton en su conjunto, sin separar en los diferentes taxa. La biomasa del perifiton fue diferente en forma significativa entre transectos, en los meses de septiembre, octubre y noviembre ($p<0.05$) encontrando mayores biomasas de perifiton en el transecto I, con promedios de 6.5±1.9, 5.1±1.7 y 3.7±1.6 g peso seco/m² en los meses respectivos. En el transecto II encontramos para esos mismos meses, 0.9±0.3 g peso seco/m², 1.1±0.5 g peso seco/m² y 0.7±0.4 g peso seco/m² respectivamente (figura 26).

Por otro parte, sólo en el transecto I se presentaron diferencias significativas en el tiempo ($p<0.05$) encontrando un mínimo en junio de 0.6±02 g peso seco/m² y alcanzando un máximo en septiembre de 6.5±1.9 g peso seco/m². En el transecto II no se encontraron diferencias significativas en el tiempo a un nivel de significancia de 0.05; sin embargo, fueron significativas a un nivel de 0.10. En este transecto, con excepción de enero de 1987, durante todos los meses del estudio se encontraron biomasas de menos de 2 g peso seco/m². Con respecto al mes de enero, en el transecto II, se encontró una gran variabilidad entre réplicas,

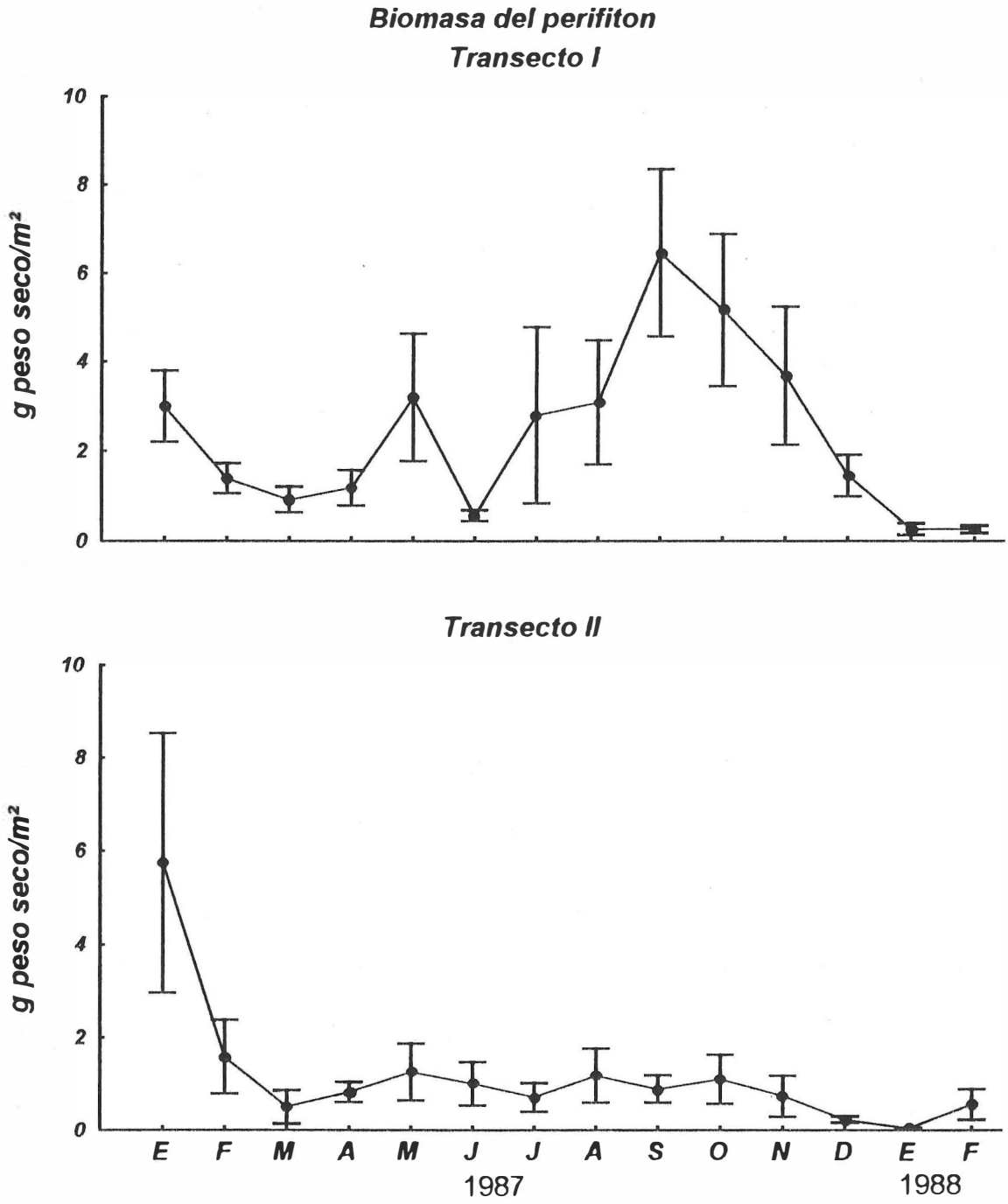

Figura 26. Biomasa del perifiton de las hojas de los tallos vegetativos de *Z. marina*, tanto en el transecto I como en el transecto II. Las barras verticales corresponden a ±1 error estándar.

ya que en dos de ellas se encontraron las mayores cantidades de briozoarios sobre las hojas. En promedio, en este transecto se cuantificó una biomasa de 1.2 g peso seco/m² (figura 26).

III.9 Biomasa de macroalgas

No se encontraron diferencias significativas entre transectos ($p>0.05$). Las diferencias significativas en el tiempo sólo se presentaron en el transecto I ($p<0.05$), con una biomasa máxima en mayo de 49.0±6.7 g peso seco/m² y una mínima en enero de 2.8±2.3 g peso seco/m².

En el transecto II no se encontraron diferencias significativas en tiempo ($p>0.05$) pero se encontró la máxima biomasa de macroalgas en octubre de 1987 y fue de 100.3±54.4 g peso seco/m² (figura 27).

En el transecto I la biomasa de macroalgas llegó a representrar el 153% de la biomasa foliar de *Z. marina* en mayo, mientras que en el transecto II el 267% en el mismo mes.

Las muestras con mayor biomasa se examinaron para realizar el análisis taxonómico. En todas se encontró que la mayor parte de la biomasa la constituían las algas verdes, llegando a encontrar exclusivamente en dos muestras de septiembre a *Codium fragile*. En total se encontraron seis especies de algas verdes y tres de algas rojas (tabla V).

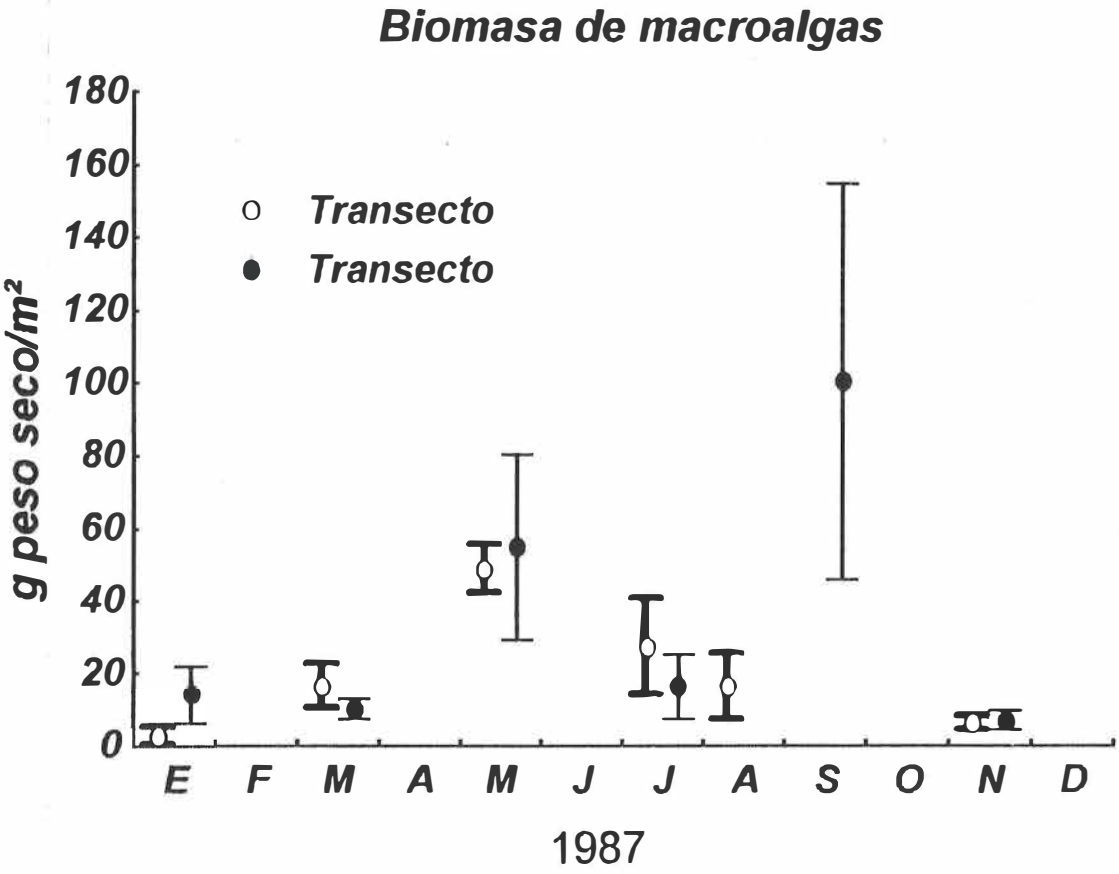

Figura 27. Biomasa de las macroalgas asociadas a *Z. marina* que se encontraron en los dos transectos. Las barras verticales corresponden a ±1 error estándar.

Tabla V. Especies de macroalgas asociadas a *Z. marina.*

Chlorophytas ***(Algas verdes)***	***Rhodophytas*** ***(Algas rojas)***
Ulothrix laetevirens	*Microcladia sp.*
Enteromorpha clathrata	*Spyridia filamentosa*
Enteromorpha compressa	*Crytopleura crispa*
Ulva lactuca	
Chaetomorpha sp.	
Codium fragile	

En las muestras analizadas se observaron muchos fragmentos de algas, además de que la mayoría eran pequeñas y estadios juveniles adheridos a fragmentos de hojas o a otras algas.

III.10 Biomasa del detritus

Como detritus se consideró todo material orgánico resultante de la muerte y descomposición tanto de las hojas como de las raíces y rizomas de *Z. marina*, así como los fragmentos en descomposición de las macroalgas.

Unicamente en mayo se encontraron diferencias significativas entre transectos ($p<0.05$), mientras que, en el tiempo las variaciones fueron significativas sólo en el transecto I ($p<0.05$). En este transecto, la máxima biomasa de detritus se encontró en enero con 222.7±39.0 g peso seco/m² disminuyendo 60% en agosto cuando se encontraron 88.1±15.5 g peso seco/m², valor que representa el mínimo. En el transecto II, a pesar de que se observaron tendencias similares a las del transecto I, el ANOVA no-paramétrico indicó que no habían diferencias significativas en tiempo ($p>0.05$), obteniendo un promedio anual de 109.3 g peso seco/m² (figura 28).

III.11 Variables físico-químicas del área de estudio

En el transecto I y durante 1987, las máximas horas de exposición se registraron en enero, julio y diciembre con 47.0, 42.8 y 38.7 horas de exposición, mientras que las mínimas se encontraron en abril y septiembre, con valores 15.7 y 16.3 horas de exposición respectivamente. Para 1988 se encontraron valores aún

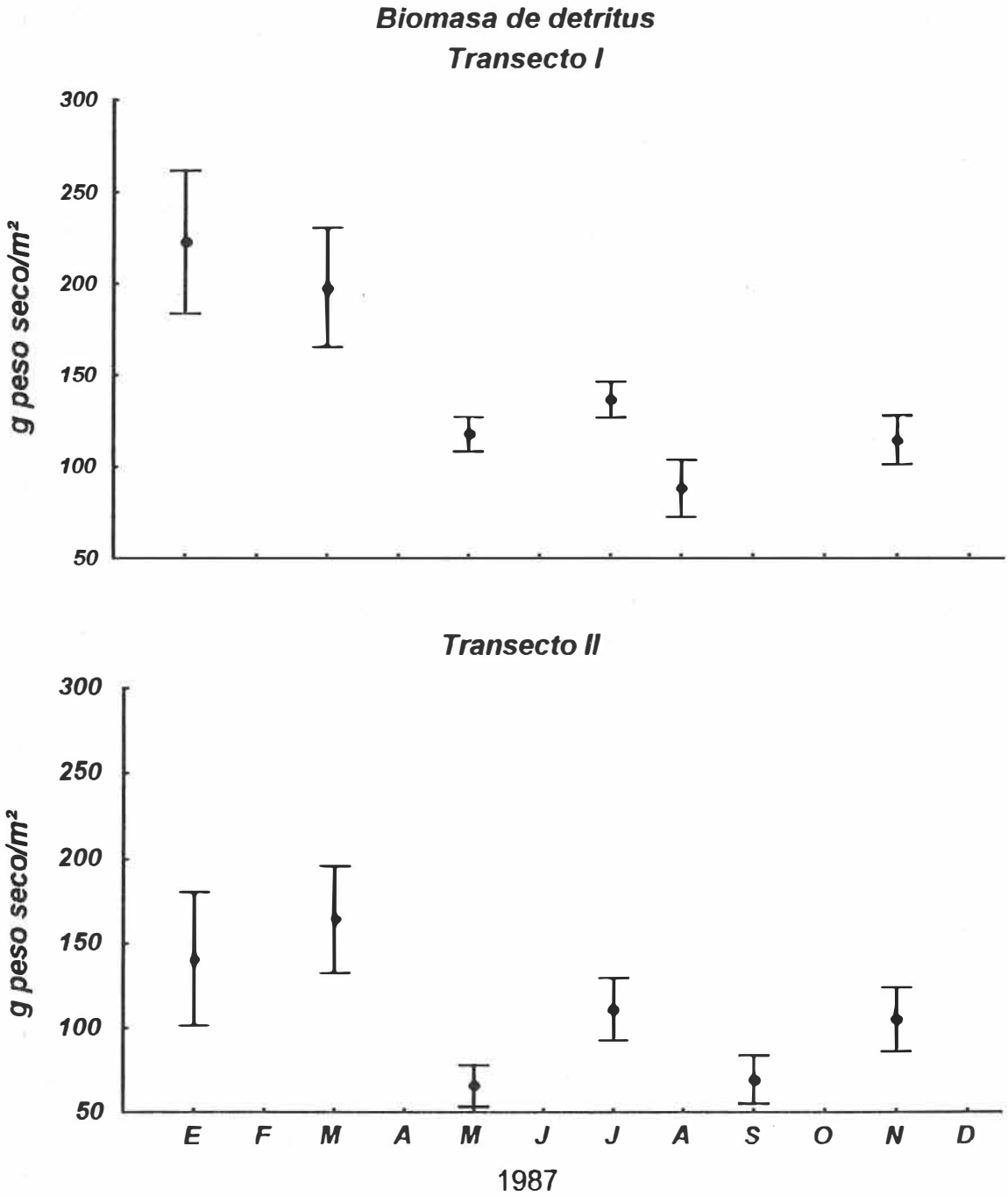

Figura 28. Biomasa del detritus encontrado en las muestras de *Z. marina*, se presenta la biomasa encontrada en los dos transectos. Las barras verticales corresponden a ±1 error estándar.

más elevados, con 50.0 y 56.0 horas de exposición en enero y febrero respectivamente (figura 29).

