

TESIS DEFENDIDA POR
JOSE LUIS ABELLA GUTIÉRREZ
Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITÉ

Dra. Silvia Emilia Ibarra Obando

Co-Director del Comité

Dra. Theresa Sinicrope Talley

Co-Director del Comité

Dra. Sharon Herzka Llona

Miembro del Comité

Dr. Stephen Vaughan Smith

Miembro del Comité

Dr. Axayacatl Rocha Olivares

*Coordinador del programa de
posgrado en Ecología Marina*

Dr. David Hilario Covarrubias
Rosales

Director de Estudios de Posgrado

11 de noviembre de 2009.

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



**PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS
EN ECOLOGÍA MARINA**

**EFFECTOS DE LA HERBIVORÍA DE LAS BRANTAS Y LOS FLORECIMIENTOS
ALGALES EN LA COMUNIDAD DE *Zostera marina***

TESIS

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

Presenta:

JOSE LUIS ABELLA GUTIÉRREZ

Ensenada, Baja California, México, Noviembre de 2009.

RESUMEN de la tesis de **Jose Luis Abella Gutiérrez**, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de MAESTRO EN CIENCIAS en Ecología Marina. Ensenada, Baja California. Noviembre de 2009.

EFFECTOS DE LA HERBIVORÍA DE LAS BRANTAS Y LOS FLORECIMIENTOS ALGALES EN LA COMUNIDAD DE *Zostera marina*

Resumen aprobado por:

Silvia Emilia Ibarra Obando
Co – Director

Theresa Sinicrope Talley
Co - Director

La extensión de los ecosistemas de pastos marinos se ha ido reduciendo progresivamente a nivel global debido a factores de estrés, locales, regionales y globales que, de forma independiente, pueden resultar en pérdidas de pastos marinos a gran escala. Uno de los factores más influyente es la eutrofización, es decir, el incremento en la concentración de nutrientes, que propicia florecimientos masivos de macroalgas, epífitas y fitoplancton. Estos florecimientos de algas perjudican a los pastos marinos mediante la disminución de la luz incidente y mediante la alteración del ciclo biogeoquímico de agua y sedimento. La pérdida de los pastos marinos afecta especialmente a aquellas especies que se alimentan de ellos. Estos herbívoros, entre los que se encuentra la Branta negra (*Branta bernicla nigricans*), pueden afectar a toda la red trófica, tanto por la remoción de las hojas de los pastos como por la fertilización a través de las heces. La bahía de San Quintín es una de las lagunas costeras más intensamente utilizada por la branta negra en su migración invernal. Esto se debe tanto a la extensión de sus praderas intermareales de *Zostera marina* como por lo aislada que se encuentra de otras lagunas costeras que forman parte del llamado “Corredor del Pacífico”. En esta bahía, en los últimos años se ha reducido la extensión de las praderas de pastos de forma brusca. Así mismo, en las últimas décadas han aumentado los florecimientos de macroalgas verdes. De esta conjunción de eventos surgió la inquietud de conocer si pudiera haber un efecto sinérgico entre los efectos debido a la herbivoría de las brantas y aquellos debidos a los florecimientos de macroalgas verdes que permitiera explicar la disminución de las praderas de pastos marinos. Para responder a esta pregunta, se diseñó un experimento manipulativo con tres factores, herbivoría simulada, enriquecimiento por nutrientes y presencia de macroalgas verdes. El efecto de estos tratamientos, se midió sobre la densidad de haces, biomasa foliar y subterránea, contenido de carbono y nitrógeno y características morfológicas de *Z. marina*, así como en la cobertura y biomasa de epífitas, macroalgas y microalgas bentónicas. La herbivoría simulada afectó significativamente tanto a la biomasa, densidad y crecimiento de *Z. marina* como a su relación con macroalgas y epífitas. Sin embargo, tanto la variación estacional como el sitio de muestreo presentaron efectos importantes en las respuestas medidas a nivel de la comunidad de productores primarios. La ausencia de efectos de los otros dos tratamientos sugiere la posibilidad de que otros factores, que actúan a una escala diferente

de la considerada en el experimento, puedan estar afectando en los productores primarios en mayor medida que las simulaciones realizadas. Entre estos factores está la hidrodinámica de la bahía que determina la distribución de nutrientes, granulometría materia orgánica de los sedimentos y macroalgas flotantes.

Palabras Clave: *Zostera marina*, herbivoría, florecimientos algales, Bahía de San Quintín, *Branta bernicla*.

ABSTRACT of the thesis presented by **Jose Luis Abella Gutiérrez** as a partial requirement to obtain the MASTER OF SCIENCE degree in Marine Ecology. Ensenada, Baja California, México November 2009.

EFFECTS OF BRANT HERBIVORY AND ALGAL BLOOMS ON *Zostera marina* COMMUNITY

Seagrass ecosystems have experienced progressive, worldwide losses of areal extent and function due to stress factors at local, regional and global scales. One of the most influential factors is eutrophication, or nutrient increase, which favors massive macroalgal, epiphytic, and phytoplankton blooms. Algal blooms are detrimental to seagrass beds because they reduce irradiance and modify water and sediment biogeochemical cycles. Herbivores such as the Black Brant (*Branta bernicla nigricans*) may also influence the extent and condition of seagrass beds through removal of leaves and deposition of guano. Seagrass loss particularly affects those species that rely on the plants for shelter or food and may result in rippling effects throughout the food web. San Quintín Bay is one of the brant's most heavily used coastal lagoons during their winter migration. This is due to its extensive intertidal *Zostera marina* beds, and to its isolation from other coastal lagoons along the Pacific Flyway. Over the past few years, however, this coastal lagoon has experienced an abrupt reduction of its eelgrass beds. Over the last decade, green algal blooms have increased. The goal of this study was to determine whether these events, algal blooms and brant grazing, could potentially explain the reduction in seagrass beds in San Quintín Bay. A large, manipulative field experiment was used to address this goal. The effects of three treatments, simulated herbivory, nutrient enrichment and green macroalgae presence, on eelgrass quantity and quality was tested. Eelgrass variables included shoot density, above- and below-ground biomass, leaf carbon to nitrogen ratios, and eelgrass morphological characteristics. The effects of these treatments on the abundances of the other primary producers (i.e., epiphytes, macroalgae and benthic microalgae) was also tested. Only simulated herbivory significantly affected any of the variables examined with effects on eelgrass density, biomass and growth. Simulated herbivory also changed the relationships between seagrass and abundances of both macroalgae and epiphytes; However, both, seasonal variations and location within the bay (sampling site) had important effects on the measured responses of the primary producer community. The lack of response of nutrient and macroalgal additions illustrates that factors acting over spatial and temporal scales larger than considered in this experiment may have stronger influences on the primary producers than the relatively localized manipulations performed here. In particular, bay hydrodynamics was likely important through its influences on nutrient availability, sediment texture and organic content, and floating algal mat distributions.

Key words: *Zostera marina*, herbivory, algal blooms, San Quintín Bay, *Branta bernicla*

Dedicado a mi familia, en especial a
mis padres, quienes se sacrificaron
para que tuviese una formación
universitaria incluso cuando no fui
merecedor de ello.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a Silvia su confianza en mí. Fuiste la primera científica que creyó en mis posibilidades y me dio apoyo en lograr mis objetivos. Eso nunca lo olvidaré.

Quiero agradecer a Theresa y Drew por involucrarse en la línea de investigación de la herbivoría de las brantas dentro de la que se enmarca esta tesis y, a Theresa en particular, por su ayuda en la estadística y la enorme paciencia que ha tenido conmigo. Sin vuestro apoyo esto no habría sido posible.

Quiero agradecer a Sharon y Steve, miembros de mi comité, el apoyo recibido. Quiero agradecerles su paciencia y generosidad en dedicarme parte de su tiempo y compartir algunos de sus conocimientos conmigo. Ojala todos los profesores e investigadores tuviesen tanta energía en transferir sus conocimientos a las generaciones venideras.

Quiero agradecer a Juan Guerrero y Ana Salazar su apoyo, su amistad y su ayuda durante mis viajes a la bahía.

Quiero agradecer a Hector Atilano y Miriam Poumián su apoyo en el trabajo de campo y laboratorio. Sin ellos habría estado completamente perdido.

Quiero agradecer la ayuda de Victor Camacho y Pepe Zertuche cuyos comentarios ayudaron a diseñar el experimento. También a los hermanos Aguilar por la clasificación de las macroalgas. A Juan Carlos Herguera por dejarnos usar el espectrofotómetro y a Axel por ayudarnos en su uso.

Quiero agradecer la ayuda de muchos amigos y compañeros que me acompañaron en los trabajos de campo, tanto para el experimento que describe esta tesis como para las otras salidas de campo relacionadas con la línea de investigación. Tiago, Doris, Marta, Annelise, Vania, Daniela, Lluís, Berta, Mariana, Yuca, Karla, Brenda, Luis, Mónica y Tomás.

Además, agradecer también a los trabajadores de San Quintín que nos echaron una mano para cortar los haces de “zacate marino”. Entre otros Nélica y Victor.

Quiero agradecer la ayuda de estudiantes en servicios sociales y voluntarios que me han ayudado en el trabajo de laboratorio. Si no llega a ser por ellos creo que todavía estaría separando los epibiontes de las hojas de *Zostera*. Entre otros, Elsa, Araceli, Venecia, Raul y Filipo. Que ahora no recuerde los nombres de algunos de ellos no significa que les esté menos agradecido.

Quiero agradecer en general a los investigadores y estudiantes de CICESE con los que he aprendido muchas cosas en estos dos años, por ejemplo, que incluso en un país extranjero uno puede sentirse como en casa.

Quiero agradecer la ayuda de las secretarias de CICESE, Lucy, Betti, Elizabeth, Dolores, Norma, Citlali e Ivonne por facilitarme la existencia llevándome de la mano en los procesos administrativos.

Quiero agradecer a David Covarrubias su apoyo en los últimos meses.

Y por último, pero no por ello menos importante, quiero agradecer a Gabi no sólo por haberme acompañado varias veces a San Quintín, sino también porque ha conseguido que permaneciera un resquicio de cordura en mi cabeza durante los últimos meses de la tesis.

Esta tesis corresponde a los estudios realizados con una beca otorgada por la Secretaría de Relaciones Exteriores del Gobierno de México.

El trabajo fue financiado por el proyecto de UC-MEXUS 622-215 (O0C053): Efecto de las brantas sobre las comunidades de pastos marinos en Bahía de San Quintín

CONTENIDO

	Página
I. Introducción.....	1
I.1 Captación de nutrientes y competencia entre productores primarios.....	2
I.2 Importancia de los macro-herbívoros en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas de pastos marinos.....	5
I.3 La relación brantas-pastos en el Pacífico Norteamericano.....	9
II. Objetivos e hipótesis.....	11
II.1 Objetivo e hipótesis general.....	11
II.2 Objetivos e hipótesis específicos.....	12
III. Sitio de estudio.....	14
IV. Material y métodos.....	17
IV.1 Diseño del experimento.....	17
IV.2 Muestreo de campo.....	21
IV.3 Trabajo de laboratorio.....	22
IV.4 Tratamiento y análisis de los datos.....	23
V. Resultados.....	26
V.1 Tratamientos.....	26
V.2 Condiciones ambientales.....	27
V.3 Efecto de la herbivoría y los florecimientos algales sobre <i>Z. marina</i>	30
V.4 Efecto de la herbivoría y los florecimientos algales sobre la abundancia natural de otros productores primarios.....	43
V.5 Influencia de las variables abióticas y bióticas sobre <i>Z. marina</i>	56
VI. Discusión.....	58

CONTENIDO (continuación)

	Página
VI.1 Efecto de la herbivoría y los florecimientos algales sobre <i>Z. marina</i>	59
VI.2 Efecto de la herbivoría y los florecimientos algales sobre la abundancia natural de otros productores primarios.....	64
VI.3 La importancia de otros factores en los efectos de la herbivoría y los florecimientos algales sobre la comunidad de <i>Z. marina</i>	66
VII. Conclusiones	70
VIII. Recomendaciones y perspectivas de futuro	71
IX. Referencias	72

LISTA DE FIGURAS

Figura		Página
Figura 1	Relación conceptual de la biomasa relativa de productores primarios y la cantidad de nutrientes en costas someras (adaptado de Burkholder et al., 2007).....	5
Figura 2	Modelo conceptual del ciclo de degradación de las hojas de <i>Thalassia testudinum</i> con y sin la intervención de la tortuga verde (<i>Chelonia mydas</i>) (adaptado de Thayer et al., 1982).....	7
Figura 3	Mapa de vegetación de la Bahía de San Quintín en el año 2000 (adaptado de Ward et al., 2003). Las letras indican los sitios donde se realizó el experimento.....	16
Figura 4	Diseño de bloques al azar para cada uno de los sitios, A, B, C, D dentro de los círculos. N, nutriente; C, corte; U, <i>Ulva</i> ; K, control PVC. (0) ausencia de tratamiento, (1) presencia de tratamiento.....	18
Figura 5	Diseño del cuadrante experimental con el dispensador de fertilizante en el centro.....	19
Figura 6	Diseño del dispensador de fertilizante.....	20
Figura 7	Biomasa foliar extraída de <i>Z. marina</i> (g m^{-2}) en los cuadrantes que incluían tratamiento de corte. N, tratamiento de nutriente; U, tratamiento <i>Ulva</i> ; C, tratamiento corte. Los valores representan la media (± 1 EE).....	26
Figura 8	Promedio diario de la intensidad de luz en el sitio B.....	27
Figura 9	Promedio (± 1 EE) de la intensidad de luz de cada sitio de muestro durante febrero-marzo 2008, estandarizado con respecto a los niveles medios con el sensor de tierra.....	28
Figura 10	Promedio diario de la temperatura para los sitios A, B y D.....	29
Figura 11	Biomasa foliar media (± 1 EE) de <i>Z. marina</i> para cada tratamiento, medida en marzo de 2008 al finalizar el experimento (n=4; 4 sitios). N, tratamiento nutriente; U, <i>Ulva</i> ...	31

LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura		Página
Figura 12	Biomasa subterránea media (± 1 EE) de <i>Z. marina</i> por tratamiento, medida en marzo de 2008 al finalizar el experimento (n=4; 4 sitios). N, tratamiento nutriente; U, tratamiento <i>Ulva</i> ; C, tratamiento corte; K control.....	31
Figura 13	Promedio (± 1 EE) del contenido de carbono (%) en la biomasa subterránea de <i>Z. marina</i> por tratamiento, medida en marzo de 2008 al finalizar el experimento (n=4; 4 sitios). N, tratamiento nutriente; U, tratamiento <i>Ulva</i> ; C, tratamiento corte; K control	32
Figura 14	Promedio (± 1 EE) del porcentaje de nitrógeno en las hojas <i>Z. marina</i> por tratamiento en los meses de enero y marzo 2008 (n=4; 4 sitios). N, tratamiento nutriente; U, tratamiento <i>Ulva</i> ; C, tratamiento corte; K control.....	34
Figura 15	Promedio (± 1 EE) del porcentaje de carbono en las hojas <i>Z. marina</i> por tratamiento en los meses de enero y marzo 2008 (n=4; 4 sitios). N, tratamiento nutriente; U, tratamiento <i>Ulva</i> ; C, tratamiento corte; K control.....	35
Figura 16	Promedio (± 1 EE) de la relación C:N en las hojas de <i>Z. marina</i> por tratamiento en los meses de enero y marzo de 2008 (n=4; 4 sitios). N, tratamiento nutriente; U, tratamiento <i>Ulva</i> ; C, tratamiento corte; K control.....	36
Figura 17	Porcentaje de cobertura media (± 1 EE) de <i>Z. marina</i> para los diferentes meses según el tratamiento (n=4; 4 sitios). La línea punteada indica el promedio en condiciones iniciales de noviembre de 2007. N, tratamiento nutriente; U, tratamiento <i>Ulva</i> ; C, tratamiento corte; K, control	38
Figura 18	Densidad media (± 1 EE) de <i>Z. marina</i> para los diferentes meses según el tratamiento (n=4; 4 sitios). La línea punteada indica el promedio en condiciones iniciales de noviembre de 2007. N, tratamiento nutriente; U, tratamiento <i>Ulva</i> ; C, tratamiento corte; K control.....	39

LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura		Página
Figura 19	Promedio del número de hojas por haz (± 1 EE) de <i>Z. marina</i> para los diferentes meses según el tratamiento (n=4; 4 sitios). La línea punteada indica el promedio en condiciones iniciales de noviembre de 2007. N, tratamiento nutriente; U, tratamiento <i>Ulva</i> ; C, tratamiento corte; K control.....	40
Figura 20	Promedio de la longitud de hoja (± 1 EE) de <i>Z. marina</i> para los diferentes meses según el tratamiento (n=4; 4 sitios). La línea punteada indica el promedio en condiciones iniciales de noviembre de 2007. N, tratamiento nutriente; U, tratamiento <i>Ulva</i> ; C, tratamiento corte; K control.....	41
Figura 21	Crecimiento relativo en centímetros (± 1 EE) de los haces de <i>Z. marina</i> en cuadrantes con tratamiento de corte y sin corte.....	42
Figura 22	Biomasa foliar de <i>Z. marina</i> (negro), algas verdes (blanco) y algas café (gris) por tratamiento al finalizar el experimento en marzo 2008 (n=4; 4 sitios). N, tratamiento de nutriente; U, tratamiento <i>Ulva</i> ; C, tratamiento corte; K, control.....	45
Figura 23	Variación del promedio mensual del porcentaje de cobertura de <i>Z. marina</i> , (negro) algas verdes (blanco) y algas café (gris) por tratamiento (n=4; 4 sitios). N, tratamiento de nutriente; U, tratamiento <i>Ulva</i> ; C, tratamiento corte; K, control.....	46
Figura 24	Biomasa de los epibiontes (± 1 EE) para cada tratamiento medida en marzo de 2008 al finalizar el experimento (n=4; 4 sitios). N, tratamiento nutriente; U, tratamiento <i>Ulva</i> ; C, tratamiento corte; K control.....	50
Figura 25	Diferencias mensuales en la cobertura media (± 1 EE) de algas rojas incrustantes entre los tratamientos con corte y sin corte....	50
Figura 26	Variaciones mensuales del promedio de cobertura de fauna sésil (negro), epífitas verdes (blanco) y epífitas rojas incrustantes (gris) (n=4; 4 sitios). N, tratamiento de nutriente; U, <i>Ulva</i> ; C, tratamiento corte; K control.....	52

LISTA DE FIGURAS (continuación)

Figura	Página
Figura 27 Promedio de los valores de Chl <i>a</i> (\pm 1 EE) para los diferentes meses según el tratamiento. La línea punteada indica el promedio en condiciones iniciales de noviembre de 2007 (n=4; 4 sitios). N, tratamiento nutriente; U, tratamiento <i>Ulva</i> ; C, tratamiento corte; K control.....	54
Figura 28 Promedio de los valores de Feopigmentos (\pm 1 EE) para los diferentes meses según el tratamiento. La línea punteada indica el promedio en condiciones iniciales de noviembre de 2007 (n=4; 4 sitios). N, tratamiento nutriente; U, tratamiento <i>Ulva</i> ; C, tratamiento corte; K control.....	55

LISTA DE TABLAS

Tabla		Página
Tabla I	Resultado del ANOVA de tres vías para las variables de biomasa foliar y subterránea (g m^{-2}) de <i>Z. marina</i> en marzo de 2008. N, tratamiento de nutriente; U, tratamiento <i>Ulva</i> ; C, tratamiento corte.....	30
Tabla II	Resultado del ANOVA de tres vías para el contenido en carbono (%) de la biomasa subterránea de <i>Z. marina</i> (marzo 2008). N, tratamiento de nutriente; U, tratamiento <i>Ulva</i> ; C, tratamiento corte	32
Tabla III	Resultado del ANOVA de tres vías del porcentaje de carbono, nitrógeno y la relación C:N de las hojas de <i>Z. marina</i> para enero y marzo de 2008 y el incremento entre ambos meses. N, tratamiento de nutriente; U, tratamiento <i>Ulva</i> ; C, tratamiento corte	33
Tabla IV	Resultado del ANOVA de medidas repetidas para las variables de cobertura (%), densidad, (haces m^{-2}) número de hojas por haz y longitud de hoja (cm). T, tiempo; N, tratamiento de nutriente; U, tratamiento <i>Ulva</i> ; C, tratamiento corte	37
Tabla V	Resultados del ANOVA de medidas repetidas para el crecimiento relativo de los haces de <i>Z. marina</i> (cm). T, tiempo; N, tratamiento de nutriente; U, tratamiento <i>Ulva</i> ; C, tratamiento corte.....	42
Tabla VI	Resultados del ANOVA de tres vías para las variables de biomasa foliar de <i>Z. marina</i> , algas verdes (g m^{-2}) y la relación de las algas con <i>Z. marina</i> . N, tratamiento de nutriente; U, tratamiento <i>Ulva</i> ; C, tratamiento corte	43
Tabla VII	Resultados del ANOVA de medidas repetidas para las variables de cobertura (%) de <i>Z. marina</i> , algas verdes y la relación de las coberturas de ambos. T, tiempo; N, tratamiento de nutriente; U, tratamiento <i>Ulva</i> ; C, tratamiento corte	44
Tabla VIII	Resultados del ANOVA de tres vías para las variables de biomasa foliar de <i>Z. marina</i> y algas café (g m^{-2}) y la relación de ambas. N, tratamiento de nutriente; U, tratamiento <i>Ulva</i> ; C, tratamiento corte	47