Por lo que concierne al transecto II y durante 1987, las mayores horas de exposición se presentaron en marzo, septiembre y octubre, con 112.6, 109.8 y 105.3 horas de exposición respectivamente, mientras que, las mínimas ocurrieron en febrero y agosto con 79.7 y 89.3 horas de exposición. En enero y febrero de 1988 se repitieron valores altos de horas de exposición, como en el transecto I, con 104.0 y 100.0 horas de exposición respectivamente (figura 29).

La irradiancia varió de 434 E/m² en febrero a 2020 E/m² en agosto. Durante marzo, julio, agosto y septiembre se mantienen altos valores de irradiancia, con un valor promedio de 1937 E/m² (figura 29).

La temperatura del agua fluctuó entre 15.8°C en febrero y 21.9°C en septiembre. En esta variable, agosto, septiembre y octubre tienen los tres valores más altos en temperatura con un promedio de 21.2°C (figura 30).

Por lo que respecta a la salinidad del agua, su variación fue de 37‰ en febrero a 34.2‰ en marzo; sin embargo en los meses restantes las diferencias en salinidad no fueron mayores de 1.3‰ observándose un promedio para este período de 34.9‰ (figura 30).

Los nitratos se encontraron en concentraciones de 0.1 µM en enero y 3.0 µM en abril, para posteriormente disminuir sin rebasar concentraciones de 2 µM en los meses restantes. Por otra parte, los nitritos variaron de 0.06 µM en enero a

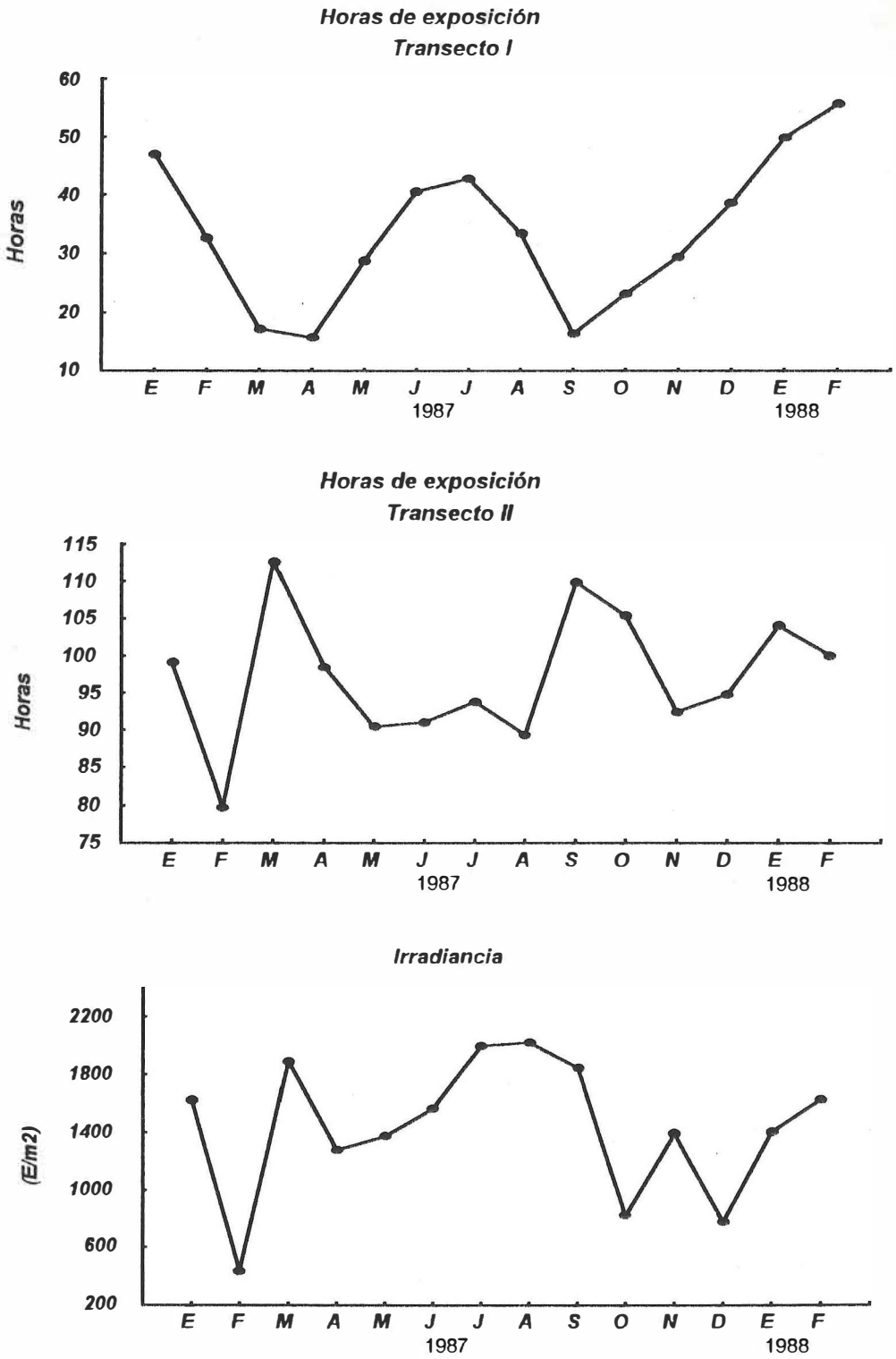

Figura 29. Sumatoria mensual de las horas que se expusieron al aire tanto el transecto I, como el transecto II y la irradiancia medida al mediodía durante 1987 y los dos primeros meses de 1988.

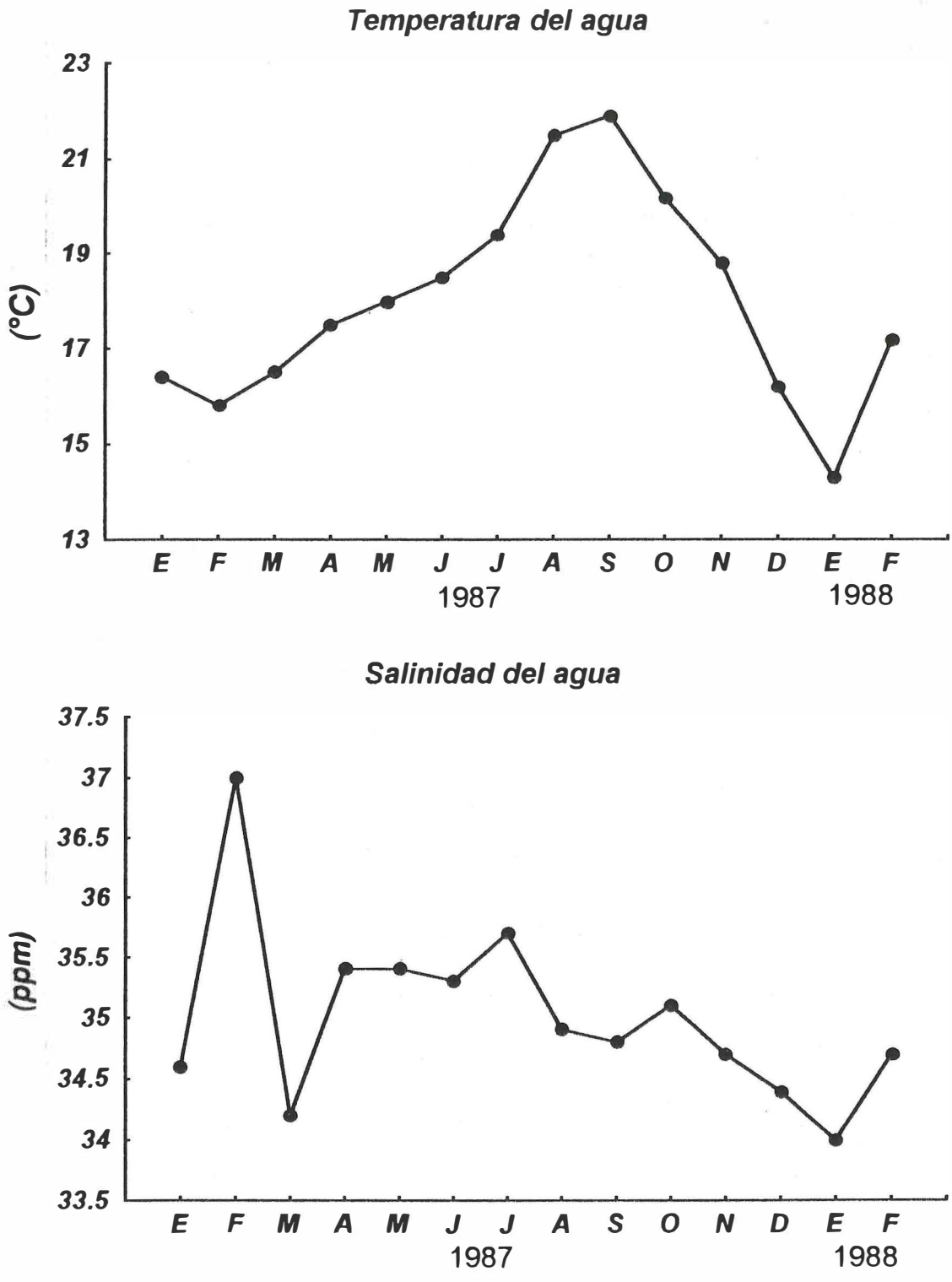

Figura 30. Temperatura subsuperficial y salinidad del agua medida a un metro de profundidad en la zona de estudio, en Bahía Falsa, San Quintín, B. C. durante 1987 y los dos primeros meses de 1988.

0.25 µM en agosto y diciembre. Su concentración promedio anual fue de 0.15 µM (figura 31).

Por último, los fosfatos variaron de 0.08 µM en enero a un valor de 4.1 µM en diciembre; sin embargo, los valores restantes de 1987 fluctuaron en 0.8 unidades micromolar, con concentraciones altas de mayo a agosto promediando 1.6 µM. En enero de 1988 se obtuvo un valor excepcionalmente alto de 33.3 µM, este valor pudo ser un error de medición o generado dentro de la recolecta o filtración de la muestra, por lo que se eliminó y se usó un valor interpolado para evitar desviaciones ilógicas al realizar análisis posteriores. El promedio anual fue 1.4 µM (figura 31).

III.12 Análisis de las variables bióticas y abióticas

Con el objetivo de identificar las variables del medioambiente que covarían con los cambios temporales de *Z. marina,* se realizó un Análisis de Componentes Principales en el que se involucraron las siguientes variables: densidad de tallos vegetativos, densidad de las hojas expuestas de tallos vegetativos, el área foliar de estas hojas, la biomasa de vainas, de hojas y la biomasa foliar total de *Z. marina*, en conjunto con las horas de exposición al aire, la irradiancia, la temperatura, la salinidad, los nitratos, los nitritos y los fosfatos. El análisis se realizó para cada transecto por separado.

Para el transecto I, cinco factores explicaron el 93% de la varianza total, pero los dos primeros corresponde el mayor porcentaje de varianza. En el factor uno,

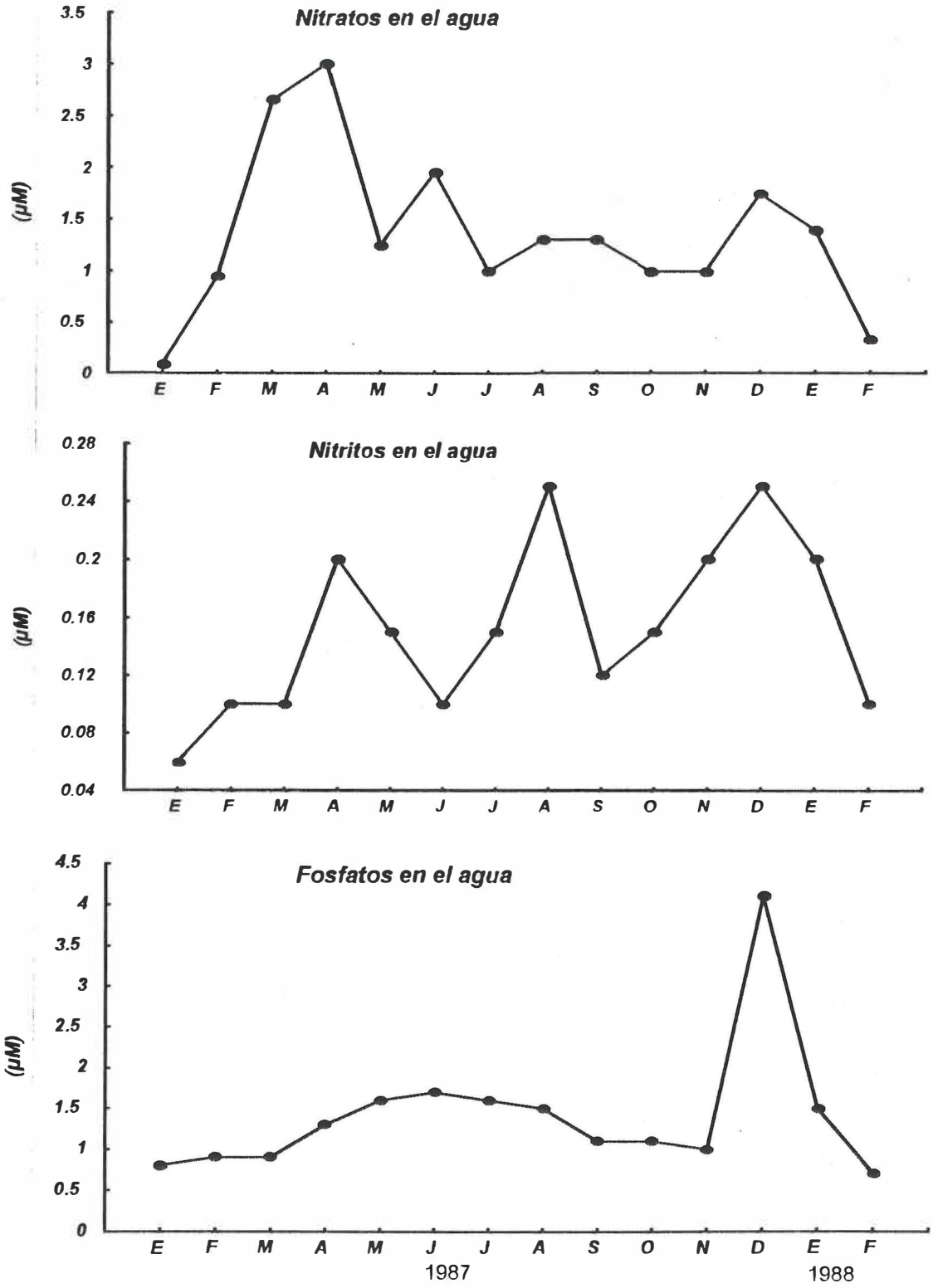

Figura 31. Concentraciones (µM) de nitratos, nitritos y fosfatos medidos en el agua a un metro de profundidad, en la zona de estudio, en Bahía Falsa, San Quintín, B. C. durante 1987 y los dos primeros meses de 1988.

las más altas correlaciones, con signo negativo, corresponden a las variables que expresan la biomasa en gramos de peso seco y al área foliar, y entre las variables físicas, a la temperatura, indicando que las mencionadas variables son las de mayor peso en el 37% de la varianza total; por otra parte, la temperatura es la variable física cuyas fluctuaciones están altamente correlacionadas y en igual sentido, que la biomasa expresada en gramos de peso seco y al área foliar (tabla VI).

En el factor dos, las variables bióticas de mayor correlación tuvieron signo positivo y fueron la densidad de tallos vegetativos y la densidad de hojas expuestas, mientras que, la irradiancia fue la variable física con más alta correlación con este factor. La combinación en igual sentido, de estas tres variables son las de mayor peso en la explicación del 20% de la varianza total (tabla VI).

Con respecto al factor tres y al factor cuatro, tienen proporciones comparables de la varianza explicada (aproximadamente 13%), siendo los nitritos y los fosfatos los de mayor correlación con el factor 3 y los nitratos y las horas de exposición con el factor 4. Por último, en el factor 5, la salinidad es la variable de mayor correlación, aunque con signo negativo, y la de mayor peso en la explicación del 10% de la varianza total (tabla VI).

En la representación gráfica del factor uno contra el factor dos, se observan tres grupos de variables, el primero comprende la temperatura, la biomasa de

Tabla VI. Eigenvalores y eigenvectores del Análisis de Componentes Principales para las variables bióticas foliares de *Zostera marina* correspondientes al transecto I y variables abióticas medidas en la zona de estudio en Bahía San Quintín.

Análisis de Componentes Principales
Matriz de variables bióticas y abióticas.
Transecto I.

Eigenvalores				
Factor	Eigenvalor	% varianza total	Eigenvalor acumulativo	% acumulativo
1	4.86	37.45	4.86	37.45
2	2.80	21.54	7.66	58.99
3	1.82	14.06	9.49	73.06
4	1.53	11.78	11.03	84.84
5	1.11	8.55	12.14	93.40

Correlaciones en cada factor (rotación: varianza máxima)					
Variable	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Factor 5
Intensidad luminosa	-.295	.767	-.205	.156	.465
Temperatura	-.792	.213	.010	.343	-.159
Salinidad	.059	.014	-.138	.034	-.979
Nitratos	.391	.004	.251	.852	.118
Nitritos	-.090	-.012	.874	.193	.106
Fosfatos	.101	-.151	.891	-.053	.066
Horas de exposición	.265	.283	.083	-.883	.125
Densidad de tallos vegetativos	.031	.969	-.004	-.107	.024
Densidad de hojas expuestas	.047	.934	-.057	-.205	-.198
Area foliar (L.A.I.)	-.988	.060	-.052	-.046	-.003
Biomasa de hojas expuestas	-.979	-.018	-.009	-.106	.013
Biomasa de vainas	-.962	-.019	.002	.057	.164
Biomasa foliar total	-.986	-.034	-.0004	-.050	.074
Varianza explicada	4.80	2.55	1.69	1.76	1.31
Proporción total	0.36	0.19	0.13	0.13	.10

hojas expuestas, de vainas, la biomasa foliar total y el área foliar; el segundo, la luz con la densidad de tallos y hojas expuestas; y el tercero contiene, los nutrimentos, la salinidad y las horas de exposición (figura 32).

En el transecto II, cuatro factores explican el 86% de la varianza total, teniendo el primer factor el 43% de la varianza total y los otros tres factores porcentajes que fluctúan entre el 10 y el 15% (tabla VII).

En el primer factor, la biomasa foliar total, la biomasa de vainas, de hojas expuestas y el área foliar total, son las variables de mayor correlación con el factor, y de las variables del medioambiente, tenemos a la temperatura y a los nitratos, ésta última variable con signo negativo, contrario a las demás (tabla VII y figura 33).

En el factor dos, las variables de mayor correlación con signo negativo, fueron los nitritos y los fosfatos, sin embargo, de las variables bióticas, la densidad de hojas expuestas y la densidad de tallos fueron las de más alta correlación aunque esta fue de .51 y .40, valores menores a los de nitritos y fosfatos (tabla VII y figura 33).

En el factor tres, la salinidad (con signo negativo) y las horas de exposición (con signo positivo) fueron las variables abióticas con mayores valores (tabla VII).

Por último, en el factor cuatro la irradiancia y la temperatura, la densidad de tallos y la densidad de hojas, fueron las variables de mayor correlación con magnitud y signo similar (tabla VII y figura 33).

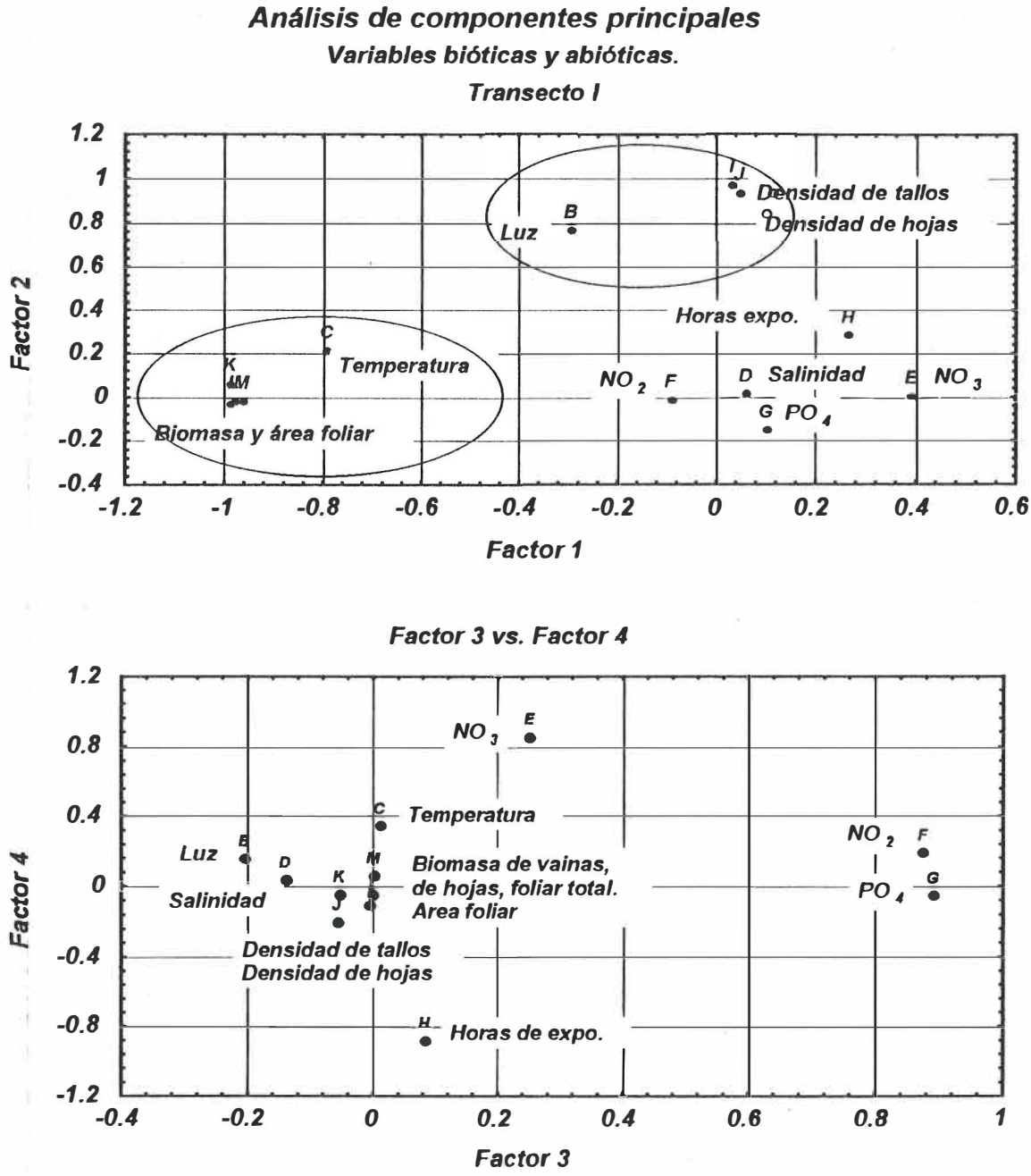

Figura 32. Análisis de Componentes Principales. Gráficas de las correlaciones de las variables bióticas (foliares) del transecto I y las variables abióticas medidas en la zona de estudio, con los factores 1, 2, 3 y 4. B=luz, C=temperatura, D=salinidad, E=nitratos, F=nitritos, G=fosfatos, H=horas de exposición, I=densidad de tallos, J=densidad de hojas, K=área foliar, L=biomasa de hojas, M=biomasa de vainas, N=biomasa foliar total.

Tabla VII. Eigenvalores y eigenvectores del Análisis de Componentes Principales para las variables bióticas foliares de *Zostera marina* correspondientes al transecto II y variables abióticas medidas en la zona de estudio en Bahía San Quintín.

Análisis de Componentes Principales
Matriz de variables bióticas y abióticas.
Transecto II.

Eigenvalores				
Factor	Eigenvalor	% varianza total	Eigenvalor acumulativo	% acumulativo
1	5.56	42.77	5.56	42.77
2	2.14	16.50	7.70	59.27
3	2.07	15.94	9.77	75.21
4	1.41	10.86	11.19	86.07

Correlaciones en cada factor (rotación: varianza máxima)				
Variable	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4
Intensidad luminosa	-.086	.111	.541	.674
Temperatura	.552	-.211	.022	.749
Salinidad	.061	.188	-.924	.198
Nitratos	-.520	-.490	.150	.192
Nitritos	.006	-.919	.023	-.073
Fosfatos	-.142	-.758	-.079	-.265
Horas de exposición	.030	.148	.885	.083
Densidad de tallos vegetativos	.361	.510	-.152	.651
Densidad de hojas expuestas	.255	.401	-.279	.789
Area foliar (L.A.I.)	.904	-.016	-.073	.379
Biomasa de hojas expuestas	.970	.046	-.031	.205
Biomasa de vainas	.96753	.153	.031	-.031
Biomasa foliar total	.97804	.090	-.033	.132
Varianza explicada	4.45	2.23	2.07	2.42
Proporción total	0.34	0.17	0.15	0.18

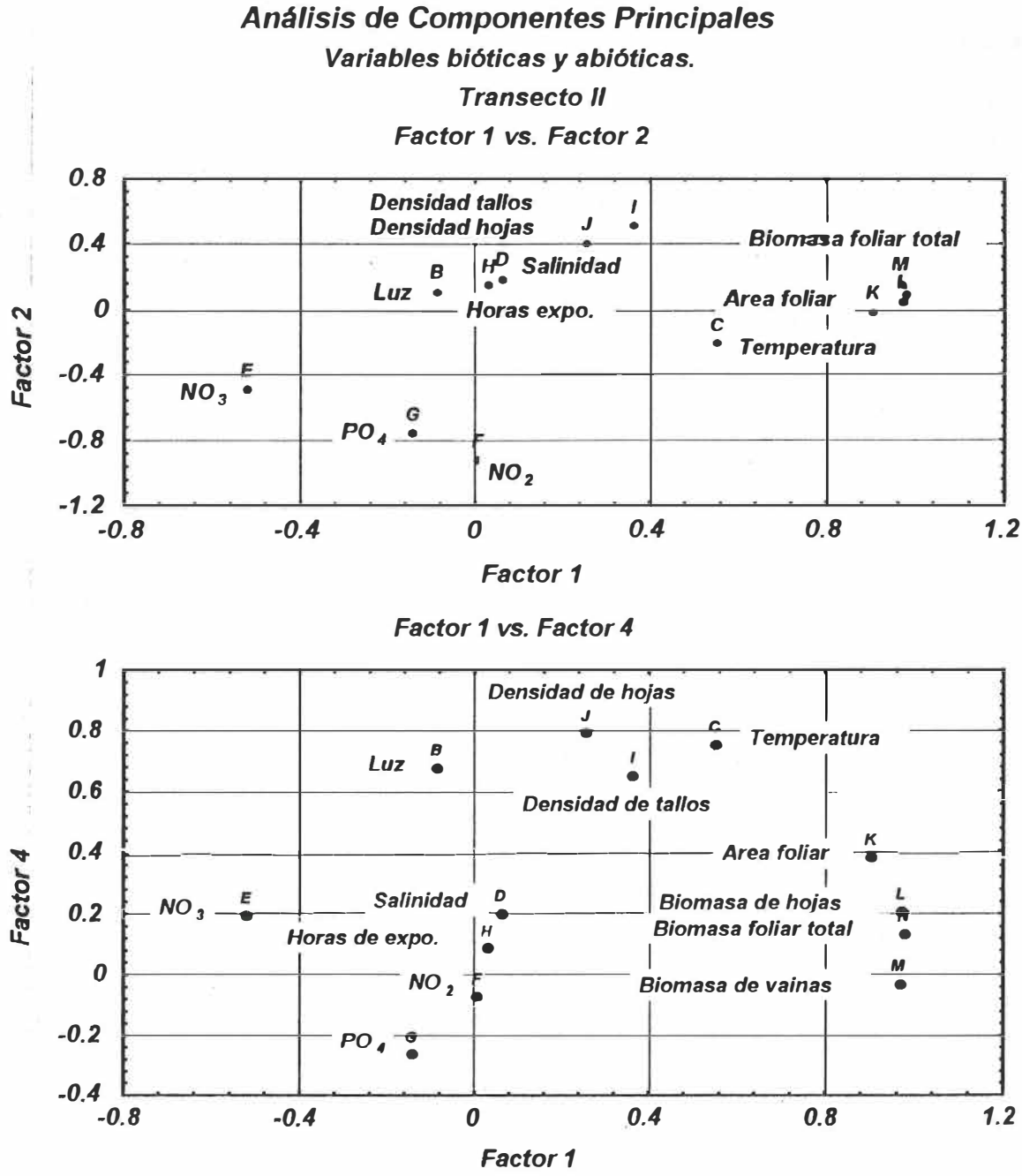

Figura 33. Análisis de Componentes Principales. Gráficas de las correlaciones de las variables bióticas (foliares) del transecto II y las variables abióticas medidas en la zona de estudio, con los factores 1, 2 y 4. B=luz, C=temperatura, D=salinidad, E=nitratos, F=nitritos, G=fosfatos, H=horas de exposición, I=densidad de tallos, J=densidad de hojas, K=área foliar, L=biomasa de hojas, M=biomasa de vainas, N=biomasa foliar total.