LISTA DE TABLAS (continuación)

Tabla		Página
Tabla IX	Resultados del ANOVA de medidas repetidas para las variables de cobertura (%) de <i>Z. marina</i> , algas café y la relación de las coberturas de ambos. T, tiempo; N, tratamiento de nutriente; U, tratamiento <i>Ulva</i> ; C, tratamiento corte	48
Tabla X	Resultados del ANOVA de tres vías de la biomasa (gm ⁻²) de <i>Z. marina</i> , epibiontes y su relación. N, tratamiento de nutriente; U, tratamiento <i>Ulva</i> ; C, tratamiento corte	49
Tabla XI	Resultados del ANOVA de medidas repetidas para las variables de cobertura de los diferentes grupos de epibiontes considerados. T, tiempo; N, tratamiento de nutriente; U, tratamiento <i>Ulva</i> ; C, tratamiento corte. + Sin homogeneidad de varianzas.....	51
Tabla XII	Resultados de ANOVA de medidas repetidas para el contenido de Chla y feopigmentos (mg m ⁻²) en el sedimento, así como de la relación de ambos. T, tiempo; N, tratamiento de nutriente; U, tratamiento <i>Ulva</i> ; C, tratamiento corte. + Sin homogeneidad de varianzas.....	53
Tabla XIII	Resultados del análisis de regresión múltiple con la biomasa foliar y subterránea, densidad, longitud de hoja y número de hojas como variables dependientes.....	57
Tabla XIV	Resumen de los efectos producidos por los tratamiento del experimento. nC; cuadrantes con hojas no cortadas. C cuadrantes con hojas cortadas. n.s no significativo * Significativo con $\alpha < 0.05$ ** con $\alpha < 0.01$ ***con $\alpha < 0.001$. Cuando varios análisis evaluaban la misma variable respuesta, se reporta el resultado de menor significancia.....	60

I. Introducción

Los pastos marinos representan un grupo polifilético de fanerógamas que se ha adaptado a la vida en ambientes marinos, mostrando algunas características fisiológicas, morfológicas y ecológicas únicas en el mundo vegetal (den Hartog y Kuo 2006). La extensión a nivel global de los ecosistemas de los pastos marinos se ha ido reduciendo progresivamente debido a factores de estrés, locales, regionales y globales que, de forma independiente, pueden resultar en pérdidas de pastos marinos a gran escala. (Orth et al., 2006). Se consideran como los factores más influyentes, la eutrofización, la sobrepesca y las intervenciones antrópicas en bahías y zonas costeras (Orth et al., 2006). La eutrofización es un proceso que afecta principalmente a zonas costeras con baja hidrodinámica (Burkholder, 2007). El incremento en la concentración de nutrientes favorece la proliferación de especies oportunistas, como macroalgas verdes, que compiten con los pastos marinos pudiendo llegar a desplazarlos. Además no sólo afecta a las comunidades vegetales que allí crecen, sino también a la fauna asociada a ella (Duarte, 2002; Hauxwell et al., 2003; Burkholder, 2007).

La sobreexplotación de los recursos marinos lleva influyendo desde tiempos ancestrales en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas marinos (Jackson 2001, Worm et al., 2006). En el caso de los pastos marinos, la pesca y caza de especies herbívoras ha llegado a producir en muchas regiones del mundo una extinción funcional de estas especies. Es decir, aunque no se han extinguido completamente, su número es tan bajo que ya no desempeñan un papel importante en el funcionamiento del ecosistema (Jackson, 2001; Heck y Valentine, 2006). Los herbívoros pueden influir en el ecosistema como un proceso *bottom-up*, acortando la vía detrítica del ciclo de nutrientes (Thayer et al., 1984), y como un proceso *top-down*, produciendo importantes cambios en la estructura de la comunidad (Heck y Valentine, 2006). La interacción entre la actividad de los herbívoros y los efectos

derivados de la eutrofización, como el afloramiento de macroalgas verdes, apenas ha sido investigado a pesar de los efectos sinérgicos que podrían producirse (Maciá, 2000).

I.1 CAPTACIÓN DE NUTRIENTES Y COMPETENCIA ENTRE PRODUCTORES PRIMARIOS

La capacidad de los pastos marinos de extraer nutrientes de los sedimentos a través de las raíces les permite mantener elevadas tasas de producción incluso en zonas oligotróficas, pudiendo considerarse la limitación por nutrientes como un factor secundario para su crecimiento (Touchete y Burkholder, 2000). Sin embargo, los sedimentos suelen presentar condiciones anóxicas y una gran concentración de compuestos tóxicos como sulfuro y amonio que, en caso de penetrar en la planta en cantidades elevadas, pueden provocar su muerte y la desaparición de la pradera (Touchete y Burkholder, 2000). Para superar estas condiciones, parte del oxígeno producido durante la fotosíntesis es traslocado hasta las raíces, en donde se libera y oxida los compuestos reducidos, eliminando o minimizando los problemas de toxicidad (Touchete y Burkholder, 2000). Este gasto metabólico realizado para superar las condiciones encontradas en los sedimentos es el motivo por el que los pastos marinos necesitan mayores cantidades de luz que otros productores primarios (por encima del 11% de la luz superficial, Duarte, 1991) y por el que no suelen crecer en sedimentos con más del 6% de materia orgánica en peso seco (Koch, 2001).

En términos generales, se considera que la concentración de nutrientes en sedimentos marinos costeros es entre 10 y 100 veces mayor que en la columna de agua (Sand-Jensen y Borum, 1991). En el caso del nitrógeno, el amonio es el compuesto nitrogenado dominante en sedimentos, mientras que en la columna de agua el amonio y el nitrato pueden presentar concentraciones similares en zonas estuarinas (Lee et al., 2007). Posiblemente, la capacidad de captar N a través de sus hojas a concentraciones extremadamente bajas (Lee y Dunton, 1999) y los problemas de difusión en las raíces (Touchete y Burkholder, 2000), sean los factores más influyentes en la preferencia de la planta por captar nutrientes a través de las hojas (Stapel et al., 1996; Lee y Dunton, 1999). Algunos autores hipotetizan que la cantidad de nitrógeno captado por las raíces o las hojas debe ser similar (Romero et al., 2006), mientras que otros autores han reportado que las hojas pueden captar hasta el 90 % del total

del N absorbido cuando hay concentraciones de nutrientes en agua muy elevadas (Touchete y Burkholder, 2000).

La mayor o menor captación de nutrientes por los pastos marinos va a depender, entre otros factores, de la presencia de otros productores primarios y de la luz incidente. Muchas de las algas presentes en comunidades de pastos marinos tienen mayor velocidad de absorción de nutrientes y menores requerimientos lumínicos que los pastos marinos (Duarte, 1995). Por ello, aunque la capacidad de captar nutrientes del sedimento otorgan a los pastos marinos una ventaja competitiva en aguas con baja concentración de nutrientes, en concentraciones elevadas de nutrientes las algas pueden proliferar más rápido y llegar a sombrear a los pastos marinos, deteriorando su condición fisiológica e incluso llegando a desplazarlos (Touchete y Burkholder, 2000; Burkholder, 2007). Sin embargo, la presencia de las algas no debe considerarse siempre perjudicial para los pastos marinos, ya que, cuando una gran cantidad de biomasa algal se decompone puede aportar nutrientes al sedimento, lo que favorece una rápida recuperación de la pradera de pastos marinos previamente desplazada (Zimmerman y Montgomery, 1984).

La eutrofización en zonas costeras es considerada el principal motivo de la pérdida de praderas de pastos marinos (Duarte, 2002; Duffy, 2006; Orth et al., 2006). Aunque algunos autores proponen otras definiciones de la palabra eutrofización debido a su mal uso (ver Nixon, 1995 y Kaldy, 2009), tradicionalmente se ha considerado como el incremento en la concentración de nutrientes en una masa de agua. La eutrofización puede ser, por lo tanto, de origen natural u originado por actividades humanas (Jorgensen y Richardson, 1996), si bien cuando se habla de eutrofización de pastos marinos, los autores suelen referirse únicamente a la originada por el hombre (Duarte, 2002; Duffy, 2006; Orth et al., 2006). Sin embargo, los enriquecimientos naturales ocurren habitualmente en todos los sistemas acuáticos, mediante aportes desde la atmósfera, surgencias o incluso por aportes biológicos y pueden conducir a cambios en la diversidad y estructura de los ecosistemas acuáticos (i.e. Wotton, 1991). Por ejemplo, en los humedales de Río Grande (Nuevo México, EUA), se ha calculado que los aportes de poblaciones de aves migratorias pueden suponer hasta el 40% de la cantidad de N y un 75% del total de fósforo del sistema, provocando cambios en la diversidad y abundancia de productores primarios y consumidores (Kitchell et al., 1999).

En pastos marinos, Fourqurean et al. (1995) comprobaron que el enriquecimiento con guano en una pradera de *Thalassia testudinum*, provocaba cambios a largo plazo en la dominancia de especies, pasando de *T. testudinum* a *Halodule wrightii* en un periodo de ocho años. Además, la persistencia de las praderas de *H. wrightii*, se prolongó al menos durante los ocho años posteriores al cese del enriquecimiento.

En casos en los que el aporte de nutrientes es elevado y persistente, se ha observado que se puede producir el deterioro irreversible de una pradera (Valiela et al., 1997; Kaldy, 2009 y referencias en su interior). Este deterioro puede ser consecuencia de los nutrientes de forma directa o, indirectamente, por la proliferación de otros productores primarios (Burkholder, 2007). Algunos autores sugieren tres mecanismos por los que se produce el deterioro de los pastos marinos a partir del incremento en la concentración de nutrientes (Hauxwell y Valiela, 2004; Burkholder, 2007): (i) La falta de un mecanismo de retroalimentación que inhiba la captación de nitrato (Burkholder et al., 2007), lo que conlleva a una limitación interna de carbono (Burkholder et al., 1992) y a una mayor sensibilidad a patógenos (Short y Burdick, 1996); (ii) La limitación por luz como consecuencia de la proliferación de organismos autótrofos de crecimiento rápido, tales como fitoplancton, macroalgas y algas epífitas (Fig.1; Burkholder, 2007) y (iii) Las alteraciones biogeoquímicas del hábitat, ya que la presencia de una alta biomasa de macroalgas reduce el intercambio gaseoso entre la columna de agua y el sedimento. Esto puede ser importante en la producción de nuevos brotes, ya que estos pueden encontrarse inmersos en concentraciones tóxicas de amonio o sulfuro (Hauxwell et al., 2001). Además, las elevadas tasas de respiración que suelen asociarse a una alta biomasa pueden exponer a una pradera a condiciones de hipoxia o anoxia (Burkholder et al., 2007). Estas condiciones impiden el funcionamiento metabólico adecuado de los pastos marinos y producen la disminución en la abundancia de mesoherbívoros (Heck y Valentine, 2006). De hecho, estos autores consideran la ausencia de mesoherbívoros como uno de los factores más importantes en la proliferación de los florecimientos algales, aunque de momento no se ha determinado con exactitud las causas de su ausencia (Heck y Valentine, 2006).

En cualquier caso, hay que tener en cuenta que toda la teoría sobre la eutrofización de pastos marinos ha sido desarrollada en regiones donde los sistemas presentan largos

tiempos de residencia del agua y/o donde se aporta una gran cantidad de nutrientes de origen terrestre (Kaldy, 2009 y referencias en su interior). Esto podría no ser aplicable en el Pacífico Norteamericano, donde los tiempos de residencia del agua son cortos debido al elevado rango de marea y los aportes de nutrientes de origen marino son la principal fuente de nutrientes debido a los eventos de surgencia (Kaldy, 2009).

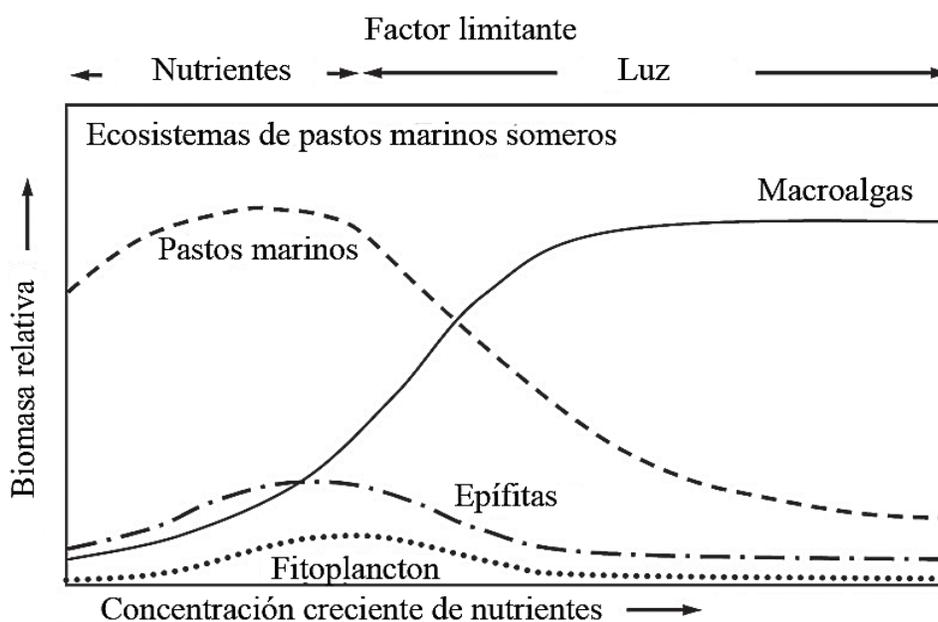


Figura 1: Relación conceptual de la biomasa relativa de productores primarios y la cantidad de nutrientes en costas someras (adaptado de Burkholder et al., 2007).

I.2 IMPORTANCIA DE LOS MACRO-HERBÍVOROS EN LA ESTRUCTURA Y FUNCIONAMIENTO DE LOS ECOSISTEMAS DE PASTOS MARINOS.

Aunque los principales problemas de eutrofización se han asociado a los vertidos de origen antrópico, Valentine y Duffy (2006) proponen que el incremento de la cantidad de detritus debido a la pérdida de herbívoros grandes como tortugas y sirénidos puede haber aumentado artificialmente la cantidad de nutrientes en los ecosistemas de pastos marinos.

También sugieren que los herbívoros grandes probablemente no se alimentaban exclusivamente de hojas de pastos, sino que podrían ser también consumidores de macroalgas, controlando su abundancia. Esta disminución histórica de las poblaciones de grandes herbívoros era el principal argumento para considerar que los pastos marinos se incorporaban en la red trófica casi exclusivamente por la vía detritica (Valentine y Heck, 1999). Sin embargo, en las regiones en las que las poblaciones de especies herbívoras, como tortugas y sirénidos, han sido más intensamente explotadas, se ha observado la presencia de otros herbívoros, como erizos y peces, capaces de remover grandes biomásas de pastos (Valentine y Duffy, 2006). De hecho, en los últimos años, se han documentado numerosos casos en el que herbívoros como sirénidos, tortugas, gansos, peces y erizos conservan su importancia en el funcionamiento del ecosistema (Valentine y Duffy, 2006).

Las praderas de pastos marinos suelen presentar una elevada diversidad taxonómica de herbívoros, desde invertebrados que se alimentan principalmente de epífitas y que benefician a los pastos evitando el desarrollo de capas gruesas sobre las hojas (Hughes et al., 2004; Heck y Valentine, 2006), hasta los grandes vertebrados. El efecto de los macroherbívoros (vertebrados y erizos) sobre un ecosistema de pastos marinos no depende sólo de la especie de pasto y de la especie de herbívoro (Valentine y Heck, 1999). Incluso considerando las mismas especies de pasto y herbívoro, la respuesta a la herbivoría puede variar según la región geográfica (Cebrián et al., 1998), la diversidad genética de la pradera (Hughes y Stackwovich, 2004) y la intensidad de la herbivoría (Cebrián et al., 1998; Ferson, 2007).

En general, la herbivoría puede actuar tanto como un proceso *bottom-up*, afectando al ciclo de nutrientes (Fig. 2; Thayer et al., 1982, 1984), como un proceso *top-down*, produciendo cambios en la estructura de la comunidad (Heck y Valentine, 2006). En este último caso, la herbivoría se considera una forma de disturbio que aumenta la heterogeneidad espacial en la estructura de la pradera, en un continuo que va desde zonas con herbivoría intensa (pudiendo eliminar completamente la biomasa foliar) hasta zonas sin pastorear. El efecto *top-down* no sólo afecta a la abundancia y distribución de todos los productores primarios y consumidores, sino que influye también sobre las condiciones abióticas de la pradera. Por ejemplo, la resuspensión de sedimentos debido al incremento de

la hidrodinámica dentro de la pradera puede resultar en cambios en la disponibilidad de luz y en las condiciones biogeoquímicas del sistema (Valentine y Duffy, 2006).

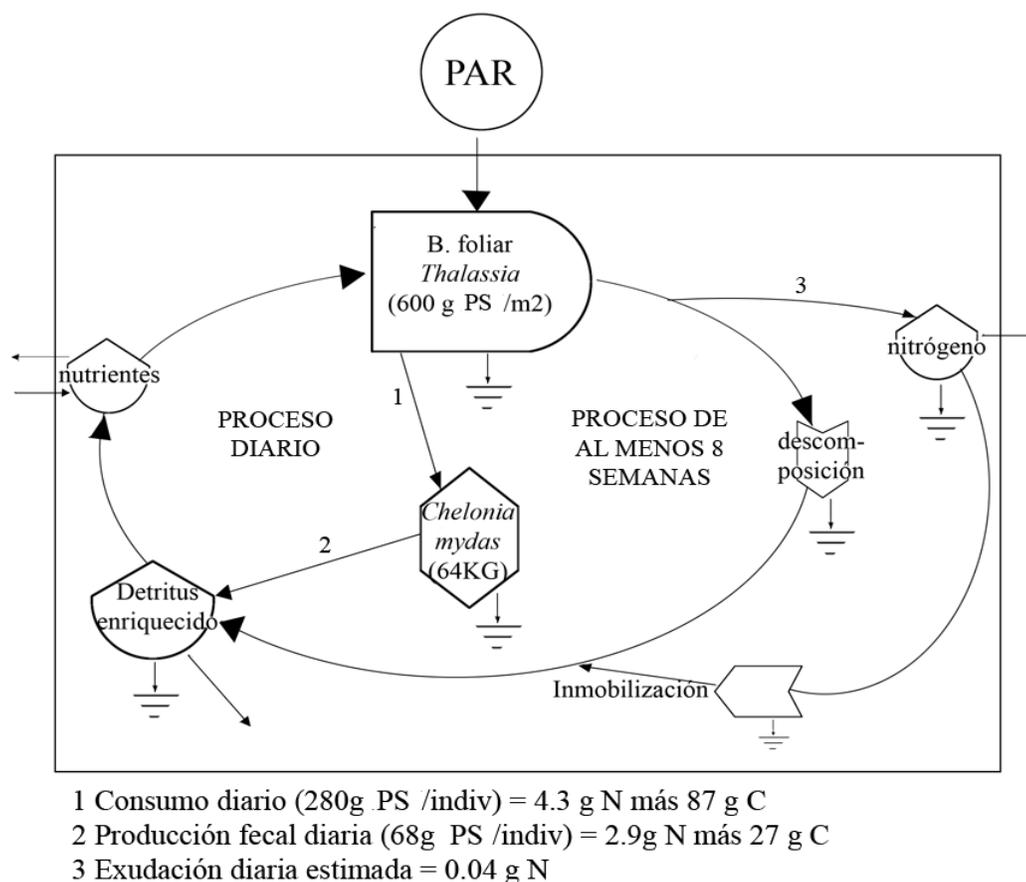


Figura 2 Modelo conceptual del ciclo de degradación de las hojas de *Thalassia testudinum* con y sin la intervención de la tortuga verde (*Chelonia mydas*) (adaptado de Thayer et al., 1982).

En general la remoción de hojas por grandes herbívoros produce una disminución de la biomasa foliar y subterránea, aunque los pastos suelen recuperarse en un tiempo relativamente corto (Valentine y Heck, 1999; Valentin y Duffy, 2006). En el caso de la biomasa subterránea, su disminución puede ser debida tanto por el pastoreo sobre los rizomas como por la movilización de las reservas acumuladas en los rizomas para la

recuperación del tejido fotosintético (Valentine y Heck, 1999). Parece que la biomasa del tejido subterráneo y las reservas que éste acumula son determinantes en la resistencia de los pastos a la herbivoría (Valentine y Heck, 1999; Macia, 2000). También se ha dado el caso en que una pradera que nunca había sido pastoreada desapareciera con un único evento de herbivoría (Rivers y Short, 2007). Esto resalta la importancia de las características propias de la pradera en la resistencia y resiliencia de los pastos ante este tipo de eventos (Hughes y Stachowicz 2004).