En el transecto I la covariación de la biomasa y el área foliar con la temperatura, principalmente, y en menor proporción con los nitratos, irradiancia y horas de exposición, nos permite generar la hipótesis de que la temperatura puede ser el factor que influye, en mayor porcentaje, en las variaciones de la biomasa y área foliar; sin embargo, no debe perderse de vista la contribución de los nitratos, de la irradiancia y de las horas de exposición. Por otra parte, la covariación de la densidad con la irradiancia, y en menor proporción con la temperatura y horas de exposición, nos permite realizar la hipótesis de que la irradiancia es el principal factor que incide en las fluctuciones de la densidad.

En el transecto II, la biomasa covaría con la temperatura y en sentido contrario con los nitratos; mientras que la densidad se combina con la temperatura y la irradiancia en una covariación positiva y con los nutrimentos en una relación con signos contarios. Las hipótesis nuevas serían que en el transecto II, la acción combinada de la temperatura y los nitratos influyen en las variaciones de la biomasa y área foliar y que en las variaciones de la densidad parecen combinarse la acción de la temperatura, la irradiancia y los nutrimentos.

IV DISCUSIÓN

A lo largo del presente trabajo se mantuvo la diferencia entre tallos apicales y ramas laterales, evidente a simple vista, ya que nos interesaba tener un conocimiento detallado sobre la dinámica de estos dos tipos de tallos; sin embargo, la mayoría de los autores no consideran esta distinción necesaria y reportan sus resultados de una manera general haciendo mención a "tallos". Esta diferencia metodológica dificultó las comparaciones de nuestros resultados y para evitar errores de sobre o subestimación, los análisis comparativos se realizaron con la sumatoria de los tallos apicales y las ramas laterales; de igual manera se hizo la distinción entre las hojas expuestas y las hojas ocultas por la vaina, práctica no usual y que para fines comparativos incluyó ambas porciones.

Nuestros resultados indican que en Bahía San Quintín, la densidad de tallos apicales, ramas laterales de *Z. marina* y sus hojas (expuestas y ocultas) presentan diferencias significativas entre transectos solamente durante el período de otoño, que es cuando se presentan los valores más bajos en el transecto I. Con respecto a las diferencias en función del tiempo, el transecto I (nivel profundo) presenta una clara diferencia entre los valores máximos en verano y los mínimos en otoño, mientras que el transecto II (nivel somero) mantiene sus densidades constantes todo el año. Tomasko y Dawes (1990), trabajando con *Thalassia testudinum* en Florida indicaron que las variaciones estacionales en la densidad de esta especie seguían un patrón diferente para cada profundidad; sin

embargo, estos autores encuentran poca variabilidad estacional en el nivel más profundo.

La contribución de las ramas laterales a la densidad total de tallos fue en promedio de tan sólo 14%; de igual manera, la contribución de las hojas ocultas fue del 12%, por lo que la contribución de las ramas laterales y de las hojas ocultas no es significativa en los patrones observados.

La literatura reporta valores máximos en verano y mínimos en invierno para la densidad de tallos apicales de esta especie, siendo la excepción los valores de Japón, que reportan máximos en primavera (tabla VIII). Tal parece que el comportamiento de *Z. marina* a lo largo del año en Bahía San Quintín no encaja exactamente con lo reportado hasta ahora, ya que si bien en el transecto I los máximos coinciden con lo reportado (verano), los mínimos no (otoño en lugar de invierno); tampoco encontramos referencia a densidades constantes a lo largo del año como observamos en el transecto II. Este resultado no parece ser producto de la latitud, como se observa en la tabla VIII, sino más bien pareciera ser producto de las variables ambientales a nivel local.

Respecto a los valores de densidad de tallos vegetativos medidos en San Quintín, éstos caen dentro de los valores más altos reportados para la especie (tabla VIII), lo que confirma lo observado en 1982, cuando en la misma zona de estudio se obtuvieron valores máximos de 2585 tallos/m^2 (Poumian-Tapia, 1986). Tomando como referencia la clasificación de praderas de *Posidonia oceanica* en

Tabla VIII. Densidad de tallos vegetativos y porcentajes de tallos reproductivos de *Z. marina* en varios sitios del Oceáno Pacífico y del Oceáno Atlántico. Se indica los meses en que se presenta la densidad máxima.

Autor	Localidad	Densidad de tallos vegetativos (No./m²)	Tallos reproductivos (%)
Oceáno Pacífico.			
McRoy, 1970	Alaska varios lugares 53-60 °	4576-599	3.3-4.5
McRoy, 1966	Izembek, Alaska 54 °	2102-1497	-
Moody, 1978	British Columbia, Canada 50 °	150-25 junio-julio	0-8.6
Harrison, 1982	British Columbia, Canada 50 °	225-140 junio-julio	8-15
Phillips, 1972	Puget Sound, Wa. 47 °	1323-43 junio	0.9-18.3
Phillips, 1974	Puget Sound, Wa. 47 °	-	4-8
Thom, 1990	Puget Sound, Wa. 47 °	700-400 junio	-
Kentula, 1983	Netarts Bay, Oregon 44 °	3845-500 julio-abril	2.6
Bayer, 1979	Yaquina Bay, Oregon 44 °	164-0	17
Poumián-Tapia, 1986	San Quintin, B. C. 30 °	2585-220 julio	1-23
Este estudio	San Quintin, B. C. 30 °	1104-389 julio	5
Oceáno Atlántico			
Wium-Andersen y Borum (1984)	Oresund, Dinamarca. 56 °	1400-550 agosto	2
Sand- Jensen (1975)	Vellerug, Dinamarca 56 °	<1000-1800 abril-mayo	4
Thorne- Miller, *et al.*, 1983	Rhode Island 41 °	998-382 julio	2.3
Orth y Moore, 1986.	Chesapeake Bay, USA 37 °	2576-1418	4-25
Short *et al.*,1993	Carolina del Norte 35 °	1275	-
	Narragansell, R.I.	379	-
	Great Bay N.H.	504	-

función de la densidad de tallos (Giraud, 1977), Ibarra-Obando (1992) propuso la siguiente clasificación para *Z. marina*: praderas muy densas (>1000 tallos/m²), praderas densas (600-1000 tallos/m²), praderas ralas (400-600 tallos/m²), praderas muy ralas (200-400 tallos/m²) y las semipraderas (<200 tallos/m²). Con los datos de 1987, la pradera estudiada se puede clasificar como una pradera densa, mientras que con la información de 1982, quedaría clasificada como una pradera muy densa.

Las variaciones en la densidad de tallos se han relacionado con: la estación del año, la profundidad, el movimiento del agua, los nutrimentos en el sedimento y su textura (Phillips, 1984), aunque se ha mencionado a la luz como la variable reguladora (Tutin, 1942; Bukholder y Doheny, 1968; Phillips, 1972; Backman y Barillotti, 1976). Backman y Barilloti (1976) trabajando en una laguna costera en el sur de California, encuentran que la distibución vertical de *Z. marina* es función de la disponibilidad de luz y que las variaciones estacionales a una misma profundidad son función de la radiación solar, pudiendo la luz llegar a ser limitante cuando el sol se encuentra cerca del solsticio de invierno. Debido a que la irradiancia es función de la radiación solar y de la transmitancia de la luz a través de la columna de agua, estos factores deben ser considerados; por último, estos autores encontraron cambios morfológicos y reproductivos asociados con una reducción en la cantidad de luz.

En la literatura no se encuentran valores de densidad total de hojas por unidad de área. La única referencia se debe a Poumián-Tapia (1986), quien para 1982 reporta densidades de 2300 a 10200 hojas/m², mayores a los encontrados en este trabajo (168 a 4607 hojas/m²). El propósito de esta medición fue intentar calcular el número promedio de hojas por tallo, lo que resultó poco confiable por el alto número de hojas desprendidas que provocarían una sobrestimación de esta variable.

La densidad de tallos reproductivos fue baja, representando en promedio el 5% respecto al total de tallos. Durante el tiempo que estuvieron presentes (de marzo a septiembre) no hubo diferencias significativas entre transectos. Se han reportado valores que oscilan entre 1 y 33% en función de la profundidad, más que de la latitud (tabla VIII). El Análisis de Componentes Principales con las variables del medioambiente nos lleva a inferir que este evento covarió con la acción sinergística en la concentración de nitratos disueltos en el agua, de la temperatura del agua y de la irradiancia, en los dos transectos. En primavera los incrementos en las variables mencionadas concuerdan con la aparición y posterior incremento de los tallos reproductivos. Mientras que, la ausencia de tallos reproductivos coincide con el registro de las mínimas intensidades luminosas. Esto último, también fue encontrado por Kentula (1983) en Netarts Bay, Oregon y Poumián-Tapia (1986) en la misma zona de estudio.

En la costa Pacífico de norteamérica, *Z. marina* presenta tres estrategias de vida diferentes: 1) anual, como en el Golfo de California, donde se encuentra el 100% de florecimiento de tallos; 2) plantas del intermareal expuestas a amplias fluctuaciones de temperatura, salinidad, radiación, pastoreo, erosión y acción del oleaje; comprende la porción central del rango de distribución de la especie, es decir desde California hasta Alaska; hay una mayor cantidad de plantas que producen flores y semillas que en la zona submareal; 3) plantas de la zona submareal que están poco perturbadas física y biológicamente y presentan una reducida floración (Phillips *et al.,* 1983; Phillips, 1984). La pradera de San Quintín corresponde a la segunda estrategia, con un porcentaje de tallos reproductivos y semillas, intermedio a los de las estrategias de vida anual y perenne de la zona submareal. Se ha mencionado que las diferencias en los ciclos de vida de las poblaciones anuales y perennes son una manifestación fenotípica de las características del hábitat (Keddy y Patriquin, 1978; Gagnon *et al.,* 1980; De Heij y Nienhuis, 1992), con una mayor cantidad de tallos reproductivos y semillas en las poblaciones sujetas a un mayor estrés (Phillips y Backman, 1983).

La densidad de semillas sin germinar (1554-3968 y 575-2107 semilllas/m² en los transectos I y II respectivamente) se sitúa entre los intervalos presentados para las praderas perenes: 392-36936 semillas/m² (Phillips *et al.,* 1983) y 295-7363 semillas/m² (vant Lent y Verschuure, 1994).

En mayo y noviembre se encontraron mayores densidades de semillas sin germinar en el transecto I (profundo) que en el transecto II (somero). Cabe mencionar que a lo que nosotros llamamos transecto profundo, representa una profundidad intermedia respecto a la distribución vertical de *Z. marina* en el bajo estudiado. Harrison (1993) trabajando a lo largo de un gradiente intermareal en Holanda, también encontró una mayor cantidad de semillas en las profundidades intermedias. Una reducción en el número de semillas en la zona intermareal puede ser producto de los movimientos del sedimento (Grant, 1983), de la desecación (Hootsmans *et al.*, 1987), de la depredación por cangrejos y caracoles (Wigand y Churchill, 1988) y del consumo por aves (Jacobs *et al.*, 1981); esto último también puede proporcionar un mecanismo para la dispersión de semillas. Para la pradera no existen estudios de depredacion por invertebrados y vertebrados, sin embargo, fue evidente la actividad de invertebrados como isópodos, anfípodos, platelmintos, poliquetos, caracoles y cangrejos cuando la pradera estaba al descubierto; en lo que se refiere a la actividad de vertebrados se observó la presencia de patos y gansos en la zona. La actividad de los organismos mencionados y el hecho de que existieron mayores horas de exposicion en el nivel somero que en el profundo nos lleva a pensar que son las causas de que encontremos menores densidades de semillas en el transecto II.

Respecto a las variaciones temporales en la densidad de semillas sin germinar, Harrison (1993) encontró las mayores abundancias en otoño e invierno, lo que

confirma las observaciones de Hootsmans *et al.* (1987), de que en Holanda, *Z. marina* no libera sus semillas antes de septiembre. En Bahía San Quintín, tanto los datos de 1982 como los de 1987, indican que los valores máximos se presentan en otoño, no pudiendo mencionar nada para el invierno por falta de información.

La literatura señala la presencia de semillas germinadas durante todo el año, aunque con un pico en la costa Pacífico de norteamérica (abril a julio) y dos en la costa Atlántico (primavera y otoño-principios de invierno) (Phillips *et al.*, 1983). El pico encontrado en Bahía San Quintín (noviembre), no corresponde con el reportado para la costa Pacífico, lo que pudiera explicarse considerando las variaciones locales.

La floración se ve afectada por la temperatura (Setchell, 1929; McRoy, 1970; Churchill y Riner, 1978; Phillips, 1972; Harrison y Mann, 1975; Jacobs y Pierson, 1981), sin que exista una temperatura específica para que este proceso se realize (Phillips *et al.*, 1983). En Bahía San Quintín, la floración tuvo lugar entre los 15.8 y 21.9°C; a su vez, la germinación se ve influenciada por la temperatura y la salinidad (Arasaki, 1950; Phillips, 1974; Churchill, 1983; McMillan, 1983; Orth y Moore, 1983 y Hootsmans *et al.*, 1987).

En praderas naturales existe una baja sobrevivencia de semillas germinadas (Phillips y Meñez, 1988); Keddy y Patriquin (1978), en Nueva Escocia, encontraron que 50% de las semillas enterradas germinaron pero que sólo

sobrevivían del 10 al 20%. Algo similar encontró Harrison (1993) en Holanda, con una sobrevivencia promedio del 13%. En condiciones de laboratorio, Hootsmans *et al.*, (1987) encontraron hasta un 75% de sobrevivencia de semillas germinadas de *Z. marina*. Cuando las condiciones de estrés ambiental son extremas y en presencia de disturbios, la germinación de semillas y el reclutamiento de las mismas son factores importantes tanto en el mantenimiento y persistencia de la pradera existente, como en el restablecimiento de áreas denudadas (Orth y Moore, 1983; Phillips y Meñez, 1988).

La pradera de San Quintín es representativa de las condiciones de estrés características de la zona intermareal (variaciones en horas de exposición, temperatura, salinidad, luz, corrientes), por lo que consideramos que la contribución de la reproducción sexual al mantenimiento de la pradera debe de ser importante. Así, el aumento significativo en la densidad de tallos apicales en el mes de julio (figura 4), pudiera deberse al reclutamiento de las semillas germinadas (figura 11), proceso evidente durante todo el año, ya que la densidad de ramas laterales se mantuvo constante (figura 4). Esta posibilidad debe analizarse a futuro.

El índice de área foliar (L.A.I.) resume todos los elementos que determinan la biomasa, como son la densidad de los tallos, el tamaño de hoja y el número de hojas por tallo (Short, 1980; Jacobs, 1984). En este trabajo, el intervalo del L.A.I. para los niveles estudiados fue de 0.7 a 3.2 correspondiendo el mínimo a abril y el

máximo a septiembre-octubre, valores que se encuentran dentro de lo reportado para la especie por otros investigadores (tabla IX). A excepción de Japón, en donde se encuentran valores máximos en primavera, se ha reportado el máximo valor del índice en verano-otoño.