En ocasiones se ha observado un incremento en el crecimiento de los haces pastoreados en comparación con los que no han sido pastoreados (Valentine et al., 1997, 2000; Moran y Bjorndal, 2005; Heck y Valentine, 2006). Estos nuevos brotes suelen presentar, además, mayor contenido en nitrógeno. Se cree que este mayor contenido en nitrógeno de las hojas más jóvenes es la causa por la que tanto dugongos como tortugas y brantas prefieran pastorear sobre ellos (Heck et al., 2006, Heck y Valentine, 2006; Ferson, 2007), aunque la selección de los haces por estas especies no es del todo comprendida (Heck y Valentine, 2006; Iongh et al., 2007). En el caso de las aves, éstas se alimentan generalmente de hojas, preferentemente hojas jóvenes, pero también pueden alimentarse de las raíces (Mather et al., 1998). Al parecer, la energía que proporcionan las hojas es mayor, mientras que la de las raíces es menor, pero es aprovechada más eficientemente (Mather et al., 1998).

Sólo unos pocos estudios de herbivoría han considerado el efecto *bottom-up* que estos organismos podrían tener sobre el sistema mediante la alteración de la concentración natural de nutrientes. Los resultados de estos estudios han sido dispares. Mientras que Armitage y Fourqurean (2006) reportaban un mayor efecto de la remoción de hojas, Ibarra-Obando et al. (2004b) apenas encontraron efectos de la remoción foliar pero sí encontraron un efecto del enriquecimiento sobre *T. testudinum* y sus epibiontes, aunque los resultados no fueron consistentes en los diferentes meses. Por otra parte, McGlathery (1995) encontró que las hojas enriquecidas presentaban menor biomasa debido a un mayor pastoreo, mientras que Ferson (2007) reportó mayor crecimiento de la planta cuando se combinaban los dos factores, el enriquecimiento y la remoción de hojas.

I.3 LA RELACIÓN BRANTAS-PASTOS EN EL PACÍFICO NORTEAMERICANO

Posiblemente, de las aves que se alimentan de pastos marinos, la especie con una mayor especificidad de dieta sea *Branta bernicla* por *Zostera spp.* Esta relación ha sido descrita en un amplio rango geográfico (Valentine y Heck, 1999) y varias subespecies hacen uso de las praderas de *Zostera*. La ocurrencia del *wasting disease* en la década de 1930 demostró una clara relación entre la abundancia y distribución de brantas y pastos marinos. La súbita disminución del tamaño poblacional de las brantas documentada por cazadores se relacionó con una disminución sustancial en la presencia de las praderas de *Z. marina* (Rasmussen, 1977). Esta disminución de las praderas produjo un cambio de dieta en las subespecies de brantas más afectadas (*B .b. bernicla* y *B .b. hrota*; Ganter, 2000). En el Pacífico Norteamericano, donde la incidencia del *wasting disease* fue mínimo, no se reportó para la Branta negra (*B. bernicla nigricans*) un cambio de dieta similar al de las otras brantas (Ganter, 2000; Ward et al., 2005).

Las brantas negras, después de su periodo de anidación y crianza durante el verano en el Ártico, vuelan a la Laguna Izembek, Alaska, donde se alimentan aproximadamente durante siete semanas en la pradera de *Z. marina* más extensa del mundo (Pacific Flyway Council, 2002). Una vez llegado el otoño, migran a las zonas de hibernada en lagunas costeras desde el sur de Canadá, hasta México. El grueso de la población hiberna entre ambas Californias, Alta y Baja. Su periodo de estancia en las lagunas de hibernada suele depender de la cantidad de alimento ingerido y, en caso de baja abundancia de alimento, su estancia puede prolongarse hasta obtener la energía mínima necesaria para su larga migración, lo cual tiene un costo en su éxito reproductivo (Ward et al., 2005). Una vez pasado el invierno, regresan a la Laguna Izembek donde se alimentan antes de migrar a los sitios de anidación (Pacific Flyway Council, 2002). El extenso rango geográfico de su migración permite que las lagunas costeras puedan ser usadas tanto como sitio de llegada como sitio de parada durante la migración.

Moore et al. (2004) evaluaron la importancia de diferentes características de lagunas costeras para su uso como sitio de hibernada o de parada y encontraron que la extensión de las praderas y la lejanía de otras lagunas costeras eran los principales factores relacionados con la cantidad de aves que hacían uso de ellas. De todas ellas, sobresalían por su

importancia las Bahías de San Quintín, en Baja California, México, y Humboldt Bay, en California, Estados Unidos, ya que su aislada situación geográfica las convertía en paradas obligatorias, tanto en la migración de otoño hacia el sur como durante la primavera hacia el norte (Moore et al., 2004).

Aunque el *wasting disease* apenas afectó a la población de brantas del Pacífico, en esta región se han observado otras fluctuaciones poblacionales relacionadas con la presencia y extensión de los pastos marinos. El incremento de la temperatura superficial del agua y del nivel del mar en las lagunas de Baja California Sur produjo una disminución de los pastos accesibles a las brantas, lo cual ha producido un aumento poblacional de las brantas en las lagunas de Baja California Norte (Ward et al., 2005). En una escala más pequeña, se han observado tendencias similares en las poblaciones de brantas y pastos en estuarios, con una disminución de ambas especies en dos lagunas del estado de Washington (Wilson y Atkinson, 1995) y con aumentos de ambas especies en Morro Bay en California (Roser, 2001).

En algunas zonas de la Bahía de San Quintín se ha producido una sustitución de las praderas de pastos marinos por praderas de macroalgas verdes. Ante este nuevo escenario, el mantenimiento de la población de brantas durante el invierno con una menor extensión de praderas de pastos en una bahía clave en su migración (Moore et al., 2004) podría afectar su éxito reproductor. En la competencia de las macroalgas con los pastos por nutrientes, luz y espacio, parece plausible pensar que un incremento de la herbivoría o en la adición de nutrientes por las heces de las aves pudieran favorecer a las macroalgas. Es decir, se podría estar produciendo un efecto sinérgico que tendría como consecuencia la aceleración de la pérdida de extensión de las praderas de pastos marinos de la bahía de forma similar a la descrita por Maciá (2000). Para entender como podrían interaccionar estos factores, se diseñó un experimento manipulativo que simulaba un escenario de competencia entre macroalgas verdes y pastos marinos. En este escenario, la herbivoría de las aves fue simulada mediante el corte de las hojas y el enriquecimiento por guano mediante la adición de un fertilizante agrícola.

II. Objetivo e hipótesis

II.1 OBJETIVO E HIPÓTESIS GENERAL

El objetivo general es entender el papel de la interacción planta-herbívoro, *Zostera marina-Branta bernicla*, en la comunidad de productores primarios de las praderas de pastos marinos de la Bahía de San Quintín en un escenario de florecimientos algales abundantes y persistentes.

La hipótesis es que se producirá un efecto sinérgico de la herbivoría y la adición de guano con los florecimientos algales que tendrá como resultado una degradación acelerada de los pastos de *Z. marina*. Los mecanismos consistentes con esta hipótesis son los siguientes:

- Mecanismo 1: Si hay una dominancia de los procesos *bottom-up* en los efectos de la herbivoría de las brantas, la adición de nutrientes por parte de las aves podría desbalancear la concentración de carbono en los pastos y favorecer a organismos autótrofos de rápida asimilación de nutrientes, aumentando los florecimientos algales y pasando rápidamente de praderas de fanerógamas marinas a praderas de macroalgas.
- Mecanismo 2: Si por el contrario, los procesos *top-down* son los dominantes, un aumento en la intensidad de la herbivoría produciría que las hojas cortas o brotes jóvenes se encontrasen inmersos en condiciones de hipoxia o con concentraciones tóxicas de amonio y sulfuros, lo cual no permitiría su recuperación. Nuevamente, los pastos serían desplazados por macroalgas verdes más rápidamente que considerando sólo la competencia entre macroalgas y pastos.
- Mecanismo 3: Tanto los procesos *top-down*, como *bottom-up* son importantes y ambos interactúan con los florecimientos de macroalgas, produciéndose un súbito cambio de praderas de pastos marinos a praderas de macroalgas.

II.2 OBJETIVOS E HIPÓTESIS ESPECÍFICOS

Objetivo 1: Evaluar el efecto de la simulación de la herbivoría por brantas a través de la remoción controlada de hojas en las praderas de *Z. marina*.

La respuesta esperada es que la remoción foliar producirá una disminución de la biomasa total de los pastos. Además, la presencia de epífitas disminuirá, tanto en la biomasa total como en su cobertura debido a su disposición preferentemente apical. La abundancia de macro y microalgas bentónicas aumentaría debido a la disminución de la competencia por luz y nutrientes.

Objetivo 2: Evaluar el efecto de la simulación del enriquecimiento por guano mediante la adición de fertilizante agrícola en las praderas de *Z. marina*.

Las hipótesis que se contraponen a la ausencia de efectos serían el aumento de la presencia de macroalgas y la disminución de la biomasa foliar de pastos. Además, la cobertura de epífitas en las hojas de *Z. marina* aumentará, pero la biomasa total será menor por la disminución de los pastos.

Objetivo 3: Evaluar el efecto de la simulación de un afloramiento algal en las praderas de *Z. marina*.

La hipótesis considerada es que la adición de talos de *Ulva* producirá una disminución en la biomasa y cobertura del resto de los productores primarios.

Objetivo 4: Evaluar el efecto simultáneo de la herbivoría (remoción de hojas) y el enriquecimiento por guano (adición de fertilizante agrícola) en las praderas de *Z. marina*.

Entre las hipótesis consideradas están el incremento en la tasa de crecimiento de los pastos marinos y la disminución de la cobertura y biomasa de epífitas. Además, las macro y microalgas aumentarán su cobertura y biomasa de forma inicial, pero debido al rápido crecimiento de los pastos, al final del experimento no presentarán diferencias significativas respecto del control.

Objetivo 5: Evaluar el efecto simultáneo de herbivoría (remoción de hojas) y los florecimientos algales en las praderas de *Z. marina*.

La hipótesis que se contrapone a la ausencia de efectos es el aumento en la presencia natural de macroalgas verdes y la disminución de los demás productores primarios, pastos marinos, otras macroalgas, epífitas y microalgas bentónicas.

Objetivo 6: evaluar el efecto simultáneo de la adición de guano y los florecimientos algales en las praderas de *Z. marina*.

La respuesta esperada es que se producirá una disminución de la biomasa de los pastos marinos, sus epífitas asociadas, algas pardas y microalgas. Las macroalgas verdes aumentarán significativamente su biomasa.

Objetivo 7: Evaluar el efecto simultáneo de los tres tratamientos considerados en las praderas de *Z. marina*.

La hipótesis esperada es que se producirá una disminución de la biomasa de los pastos marinos, sus epífitas asociadas, algas pardas y microalgas. Las macroalgas verdes aumentarán significativamente su biomasa llegando a desplazar a los pastos.

Objetivo 8: Analizar la importancia de la luz, temperatura y sitio de muestreo en las características propias de cada pradera y discutir la importancia de éstas en la respuesta a la herbivoría, al enriquecimiento por guano y a los florecimientos macroalgales.

La hipótesis que se contrapone a la ausencia de efectos es que las características morfológicas, biomasa y contenido de C y N de *Z. marina* están relacionadas con el sitio de muestreo y diferencias en la irradiancia y temperatura. Esto tendrá implicaciones en el efecto de la herbivoría, del enriquecimiento por guano y de los florecimientos macroalgales sobre la comunidad de *Z. marina*.

III. Sitio de estudio

La Bahía de San Quintín se encuentra en la costa Pacífico de la península de Baja California (Fig. 3) y tiene una extensión total aproximada de 42 Km². La bahía tiene forma de “Y”, conociéndose el brazo oeste como Bahía Falsa y el brazo este como Bahía San Quintín. En la base de la “Y” se encuentra la boca de la Bahía de San Quintín con conexión permanente al mar. La bahía está protegida por dos barras arenosas al oeste y al sur. La bahía se caracteriza por sus extensas planicies someras y canales estrechos de hasta 12 m de profundidad, presentando en conjunto una profundidad media de 2 m (Álvarez-Borrego, 2004). Las mareas son semidiurnas con una amplitud media de 1.6 m, lo cual proporciona un intenso intercambio de agua con el medio oceánico así como una distribución vertical homogénea (Lara-Lara et al., 1980). El fondo está compuesto por arenas y limos, y su contenido de carbono y nitrógeno orgánico es inversamente proporcional al tamaño del sedimento, encontrándose los mayores grosores en la zona de los canales y los más finos en las cabezas de ambos brazos (Camacho-Ibar et al., 2003). La precipitación media anual de la región es de 150 mm, por lo que no suele haber aportes de agua dulce a la bahía, excepto en los inviernos más lluviosos. Éstos inviernos más lluviosos están generalmente asociados a eventos de “El Niño”, cuando el canal San Simón llega a descargar agua desde las tierras agrícolas cercanas a la bahía (Aguirre-Muñoz et al., 2001). Además, debido a la extracción de agua de los acuíferos para uso agrícola tampoco hay aportes de agua subterráneos a la bahía, existiendo evidencias de intrusión salina en dichos acuíferos (Aguirre-Muñoz et al., 2001). Debido a estas condiciones, la salinidad aumenta desde la boca al interior de la bahía debido a la elevada tasa de evaporación. La temperatura presenta el mismo gradiente que la salinidad en verano, pero en invierno la temperatura aumenta desde el interior de la bahía hacia la boca (Camacho-Ibar et al. 2003).

La biogeoquímica de la bahía está gobernada principalmente por la dinámica de los procesos en la zona oceánica adyacente, que es fuertemente afectada por surgencias

costeras del Sistema de la Corriente de California (Álvarez-Borrego, 2004). Estas surgencias, más intensas durante primavera y verano, constituyen la fuente más importante de nutrientes para la bahía, ya que transportan hacia la boca de la bahía agua rica en nitratos. Las corrientes de marea transportan los nutrientes hacia el interior de la bahía a través de los canales, promoviendo una elevada producción y biomasa de fitoplancton (Álvarez-Borrego, 2004). La producción y abundancia de fitoplancton disminuye desde la boca hacia las partes internas de la laguna, pudiendo haber en el interior hasta cinco veces menos abundancia que en la boca (≈ 5 y ≈ 1 mg m⁻³ respectivamente; Millán-Núñez et al., 1982).

En la Bahía de San Quintín, los procesos bentónicos dominan el metabolismo a nivel de ecosistema, siendo responsables de aproximadamente el 70% de la producción primaria y la respiración. Las praderas de pastos marinos son responsables de un 80% del metabolismo bentónico (Ibarra-Obando et al., 2004). Las praderas de *Zostera marina* constituyen igualmente el hábitat bentónico más abundante cubriendo, en el año 2000, el 46% del sustrato de la laguna (Ward et al., 2003). El pasto marino en Bahía de San Quintín presenta mayor productividad en las cabeceras que en la boca (Camacho-Ibar et al., 2003). Las praderas de *Z. marina* proporcionan alimento para más del 50% (> 60 mil ind.) del total de la población invernante de la branta negra, *Branta bernicla nigricans*, en el corredor aéreo del Pacífico (Pacific Flyway Council, 2002), que se alimentan únicamente en las praderas expuestas durante mareas bajas (Page et al., 1997).

La extensión de las praderas de pastos marinos se redujo un 13 % entre 1987 y 2000 debido a eventos de sedimentación (Ward et al., 2003). La elevada concentración de nutrientes durante periodos de surgencia ha facilitado la presencia de algas verdes oportunistas como *Ulva spp*, principalmente en Bahía Falsa y zonas cercanas a la boca (Zertuche et al., 2009). La presencia de estas algas parece haber ido incrementándose desde los primeros reportes de Dawson (1962) y Kramer (1976), quienes las consideraban con una abundancia baja. Ibarra-Obando y Aguilar-Rosas (1985) reportan a *Ulva spp* como el alga flotante más abundante asociada a *Z. marina* y Ward et al. (2003) identificaron una relación inversa entre la abundancia de estas algas y la cobertura de *Z. marina*. Actualmente, en zonas cercanas a la boca, estas algas pueden superar la biomasa foliar de la

fanerógama (Zertuche et al., 2009). Zertuche et al. (2009) consideran los cultivos de ostión (*Crassostrea gigas*) como la causa principal del aumento de algas verdes oportunistas en Bahía Falsa, si bien otros autores no encontraron una relación entre el aumento en la extensión de los cultivos y el aumento de macroalgas verdes (Ward et al., 2003).

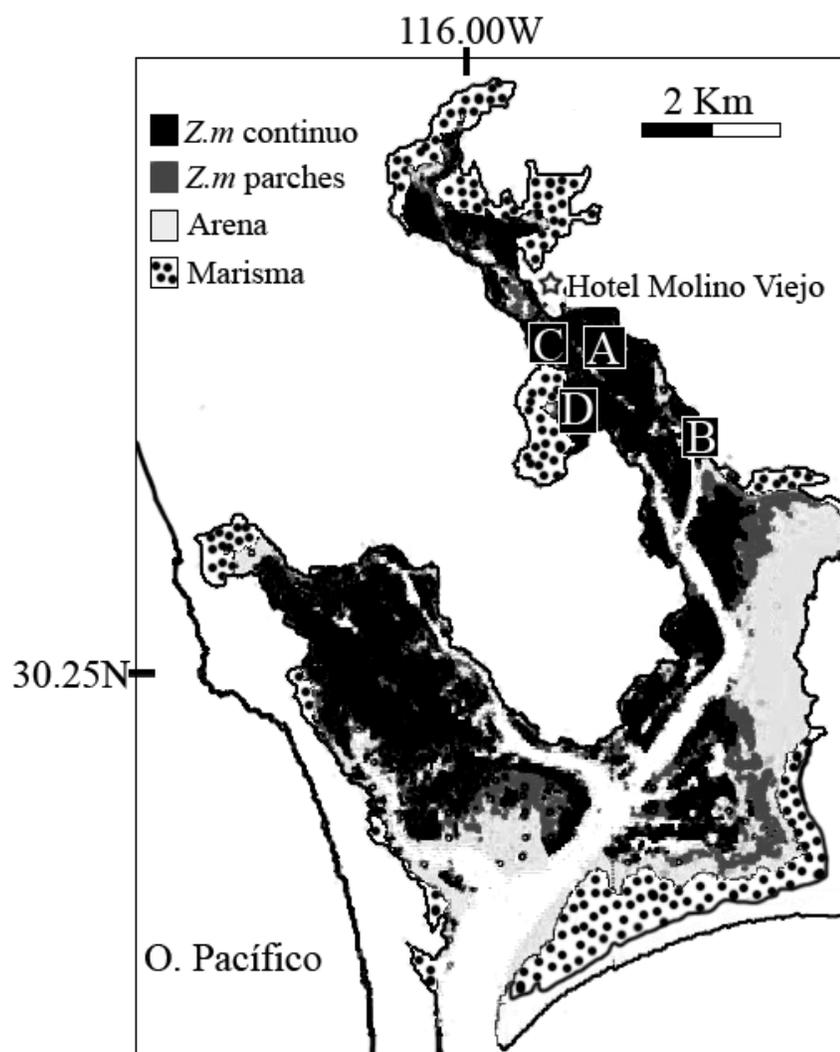


Figura 3: Mapa de vegetación de la Bahía de San Quintín en el año 2000 (adaptado de Ward et al., 2003). Las letras indican los sitios donde se realizó el experimento.

IV. Material y métodos

IV.1 DISEÑO DEL EXPERIMENTO

Los tratamientos experimentales buscaban simular la herbivoría intensiva de las aves en una situación de competencia entre pastos y algas. El experimento se desarrolló desde noviembre de 2007 a marzo de 2008 en el brazo San Quintín. Se seleccionaron aleatoriamente 4 praderas intermareales con una cobertura de pastos continua (no parcheada) y similar elevación de marea (Fig. 3). Para ello se usó el mapa de vegetación realizado por Ward et al. (2003), un mapa batimétrico cedido por el Dr. Víctor Camacho-Ibar (IIO, UABC) y un geoposicionador.

El diseño experimental fue el de bloques al azar (Fig. 4), aplicando tres tratamientos: corte de las hojas (C), adición de nutrientes (N) y adición de *Ulva expansa* (U). Cada tratamiento se aplicó en dos niveles, manipulado y no manipulado, en un diseño factorial para un total de 8 cuadrantes experimentales y un testigo para evaluar el posible efecto de los dispositivos instalados, es decir, tubos de PVC y bolsas de nylon. Los tratamientos y sus posibles combinaciones fueron:

1. Corte (1), Nutrientes (1), *Ulva* (1)
2. Corte (1), Nutrientes (1), *Ulva* (0)
3. Corte (1), Nutrientes (0), *Ulva* (1)
4. Corte (1), Nutrientes (0), *Ulva* (0)
5. Corte (0), Nutrientes (1), *Ulva* (1)
6. Corte (0), Nutrientes (1), *Ulva* (0)
7. Corte (0), Nutrientes (0), *Ulva* (1)
8. Corte (0), Nutrientes (0), *Ulva* (0)
9. Control de dispositivos

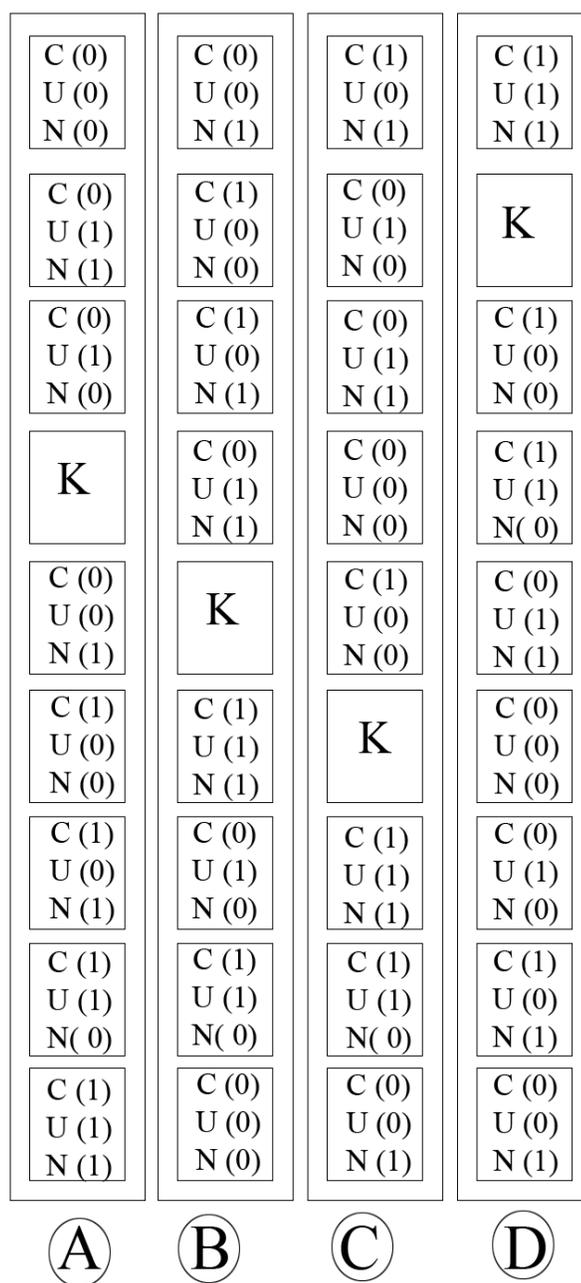


Figura 4 Diseño de bloques al azar para cada uno de los sitios, A, B, C, D dentro de los círculos. N, nutriente; C, corte; U, *Ulva*; K, control PVC. (0) ausencia de tratamiento, (1) presencia de tratamiento.

Los cuadrantes experimentales eran de 2 m^2 y los datos se tomaban del metro cuadrado interior con la intención de eliminar el efecto borde (Fig 5). La distancia entre cuadrantes experimentales dentro de cada sitio era de 5 metros. Dentro de cada sitio o pradera los tratamientos fueron asignados aleatoriamente. Como había 4 praderas diferentes, cada tratamiento tenía entonces 4 muestras, para un total de 36 cuadrantes (Fig. 4).

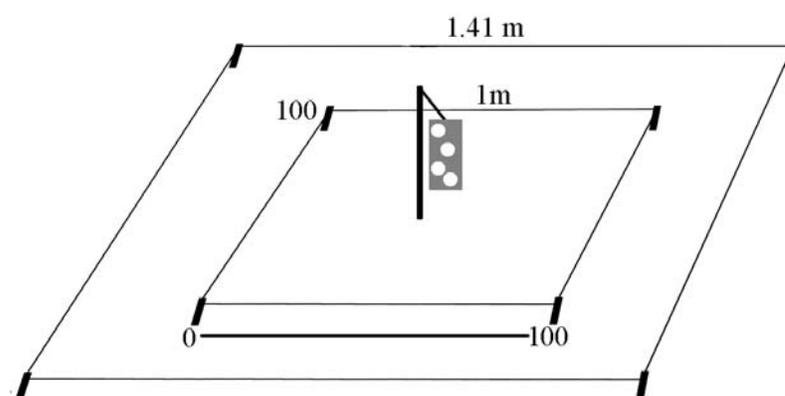


Figura 5: Diseño del cuadrante experimental con el dispensador de fertilizante en el centro.

Para simular el consumo (herbivoría) de las hojas de los pastos por las aves, se realizaron cortes manuales de las hojas a una altura de alrededor de dos centímetros por encima de la lígula en todos los haces del cuadrante. Las hojas cortadas se llevaron al laboratorio para calcular la biomasa extraída. El tratamiento de corte se realizó los meses de noviembre, diciembre y enero (2007-2008).

Para la adición de *Ulva*, se construyeron bolsas de nylon transparente a partir de redes de pesca, en las que se introdujeron aproximadamente 2 kg de peso fresco de *Ulva spp* (principalmente *Ulva expansa*) en base a la literatura existente (Zertuche et al., 2009). Los talos de *Ulva* se recolectaron en Bahía Falsa. La bolsa de nylon fue fijada al cuadrante

experimental con una estaca. Las bolsas se recuperaban cada mes y se obtenía nuevamente el peso húmedo.

Para simular el efecto de las heces de las brantas se adicionaron nutrientes por medio de un fertilizante agrícola, Multicote 6 (N, P, K; 22%, 8%, 13%). En una media de licra se colocaban 1200 g de este fertilizante, se cerraba con un nudo y se introducía en un tubo de PVC con 20 agujeros de 1cm de diámetro (Fig. 6). El tubo de PVC, con o sin nutrientes, se colgaba sobre una estaca, de forma que quedase en el centro del cuadrante experimental sin llegar a tocar el suelo (Fig. 5). El fertilizante se cambió mensualmente entre noviembre de 2007 y febrero de 2008. El fertilizante recuperado se llevaba al laboratorio, se secaba y pesaba nuevamente para estimar la cantidad liberada al medio.

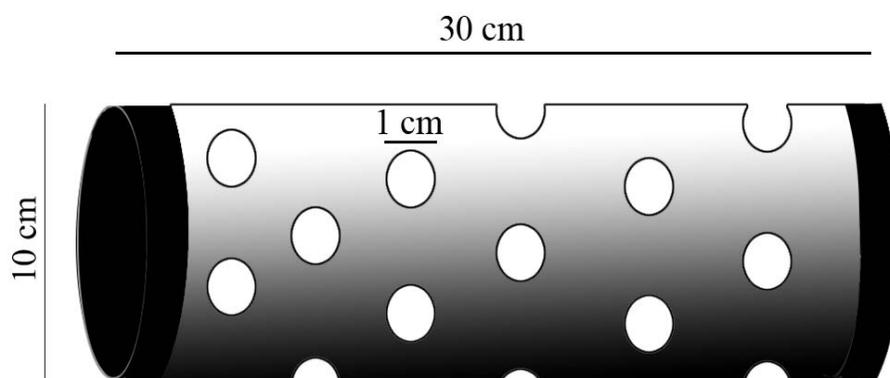


Figura 6: Diseño del dispensador de fertilizante.

Si consideramos las mayores concentraciones de branta negra en la Bahía de San Quintín (~60000; Pacific Flyway Council, 2002) y una cantidad de heces por individuo de 175g d^{-1} (cálculo basado en la cantidad de heces por peso del ave, 3.5%; Broughton, 1988) podemos considerar que las aves liberan en la bahía del orden de $0.25\text{ g d}^{-1}\text{m}^{-2}$ de heces. Considerando que la composición de las heces es similar a la de *Branta canadensis*

(Unckless y Makarewicz, 2007) esto implica una liberación aproximada de $0.53 \text{ mg d}^{-1}\text{m}^{-2}$ de nitrógeno total y $0.085 \text{ mg d}^{-1}\text{m}^{-2}$ de fósforo total.

IV.2 MUESTREO DE CAMPO

Se instalaron sensores de temperatura (iButton Temperature Sensor) en 3 de los 4 sitios seleccionados durante todo el tiempo que duró el experimento. Se colocó un sensor de luz (HOBO Light Intensity Sensor) al principio del experimento en el sitio B para la medición de luz fotosintéticamente activa. Para el resto de los sitios, sólo se dispuso de sensores en el periodo comprendido entre los dos últimos muestreos, febrero y marzo. Se colocaron un total de cinco unidades, uno en cada sitio y el quinto en el techo del Hotel Molino Viejo para usarlo como valor de referencia y calcular el porcentaje de luz incidente sobre la superficie. Los sensores colocados en el agua se colocaron encima de una estaca a unos 15 cm sobre el suelo.

Los muestreos se realizaron aprovechando la marea baja de la luna llena de cada mes. Las variables respuesta a estos tratamientos se midieron en los diferentes productores primarios, pudiendo considerarse las muestras de dos tipos; destructivas y no destructivas. Las no destructivas se tomaron todos los meses que duró el experimento y en la mayor parte de los casos consistieron únicamente en la toma de datos en el campo. Las muestras destructivas se tomaron exclusivamente al finalizar el experimento (marzo) para no interferir con los tratamientos.

Muestreos no destructivos:

Para la evaluación del efecto de los tratamientos en los haces de *Z. marina*, se midieron todos los meses la densidad (5 réplicas aleatorias de 0.09 m^2), el número de hojas por haz y la longitud de la 2ª hoja más larga de cada haz de *Z. marina* (10 réplicas al azar). Para evaluar el efecto de los tratamientos en el resto de los productores primarios y así también poder evaluar la relación de *Z. marina* con éstos, se midió la cobertura -en porcentaje- de las diferentes especies vegetales (5 réplicas aleatorias de 0.09 m^2). Se tomaron mensualmente muestras para la medición de pigmentos fotosintéticos de microalgas bentónicas (3 réplicas aleatorias con un nucleador de 1 cm^2) y muestras para estudiar el

recubrimiento de las hojas de *Z. marina* por epibiontes (de 5 haces seleccionados aleatoriamente, se cortó la hoja más vieja).

Muestras destructivas:

En enero se tomó una única réplica de 0.001 m² por cuadrante para el análisis C:N con el fin de deteriorar en la menor medida posible el cuadrante experimental. En marzo, al finalizar el experimento, se seleccionaron tres réplicas aleatorias de 0.09 m² en cada cuadrante de donde se tomaron muestras de biomasa foliar de *Z. marina* y de las diferentes especies de macroalgas. De los mismos lugares en los que se tomaron la biomasa foliar, se tomaron muestras de biomasa subterránea de *Z. marina* (3 réplicas tomadas con un nucleador de 0.0081 m²). Las muestras de biomasa foliar se aprovecharon para analizar el porcentaje de C:N en las hojas de *Z.marina* para el mes de marzo.

IV.3 TRABAJO DE LABORATORIO

Una vez en el laboratorio, se midió la concentración en mg m⁻² de Chla y feopigmentos de microalgas bentónicas según la metodología propuesta por Lorenzen (1967). La cobertura de epibiontes en las hojas se calculó con la ayuda de una lupa estereoscópica, asignando valores de los diferentes tipos de epibiontes según la escala de Armitage et al. (2005): 0 = ausente; 0.1 = un individuo y menos del 5% de cobertura; 0.5 = pocos individuos y menos del 5 % de cobertura; 1 = muchos individuos y menos del 5% de cobertura; 2 = 5-25% cobertura; 3 = 25-50% cobertura; 4 = 50-75% de cobertura; 5 = 75-100% de cobertura. Por otra parte, de las muestras obtenidas en marzo, se separaron los diferentes grupos de productores primarios: *Z. marina*, macroalgas y epífitas y se estimó su biomasa en g m⁻². Para obtener la biomasa de epífitas, las hojas de *Z. marina* se colocaron en placas de vidrio y se liofilizaron. Una vez secas, se obtuvieron las epífitas de las hojas mediante raspado. De cada uno de los componentes obtenidos (hojas y rizomas de *Z. marina*, algas verdes, algas pardas y epífitas), se obtuvo el peso seco mediante secado en horno a 60 °C durante 48 horas o hasta estabilización del peso. Posteriormente, de la biomasa subterránea se calculó la cantidad de carbono orgánico mediante combustión a 500 °C. Las muestras de biomasa foliar se procesaron para su análisis de porcentaje de C y N en

el *Stable Isotope Facility* de la Universidad de California en Davis, (PDZ Europa ANCA-GSL elemental analyzer interfaced).

IV.4 TRATAMIENTO Y ANÁLISIS DE LOS DATOS

Para cuantificar el nivel de efecto que tuvieron los tratamientos se analizaron estadísticamente las cantidades de *Ulva* recuperada (g peso húmedo), el nitrógeno y fósforo liberado a partir de la cantidad de fertilizante liberado (g día⁻¹) y la biomasa extraída mediante el corte (g m⁻²). Se realizó un ANOVA de medidas repetidas para determinar si los tratamientos de *Ulva* y adición de nutrientes estaban afectando a la cantidad de biomasa extraída mediante el tratamiento de corte.

Los datos de luz obtenidos se filtraron, seleccionando únicamente datos tomados entre las 10:00 y las 14:00 horas y desechando aquellos que se tomaron en marea baja. Posteriormente, se calculó el promedio de la intensidad de luz por sitio y día y se estandarizó el nivel de luz usando los valores tomados en tierra (sitio/tierra). Se realizó un ANOVA de una vía para evaluar diferencias entre sitios y, al encontrarlas, se realizó un test *post hoc* de Tukey. Los datos de temperatura obtenidos para tres sitios de muestreo (A, B, D) se promediaron por día y se compararon por mes mediante la realización de un ANOVA de dos vías, con mes y sitio como factores fijos.

Para el estudio del efecto de la herbivoría y los florecimientos algales en *Z. marina* se realizaron ANOVAs de medidas repetidas para las variables medidas mensualmente (cobertura, densidad, longitud hoja y número de hojas por haz). Además, también se analizó mediante ANOVA de medidas repetidas la tasa de crecimiento de los haces calculada con base a la longitud total de haz (densidad x longitud);

$$C = (L_{t+1} - L_t) / L_t * 100 \quad (1)$$

donde L es la longitud total de haz m⁻².

Con los datos de biomasa foliar y subterránea de marzo y los datos de porcentaje de C y N y la relación C:N de enero y marzo se realizaron ANOVAs de tres vías. Además, también

se realizaron ANOVAs de tres vías para el incremento entre meses del porcentaje de C y N y la relación C:N. Para ello, el incremento se calculó mediante la fórmula:

$$\text{Incremento} = (V_{\text{enero}} - V_{\text{marzo}}) / V_{\text{marzo}} * 100 \quad (2)$$

donde V es el valor del porcentaje de C, N o de la relación C:N

Los datos de porcentaje de cobertura, densidad, longitud de hoja, número de hojas por haz, biomasa foliar y subterránea, porcentaje de C y N y la relación C:N, se estandarizaron con respecto al valor del control de cada sitio (Tratamiento/Control) para permitir una comparación entre sitios.

Para el estudio del efecto de la herbivoría y los florecimientos algales sobre los otros productores primarios, se realizaron ANOVAs de medidas repetidas para las variables medidas mensualmente (cobertura de macroalgas y epibiontes) y ANOVAs de tres vías para las muestras de marzo (biomasa). Mediante estos mismos análisis, también se evaluó el efecto de los tratamientos en la relación de la cobertura y biomasa de macroalgas verdes y café con la cobertura y biomasa de *Z. marina* (algas verdes/*Z. marina*; algas café/*Z. marina*) y de la biomasa de epibiontes con la biomasa de *Z. marina* (epibiontes/*Z. marina*). En el caso de los pigmentos de microalgas bentónicas, debido a la pérdida accidental de 10 datos del mes de marzo, se realizó un ANOVA de medidas repetidas de diciembre a febrero para la concentración de Chla, feopigmentos y la relación de ambos (Chla/feopigmentos). Todos los datos se estandarizaron respecto a los valores del promedio de los controles de cada sitio (Tratamiento/Control). En los datos de porcentaje de cobertura de algas verdes y café a todos los valores se le sumó el valor más bajo encontrado (0.2) para evitar la división entre ceros.

En todos los ANOVAs realizados se juntaron el cuadrante sin tratamientos y el control de PVC al no encontrar diferencias entre ellos y se utilizó un $\alpha=0.05$. En caso de no tener homogeneidad de varianzas se realizaron transformaciones ($\log(x+1)$). Si esta transformación no solucionaba la heterogeneidad, se continuaba con el análisis pero con $\alpha=0.01$ ya que aún sin cumplir la condiciones de heterogeneidad el ANOVA sigue siendo un análisis de mayor poder estadístico que los análisis no paramétricos (Underwood, 1997).

Se realizó un estudio de regresión múltiple para identificar procesos que actúan a diferente escala que el experimento realizado. Para ello se utilizaron los datos de marzo con los controles de PVC como datos independientes. Se consideraron las diferentes características de *Z. marina* como variables dependientes y los factores abióticos (luz, temperatura y sitio) y bióticos (biomasa de otros productores primarios) como variables independientes. Las relaciones entre variables independientes fueron exploradas usando el coeficiente de correlación de Pearson. Si esta relación era significativa ($p < 0.05$ y $R^2 > 0.3$) entonces sólo la variable más sensible o los residuales de la regresión entre dos variables colineales fueron usadas (Graham 2003). Los modelos se consideraron válidos cuando la relación era significativa ($p < 0.05$) y el coeficiente de determinación era mayor de 0.3 ($R^2 > 0.3$). Tampoco se consideraron válidos aquellos modelos que cumplían estas condiciones pero no mostraban una distribución de residuales aleatoria.

V. Resultados

V.1 TRATAMIENTOS

Corte. La biomasa extraída mediante el corte se redujo significativamente a lo largo de los tres meses en los que se realizó el tratamiento de corte (Fig. 7; $F(2, 14)=13.70$; $p < 0.001$), no existiendo diferencias entre tratamientos acompañantes para un mismo mes (Fig. 7; $F(6, 14)=0.123$, $p=0.99$).

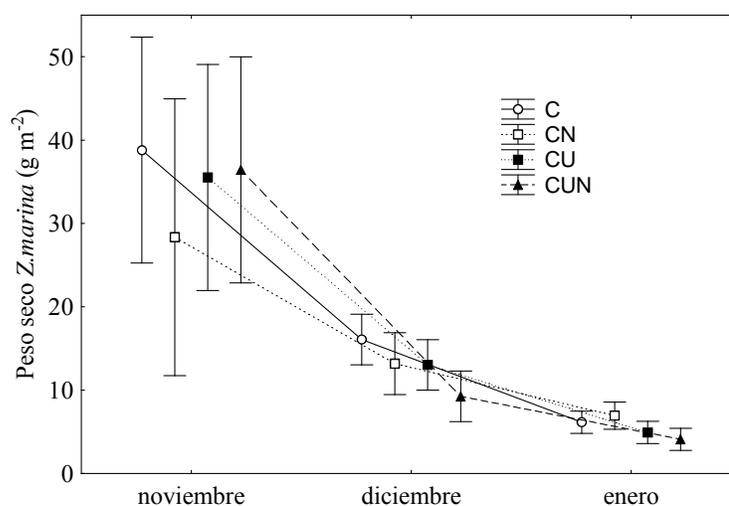


Figura 7: Biomasa foliar extraída de *Z. marina* (g m⁻²) en los cuadrantes que incluían tratamiento de corte. N, tratamiento de nutriente; U, tratamiento *Ulva*; C, tratamiento corte. Los valores representan la media (± 1 EE).

Nutrientes. Se estimó una liberación promedio de nitrógeno al medio de $23.6 (\pm 6.9)$ g mes⁻¹. De fósforo se estimó una media de $8.6 (\pm 2.5)$ g mes⁻¹.

Ulva. La cantidad de *Ulva* recuperada de las bolsas de nylon tuvo una media de 875.9 (± 369.4) g peso húmedo.

V. 2 CONDICIONES AMBIENTALES

Luz. El sensor de luz situado en el sitio B muestra las diferencias de irradiancia a lo largo de los meses (a excepción de las fechas comprendidas entre los muestreos de enero y febrero por un malfuncionamiento del sensor), observándose valores mayores al final del experimento (Fig. 8). Se encontraron diferencias significativas en los niveles de irradiancia en los diferentes sitios en los que se realizó el estudio (ANOVA; $F = 17.59$; $p < 0.001$), siendo el sitio A el que recibió menor cantidad de luz que al resto de los sitios y el sitio D menos que C (Fig. 9).