Nuestros resultados no muestran una diferencia significativa en los valores del L.A.I. entre transectos, lo que se puede deber a que ambos pertenecen a la zona intermareal, hecho que ya había sido discutido por Ibarra-Obando (1992), al comparar las praderas del submareal e intermareal en otras localidades geográficas e incluyendo en su análisis comparativo otras especies de fanerógamas marinas. Para explicar las variaciones estacionales del L.A.I. este mismo autor tomó en cuenta los cambios en la morfología de las hojas; así, hace mención a las hojas de invierno (pequeñas y angostas) en oposición a las hojas de verano (anchas y largas) (Jacobs, 1984; Kentula y McIntire, 1986). En San Quintín, las hojas más anchas y la largas se encuentran en otoño, patrón que pareciera alejarse del generalmente reportado, por lo que se requiere continuar con la medición de esta variable durante varios años, ya que se presentan variaciones interanuales, como lo demuestra lo reportado por Poumián-Tapia (1986) para la misma zona, quien encontró el máximo valor en agosto (9.4). Otra evidencia de las variaciones interanuales lo representa el elevado valor de enero de 1987 en contraste con el reducido valor de enero de 1988 (figura 15).

Tabla IX. Indice de área foliar (L.A.I.) de *Z. marina*, expresado en metros cuadrados de hojas por metro cuadrado de sustrato en varios sitios geográficos. (Tomada y modificada de Ibarra-Obando, 1992).

Autor	Localidad	Indice de área foliar (L.A.I.)
McRoy, 1970	Alaska varios lugares 53-60 °	12-21
Wium-Andersen y Borum,1984	Oresund, Dinamarca. 56 °	7.7 (1978) 6.2 (1979)
Jacobs, 1979	Roscoff, Francia 48 °	3.8-9.5
Phillips, 1972	Puget Sound, W. 47 °	4-1
Kentula, 1983	Netarts Bay, Oregon 44 °	0.5-8.0
Aioi, 1980	Odawa Bay, Japón 35 °	0.6-3.3
Poumián-Tapia, 1986.	San Quintin, B. C. 30 °	2.8-9.4
Ibarra-Obando, 1992	San Quintin, B. C. 30 °	0.7-4.1
Este estudio	San Quintin, B. C. 30 °	0.7-3.2

En la bibliografía se hace mención a tres clases de relaciones entre el L.A.I. y la densidad de tallos: a) una relación independiente (Wium-Andersen y Borum, 1984); b) una relación positiva (Jacobs, 1979; Aioi, 1980; Poumián-Tapia, 1986) y c) una relación inversa (Thom, 1990; Ibarra-Obando, 1992). En este trabajo y a diferencia de 1982, con un Análisis de Componentes Principales (ACP) se encontró una relación inversa entre el L.A.I. y la densidad de tallos en el nivel más profundo y una relación independiente en el nivel más somero (figura 24). Un ACP entre las variables bióticas y abióticas indicó que la luz es el factor que covaría con mayor proporción con la densidad de tallos y sus hojas expuestas, mientras que la temperatura lo hace con el área foliar en el transecto más profundo (figura 32). En el nivel más somero, las variaciones en la densidad de los tallos y sus hojas expuestas están covariando principalmente con la luz y las horas de exposición, mientras que, como sucede en el transecto II, la temperatura y el área foliar están intercorrelacionadas. Ibarra-Obando (1992) hace mención al hecho de que existe un balance entre la densidad de tallos y su tamaño, de tal suerte que cuando los tallos son abundantes sus hojas son pequeñas y cuando son escasos alcanzan una mayor área foliar.

Un aspecto innovador en el análisis de la biomasa foliar de *Z. marina* fue el considerar la biomasa de hojas ocultas y de las vainas que en general representaron un 7 y un 30% respectivamente. Porcentajes que nos indican que la contribución de las hojas ocultas no es importante mientras que el de las vainas

sí lo es. La literatura no reporta valores de biomasa de vainas ni de hojas ocultas, por lo tanto el análisis comparativo lo haremos considerando la biomasa foliar total.

Las variaciones temporales de la biomasa foliar coinciden con lo reportado en la literatura, con valores máximos a finales de verano y mínimos durante el invierno (tabla X). La biomasa promedio de la pradera estudiada (40 g peso seco/m²) es menor al valor promedio obtenido por Olesen y Sand-Jensen (1994) de 245 g peso seco/m², tras de haber analizado 29 poblaciones de *Z. marina* perennes de agua somera localizadas entre los 30° y 56° en Norteamérica, Japón y Europa. McRoy (1970) menciona que los aspectos cuantitativos y cualitativos de la biomasa son más bien función de las condiciones locales de profundidad, temperatura, sedimentos y sales minerales. Esta idea fue confirmada por Duarte (1989), quien ajustó un polinomio de segundo orden a los datos de biomasa reportados en la literatura y encontró que por lo menos un 70% de la variabilidad se debe a los ciclos estacionales de las poblaciones estudiadas y el resto es función de la latitud, con una mayor variabilidad en las grandes latitudes.

Características estructurales (densidad y biomasa) y funcionales (crecimiento) de *Z. marina* v arían principalmente en función de la luz y la disponibilidad de nutrimentos (McRoy, 1966; Phillips, 1972; Sand-Jensen, 1975, Nienhuis y De Bree, 1977; Moody, 1978; Jacobs, 1979; Aioi, 1980; Harrison, 1982; Dennison y Alberte, 1985; Dennison *et al.,* 1987; Short, 1987; Spratt, 1989; Zimmerman *et al.,*

Tabla X. Biomasa foliar y subterránea de *Z. marina* en varios sitios del Oceáno Pacífico y del Oceáno Atlántico. Se indica los meses en que se presenta la biomasa máxima. (Tomada y modificada de Ibarra-Obando, 1992).

Autor	Localidad	Biomasa foliar (g peso seco/m²)	Biomasa subterránea (g peso seco/m²)
Oceáno Pacífico.			
McRoy, 1970	Alaska varios lugares 53-60 °	57-1047	11-382
McRoy, 1966	Izembek, Alaska 54 °	187.5	62.5
Harrison, 1982	British Columbia, Canada 49 °	8-21 junio-julio	11-20
Jacobs, 1979	Roscoff, Francia 48 °	92-260 agosto	99-314
Kentula, 1983	Netarts Bay, Oregon 44 °	0-326 julio	0-240
Aioi, 1980	Odawa Bay, Japón 35 °	4-193 mayo	10-50
Umebayashi, 1989	Japón 34 °	478	95
Poumián-Tapia, 1986, Ibarra-Obando, 1989	San Quintin, B. C. 30 °	41-304 agosto	20-60
Este estudio	San Quintin, B. C. 30 °	9-92 septiembre-octubre	26-61
Oceáno Atlántico			
Wium-Andersen y Borum,1984	Oresund, Dinamarca. 56 °	12-281 Agosto	170
Sand- Jensen 1975.	Vellerug, Dinamarca 56 °	58-226 junio-agosto	99-207
Nienhuis y de Bree, 1980	Holanda 56 °	13-247 junio-septiembre	26-131
Thorne- Miller, et. al., 1983	Rhode Island 41 °	228-1120 julio	-
Orth y Moore, 1986.	Chesapeake Bay, USA 37 °	161-336	
Short et. al.,1993	Carolina del Norte 35 °	121	147
	Narragansell, R.I.	135	78
	Great Bay N.H.	249	128

1987, 1991) y en menor grado en función de la temperatura (Setchell, 1929; Phillips y Backman, 1983; Marsh *et al.,* 1986; Bulthuis, 1987), la salinidad (Phillips *et al.,* 1983) y la composición del sedimento (Short, 1983, 1987; Kenworthy y Fonseca, 1977; Barko *et al.,* 1991).

El análisis de los eigenvectores del ACP, mostraron que a diferencia de lo arriba mencionado, en Bahía San Quintín, se presentan relaciones diferentes en los dos transectos: a) en el transecto I, la temperatura fue el factor con más alta covariación con la biomasa foliar, en segundo término la concentración de nitratos disueltos en el agua (con signo contrario) y en tercero la irradiancia (figura 32); b) en el transecto II, las mayores intercorrelaciones incluyeron la biomasa foliar, la temperatura y los nitratos (con signo contrario). El hecho de encontrar a la temperatura como la variable mejor intercorrelacionada con la biomasa foliar ha sido encontrado por Thom y Albright (1990) en Puget Sound, Washington, al estudiar la biomasa de macro y microalgas bentónicas y de *Z. marina*, aunque también encontraron correlaciones con la irradiancia y los nitratos, por lo que concluyeron que además de ser la temperatura la mejor acoplada a las variaciones de la biomasa, la irradiancia activa tanto el inicio del aumento de la biomasa como su declive.

Ibarra-Obando, (1992) estudiando el crecimiento de los tallos de *Z. marina* en el mismo sitio y empleando el Análisis de Componentes Principales, encontró un 37% de correlación con la irradiancia y un 26% con la temperatura; recientemente

Solana-Arellano *et al.* (manuscrito sometido), por medio de un modelo matemático encontraron que es la acción sinergística de la radiación luminosa, la temperatura y los nitratos y fosfatos disueltos en el agua, lo que influye sobre el crecimiento de *Z. marina*.

El hecho de que nosotros hayamos identificado a la temperatura como la variable ambiental que covaría mejor con la biomasa, se puede explicar considerando que:

1) Ibarra-Obando (1992) y Solana-Arellano *et al.* (manuscrito sometido) utilizaron la irradiancia medida a un metro de profundidad, mientras que en este trabajo se utilizaron las mediciones de la irradiancia que llega a la superficie de la pradera por considerar que esta variable se mantiene más constante que la irradiancia bajo el agua.

2) El aumento en la temperatura promedio del agua durante verano-otoño (promedio para la estación 20°C) pudo haber compensado la reducción en la irradiancia durante otoño y propiciar un aumento en el punto de compensación de la planta para permitirle mantener una elevada biomasa durante un período más largo.

3) Por último, debe considerarse que las mediciones tanto de la temperatura como de la irradiancia no fueron contínuas, y la segunda variable no se midió al mediodía solar, por lo que un ajuste de estos datos sería recomendable.

Anteriormente habíamos hecho mención a tres tipos de relación entre la densidad y el índice de área foliar, misma que ahora se ve complementada al incluir la biomasa (Phillips, 1972; Sand-Jensen,1975; Backman y Barilotti ,1976; Jacobs ,1979; Aioi, 1980; Thorne-Miller *et al.,* 1983; Thom ,1990; Wium-Andersen y Borum,1984; van Lent y Verschuure, 1994 y Olesen y Sand-Jensen, 1994). Para nuestro sitio de estudio, la relación encontrada en 1982 entre estas tres variables era directa (variaciones correlacionadas), pero el haber promediado los datos de los tres transectos en uno solo provocó una pérdida de resolución que nos impide considerar esta información como confiable; por otra parte, los datos de 1987 evidencían una relación inversa para el transecto profundo (I) y una relación independiente en el somero (transecto II).

En la búsqueda de metodologías rápidas, confiables y no destructivas, se han empleado índices que permiten evaluar la biomasa foliar de *Z. marina* en gramos de peso seco; así por ejemplo, McRoy (1970) y Thorne-Miller *et al.* (1983), encuentran una relación directa entre la longitud de las hojas y su peso seco, mientras que Phillips (1972), Sand-Jensen (1975), Backman y Barilotti (1976); Jacobs (1979), Aioi (1980) y Harrison (1982), la encuentran entre la densidad de tallos y su biomasa. Nuestros datos de 1987 indican que para Bahía San Quintín, el índice de área foliar es un buen indicador de la biomasa foliar total (hojas y vainas), ya que su relación funcional lineal y los coeficientes de correlación entre

ambas variables fueron altamente significativos, oscilando entre 0.81 y 0.99 en ambos transectos (Apéndice A).

La biomasa de tallos reproductivos en San Quintín varía entre un 3%(octubre) y un 24% (junio), porcentajes intermedios a los señalados por Aioi (1980), entre 40 y 70% y Sand-Jensen (1975), de 12%. El período de máximos es por lo general en verano (Sand-Jensen, 1975, van Lent y Verschuure, 1994 y este estudio), siendo la excepción las praderas de Japón que alcanzan su biomasa máxima en primavera (Aioi, 1980). Nuestros datos mostraron una alta correlación entre densidad y biomasa de tallos reproductivos y su potencial empleo como índice requiere de un estudio específico, ya que la variabilidad encontrada en las determinaciones de biomasa fue elevada (80%).

van Lent y Verschuure (1994), mencionan que el costo de la floración se hace a expensas de las estructuras vegetativas (subterráneas), por lo que se esperaría menor biomasa subterránea en poblaciones anuales que en las perenes, ya que las primeras dirigen toda su energía a la reproducción (Robertson y Mann, 1984; Madsen, 1991); por estas variaciones funcionales es importante la evaluación de la biomasa subterránea, ya que permite entender la estrategia de crecimiento de esta fanerógama.

En1982 la biomasa de raíces y rizomas representó un 27% de la biomasa total (Ibarra-Obando, 1989), mientras que en 1987 representó 50%, valores intermedios a los reportados para *Z. marina* (tabla X). En ninguno de estos dos

períodos hemos observado diferencias significativas en función del tiempo o de la profundidad, lo que nos lleva a hablar de una biomasa constante. Valores constantes de biomasa subterránea a lo largo del tiempo son mencionados también por Wium-Andersen y Borum (1984) en Dinamarca y van Lent y Verschuure (1994) en Holanda. El resto de los autores reportan variaciones estacionales, con máximos en verano (tabla X).

Un índice de interés fisiológico es el representado por la biomasa foliar/biomasa subterránea (bf/bs), ya que se supone que es crítico para el crecimiento de *Z. marina* en condiciones de baja irradiancia (Fourqurean y Zieman, 1991). Esta relación puede cambiar en función de la la estación del año (1.0-0.5 de verano a invierno, Phillips, 1972), del tipo de substrato (0.7-3.3, Burkholder y Doheny, 1968; Kenworthy , 1981) y del nivel de marea (1.0-0.1, Kentula, 1983). A excepción de marzo, nuestros resultados muestran una proporción bf/bs superior a 1.0, con un valor promedio de 1.3 en los dos transectos; sólo en marzo la biomasa subterránea fue mayor con bf/bs=0.78 en el transecto I y bf/bs=0.47 en el transecto II (tabla XI). El hecho de que la biomasa subterránea se haya recolectado cada dos meses, nos impide saber si los valores del índice inferiores a 1.0 son el resultado de una tendencia estacional (primavera), o representan un valor errático. Para poder utilizar el índice bf/bs se requieren colectas más intensivas.

Tabla XI. Proporción de biomasa foliar/ biomasa subterránea de *Z. marina* en varios sitios del Oceáno Pacífico y del Oceáno Atlántico.