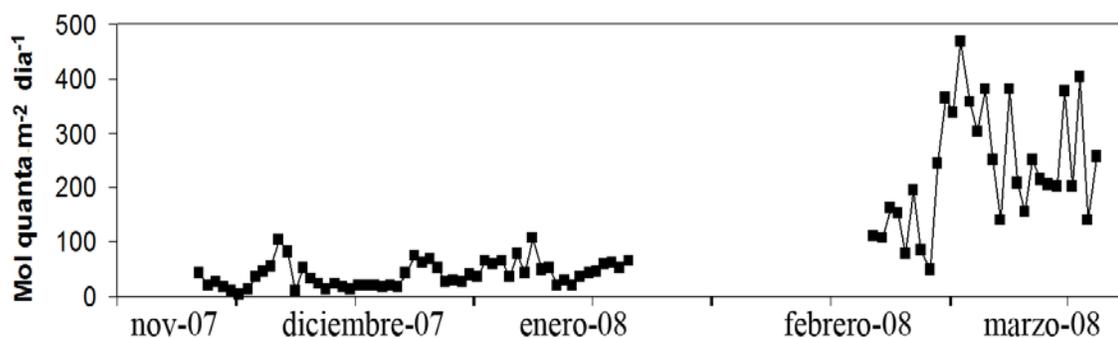


Figura 8: Promedio diario de la intensidad de luz en el sitio B.

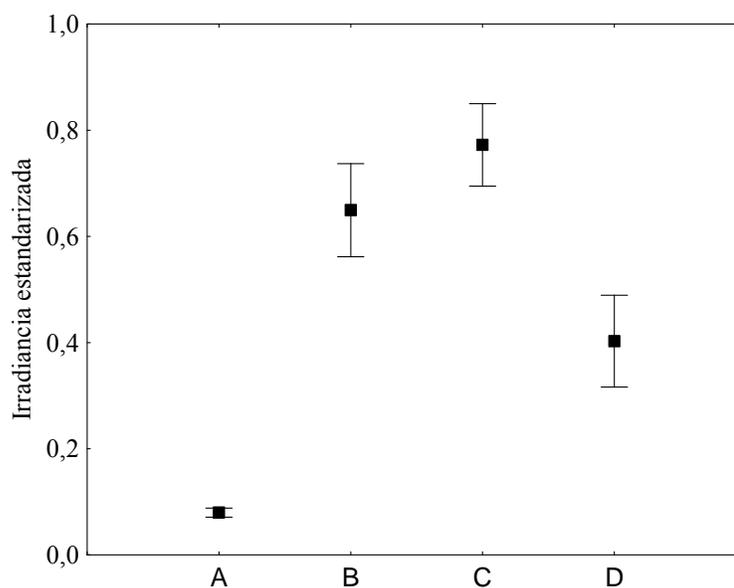


Figura 9: Promedio (± 1 EE) de la intensidad de luz de cada sitio de muestro durante febrero-marzo 2008, estandarizado con respecto a los niveles medios con el sensor de tierra.

Temperatura. Se encontraron diferencias significativas en la temperatura diaria promedio a lo largo del tiempo (ANOVA, $F=48.92$; $p < 0.01$), siendo el mes de marzo el que presentó los valores más elevados. A su vez, no se encontraron diferencias significativas entre sitios ni hubo interacción significativa entre sitio y mes. (Fig. 10). El descenso generalizado de los últimos días de marzo, se corresponde con la influencia de una surgencia que alcanzó su máximo el 16 de marzo¹

¹ Pacific Fisheries Environmental Laboratory, NOAA: <http://upwell.pfeg.noaa.gov> (30°N, 119°W). Visitado Octubre 2009.

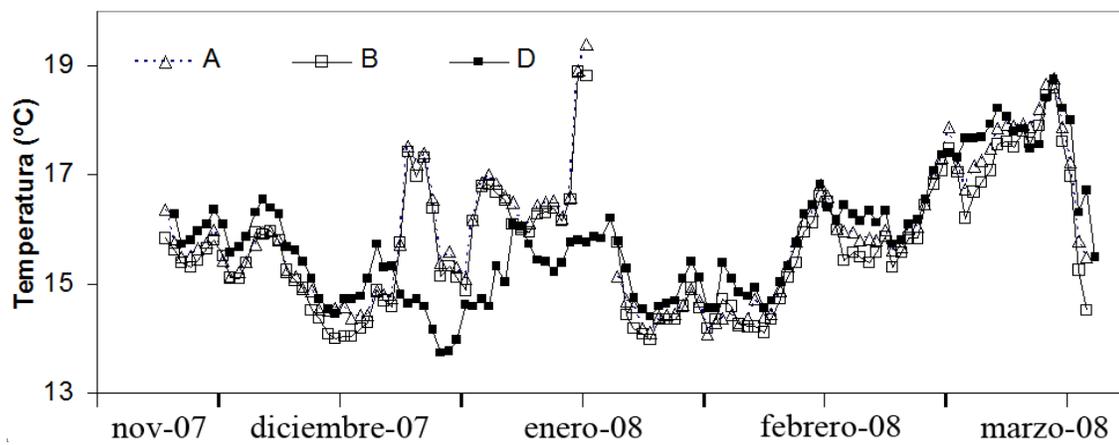


Figura 10: Promedio diario de la temperatura para los sitios A, B y D.

V.3 EFECTO DE LA HERBIVORÍA Y LOS FLORECIMIENTOS ALGALES SOBRE *Z. marina*

La biomasa foliar y la biomasa subterránea presentaron valores menores en los cuadrantes en los que se aplicó el tratamiento de corte (Tabla I, Fig. 11 y 12). Sin embargo, no hubo diferencias significativas entre tratamientos en el contenido de carbono de las raíces y rizomas (Tabla II; Fig. 13), ni en el porcentaje de nitrógeno y carbono en las hojas (Tabla III; Fig. 14, 15 y 16). Sí hubo un efecto significativo de la presencia de *Ulva* sobre el incremento del contenido de nitrógeno en las hojas de *Z. marina* entre enero y marzo, presentándose incrementos superiores cuando había presencia de ulváceas (Tabla III)

Tabla I: Resultado del ANOVA de tres vías para las variables de biomasa foliar y subterránea (g m⁻²) de *Z. marina* en marzo de 2008. N, tratamiento de nutriente; U, tratamiento *Ulva*; C, tratamiento corte.

	df	Biomasa foliar			Biomasa subterránea		
		MS	F	p	MS	F	p
N	1	0.06	0.64	0.433	0.02	0.17	0.683
U	1	0.25	2.88	0.103	0.00	0.05	0.819
C	1	1.44	16.40	0.000	0.92	10.26	0.004
N*U	1	0.03	0.30	0.587	0.04	0.43	0.520
N*C	1	0.19	2.13	0.158	0.00	0.04	0.844
U*C	1	0.19	2.14	0.157	0.01	0.08	0.776
N*U*C	1	0.01	0.11	0.748	0.23	2.60	0.120
Error	24	0.09			0.09		

N, nutriente; U, *Ulva*; C, corte

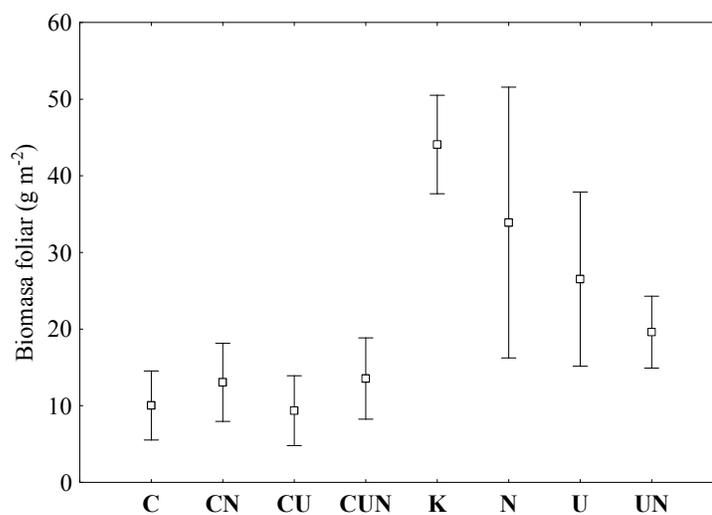


Figura 11: Biomasa foliar media (± 1 EE) de *Z. marina* para cada tratamiento, medida en marzo de 2008 al finalizar el experimento (n=4; 4 sitios). N, tratamiento nutriente; U, tratamiento *Ulva*; C, tratamiento corte; K control

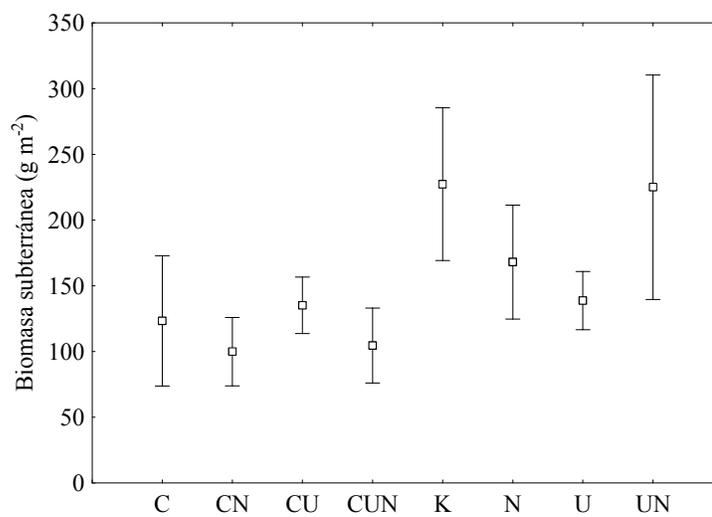


Fig. 12: Biomasa subterránea media (± 1 EE) de *Z. marina* por tratamiento, medida en marzo de 2008 al finalizar el experimento (n=4; 4 sitios). N, tratamiento nutriente; U, tratamiento *Ulva*; C, tratamiento corte; K control

Tabla II: Resultado del ANOVA de tres vías para el contenido en carbono (%) de la biomasa subterránea de *Z. marina* (marzo 2008). N, tratamiento de nutriente; U, tratamiento *Ulva*; C, tratamiento corte.

	%C B. subterránea			
	df	MS	F	p
N	1	0.01	0.17	0.684
U	1	0.01	0.33	0.574
C	1	0.02	0.56	0.463
N*U	1	0.03	0.70	0.412
N*C	1	0.00	0.07	0.792
U*C	1	0.13	2.84	0.105
N*U*C	1	0.01	0.14	0.707
Error	24	0.04		

N, nutriente; U, *Ulva*; C, corte

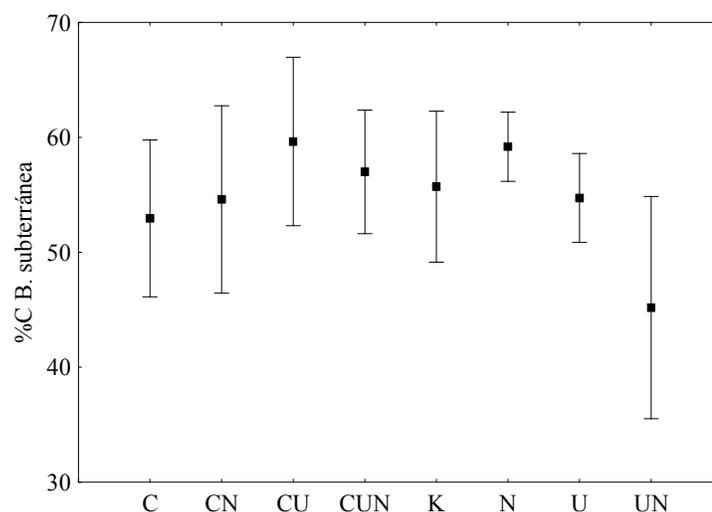


Figura 13: Promedio (± 1 EE) del contenido de carbono (%) en la biomasa subterránea de *Z. marina* por tratamiento, medida en marzo de 2008 al finalizar el experimento ($n=4$; 4 sitios). N, tratamiento nutriente; U, tratamiento *Ulva*; C, tratamiento corte; K control.

Tabla III: Resultado del ANOVA de tres vías del porcentaje de carbono, nitrógeno y la relación C:N de las hojas de *Z. marina* para enero y marzo de 2008 y el incremento entre ambos meses. N, tratamiento de nutriente; U, tratamiento *Ulva*; C, tratamiento corte.

	df	MS	%N		%C			C:N		
			F	p	MS	F	p	MS	F	p
<i>Enero</i>										
N	1	0.00	0.07	0.798	0.00	0.44	0.516	0.00	0.60	0.446
U	1	0.00	0.00	0.965	0.00	0.16	0.697	0.00	0.06	0.813
C	1	0.02	2.24	0.150	0.00	0.76	0.395	0.01	2.51	0.129
N*U	1	0.00	0.06	0.810	0.00	0.55	0.468	0.00	1.31	0.265
N*C	1	0.01	0.58	0.457	0.00	0.30	0.590	0.00	0.58	0.456
U*C	1	0.01	0.93	0.348	0.00	1.16	0.294	0.00	0.18	0.672
N*U*C	1	0.04	3.78	0.066	0.01	4.10	0.056	0.00	1.27	0.272
Error	20	0.01			0.00			0.00		
<i>Marzo</i>										
N	1	0.01	0.98	0.332	0.00	0.13	0.726	0.00	1.23	0.279
U	1	0.02	1.06	0.314	0.01	1.25	0.275	0.00	4.18	0.052
C	1	0.01	0.68	0.419	0.01	1.70	0.205	0.00	0.06	0.809
N*U	1	0.00	0.02	0.882	0.00	0.97	0.334	0.00	0.32	0.574
N*C	1	0.00	0.17	0.688	0.00	0.00	0.970	0.00	0.67	0.422
U*C	1	0.02	1.36	0.255	0.01	3.06	0.093	0.00	0.01	0.914
N*U*C	1	0.00	0.09	0.766	0.00	0.31	0.585	0.00	0.69	0.413
Error	24	0.01			0.00			0.00		
<i>Incremento</i>										
N	1	0.82	0.01	0.936	12.19	0.24	0.626	0.14	0.00	0.977
U	1	695.06	5.51	0.029	38.06	0.76	0.392	532.99	3.23	0.087
C	1	285.05	2.26	0.148	75.98	1.53	0.231	110.53	0.67	0.422
N*U	1	11.22	0.09	0.769	2.63	0.05	0.821	0.06	0.00	0.985
N*C	1	139.63	1.11	0.305	87.51	1.76	0.200	0.01	0.00	0.993
U*C	1	73.13	0.58	0.455	94.23	1.89	0.184	14.72	0.09	0.768
N*U*C	1	513.43	4.07	0.057	129.62	2.60	0.122	223.55	1.36	0.258
Error	20	126.20			49.77			164.78		

N, nutriente; U, *Ulva*; C, corte

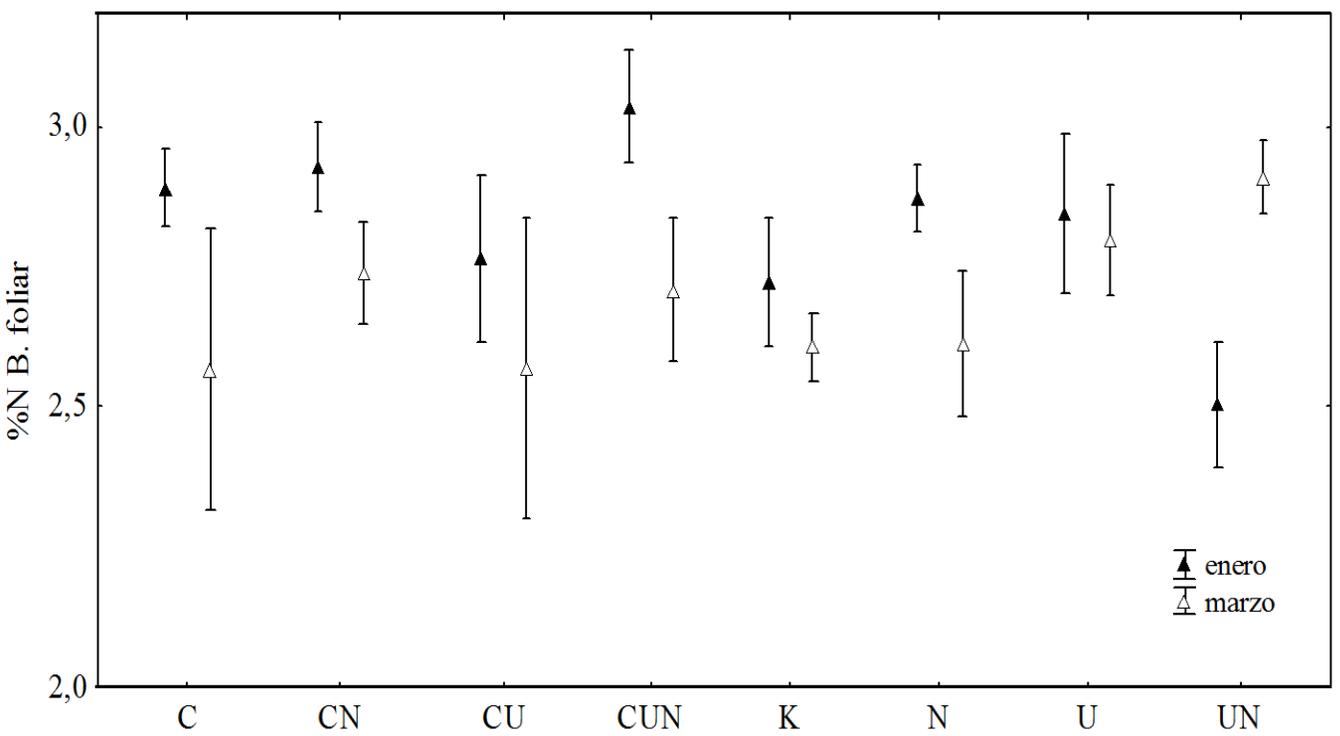


Figura 14: Promedio (± 1 EE) del porcentaje de nitrógeno en las hojas *Z. marina* por tratamiento en los meses de enero y marzo 2008 (n=4; 4 sitios). N, tratamiento nutriente; U, tratamiento *Ulva*; C, tratamiento corte; K control.

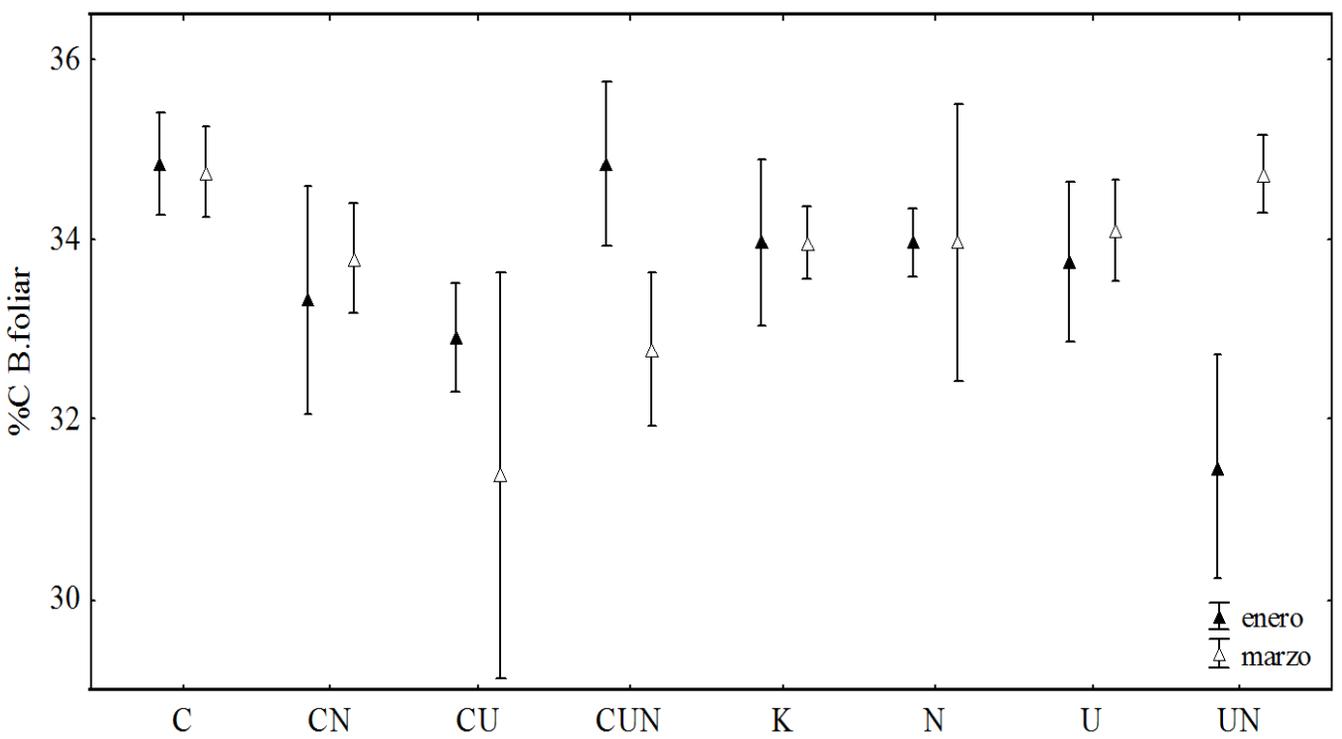


Figura 15: Promedio ($\pm 1 EE$) del porcentaje de carbono en las hojas *Z. marina* por tratamiento en los meses de enero y marzo 2008 ($n=4$; 4 sitios). N, tratamiento nutriente; U, tratamiento *Ulv*; C, tratamiento corte; K control.

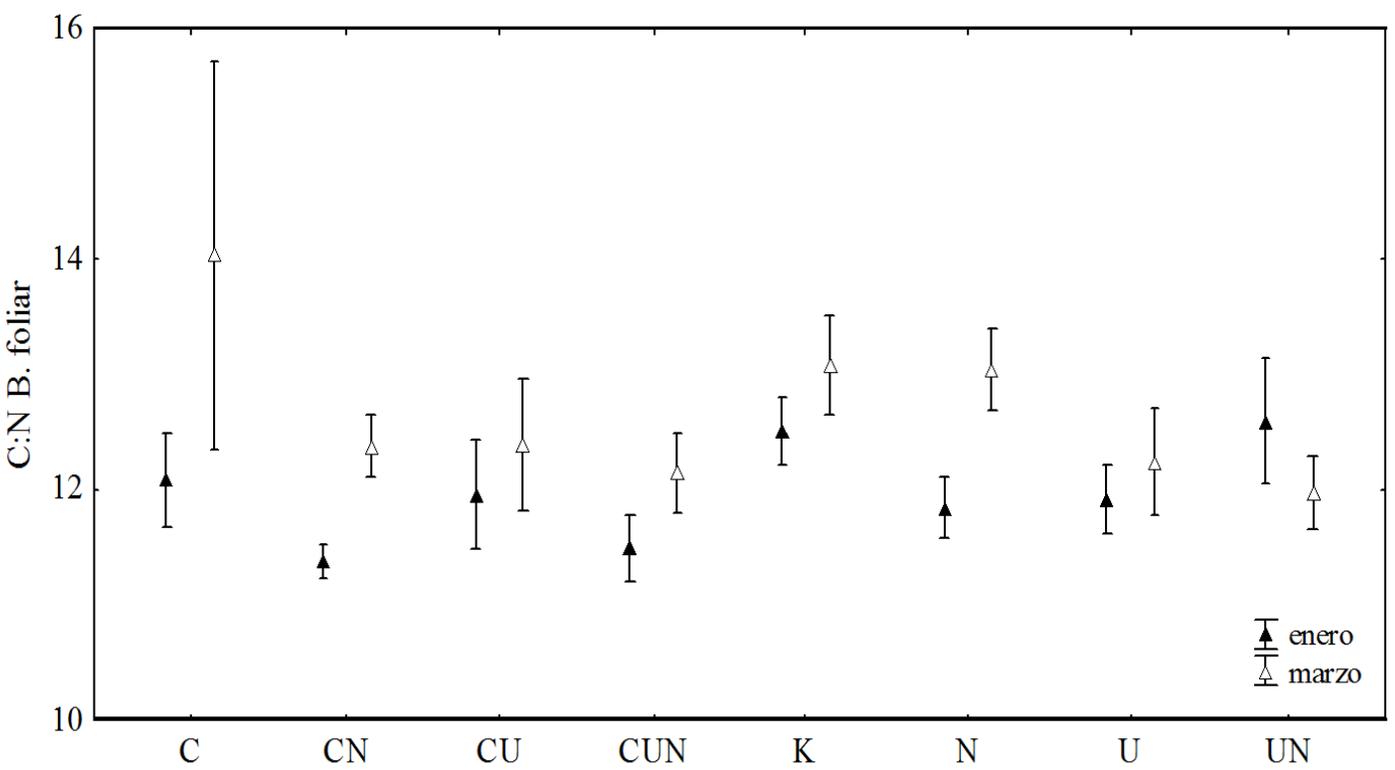


Figura 16: Promedio (± 1 EE) de la relación C:N en las hojas de *Z. marina* por tratamiento en los meses de enero y marzo de 2008 (n=4; 4 sitios). N, tratamiento nutriente; U, tratamiento *Ulva*; C, tratamiento corte; K control.

El tiempo produjo cambios significativos en la cobertura, densidad y longitud de hojas (Tabla IV). Los cuadrantes en los que no se realizó el corte de hojas presentaron valores mayores de densidad, cobertura, longitud y número de hojas que en los cuadrantes en donde sí se cortaron los haces (Fig. 17, 18, 19 y 20; Tabla IV), aunque sólo la cobertura y la densidad mostraron diferencias significativas dentro de réplicas y por tratamientos (Fig. 17 y 18, Tabla IV). Además, la cobertura fue afectada significativamente por la interacción entre los tratamientos de corte y *Ulva* (Tabla IV). Los haces cortados mostraron un crecimiento significativamente mayor que aquellos en los que no se aplicó el corte (Tabla V, Fig. 21)

Tabla IV: Resultado del ANOVA de medidas repetidas para las variables de cobertura (%), densidad, (haces m⁻²) número de hojas por haz y longitud de hoja (cm). T, tiempo; N, tratamiento de nutriente; U, tratamiento *Ulva*; C, tratamiento corte. + Sin homogeneidad de varianzas.

	df	Cobertura		Densidad		N° hojas+		Long. Hoja	
		F	p	F	p	F	p	F	p
Tratamientos									
N	1	1.47	0.236	1.12	0.301	0.02	0.883	0.33	0.569
U	1	3.24	0.084	1.99	0.171	0.44	0.515	0.05	0.819
C	1	38.03	0.000	11.19	0.003	11.17	0.003	15.15	0.001
N*U	1	0.65	0.427	1.08	0.310	0.52	0.479	0.00	0.999
N*C	1	0.66	0.426	0.07	0.789	0.01	0.943	0.02	0.888
U*C	1	4.25	0.050	2.47	0.129	0.27	0.608	0.00	0.981
N*U*C	1	1.40	0.248	0.98	0.331	0.01	0.905	0.00	0.999
Error	24								
Réplicas									
T	3	7.26	0.001	17.07	0.000	4.07	0.019	1.00	0.411
T*N	3	0.43	0.734	0.09	0.964	2.53	0.084	1.33	0.289
T*U	3	1.99	0.143	0.94	0.439	0.39	0.761	0.09	0.962
T*C	3	3.44	0.033	7.10	0.002	0.10	0.962	2.33	0.102
T*N*U	3	0.86	0.475	1.27	0.310	1.69	0.198	0.77	0.521
T*N*C	3	0.41	0.749	1.40	0.270	0.74	0.540	0.45	0.721
T*U*C	3	1.91	0.157	0.53	0.665	1.36	0.280	0.24	0.867
T*N*U*C	3	0.78	0.518	0.18	0.907	0.11	0.954	0.76	0.531
Error	72								

N, nutriente; U, *Ulva*; C, corte; T, tiempo. + sin homogeneidad de varianzas

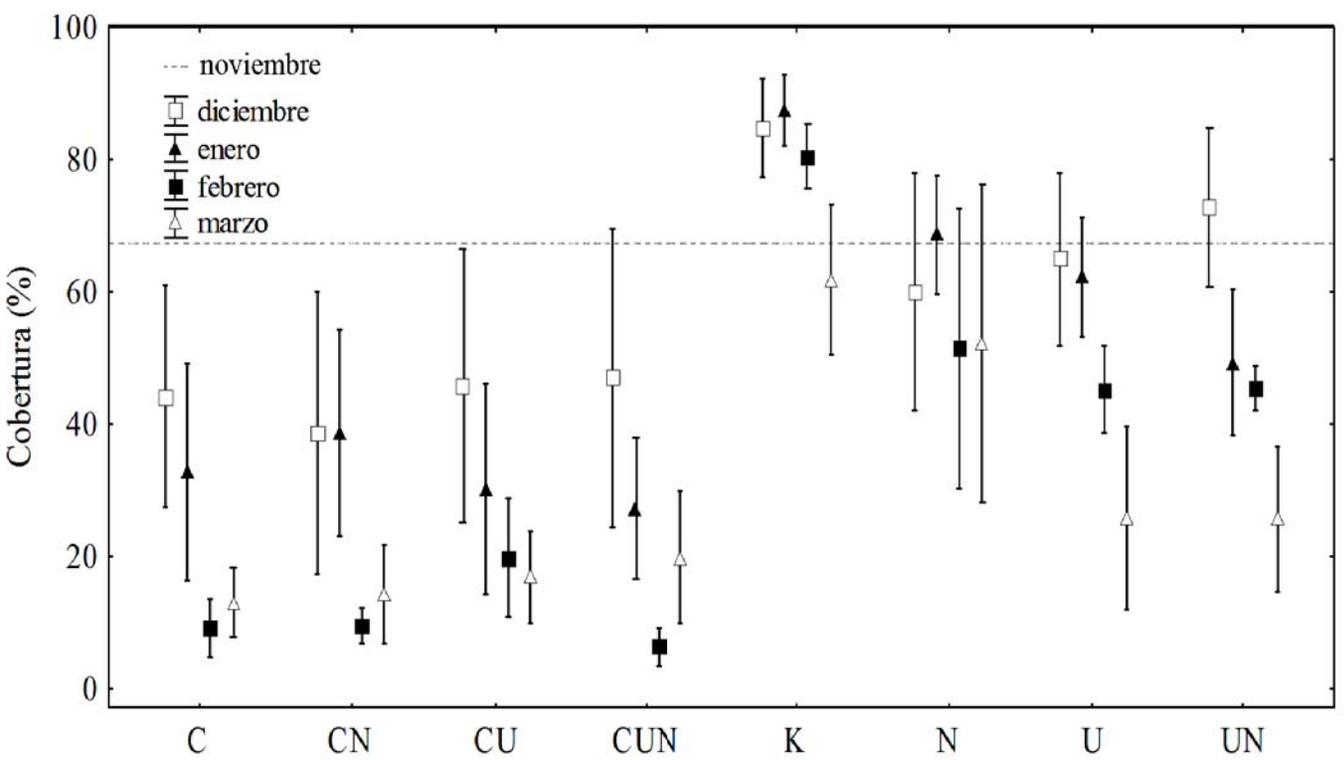


Figura 17: Porcentaje de cobertura media (± 1 SE) de *Z. marina* para los diferentes meses según el tratamiento (n=4; 4 sitios). La línea punteada indica la cobertura media durante las condiciones iniciales (noviembre de 2007). N, tratamiento nutriente; U, tratamiento *Ulva*; C, tratamiento corte; K control.

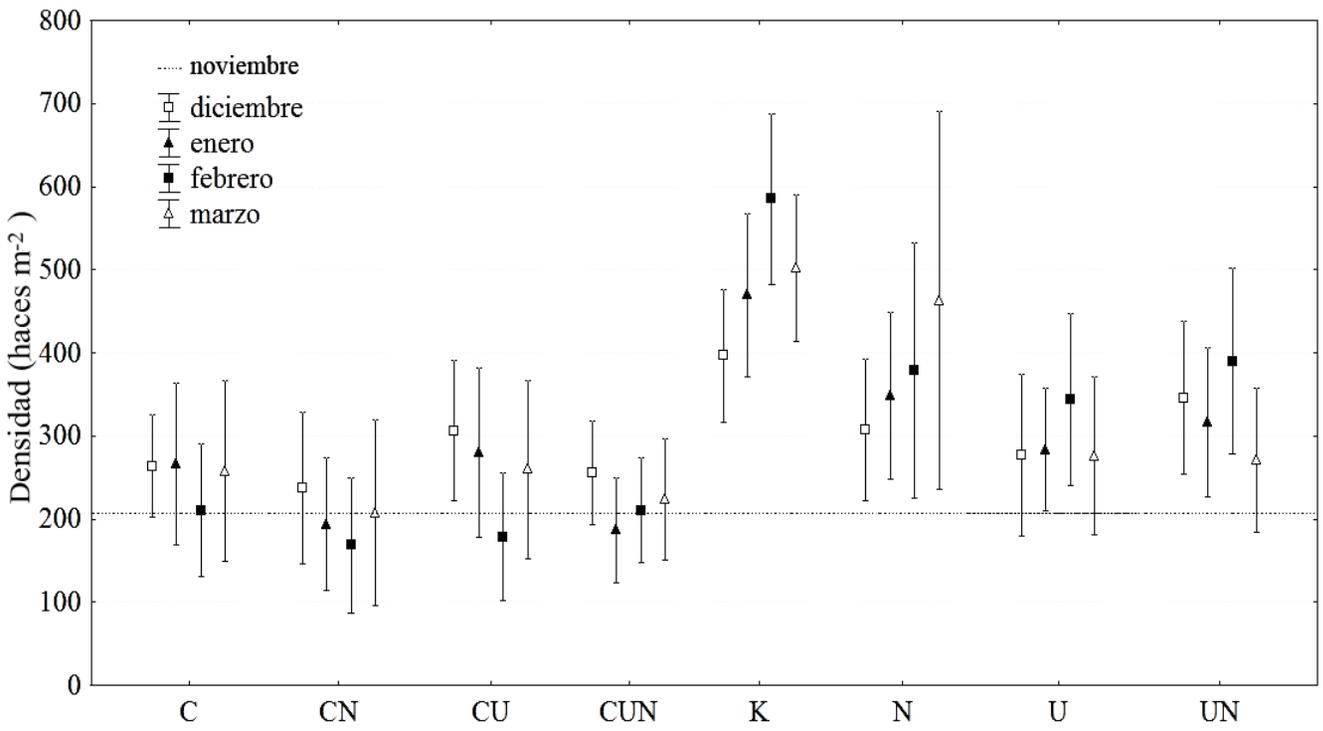


Figura 18: Densidad media (± 1 SE) de *Z. marina* para los diferentes meses según el tratamiento (n=4; 4 sitios). La línea puntada indica la densidad media en condiciones iniciales de noviembre de 2007. N, tratamiento nutriente; U, tratamiento *Ulva*; C, tratamiento corte; K control.

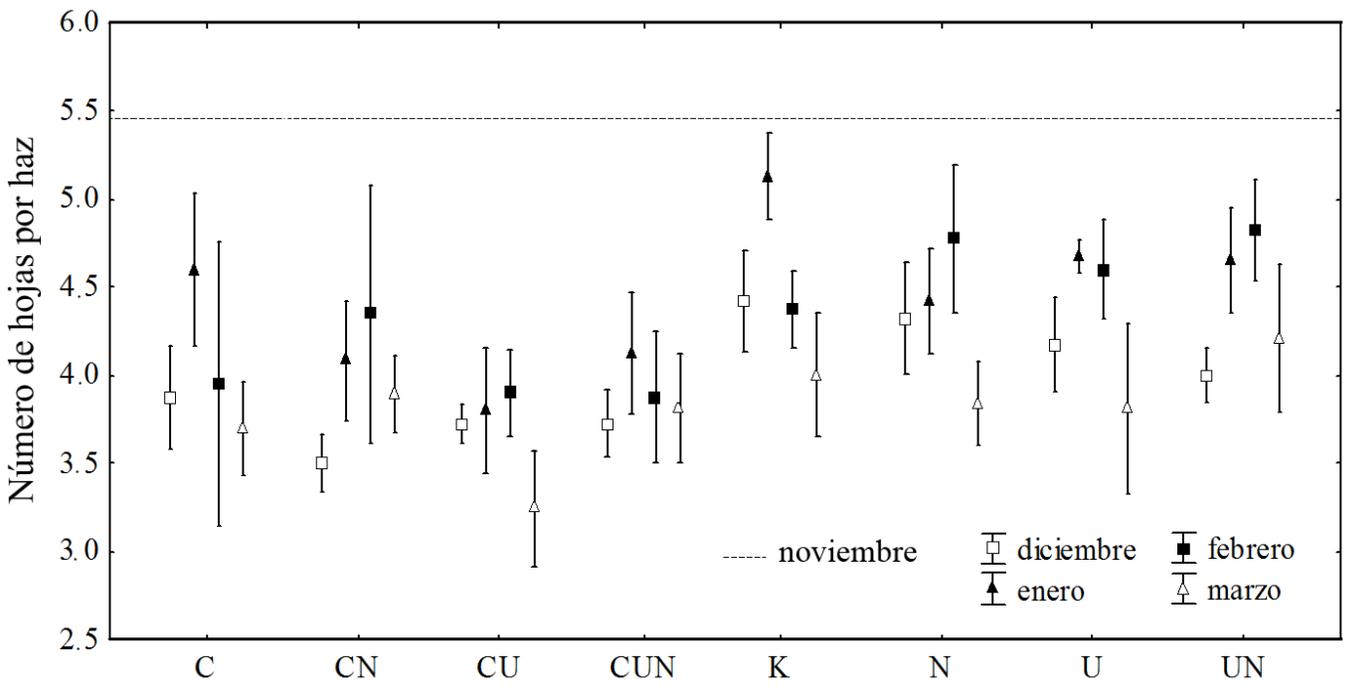


Figura 19: Promedio del número de hojas por haz (± 1 EE) de *Z. marina* para los diferentes meses según el tratamiento ($n=4$; 4 sitios). La línea punteada indica el promedio en condiciones iniciales de noviembre de 2007. N, tratamiento nutriente; U, tratamiento corte; C, tratamiento control; K control.

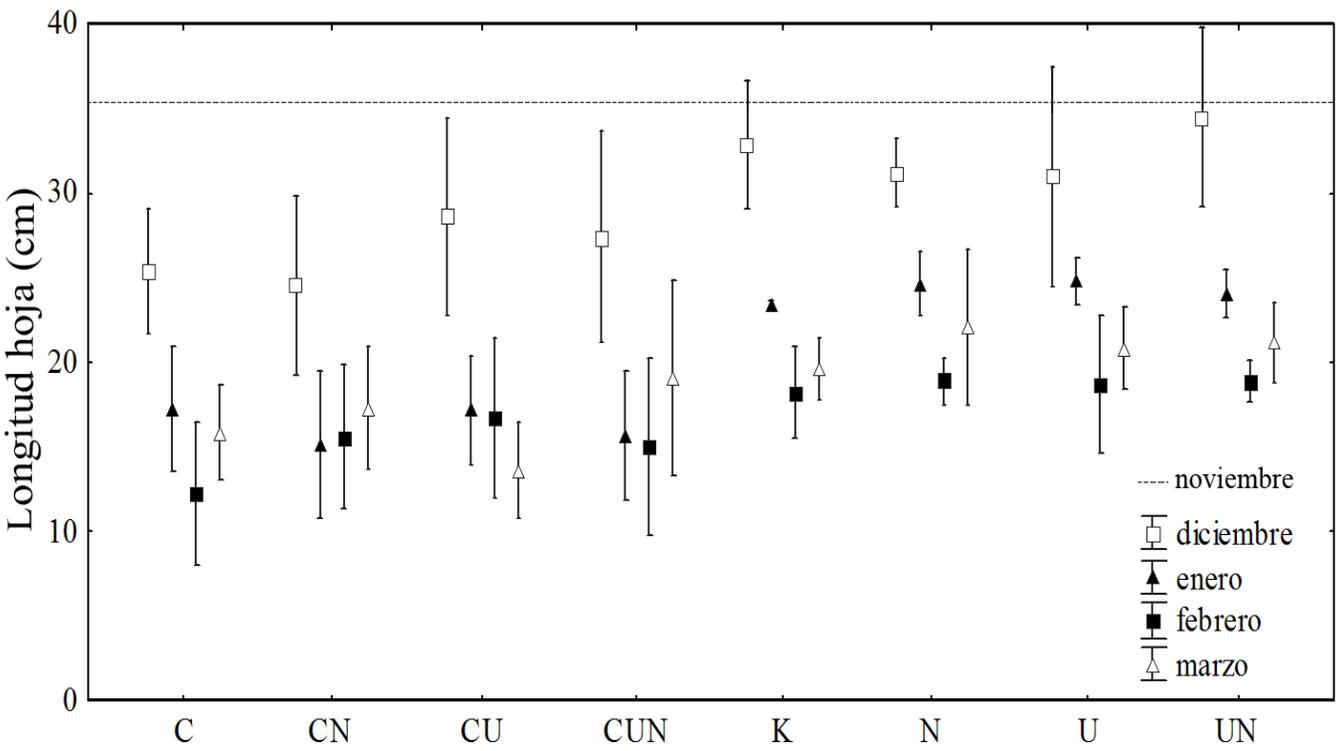


Figura 20: Promedio de la longitud de hoja (± 1 EE) de *Z. marina* para los diferentes meses según el tratamiento (n=4; 4 sitios). La línea punteada indica el promedio en condiciones iniciales de noviembre de 2007. N, tratamiento nutriente; U, tratamiento corte; C, tratamiento control; K control

Tabla V: Resultados del ANOVA de medidas repetidas para el crecimiento relativo de los haces de *Z. marina* (cm). T, tiempo; N, tratamiento de nutriente; U, tratamiento *Ulva*; C, tratamiento corte.