Autor	Localidad	Proporción biomasa foliar/ biomasa subterránea bf/bs
Oceáno Pacífico.		
McRoy, 1970	Alaska varios lugares 53-60 °	5.1-2.7
McRoy, 1966	Izembek, Alaska 54 °	3.0
Harrison, 1982	British Columbia, Canada 49 °	0.7-1.1
Jacobs, 1979	Roscoff, Francia 48 °	0.9-0.8
Kentula, 1983	Netarts Bay, Oregon 44 °	1.4
Aioi, 1980	Odawa Bay, Japón 35 °	0.4-3.9
Umebayashi, 1989	Japón 34 °	5.0
Poumián-Tapia, 1986, Ibarra-Obando, 1989	San Quintin, B. C. 30 °	2.1-5.1
Este estudio	San Quintin, B. C. 30 °	Transecto I [0.8-1.3] Transecto II [0.5-1.6]
Oceáno Atlántico		
Wium-Andersen y Borum,1984	Oresund, Dinamarca. 56 °	1.7
Sand- Jensen 1975.	Vellerug, Dinamarca 56 °	0.6-1.1
Nienhuis y de Bree, 1980	Holanda 56 °	0.5-1.9
Short et. al.,1993	Carolina del Norte 35 °	0.8
	Narragansell, R.I.	1.7
	Great Bay N.H.	1.9

La constancia en las proporciones bf/bs a lo largo del año ya había sido reportada por Kraemer y Alberte (1993), lo que sugiere que el metabolismo y el crecimiento de los tejidos foliares y subterráneos están acoplados (Dennison y Alberte, 1986). Kraemer y Alberte (1993) analizando el amplio intervalo de estas proporciones en función de la localidad geográfica, concluyen que la capacidad de generar una mayor o menor biomasa de raíces y rizomas, podría explicar la habilidad de *Z. marina* para ocupar diferentes ambientes a lo largo de las costas del Hemisferio Norte.

Dentro de los factores bióticos que pueden llegar a disminuir el crecimiento de *Z. marina*, se encuentran la presencia del perifiton en las hojas y de las macroalgas a la deriva.

Se ha mencionado que el perifiton disminuye la luz que llega a las hojas de *Z. marina* afectando su fotosíntesis y por lo tanto su crecimiento (Penhale, 1977; van Montfrans *et. al.*, 1984); sin embargo, Mazzella y Alberte (1986) indican que no se establece ninguna competencia por la luz, puesto que las epífitas autótrofas muestran la mayor absorción luminosa en la porción verde del espectro, mientras que las macrofitas absorben la luz roja y azul (Westlake, 1964).

En San Quintín, el crecimiento de las hojas de *Z. marina* tiene altos valores en otoño (Ibarra-Obando, 1992) por lo que las altas biomasas de perifiton encontradas en el transecto I durante ese período, no parecen tener efectos nocivos en el crecimiento de la planta. La explicación a esto puede deberse a que

existe una mayor producción de hojas nuevas en otoño, lo que no deja desarrollar al perifiton. Por otra parte, el pastoreo ejercido por la epifauna es un factor importante en el control de las epífitas, ya que se realiza en las áreas más viejas de las hojas, lo que evita el daño al tejido recién formado y a las zonas meristemáticas de los tallos. El pastoreo selectivo facilita la penetración de luz al tejido de *Z. marina* favoreciendo la fotosíntesis de ésta (van Montfrans *et al.*, 1984).

A pesar de que en los dos transectos se encontró una semejanza en las variaciones del índice de área foliar y, por consecuencia, una semejanza en el substrato disponible para el perifiton, las horas de exposición en el transecto II (somero) fueron de 2 a 3 veces mayores, lo que originó una mayor desecación. Ibarra-Obando (1992) ya había mencionado una mayor exportación de hojas en el transecto II, asociada con el aumento de la intensidad del viento. El estrés ambiental al que está expuesto el nivel somero no permite la acumulación del perifiton, originando bajas biomasas.

Poumián-Tapia (1986) encontró mayor biomasa del perifiton en el nivel más profundo, pero en promedio sólo representó el 4% de la biomasa foliar para la misma zona. Los valores bajos encontrados tanto en 1982 como en 1987, difieren de lo reportado en la literatura (23% Penhale, 1977; 25% Kentula, 1983; 11% Thom, 1990). Las diferencias pueden deberse no sólo a las variaciones temporales y espaciales del sustrato, sino también a la presencia de

pastoreadores como anfípodos, isópodos, caracoles que alteran la abundancia de las epífitas (Howard, 1982; Klumpp *et al.,* 1989; Williams y Ruckelshaus, 1993), así como las variaciones en la concentración de nutrimentos en la columna de agua (Thom, 1990). El bajo porcentaje de biomasa del perifiton que encontramos y la presencia de estructuras de carbonato de calcio, constituyendo la mayor parte de la biomasa del perifiton en algunas muestras, nos lleva a recomendar eliminar la técnica del raspado para quitar el perifiton de las hojas y sugerir el realizar ensayos con soluciones ácidas de bajas concentraciones para eliminar las estructuras carbonatadas como lo han realizado otros investigadores.

Otro de los componentes bióticos que encontramos en las praderas de *Z. marina* son las macroalgas a la deriva. Se ha determinado que sus funciones son: 1) Contribuir a la producción primaria de la zona (Conover, 1964); 2) servir como alimento a anfípodos y camarones (Zimmerman *et al.,* 1979) y 3) zonas de refugio para peces (Stoner y Livingston, 1980; Kulczycki *et al.,*1981). Cuando las macroalgas a la deriva son abundantes, proporcionan un hábitat alternativo a la epifauna de las praderas de *Z. marina* (Virnstein y Carbonara, 1985). Estas funciones faltan por determinar para Bahía San Quintín.

Nuestros datos indican que las macroalgas a la deriva estuvieron presentes todo el año, alcanzando una biomasa máxima en mayo, para el nivel profundo y en septiembre para el nivel somero. En este último mes, la especie *Codium fragile* representó el 88% de la biomasa total. En términos de porcentajes con respecto a

la biomasa foliar de *Z. marina*, en mayo fue cuando se encontraron los mayores valores tanto en el transecto profundo (153%) como en el somero (267%). A pesar de su alta biomasa, parece que las macroalgas no afectaron en forma significativa a la biomasa foliar de *Z. marina*, ya que la tasa de crecimiento se mantuvo constante durante la primavera (Ibarra-Obando, 1992). Un hecho que pudo haber favorecido a esta fanerógama, es la poca permanencia de las macroalgas sobre un sitio específico, ya que el constante movimiento al que están expuestas, las hace derivar en función del oleaje y las corrientes de marea (Virnstein y Carbonara, 1985). Trabajando en Florida, estos autores, encontraron que la permanencia de las algas en praderas densas era de dos días y en praderas escasas alrededor de 0.5 horas; no quedaban indicios de su presencia dentro de un radio de 30 m en un lapso de 24 horas. Además encontraron que una sola especie, *Gracilaria* spp. representó más del 90% de la biomasa de macroalgas y que ésta alcanzó un máximo de 300% de la biomasa total en abril.

A diferencia de nuestros resultados, van Lent y Verschuure (1994) en Holanda, encuentran que el herbivorismo, las tormentas de otoño y la presencia de las macroalgas, son la causa de una disminusión rápida y una desaparición posterior de la biomasa foliar y subterránea al finalizar la estación de crecimiento.

En el presente estudio los géneros que aportaron mayor biomasa fueron *Ulva*, *Enteromorpha* y *Codium*, de los cuales los dos primeros fueron los más comunes, mientras que *Codium* fue el que aportó mayor biomasa (Thorne-Miller *et al.,* 1983;

Ibarra-Obando y Aguilar-Rosas, 1985; Thom, 1990). A diferencia de nosotros, Ibarra-Obando y Aguilar-Rosas (1985) incluyen a *Spyridia* como el tercer género más abundante.

Thorne-Miller *et al.* (1983), Virnstein y Carbonara (1985) y Thom (1990), coinciden en que las macroalgas presentan una gran variabilidad estacional y espacial y que están reguladas por la temperatura, la irradiancia, el aporte de agua dulce, el tipo de sedimento, las corrientes de marea y la aportación externa de nutrimentos a la columna de agua. En Bahía San Quintín, Ibarra-Obando y Aguilar-Rosas (1985) relacionaron la mayor biomasa de macroalgas encontrada durante otoño con la disponibilidad de luz; mientras que, nosotros encontramos mayores biomasas en mayo y septiembre, lo que nos lleva a relacionar estos incrementos principalmente con la aportación externa de nutrimentos. Bahía San Quintín se caracteriza por las surgencias de primavera-verano, dejando sentir su influencia dentro de la Bahía (Lara- Lara *et al.,* 1980). Este aporte externo de nutrimentos sin duda contribuye a incrementar no sólo la biomasa macroalgal, sino también el crecimiento del fitoplancton y de las epífitas que se encuentran en las hojas de *Z. marina*.

La biomasa foliar y subterránea de *Z. marina* y sus macroalgas asociadas, forman la mayor parte del detritus particulado que es colonizado por varios tipos de microflora. Este detritus sufre una fragmentación mecánica y biológica por la epifauna, dentro de todo un proceso de descomposicón de la materia que permite

la liberación de nutrimentos al medio ambiente (Harrison y Mann, 1975; Godshalk y Wetzel, 1978; Klumpp *et al.,* 1989). En este estudio, cuantificamos el detritus particulado, encontrando que la relación detritus:biomasa de *Z. marina* presenta valores máximos en marzo (3:1 en el transecto profundo y 2:1 en el transecto somero) y los mínimos en septiembre (1:1 y 1:2 en los transectos profundo y somero respectivamente). Estos máximos y mínimos corresponden a los períodos de menor y mayor biomasa foliar respectivamente (figura 15). En marzo coinciden las altas proporciones de biomasa subterránea y de detritus en los dos transectos. Lo anterior coincide con Klumpp *et al.* (1989) quienes mencionan que de 65 a 80% de la materia orgánica fijada por los pastos permanece en las praderas como detritus.

No encontramos estudios que evalúen la biomasa de detritus particulado en las praderas de *Z. marina.* Los estudios que se han realizado están enfocados al proceso de descomposición que analiza las diferentes fases mecánicas y bióticas que llevan a la liberación de nutrimentos y a la cualificación de este detritus (Fenchel, 1977; Klug, 1980; Klumpp *et al.,* 1989).

El detritus es importante en la dieta de muchos consumidores, peces, anfípodos, isópodos, poliquetos y camarones. (Klumpp, *et al.,* 1989). En San Quintín se han identificado cuatro especies de anfípodos, una especie de camarón y un poliqueto asociados a las estructuras foliares de *Z. marina* (Flores-

Uzeta y Ríos, comunicación personal) y actualmente se trabaja en evaluar sus variaciones estacionales en la zona y su función ecológica.

V CONCLUSIONES

1.- La densidad de los tallos apicales, de las ramas laterales y de sus hojas son diferentes en función de la profundidad sólo en el período de otoño. Las variaciones temporales son significativas en el transecto I (nivel profundo) y en el transecto II las densidades se mantienen significativamente constantes.

2.- La contribución de las ramas laterales y las hojas ocultas a la densidad medida, no fue significativa.

3.- La densidad de los tallos reproductivos fue del 5% de la densidad total y estuvieron presentes de febrero a octubre. La densidad de tallos covarió con la concentración de nitratos, con la temperatura del agua y con la irradiancia.

4.- La densidad de semillas sin germinar se sitúa en los intervalos presentados para las praderas perenes, encontrando mayor densidad en el nivel somero que en el profundo. En función del tiempo, las densidades altas se encontraron en otoño-invierno.

5.- La germinación de semillas ocurre durante todo el año, con altas densidades en noviembre y un promedio anual de 30%.

6.- El índice de área foliar (L.A.I.) fue similar en los dos transectos, con valores altos en el período de finales de verano-otoño y con valores bajos en primavera. Se encontraron variaciones interanuales significativas.

7.- Las variaciones temporales de la biomasa de vainas, de hojas expuestas y de la biomasa foliar total son similares, con altos valores en el período de finales de verano-otoño y con valores bajos en primavera, coincidiendo con el área foliar.

8.- En San Quintín, la biomasa foliar total fue máxima en otoño, fuera del patrón general reportado para la especie que es el tener valores máximos en verano.

9.- La covariación del índice del L.A.I. con la biomasa foliar y la relación lineal significtiva encontrada entre las dos variables, origina que el índice de área foliar pueda ser utilizado como predictor de la biomasa foliar.

10.- La biomasa subterránea no varió significativamente ni temporal ni espacialmente.

11.- La densidad y la biomasa foliar fue significativamente menor a las encontradas en 1982 en la misma zona de estudio; mientras que la biomasa subterránea presentó magnitudes similares en los dos años.

12.- En el nivel profundo se encontró una relación inversa entre la biomasa y área foliar con la densidad de tallos y de hojas vegetativos; mientras que, en el nivel somero la misma relación fue independiente.

13.- En los dos transectos es evidente la covariación de la temperatura y la concentración de nitratos con la biomasa y área foliar. Por otra parte, la densidad de tallos y de hojas covarían con mayor proporción con la irradiancia en el transecto I y en proporciones similares con la irradiancia y la temperatura en el transecto II.

14.- La biomasa del perifiton fue en promedio 4% de la biomasa foliar total, porcentaje similar al encontrado en 1982.

15.- Las macroalgas a la deriva estuvieron presentes todo el año, con máximos en mayo y septiembre. Los géneros más abundantes fueron *Ulva*, *Enteromorpha* y *Codium*.

16.- La biomasa del detritus llegó a ser tres veces la biomasa foliar de *Z. marina* en marzo; en septiembre el detritus representó la mitad de la biomasa foliar.

VI RECOMENDACIONES

1.- En estudios de densidad se recomienda conservar la diferencia entre tallos apicales y ramas laterales para analizar la contribución de estas últimas a la densidad total. Aunque las ramas laterales representaron en promedio el 14% de la densidad total, encontramos un mes con cero ramas laterales en las siete réplicas recolectadas.

2.- Para evaluaciones tanto de densidad como de biomasa, no es necesaria la separación entre hojas expuestas y hojas ocultas dentro de la vaina, pues sus variaciones temporales y espaciales no contribuyen en forma significativa a los patrones de densidad y biomasa total y el análisis en el laboratorio consume mucho tiempo.

3.- A pesar de que el porcentaje de tallos reproductivos fue bajo, el banco de semillas y el evento de germinación parecen ser importantes en la pradera para el mantenimiento de la especie en el área, por lo que el estudio de su fenología es necesario.

4.- Se requieren las mediciones contínuas de las variables del medio ambiente, o utilizar modelos de ajuste de datos para aproximar lo mejor posible las tendencias temporales.

5.- Del Análisis de Componentes Principales se han generado hipótesis que señalan líneas de futuras investigaciones como: a) el determinar la relación causa-efecto de la temperatura y concentración de nitratos sobre la cantidad de

biomasa y área foliar generada por *Z. marina* y de la relación entre la irradiancia con la densidad de tallos y hojas. El determinar los principales factores que influyen en el tamaño (biomasa) y la forma (densidad) de la población está implícito cuando se desea realizar un manejo del recurso; b) examinar el efecto conjunto de la temperatura, irradiancia y nutrimentos tanto en la biomasa como en la densidad de esta especie; c) definir en un modelo matemático la relación de la biomasa con el área foliar, la temperatura y la concentración de nitratos, y por otra parte la relación entre la biomasa con el área foliar, la temperatura e irradiancia.

6.- La biomasa del perifiton que se encuentra sobre las hojas de *Z. marina* es mínima y cuando se presentan valores altos se debe a la presencia de estructuras carbonatadas visibles a simple vista. En consecuencia, se recomienda no realizar la técnica del raspado para eliminar el perifiton, ya que el alto costo en tiempo y dinero no justifica el pequeño incremento que se gana en la precisión cuando se evalúa la biomasa de las hojas. El poco perifiton de las hojas se podría eliminar al enjuagarlas con substancias que eliminen el mucílago de las estructuras silíceas y que desprendan las estructuras de carbonato de calcio. Para definir estas substancias y sus concentraciones se necesitan realizar experimentos en el laboratorio.