		Crecimiento					
		df	F	p			
Tratamientos					df	F	p
		Réplicas					
					3	9.67	0.000
N	1	0.48	0.495	T*N	3	0.61	0.615
U	1	0.77	0.388	T*U	3	0.53	0.668
C	1	2.65	0.115	T*C	3	6.01	0.003
N*U	1	1.43	0.241	T*N*U	3	0.07	0.978
N*C	1	1.07	0.309	T*N*C	3	1.63	0.208
U*C	1	0.00	0.961	T*U*C	3	0.07	0.976
N*U*C	1	0.00	0.954	T*N*U*C	3	0.37	0.775
Error	24			Error	81		

N, nutriente; U, *Ulva*; C, corte; T, tiempo

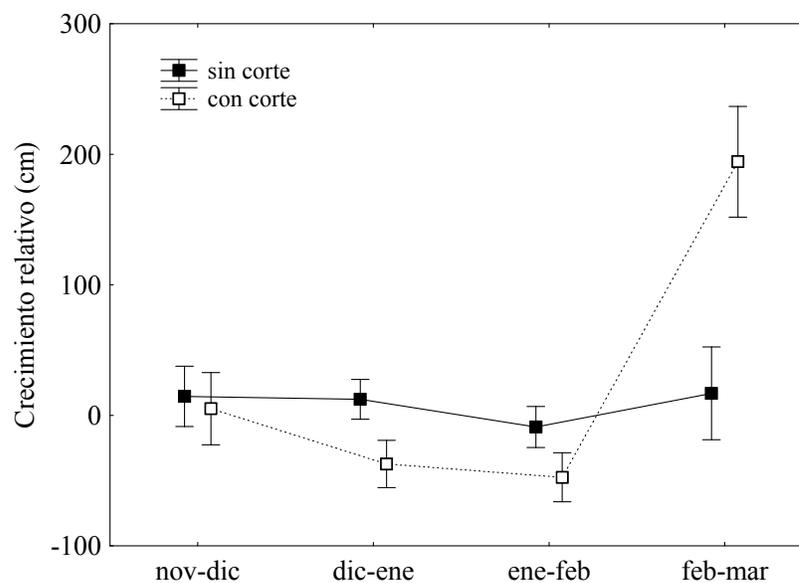


Figura 21: Crecimiento relativo en centímetros (± 1 EE) de los haces de *Z. marina* en cuadrantes con tratamiento de corte y sin corte.

V.4 EFECTO DE LA HERBIVORÍA Y LOS FLORECIMIENTOS ALGALES SOBRE LA ABUNDANCIA NATURAL DE OTROS PRODUCTORES PRIMARIOS

Las principales especies de macroalgas verdes presentes en los cuadrantes experimentales fueron *Ulva clathrata*, *U. expansa* y *Chaetomorpha sp.* De las algas café, la más abundante fue *Dyctiota undulada*. Otras especies como las algas rojas *Spyridia filamentosa* e *Hypnea variabilis* eran ubicuas en los cuadrante experimentales pero presentaban baja abundancia, por lo que no se consideraron en los análisis.

Macroalgas verdes

Tanto los porcentajes de cobertura como los valores de biomasa de las tres especies de macroalgas verdes encontradas se juntaron por cada réplica para la elaboración de los análisis. No hubo efectos significativos de los tratamientos en la biomasa (Tabla VI; Fig. 22). En el caso de la cobertura de algas verdes y de su relación con *Z. marina* (algas verdes/*Z. marina*), hubo efectos significativos del tratamiento de corte y *Ulva* únicamente entre tratamientos, pero no dentro de réplicas (Tabla VII; Fig. 23). Sí hubo un efecto significativo del tiempo en la relación de las algas verdes con *Z. marina* (algas verdes/*Z. marina*) aumentando dicha relación hacia el final del experimento (Tabla VII).

Tabla VI: Resultados del ANOVA de tres vías para las variables de biomasa foliar de *Z. marina*, algas verdes (g m^{-2}) y la relación de las algas con *Z. marina*. N, tratamiento de nutriente; U, tratamiento *Ulva*; C, tratamiento corte. + Sin homogeneidad de varianzas.

	df	B. foliar <i>Z.marina</i>			Alga verde+			Av / B.foliar <i>Z.marina</i>		
		MS	F	p	MS	F	p	MS	F	p
N	1	0.06	0.64	0.433	70612.9	0.80	0.379	0.52	0.47	0.502
U	1	0.25	2.88	0.103	303374.8	3.46	0.075	1.15	1.02	0.323
C	1	1.44	16.40	0.000	34524.0	0.39	0.537	5.02	4.46	0.045
N*U	1	0.03	0.30	0.587	90141.5	1.03	0.321	0.00	0.00	0.979
N*C	1	0.19	2.13	0.158	168825.5	1.92	0.178	0.25	0.23	0.639
U*C	1	0.19	2.14	0.157	6475.2	0.07	0.788	0.57	0.51	0.482
N*U*C	1	0.01	0.11	0.748	224297.7	2.55	0.123	1.00	0.89	0.354
Error	24	0.09			87807.4			1.12		

N, nutriente; U, *Ulva*; C, corte. + sin homogeneidad de varianzas

Tabla VII: Resultados del ANOVA de medidas repetidas para las variables de cobertura (%) de *Z. marina*, algas verdes y la relación de las coberturas de ambos. T, tiempo; N, tratamiento de nutriente; U, tratamiento *Ulva*; C, tratamiento corte.

	df	<i>Z. marina</i>		Algas verdes		Av/Zm	
		F	p	F	p	F	p
Tratamientos							
N	1	1.47	0.236	2.352	0.138	1.79	0.194
U	1	3.24	0.084	5.706	0.025	4.96	0.036
C	1	38.03	0.000	6.143	0.021	27.38	0.000
N*U	1	0.65	0.427	0.431	0.518	0.81	0.376
N*C	1	0.66	0.426	0.224	0.640	0.85	0.366
U*C	1	4.25	0.050	0.409	0.528	0.71	0.407
N*U*C	1	1.40	0.248	0.296	0.592	0.45	0.508
Error	24						
Réplicas							
T	3	7.26	0.001	1.413	0.266	3.77	0.025
T*N	3	0.43	0.734	0.345	0.793	1.05	0.389
T*U	3	1.99	0.143	0.187	0.904	0.06	0.982
T*C	3	3.44	0.033	0.405	0.751	2.56	0.081
T*N*U	3	0.86	0.475	1.359	0.281	0.80	0.510
T*N*C	3	0.41	0.749	0.486	0.695	1.18	0.341
T*U*C	3	1.91	0.157	0.534	0.664	1.23	0.321
T*N*U*C	3	0.78	0.518	0.255	0.857	0.07	0.976
Error	72						

N, nutriente; U, *Ulva*; C, corte; T, tiempo.

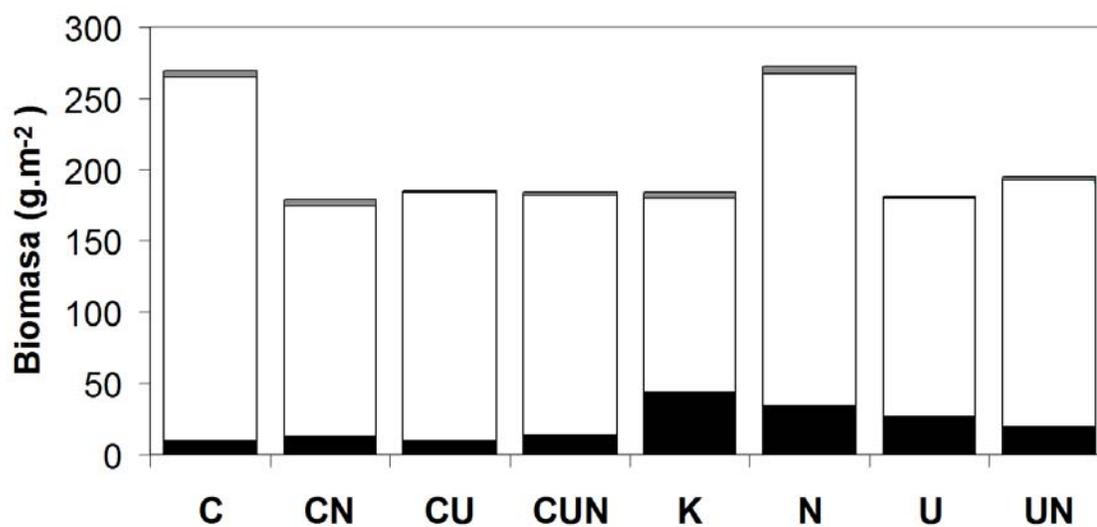


Figura 22: Biomasa foliar de *Z. marina* (negro), algas verdes (blanco) y algas café (gris) por tratamiento al finalizar el experimento en marzo 2008 (n=4; 4 sitios). N, tratamiento de nutriente; U, tratamiento *Ulva*; C, tratamiento corte; K, control.

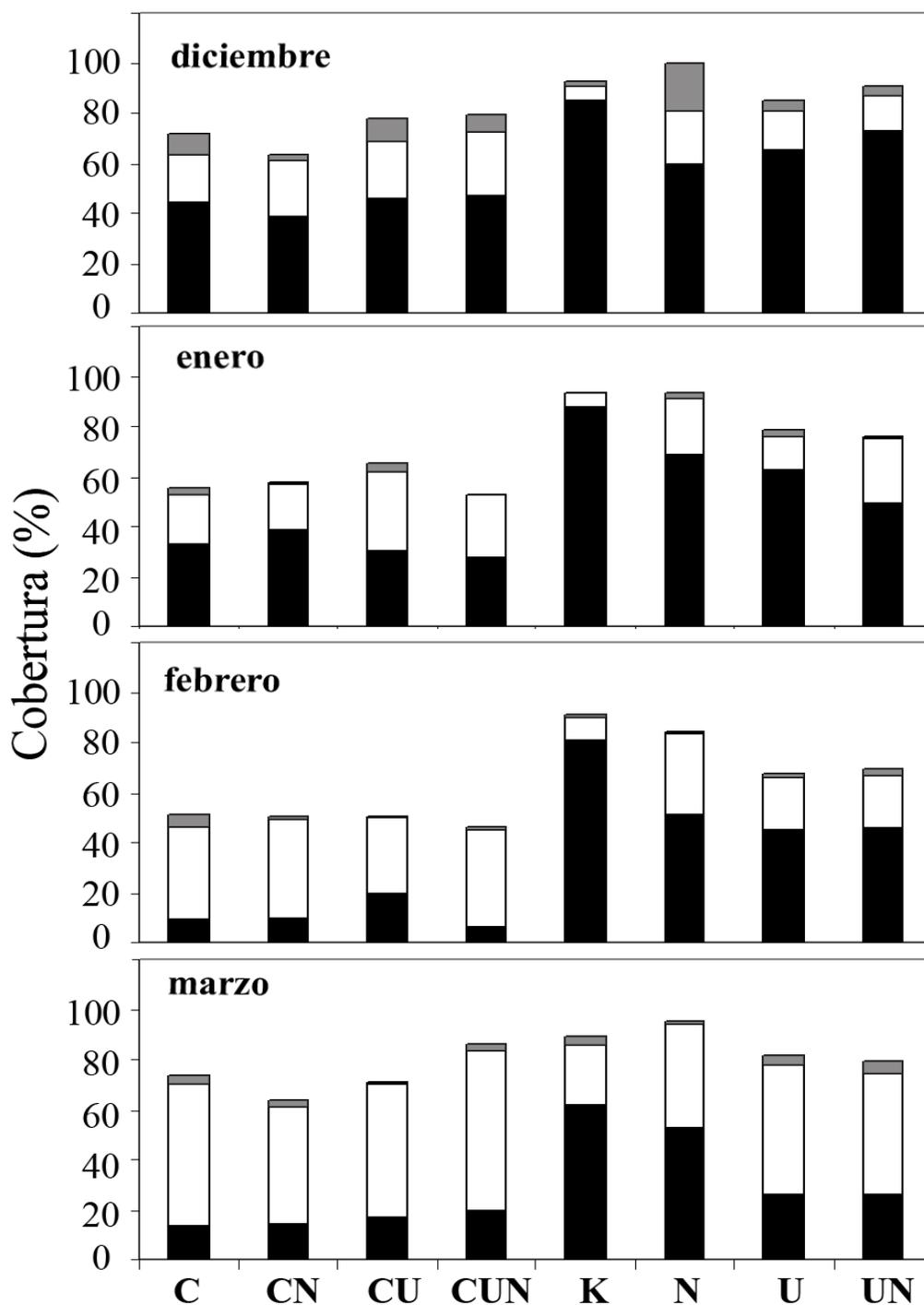


Figura 23: Variación del promedio mensual del porcentaje de cobertura de *Z. marina*, (negro) algas verdes (blanco) y algas café (gris) por tratamiento (n=4; 4 sitios). N, tratamiento de nutriente; U, tratamiento *Ulva*; C, tratamiento corte; K, control.

Macroalgas café

No se encontraron efectos significativos de los diferentes tratamientos realizados sobre la biomasa y el porcentaje de cobertura de las algas café (Tablas VIII y IX, Fig. 22 y 23). Sí hubo diferencias significativas en la cobertura de las algas café a lo largo de los meses que duró el estudio (Tabla IX). En el caso de la relación con la cobertura de *Z. marina* (alga café/*Z. marina*) sólo se encontraron diferencias significativas por tratamientos pero no dentro de las réplicas (Tabla IX). No hubo diferencias para la relación de la biomasa de las algas café con la biomasa de *Z. marina* (alga café/*Z. marina*) en función de los tratamientos aplicados (Tabla VIII).

Tabla VIII: Resultados del ANOVA de tres vías para las variables de biomasa foliar de *Z. marina* y algas café (g m^{-2}) y la relación de ambas. N, tratamiento de nutriente; U, tratamiento *Ulva*; C, tratamiento corte. + Sin homogeneidad de varianzas.

	B. foliar <i>Z.marina</i>				Alga café+			Ac / B.foliar <i>Z.marina</i>		
	df	MS	F	p	MS	F	p	MS	F	p
N	1	0.06	0.64	0.433	10485.0	0.69	0.414	0.34	0.40	0.534
U	1	0.25	2.88	0.103	137.6	0.01	0.925	0.04	0.04	0.839
C	1	1.44	16.40	0.000	393.6	0.03	0.873	1.36	1.61	0.217
N*U	1	0.03	0.30	0.587	9196.7	0.61	0.443	0.49	0.58	0.456
N*C	1	0.19	2.13	0.158	7656.6	0.51	0.484	0.51	0.60	0.445
U*C	1	0.19	2.14	0.157	40975.3	2.70	0.113	1.22	1.45	0.241
N*U*C	1	0.01	0.11	0.748	8945.3	0.59	0.450	0.51	0.60	0.445
Error	24	0.09			15148.3			0.84		

N, nutriente; U, *Ulva*; C, corte. + sin homogeneidad de varianzas

Tabla IX: Resultados del ANOVA de medidas repetidas para las variables de cobertura (%) de *Z. marina*, algas café y la relación de las coberturas de ambos. T, tiempo; N, tratamiento de nutriente; U, tratamiento *Ulva*; C, tratamiento corte. + Sin homogeneidad de varianzas.

	df	<i>Z. marina</i>		Algas café		Ac/Zm+	
		F	p	F	p	F	p
Tratamientos							
N	1	1.47	0.236	0.013	0.909	0.01	0.924
U	1	3.24	0.084	0.509	0.483	0.01	0.925
C	1	38.03	0.000	0.287	0.597	16.53	0.000
N*U	1	0.65	0.427	0.202	0.657	0.37	0.546
N*C	1	0.66	0.426	1.326	0.261	2.99	0.097
U*C	1	4.25	0.050	0.298	0.590	0.75	0.396
N*U*C	1	1.40	0.248	1.464	0.238	2.38	0.136
Error	24						
Réplicas							
T	3	7.26	0.00	3.108	0.047	0.30	0.83
T*N	3	0.43	0.73	0.178	0.910	0.38	0.77
T*U	3	1.99	0.14	0.388	0.763	0.25	0.86
T*C	3	3.44	0.03	0.331	0.803	2.27	0.11
T*N*U	3	0.86	0.47	0.501	0.685	1.01	0.41
T*N*C	3	0.41	0.75	0.611	0.615	0.44	0.73
T*U*C	3	1.91	0.16	0.705	0.559	1.02	0.40
T*N*U*C	3	0.78	0.52	1.454	0.254	0.49	0.69
Error	72						

N, nutriente; U, *Ulva*; C, corte; T, tiempo. + sin homogeneidad de varianzas

Epibiontes

Se encontraron distintos grupos de epibiontes colonizando las hojas de *Z. marina*, siendo los más abundantes el alga roja incrustante *Pneophyllum confervicola* cf, que se distribuía principalmente en los ápices de las hojas, y *Ulva clathrata* en estadio juvenil. Otras especies, como *Spiridia filamentosa*, aunque presentes no eran comunes, por lo que no se consideraron en los análisis. La fauna estaba compuesta principalmente por briozoarios y poliquetos (*Spirorbis sp*) aunque también se observaron refugios de isópodos y lo que probablemente eran puestas de huevos.

El tratamiento de corte disminuyó significativamente la biomasa total de epibiontes, pero no la relación de los epibiontes con la biomasa foliar de *Z. marina* (epibiontes/*Z. marina*) (Tabla X; Fig. 24). El estudio de la cobertura de los diferentes grupos presentes entre los epibiontes, indicó que el alga roja incrustante *P. confervicola* presenta menor cobertura en los cuadrantes en los que las hojas fueron cortadas (Tabla XI; Fig. 25 y 26). El resto de los epibiontes mostraron variaciones temporales, sin mostrar diferencias significativas entre tratamientos (Tabla XI).

Tabla X: Resultados del ANOVA de tres vías de la biomasa (gm^{-2}) de *Z. marina*, epibiontes y su relación. N, tratamiento de nutriente; U, tratamiento *Ulva*; C, tratamiento corte.

	df	B. foliar <i>Z.marina</i>			Biomasa epibiontes			Ep/B.foliar <i>Z.marina</i>		
		MS	F	p	MS	F	p	MS	F	p
N	1	0.06	0.64	0.433	0.00	0.00	1.000	0.11	0.31	0.584
U	1	0.25	2.88	0.103	0.19	1.70	0.204	0.45	1.24	0.277
C	1	1.44	16.40	0.000	1.21	10.94	0.003	0.05	0.13	0.722
N*U	1	0.03	0.30	0.587	0.07	0.67	0.420	0.25	0.68	0.418
N*C	1	0.19	2.13	0.158	0.38	3.48	0.075	0.04	0.10	0.753
U*C	1	0.19	2.14	0.157	0.00	0.01	0.940	0.25	0.69	0.414
N*U*C	1	0.01	0.11	0.748	0.28	2.52	0.125	0.24	0.64	0.430
Error	24	0.09			0.11			0.37		

N, nutriente; U, *Ulva*; C, corte

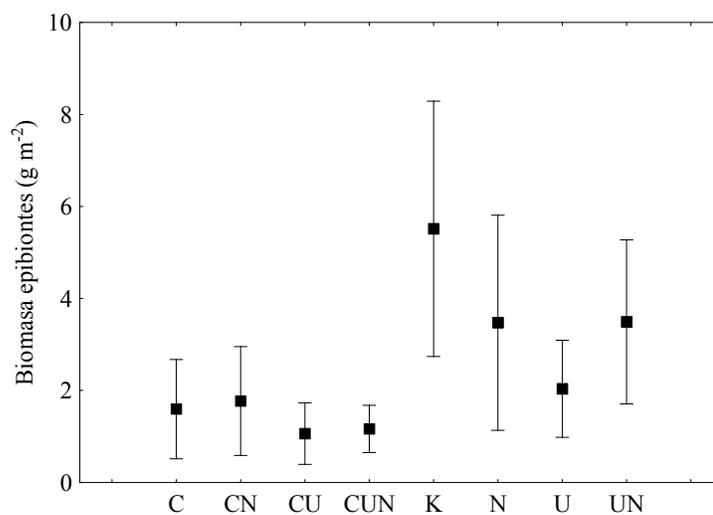


Figura 24: Biomasa de los epibiontes (± 1 EE) para cada tratamiento medida en marzo de 2008 al finalizar el experimento ($n=4$; 4 sitios). N, tratamiento nutriente; U, tratamiento *Ulva*; C, tratamiento corte; K control.

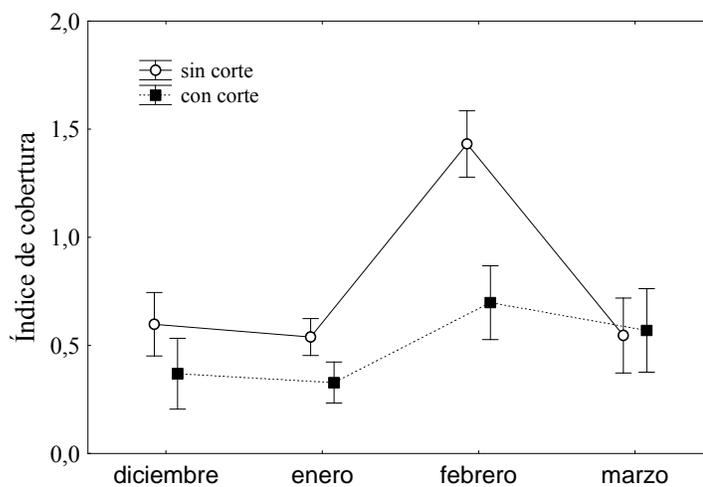


Figura 25: Diferencias mensuales en la cobertura media (± 1 EE) de algas rojas incrustantes entre los tratamientos con corte y sin corte.