LITERATURA CITADA

Abbott, I.A. y G.J. Hollenberg. 1976. Marine Algae of California. Stanford University Press. 827 pp.

Aguilar-Rosas, R. y J. López-Ruelas. 1985. *Halodule wrightii* Aschers. (Photomogetonales:Cymodoceae) en la Bahía Topolobampo, Sinaloa, México. Ciencias Marinas. 11(2):87-91.

Aioi, K. 1980. Seasonal changes in the standing crop of eelgrass (*Zostera marina* L.) in Odawa Bay, Central Japan. Aquat. Bot. 8:343-354.

Alvarez-Borrego, J. y S. Alvarez-Borrego. 1982. Temporal and spatial variability of temperature in two coastal lagoons. CalCOFI Rep. 23:188-197.

Alvarez-Borrego, S. y A. Chee-Barragán. 1976. Distribución superficial de fosfatos y silicatos en Bahía San Quintín, B. C. Ciencias Marinas. 3:51-61.

Arasaki, M. 1950. Studies on the ecology of *Zostera marina* and *Zostera nana*, II. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 16:70-76.

Backman, T.W. y D.C. Barilotti. 1976. Irradiance reduction: effects on standing crops of the eelgrass, *Z. marina*, in a coastal lagoon. Mar. Biol. 34:33-40.

Barko, J.W., D. Gunnison y S.R. Carpenter. 1991. Sediment interactions with submersed macrophyte growth and community dynamics. Aquat. Bot. 41:41-65.

Barnard, J.L. 1962. Benthic marine exploration of Bahía San Quintín, Baja California 1960-1961. Pac. Nat. 2:250-274.

Bayer, R.D. 1979. Intertidal zonation of *Zostera marina* in the Yaquina Estuary, Oregon. Syesis. 12:147-153.

Borum, J. y S. Wium-Andersen. 1980. Biomass and production of epiphytes on eelgrass (*Zostera marina* L.) in the Oresund, Ophelia Supll. 1:57-64.

Bulthuis, D.A. 1987. Effects of temperature on photosynthesis and growth of seagrasses. Aquat. Bot. 27:27-40.

Burkholder, P.R. y T.E. Doheny. 1968. The biology of eelgrass. Departments of conservation and waterways, Town of Hempstead. Point Lookout. U.S.A. 119 pp.

Churchill, A.C. 1983. Field studies on seed germination and seedling development in *Zostera marina* L. Aquat. Bot. 16:21-29.

Churchill, A.C. y M.I. Riner. 1978. Anthesis and seed production in *Zostera marina* L. Aquat. Bot. 4:83-93.

Conover, J.T. 1964. The ecology, seasonal periodicity, and distribution of benthic plants in some Texas lagoons. Bot. Mar. 7:4-41.

Conover, J.T. 1968. Importance of natural diffusion gradients and transport of substances related to benthic marine plant metabolism. Bot. Mar. 11(1-4):1-9.

Cook, R.E. 1979. Asexual reproduction: a further consideration. The American Naturalist. 113(5):769-772.

Cook, R.E. 1983 Clonal plant populations. American Scientist. 71(3).

Covin, J.D. y J.B. Zedler. 1988. Nitrogen effects on *Spartina foliosa* and *Salicornia virginica* in the salt marsh at Tijuana Estuary, California.Wetlands. 8:51-65.

Dawson, E.Y. 1951. A further study of upwelling and associated vegetation along Pacific Baja California, México.J. Mar.Res. 10:39-58.

Dawson, E.Y. 1962. Marine and marsh vegetation. Benthic marine exploration of Bahía San Quintín, Baja California 1960-1961. Pac. Nat. 3:275-280.

De Heij, H. y P.H. Nienhuis. 1992. Intraspecific variation in isozyme patterns of phenotypically separated populations of *Zostera marina* L. in the SW Netherlands. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 161:1-14.

den Hartog, C. 1970. The seagrasses of the world. North-Holland Publ. Co., Amsterdam. 275 pp.

den Hartog, C. 1977. Structure, function, and classification in seagrass communities p. 89-119. In: McRoy C.P. y C. Helfferich (eds.). Seagrass Ecosystems. A scientific perspective. Marcel Dekker Inc. New York, N.Y.

Dennison, W.C. y R.S. Alberte. 1982. Photosynthetic responses of *Zostera marina* L. (eelgrass) to in situ manipulations of light intensity. Oecologia. 55:137-144.

Dennison, W.C. y R.S. Alberte. 1985. Role of daily ligth period in the depth distribution of *Zostera marina* (eelgrass). Mar. Ecol. Prog. Ser. 25:51-61.

Dennison, W.C., R.C. Aller y R.S. Alberte. 1987. Sediment ammonium availability and eelgrass (*Zostera marina*) growth. Marine Biology. 94:469-477.

Duarte, C.M. 1989. Temporal biomass variability and production/biomass relationships of seagrass communities. Mar. Ecol. Prog. Ser. 51:269-276.

Felger, R. y C.P. McRoy. 1974. Seagrasses as potential food plants p. 62-74. In: Somers G.F. (eds.) Seed-bearing Halophytes as Food Plants. Proc. Conf., University of Delaware, De.

Fenchell, T. 1977. Aspects of the decomposition of seagrasses p. 123-145. In: McRoy C.P. y C. Helfferich (eds.). Seagrass Ecosystems. A scientific perspective. Marcel Dekker Inc. New York, N.Y.

Fonseca, M.S. y W.J. Kenworthy. 1987. Effects of current on photosynthesis and distribution of seagrasses. Aquatic Botany. 27:59-78.

Fonseca, M.S., J.S. Fisher, J.C. Zieman y G.W. Thayer. 1982. Influence of the seagrass, *Zostera marina* L., on current flow. Estuarine coastal shelf sci. 15:351-364.

Fourqurean, J.W. y J.C. Zieman. 1991. Photosyntesis, respiration and whole plant carbon budget of the seagrass *Thalassia testudinum*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 69:161-170.

Gagnon, P.S., R.L. Vadas, D.B. Burdick y B. May. 1980. Genetic identity of annual and perennial forms of *Zostera marina* L. Aquat. Bot. 8:157-162.

Giraud, G. 1977. Essai de classement des herbiers de *Posidonia oceanica* (Linné) Delile. Bot. Mar. 20(8):487-491.

Godshalk, G.L. y R.G. Wetzel. 1978. Decomposition of aquatic angiosperms. III *Zostera marina* L. and a conceptual model of decomposition. Aquat. Bot. 5:329-354.

Grant, J. 1983. The relative magnitude of biological and physical sediment reworking in an intertidal community. J. Mar. Res. 41:673-689.

Harlin, M.M. 1975. Ephiphyte-host relations in seagrass communities. Aquat. Bot. 1:125-131.

Harlin, M.M. 1980. Seagrass epiphytes p. 117-152. In: Phillips, R.C. y C. Peter McRoy (Eds.) Handbook of seagrass biology: An ecosystem perspective. Garland STPM Press. New York, N.Y.

Harper, J.L. 1977. Population biology of plants. Academic Press. New York, N.Y. 892 pp.

Harrison, P.G. 1982. Seasonal and year to year variation in mixed intertidal populations of *Zostera japonica* Aschers y Graebn y *Ruppia maritima* L. Aquat. Bot. 14:357-371.

Harrison, P.G. 1993. Variations in demography of *Zostera marina* and *Zostera noltii* on an intertidal gradient. Aquat. Bot. 45:63-77.

Harrison, P.G. y K.H. Mann. 1975. Chemical changes during the seasonal cycle of growth and decay in eelgrass (*Zostera marina)* on the Atlantic coast of Canada. J. Fish. Res. Bd. Can. 32:616-621.

Hootsmans, M.J., J.E. Vermaat y W. van Vierssen. 1987. Seed bank development, germination and early seedling survival of two seagrass species from the Netherland: *Zostera marina* L. and *Zostera noltii* Hornem. Aquat. Bot. 28:275-285.

Howard, R.K. 1982. Impact of feeding activities of epibenthic amphipods on surface-fouling of eelgrass leaves. Aquat. Bot. 14:91-97.

Ibarra-Obando, S.E. 1986. Introducción al método de marcado para medir la producción en pastos marinos. Universidad Autónoma de Baja California. 30 pp.

Ibarra-Obando, S.E. 1989. Las praderas de pastos marinos del Pacífico mexicano con énfasis en *Zostera marina* Linneo p. 1-20. In: Rosa-Vélez J. de la y F. González-Farías (eds.) Temas de Oceanografía Biológica en México. Universidad Autónoma de Baja California.

Ibarra-Obando, S.E. 1992. Contribution à la connaissance de l'herbier à *Zostera marina* en Baja California (Mexique): Biologie et Production Primaire. Thèse de Doctorat, Université d'Aix-Marseille II, France, 286 pp.

Ibarra-Obando, S.E. 1993. Plantas marinas y pesquerías costeras. Ciencia y Desarrollo. 18(108):36-40.

Ibarra-Obando, S.E. y R. Aguilar-Rosas. 1985. Macroalgas flotantes y epífitas asociadas con *Zostera marina* en Bahía San Quintín, B.C. México, durante

verano-otoño 1982: biomasa y composición taxonómica. Ciencias Marinas. 11(3):89-104.

Ibarra-Obando, S.E. y C.F. Boudouresque. 1994. An improvement of the Zieman leaf marking technique for *Zostera marina* growth and production assessment. Aquat. Bot. 47:293-302.

Ibarra-Obando, S.E. y R. Ríos. 1993. Ecosistemas de Fanerógamas Marinas p. 54-65. In: Salazar-Vallejo S.I. y N.E. González (eds.). Biodiversidad Marina y Costera de México. Com. Nal. Biodiversidad y CIQRO, México.

Jacobs, R.P.W.M. 1979. Distribution and aspects of the production and biomass of eelgrass, *Zostera marina* L. at Roscoff, France. Aquat. Bot. 7:151-172.

Jacobs, R.P.W.M. 1984. Biomass potential of eelgrass (*Zostera marina* L.). CRC Critical reviews in Plant Sciences. 2(1):49-70.

Jacobs, R.P.W.M. y E.S. Pierson. 1981. Phenology of reproductive shoots of eelgrass, *Zostera marina* L, at Roscoff, France. Aquat. Bot. 10:45-60.

James, F.C. y Ch.E. McCulloch. 1990. Multivariate analysis in ecology and systematics: Panacea or Pandora's box? Annu. Rev. Ecol. Syst. 21:129-66.

Keddy, C.J. y D.G. Patriquin. 1978. An anual form of eelgrass in Nova Scotia. Aquat. Bot. 5:163-170.

Keller, M.W. y S.W. Harris. 1966. The growth of eelgrass in relation to tidal depth. J. Wild. Manag. 30(2):280-285.

Kentula, M.E. 1983. Production Dynamics of a *Zostera marina* L. bed in Netarts Bay, Oregon. Ph. D. thesis.Oregon State University, Corvallis. 158 pp.

Kentula, M.E. y C.D. McIntire. 1986. The autoecology and production dynamics of eelgrass (*Zostera marina* L.) in Netarts Bay, Oregon. Estuaries. 9:188-199.

Kenworthy, W.J. 1981. The interrelationship between seagrasses *Zostera marina* y *Halodule wrightii* and the physical and chemical properties of sediments in a coastal plain estuary near Beaufort, North Carolina (U.S.A). M.Sc. Thesis. Univ. of Virginia, Charlottesville. 113 pp.

Kenworthy, W.J. y M. Fonseca. 1977. Reciprocal transplant of the seagrass *Zostera marina* L. Effect of substrate on growth. Aquaculture. 12:197.

Kenworthy, W.J., J. C. Zieman y G. W. Thayer. 1982. Evidence for the influence of seagrasses on the benthic nitrogen cycle in a coastal plain estuary near Beaufort, North Carolina (USA). Oecologia. 54:152-158.

Klug, M.J. 1980. Detritus-decomposition relationships p. 225-246. In: Phillips, R.C. y C. Peter McRoy (Eds.) Handbook of seagrass biology: An ecosystem perspective. Garland STPM Press. New York, N.Y.

Klumpp, D.W., R.K. Howard y D.A. Pollard. 1989. Trophodynamics and nutritional ecology of seagrass communities p. 394-437. In: Biology of seagrasses: A treatise on the biology of seagrasses with special reference to the Australian region. Larkum, A.W.D., A.J. McComb y S.A. Shepherd (eds.). Elsevier Science Publishers B.V.

Kraemer, G.P. y R.S. Alberte. 1993. Age-related patterns of metabolism and biomass in subterranean tissues of *Zostera marina* (eelgrass). Mar. Ecol. Prog. Ser. 95:193-203.

Kramer, G.W. 1976. Winter ecology of black brant at San Quintín, Bay, Baja California, Mex. M. Sci. thesis.Humboldt State University. 80 pp.

Kulczycki, G.R., R.W. Virnstein y W.G. Nelson. 1981. The relationship between fish abundance and algal biomass in a seagrass drift algae community. Estuarine Coastal Shelf Sci. 12:341-347.

Lara-Lara, J.R. y S. Alvarez-Borrego. 1975. Ciclo anual de clorofilas y producción orgánica primaria en Bahía San Quintín, B.C. Ciencias Marinas. 2:77-97.

Lara-Lara, J.R., S. Alvarez-Borrego y L.F. Small. 1980. Variability and tidal exchange of ecological properties in a coastal lagoon. Estuarine Coastal Mar. Sci. 11:613-637.

Lot-Helgueras, A. 1971. Estudios sobre fanerógamas marinas en las cercanías de Veracruz, Ver. An. Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México. 42., Serie Botánica. (1):1-48.

Madsen, J.D. 1991. Resource allocation at the individual plant level. Aquat. Bot. 41:67-86.

Manly, B.F.J. 1986. Multivariate Statistical Methods: A primer. Chapman y Hall (eds). 159 pp.

Marsh, J.A., W.C. Dennison y R.S. Alberte. 1986. Effects of temperature on photosyntesis and respiration in eelgrass (*Zostera marina* L.). J. exp. mar. Biol. Ecol. 101:257-267.

Mazzella, L. y R.S. Alberte. 1986. Light adaptation and the role of autotrophic epiphytes in primary production of the temperate seagrass, *Zostera marina* L. J. exp. Mar. Biol. Ecol. 100:165-180.

McMillan, C. 1983. Seed germination for an anual form of *Zostera marina* from the Sea of Cortez, Mexico. Aquat. Bot. 16:105-110.

McMillan, C. y R.C. Phillips. 1979. Differentiation in habitat response among populations of New World seagrasses. Aquat. Bot. 7:185-196.

McRoy, C.P. 1966. The standing stock and ecology of eelgrass (*Zostera marina* L) in Izembek Lagoon, Alaska. M. Sc. Thesis. University of Washington, Seatlle. 138 pp.

McRoy, C.P. 1970. Standing stocks and other features of eelgrass (*Zostera marina* L.) populations on the coast of Alaska. J. Fish. Res. Bd. Can. 27(10):1811-1821.

McRoy, C.P. y J.J. Goering. 1974. Nutrient transfers between the seagrass *Zostera marina* and its epiphytes. Nature. 248:173-174.

McRoy, C.P. y C. McMillan. 1977. Production ecology and physiology of seagrasses p.53-81. In: McRoy C.P. y C. Helfferich (eds.). Seagrass Ecosystems. A scientific perspective. Marcel Dekker, Inc. New York.

McRoy, C.P., R.J. Barsdate y M. Nebert. 1972. Phosphorus cycling in an eelgrass (*Zostera marina* L) ecosystem. Limnol. Oceanog. 17:58-67.

Millán-Núnez, R., S. Alvarez-Borrego y D. Nelson. 1982. Effects of physical phenomena on the distribution of nutrients and phytoplankton productivity in a coastal lagoon. Estuar. Coastal Shelf Sci. 15:315-335.

Moody, R. 1978. Habitat, population and leaf characteristics of seagrass (*Zostera marina* L.) on Roberts Bank, B. C. M. S. Thesis. Univ. of British Columbia. 104 pp.

Nienhuis, P.H. y B.H.H. De Bree. 1977. Production and ecology of eelgrass (*Zostera marina* L.) in The Grevelingen Estuary, (The Netherlands). Neth. J. Sea Res. 14(1):102-118.

Nienhuis, P.H. y B.H.H. De Bree. 1980. Production and growth dynamics of eelgrass (*Zostera marina*) in brackish Lake Grevelingen (the Netherlands). Neth. J. Sea. Res. 14:102-118.

Olesen, B. y K. Sand-Jensen. 1994. Biomass-density patterns in the temperate seagrass *Zostera marina*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 109:283-291.

Orth, R.J. y K.A. Moore. 1983. Seed germination and seedling growth of *Zostera marina* L. (eelgrass) in the Chesapeake Bay. Aquat. Bot. 15:117-131.

Orth, R.J. y K.A. Moore. 1986.Seasonal and year to year variations in the growth of *Zostera marina* L. (eelgrass) in the lower Chesapeake Bay. Aquat. Bot. 24:335-341.

Pellikan, G.C. y P.H. Nienhuis. 1988. Nutrient uptake and release during growth and decomposition of eelgrass, *Zostera marina* L., and its effects on the nutrient dynamics of Lake Grevelingen. Aquat. Bot. 30:189-214.

Penhale, P.A. 1977. Macrophyte-epiphyte biomass and productivity in an eelgrass (*Zostera marina* L.) community. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 26:211-224.

Penhale, P.A. y W.O. Smith Jr. 1977. Escretion of dissolved inorganic carbon by eelgrass (*Zostera marina)* and its ephiphytes. Limnol. Oceanogr. 22:400-407.

Phillips, R.C. 1972. Ecological life history of *Zostera marina* L. (eelgrass) in Puget Sound, Washington. Ph. D. thesis. University of Washington, Seatlle. 154 pp.

Phillips, R.C. 1974. Transplantation of seagrasses with special emphasis on eelgrass, *Zostera marina* L. Aquaculture. 4:161-176.

Phillips, R.C. 1978. Seagrasses and the coastal marine environment. Oceans. 21:30-41.

Phillips, R.C. 1980. Overview of seagrass studies, with special reference to tropical species p. 54-228. In: Seagrant College Program. I.A. Abbott, M.S. Foster y L.F. Ekland. Inst. of Mar. Res. Univ. of Cal. La Jolla, Cal.

Phillips, R.C. 1984. The ecology of eelgrass meadowsin the Pacific Northwest: A community profile. U. S Fish Wildl. Serv. FWS/OBS-84/24. 85 pp.

Phillips, R.C. y S. Grant. 1965. Environmental effects on *Phillospadix scouleri* H y *Zostera marina* L. leaves. Am. J. Bot. 52:644.

Phillips, R.C. y T.W. Backman. 1983. Phenology and reproductive biology of eelgrass (*Zostera marina* L.) at Bahia Kino, Sea of Cortez, Mexico. Aquat. Bot. 17(2):85-90.

Phillips, R.C., C. McMillan, y K.W. Bridges. 1983. Phenology of eelgrass, *Zostera marina* L., along latitudinal gradients in North America. Aquat. Bot. 15:145-156.

Phillips, R.C. y E.G. Meñez. 1988. Seagrasses. Smithsonian Contributions to the Marine Science. 104 pp.

Pimentel, R.A. 1979. Morphometrics: The multivariate analysis of biological data. Kendall/ Hunt Publishing Company. 272 pp.

Poumián-Tapia, M. 1986. Biomasa aérea de *Zostera marina* L. y sus epífitas microscópicas en Bahía Falsa, San Quintín, B.C. de junio a diciembre de 1982. Tesis profesional. Escuela Superior de Ciencias Marinas., Universidad Autónoma de Baja California, México. 87 pp.

Robertson, A.I. y K.H. Mann. 1984. Disturbance by ice and life-history adaptations of the seagrass *Zostera marina*. Mar. Biol. 80:131-141.

Sand-Jensen, K. 1975. Biomass, net production and growth dynamics in an eelgrass (*Zostera marina* L.) population in Vellerup Vig, Denmark. Ophelia. 14:185-201.

Sand-Jensen, K. 1977. Effect of epiphytes on eelgrass photosynthesis. Aquat. Bot. 3: 55-63.

Sarukhan, J. y J.L. Harper. 1973. Studies on plant demography: *Ranuculus repens* L., *R. bulbosus* L. y *R. acris* L. I. Population flux and survivorship. J. Ecol. 61:675-716.

Setchell, W.A. 1929. Morphological and phenological notes on *Zostera marina* L. Univ. Calif. Publs. Bot. 14:389-458.

Setchell, W.A. 1933. A preliminary survey of the species of *Zostera*. Proc. Nat. Acad. Sci. 19(9):810-817.

Short, F.T. 1980. A simulation model of the seagrass production system p. 277-295. In: R.C Phillips y C. Peter McRoy (Eds.) Handbook of seagrass biology: An ecosystem perspective. Garland STPM Press. New York, N.Y.

Short, F.T. 1983. The seagrass, *Zostera marina* L.: plant morphology and bed structure in relation to sediment ammonium in Izembek Lagoon, Alaska. Aquat. Bot. 16:149-161.

Short, F.T. 1987. Effects of sediment nutrients on seagrasses: literature review and mesocosm experiment. Aquat. Bot. 27:41-57.

Short, F.T., J. Wolf y G.E. Jones. 1989. Sustaining eelgrass to manage a healthy estuary p. 3689-3706. In: Proceedings of Sixth Symposium on Coastal and Ocean Management/ ASCE. Charleston, SC.

Short, F.T., D.M. Burdick, J. Wolf, G.E. Jones. 1993. Eelgrass in Estuarine Research Reserves along the East Coast, U.S.A., Part I: Declines from

Pollution and disease and Part II: Management of eelgrass meadows. NOAA-Coastal Ocean Program Publ. 107 pp.

Sieburth, J. McN. y C.D. Thomas. 1973. Fouling on eelgrass (*Zostera marina* L.). J Phycol. 9:46-50.

Solana-Arellano, E., H.A. Echeverría-Heras y S.E. Ibarra-Obando. (sometido) Leaf size dynamics for *Zostera marina* L. in San Quintín, Bay, Mexico: A theoretical study.

Spratt, J.D. 1989. The distribution and density of eelgrass, *Zostera marina,* in Tomales, Bay, California. Calif. Fish and Game. 75(4):204-212.

Stoner, A.W. y R.J. Livingston. 1980. Distributional ecology and food habits of the banded blenny *Paraclinus fasciatus* (Clinidae): a resident in a mobile habitat. Mar. Biol. 56:239-246.

Stricklan, J.D.H. y T.R. Parsons. 1972. A practical handbook of seawater analysis. Bull. Fish. Res. Board Can. 310 pp.

Thayer, G.W., D.A. Wolfe y R.B. William. 1975. The impact of man on seagrass ecosystems. Amer. Sci. 63:288-296.

Thayer, G.W. y R.C. Phillips. 1977. Importance of eelgrass beds in Puget Sound. Maine Fisheries Review. 39:18-22.

Thom, R.M. 1990. Spatial and temporal patterns in plant standing stock and primary production in a temperate seagrass system. Bot. Mar. 33:497-510.

Thom, R.M. y R.G. Albright. 1990. Dynamics of benthic vegetation standing-stock, irradiance, and water properties in central Puget Sound. Mar. Biol. 104:129-141.

Thorne-Miller, B., M.M. Harlin, G.B. Thursby, M.M. Brady-Campbell y B.A. Dworetzky. 1983. Variations in the distribution and biomass of submerged macrophytes in five coastal lagoons in Rhode Island, U.S.A. Bot. Mar. 26:231-242.

Tomasko, D.A. y C.J. Dawes. 1989. Evidence for physiological integration between shaded and unshaded short shoots of *Thalassia testudinum*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 54:299-305.

Tomasko, D.A. y C.J. Dawes. 1990. Influences of season and water depth on the clonal biology of the seagrass *Thalassia testudinum*. Mar. Biol. 105:345-351.

Tomlinson, P.B. 1974. Vegetative morphology and meristem dependance, the foundation of productivity in seagrasses. Aquaculture. 4:107-130.

Tomlinson, P.B. 1980. Leaf morphology and Anatomy in Seagrasses p. 7-28. In: Phillips, R.C. y C. Peter McRoy (Eds.) Handbook of seagrass biology: An ecosystem perspective. Garland STPM Press. New York, N.Y.

Tutin,T.G. 1942. *Zostera* L. J. of Ecology. 30:217-224.

Umebayashi, O. 1989. Eeelgrass productivity on an intertidal flat of Central Japan. Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab. 127:17-30.

van Lent, F. y J.M. Verschuure. 1994. Intraspecific variability of *Zostera marina* L. (eelgrass) in the estuaries and lagoons of the southwestern Netherlands. I. Population dynamics. Aquat. Bot. 48:31-58.

van Montfrans, J., R.L. Wetzel y R.J. Orth. 1984. Epiphyte-grazer relationships in seagrass meadows: consequences for seagrass growth and production. Estuaries. 7:289-309.

Virnstein R.W. y P.A. Carbonara. 1985. Seasonal abundance and distribution of drift algae and seagrasses in the mid-Indian River Lagoon, Florida. Aquat. Bot. 23:67-82.

Vollenweider, R.A. 1969. A manual on Methodos for measuring primary production in aquatic environments. Second edition. International Biological Programm. Blackwell Scientific Publications.Oxford London. 225 pp.

Westlake, D.F. 1964. Light extinction, standing crop and photosynthesis within weed beds. Verh. Int. Ver. Limnol. 15:415-425.

Westlake, D.F. 1965. Some basic data for investigations of the productivity of aquatic macrophytes. Mem. Inst. Ital. Idrobiol. 18:229-248.

Wetzel, R.G. 1964. A comparative study of the primary productivity of Higher Aquatic Plants, Periphyton and Phytoplankton in a large, shallow lake. Int. Rev. ges. Hydrobiol. 49:1-61.

Wigand, C. y A.C. Churchill. 1988. Laboratory studies on eelgrass seed and seedling predation. Estuaries. 11:180-183.

Williams, S.C. 1978. The drift algae community of seagrass beds in Redfish Bay, Texas. Cont. Mar. Sci. 21:125-131.

Williams, S.L. y M.H. Ruckelshaus. 1993. Effects of nitrogen availability and herbivory on eelgrass (*Zostera marina*) and epiphytes. Ecology. 74:904-918.

Wium-Andersen, S. y J. Borum. 1984. Biomass variation and autotropic production of an epiphyte-macrophyte community in a coastal Danish area: I. Eelgrass (*Zostera marina* L.) biomass and net production. Ophelia. 23:33-46.

Wood, F.J.E., W.E. Odum y J.C. Zieman. 1969. Influence of seagrasses on the productivity of coastal lagoons p. 495-502. In: Lagunas Costeras, un Simposio. Mem. Simp. Intern. Lagunas Costeras. UNAM-UNESCO. 1967. México, D.F.

Zieman, J. C. 1982. The ecology of seagrasses of south Florida: a community profile. U.S.F.W.S., Office of Biological Services. Washington, D. C. FWS/OBS-82/25. 158 pp.

Zimmerman, R.J., R.A. Gibson y J.B. Harrington. 1979. Herbivory and detritivory among gammaridean amphipods from a Florida seagrass community. Mar. Biol. 54:41-47.

Zimmerman, R.C., R.D. Smith y R.S. Alberte. 1987. Is growth of eelgrass nitrogen limited? A numerical simulation model of the effects of ligth and nitrogen on the growth dynamics of *Zostera marina.* Mar. Ecol. Prog. Ser. 41:167-176.

Zimmerman, R.C., J.L. Reguzzoni, S. Wyllie-Echeverria, M. Josselyn y R.S. Alberte. 1991. Assessment of environmental suitability for growth of *Zostera marina* L. (eelgrass) in San Francisco Bay. Aquat. Bot. 39:353-366.

APÉNDICE A. Regresiones lineales entre el área foliar (x) y la biomasa foliar total (y).

Mes	Coeficiente de correlación.	Ho:β_1=0	Ecuación	Error de la estimación.
Transecto I				
Enero	0.98	0.0009	y=-4.8+29.9x	6.6
Febrero	0.96	0.0005	y=-0.9+25.5x	5.7
Marzo	0.95	0.0009	y=-13.4+52.9x	10.6
Abril	0.90	0.006	y=-4.1+26.3x	5.03
Mayo	0.99	0.00006	y=+0.06+22.3x	2.9
Junio	0.93	0.002	y=-2.05+25.7x	3.5
Julio	0.95	0.0009	y=-3.4+28.7x	9.4
Agosto	0.96	0.0006	y=+9.9+23.5x	11.0
Septiembre	0.97	0.0015	y=+38.9+16.0x	5.2
Octubre	0.81	0.02	y=+12.3+25.3x	18.2
Noviembre	0.90	0.006	y=+11.9+24.9x	13.6
Diciembre	0.99	0.00001	y=-0.3+35.6x	4.0
Enero 1988	0.96	0.0006	y=+1.7+24.0x	5.0
Febrero 1988	0.94	0.005	y=-2.5+26.2x	3.1
Transecto II				
Febrero	0.94	0.001	y=+8.2+19.7x	10.8
Marzo	0.96	0.002	y=+1.54+14.4x	3.3
Abril	0.96	0.003	y=+0.03+15.7x	3.5
Mayo	0.97	0.0004	y=-0.38+21.9x	5.6
Junio	0.99	0.00005	y=-4.07+27.8x	3.7
Julio	0.99	0.00001	y=-2.15+23.7x	2.9
Agosto	0.94	0.002	y=+0.41+22.3x	18.8
Septiembre	0.91	0.01	y=+5.5+22.4x	10.9
Octubre	0.98	0.0002	y=-8.33+32.8x	16.5
Noviembre	0.96	0.0008	y=-7.81+30.6x	7.6
Diciembre	0.96	0.003	y=-0.10+24.2x	3.6
Enero 1988	0.98	0.00007	y=-0.30+26.7x	2.7
Febrero 1988	0.85	0.03	y=-3.55+22.8x	4.7