Tabla XI: Resultados del ANOVA de medidas repetidas para las variables de cobertura de los diferentes grupos de epibiontes considerados. T, tiempo; N, tratamiento de nutriente; U, tratamiento *Ulva*; C, tratamiento corte. + Sin homogeneidad de varianzas.

	df	Fauna		Verdes+		Roja	
		F	p	F	p	F	p
Tratamientos							
N	1	0.52	0.478	0.00	0.998	0.57	0.457
U	1	2.61	0.120	0.82	0.373	0.95	0.339
C	1	0.11	0.742	1.91	0.179	7.85	0.009
N*U	1	0.00	0.993	0.11	0.743	1.07	0.310
N*C	1	0.13	0.720	0.04	0.852	0.01	0.934
U*C	1	0.72	0.405	0.10	0.756	0.02	0.896
N*U*C	1	0.48	0.496	0.51	0.480	0.04	0.836
Error	24						
Réplicas							
T	3	9.86	0.000	45.93	0.000	8.51	0.000
T*N	3	0.59	0.629	0.35	0.791	0.74	0.539
T*U	3	0.66	0.584	0.79	0.509	0.12	0.947
T*C	3	2.09	0.132	3.55	0.029	3.01	0.049
T*N*U	3	0.24	0.866	0.21	0.889	1.03	0.394
T*N*C	3	0.95	0.435	0.63	0.599	0.25	0.863
T*U*C	3	0.16	0.921	0.39	0.759	0.11	0.951
T*N*U*C	3	0.25	0.857	0.69	0.567	0.37	0.776
Error	72						

N, nutriente; U, *Ulva*; C, corte; T, tiempo. + sin homogeneidad de varianzas

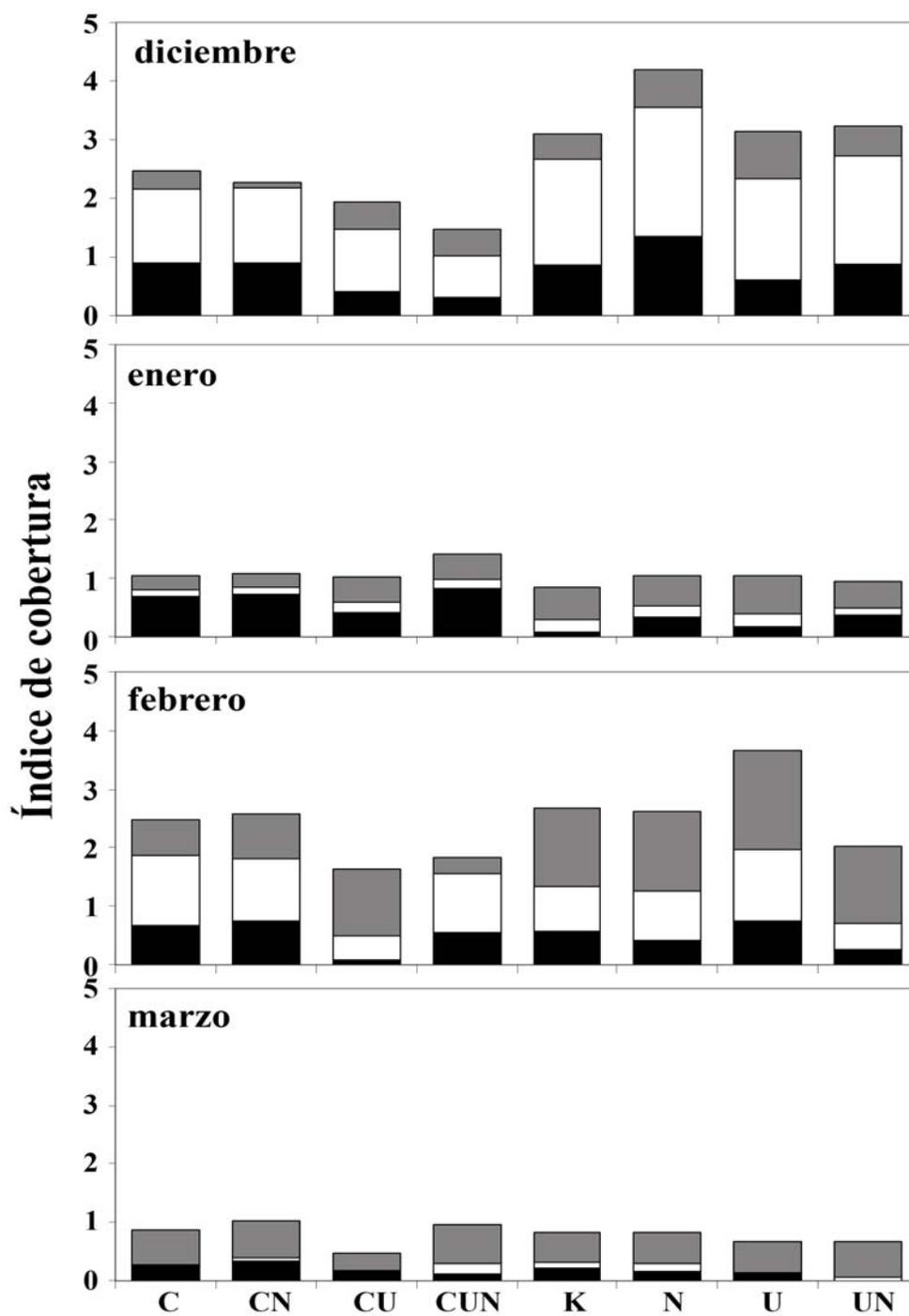


Figura 26: Variaciones mensuales del promedio de cobertura de fauna sésil (negro), epifitas verdes (blanco) y epifitas rojas incrustantes (gris) (n=4; 4 sitios). N, tratamiento de nutriente; U, tratamiento *Ulva*; C, tratamiento corte; K, control.

Microfitobentos

La concentración de pigmentos fotosintéticos provenientes de microalgas bentónicas no mostró diferencias significativas en función del tratamiento (Tabla XII; Fig. 27 y 28). En el caso de los feopigmentos, al igual que en la relación de ambos pigmentos (Chla/feopigmentos), existe una variación temporal (Tabla XII), disminuyendo, en general, la concentración entre diciembre y marzo (Fig. 28).

Tabla XII: Resultados de ANOVA de medidas repetidas para el contenido de Chla y feopigmentos (mg m^{-2}) en el sedimento, así como de la relación de ambos. T, tiempo; N, tratamiento de nutriente; U, tratamiento *Ulva*; C, tratamiento corte. + Sin homogeneidad de varianzas.

	df	Chla		Feopigmentos		Chla/Feop+	
		F	p	F	p	F	p
Tratamientos							
N	1	0.02	0.884	0.33	0.575	0.74	0.399
U	1	0.01	0.943	0.09	0.765	0.43	0.520
C	1	0.44	0.512	0.12	0.731	0.18	0.678
N*U	1	3.69	0.068	1.32	0.264	1.57	0.223
N*C	1	0.11	0.745	0.04	0.844	0.97	0.337
U*C	1	0.09	0.770	0.11	0.741	0.45	0.509
N*U*C	1	0.06	0.802	0.06	0.815	0.50	0.486
Error	21						
Réplicas							
T	2	0.18	0.833	6.25	0.008	3.61	0.046
T*N	2	0.57	0.575	0.65	0.535	0.04	0.957
T*U	2	0.10	0.903	1.37	0.278	0.18	0.839
T*C	2	0.86	0.436	2.89	0.079	0.74	0.490
T*N*U	2	2.11	0.147	1.70	0.209	0.56	0.578
T*N*C	2	0.22	0.805	1.27	0.303	0.51	0.606
T*U*C	2	0.17	0.845	0.14	0.868	0.07	0.933
T*N*U*C	2	1.33	0.288	0.35	0.710	0.10	0.905
Error	42						

N, nutriente; U, *Ulva*; C, corte; T, tiempo. + sin homogeneidad de varianzas

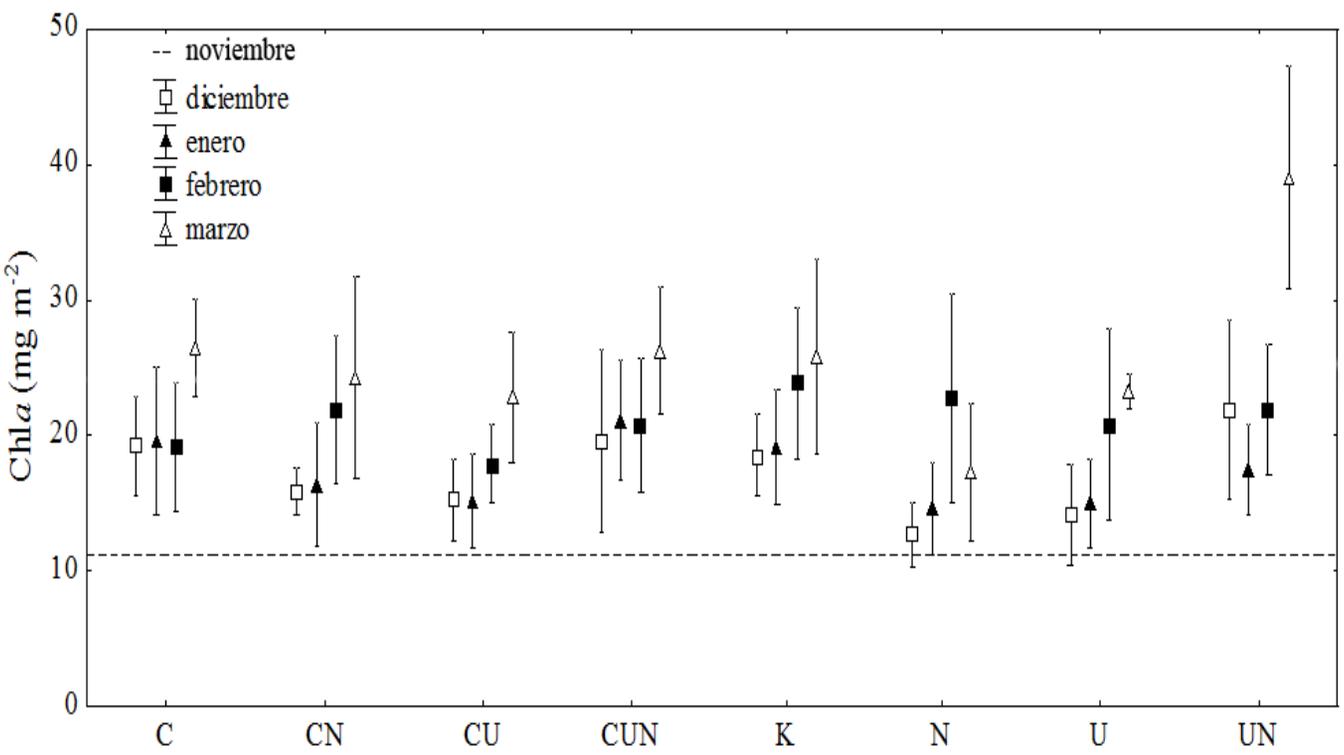


Figura 27: Promedio de los valores de Chl *a* ($\pm 1 EE$) para los diferentes meses según el tratamiento. La línea punteada indica el promedio en condiciones iniciales de noviembre de 2007 ($n=4$; 4 sitios). N, tratamiento nutriente; U, tratamiento *Ulvax*; C, tratamiento corte; K control.

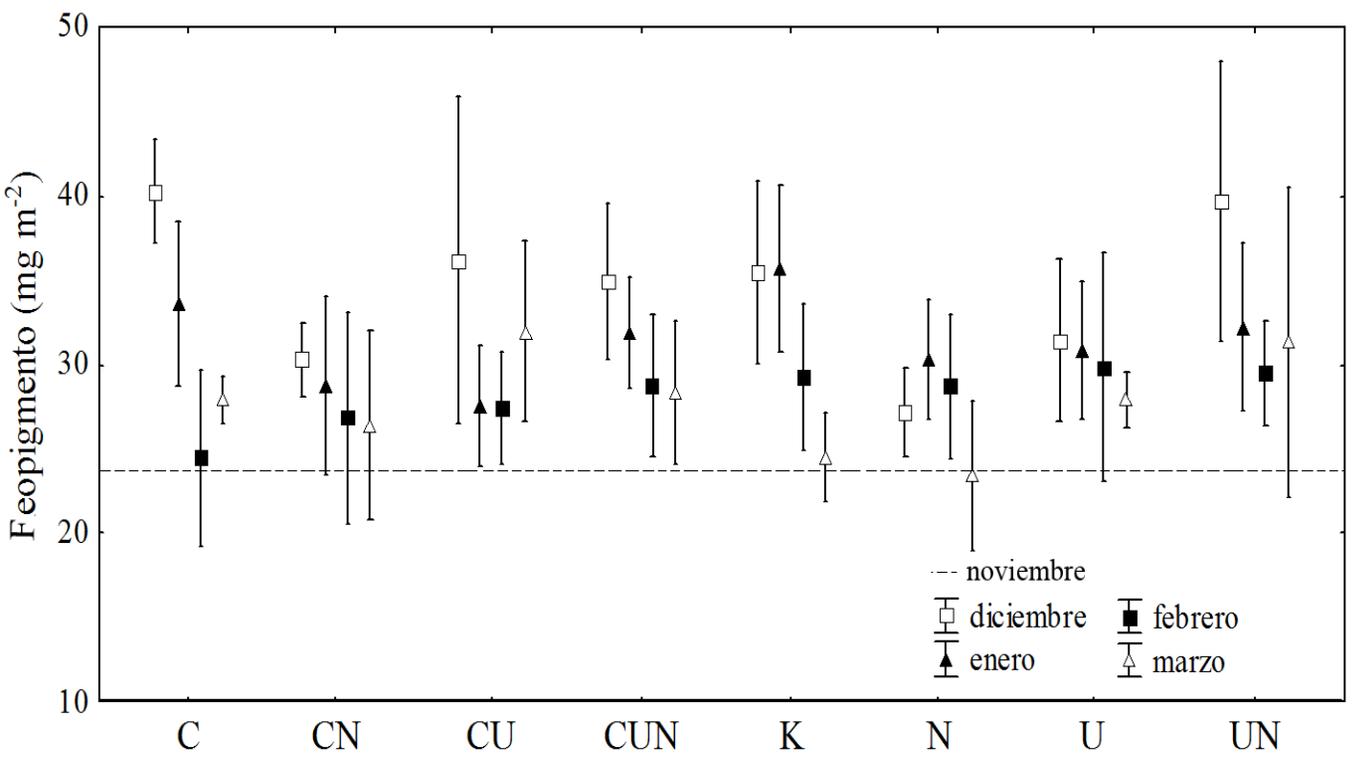


Figura 28: Promedio de los valores de Feopigmentos (± 1 SE) para los diferentes meses según el tratamiento. La línea punteada indica el promedio en condiciones iniciales de noviembre de 2007 (n=4; 4 sitios). N, tratamiento nutriente; U, tratamiento *Uta*; C, tratamiento corte; K control.

V.5 INFLUENCIA DE LAS VARIABLES ABIÓTICAS Y BIÓTICAS SOBRE *Zostera marina*

Los análisis de regresión múltiple mostraron que la densidad, número de hojas por haz, longitud de hojas y biomasa foliar y subterránea de *Z. marina* estuvieron relacionadas con la presencia de algas verdes (Tabla XIII). Otras variables que fueron significativas para algunas de las variables de *Z. marina* fueron el sitio, para la biomasa foliar, densidad, número de hojas y longitud de hoja, y la irradiancia para la biomasa y la densidad (Tabla XIII). Respecto del porcentaje de N y C en los diferentes tejidos de *Z. marina*, sólo el porcentaje de carbono en la biomasa subterránea presentó correlaciones significativas con alguna de las variables independientes consideradas, sin embargo, el análisis de residuales no mostró una distribución aleatoria.

Tabla XIII: Resultados del análisis de regresión múltiple con la biomasa foliar y subterránea, densidad, longitud de hoja y número de hojas como variables dependientes.

Biomasa foliar

$R^2=0.850$; $F(5,31)=35.029$; $p<0.001$

	Beta	r	B	ES de B	t(31)	p-valor
Sitio	1.429	0.857	0.436	0.047	9.268	0.000
Luz media	-0.634	-0.596	-36.381	8.812	-4.129	0.000
Epibiontes	0.393	0.668	58.037	11.605	5.001	0.000
Algas verdes	-0.264	-0.496	-9.482	2.982	-3.179	0.003
Algas café	-0.193	-0.295	-11.018	6.418	-1.717	0.096

Biomasa subterránea (logx+1)

$R^2=0.444$; $F(3,32)=8.5020$; $p<0.001$

	Beta	r	B	ES de B	t(32)	p-valor
Intercept			2.368	0.078	30.310	0.000
Luz media	-0.472	-0.520	-0.499	0.145	-3.447	0.002
Algas verdes	-0.343	-0.408	-0.110	0.044	-2.531	0.016
Epibiontes	0.253	0.314	0.334	0.178	1.870	0.071

Densidad

$R^2=0.896$; $F(4,32)=68.441$; $p<0.001$

	Beta	r	B	ES de B	t(32)	p-valor
Sitio	1.184	0.863	4.676	0.483	9.676	0.000
Algas verdes	-0.380	-0.752	-176.767	27.396	-6.452	0.000
Luz media	-0.425	-0.520	-316.107	91.751	-3.445	0.002
Epibiontes	0.142	0.395	272.493	112.092	2.431	0.021

Longitud hoja

$R^2=0.914$; $F(2,33)=174.41$; $p<0.001$

	Beta	r	B	ES de B	t(33)	p-valor
Sitio	0.948	0.955	0.186	0.010	18.516	0.000
Algas verdes	0.156	0.469	3.625	1.187	3.053	0.004

Número de hojas (logx+1)

$R^2=0.472$; $F(2,32)=14.279$; $p<0.001$

	Beta	r	B	ES de B	t(32)	p-valor
Intercept			3.812	0.684	5.573	0.000
Sitio	-0.588	-0.629	-0.031	0.007	-4.577	0.000
Algas verdes	-0.346	-0.429	-0.023	0.009	-2.689	0.011

VI. Discusión

Los pastos marinos de la Bahía de San Quintín, al igual que los de otras regiones, muestran una elevada variabilidad estacional en biomasa y densidad (Poumian-Tapia e Ibarra-Obando, 1999; Cabello-Pasini et al., 2003; Ibarra-Obando et al., 2007). Esta variabilidad puede observarse también en los resultados del presente estudio. Los análisis realizados con ANOVA de medidas repetidas muestran una influencia significativa del factor tiempo durante los 5 meses del experimento. Así mismo, los resultados del análisis de regresión múltiple muestran que, entre otros factores, el sitio de muestreo influye en las características de la pradera y, probablemente, en la respuesta a los tratamientos de *Zostera marina* y su relación con otros productores primarios. Esta elevada variabilidad espacial en la distribución y abundancia de los pastos marinos presentes en la Bahía de San Quintín también ha sido documentada en estudios anteriores (Jorgensen, 2006; Muñiz-Salazar et al., 2006).

Por otra parte, una vez extraída esta variabilidad espacial y temporal, la reducción en la biomasa de *Z. marina* debido a la simulación de un pastoreo intenso de *B. bernicla*, produjo disminuciones significativas en las principales características de la especie pastoreada, densidad, cobertura, biomasa foliar y biomasa subterránea. Además, el tratamiento de corte incrementó significativamente el crecimiento de *Z. marina*, y afectó directa e indirectamente a la abundancia de algunos de sus principales competidores, macroalgas y epífitas (resumen en tabla XIV). Estos resultados coinciden con la teoría propuesta para explicar el efecto de la herbivoría sobre los pastos terrestres, la cual predice que más que causar una mortalidad directa del organismo pastoreado, la herbivoría provoca una reducción en su capacidad competitiva (Hulme, 1996). Esta teoría puede ser aplicada a los pastos marinos ya que, al igual que los pastos terrestres, presentan características típicas de estrategias anti-herbívoros (Heck y Valentine, 2006).

VI.1 EFECTO DE LA HERBIVORÍA Y LOS FLORECIMIENTOS ALGALES SOBRE *Z. marina*

Efecto de la remoción foliar. En el presente estudio, el tratamiento de la herbivoría simulada produjo una mayor reducción en la biomasa foliar que en estudios realizados bajo condiciones de herbivoría natural por aves (70% vs. 40-50%), aunque la reducción de la biomasa subterránea fue similar (40-50%; Valentine y Heck, 1999 y referencias; Nacken y Reise, 2000). Tal vez la excepción sea el estudio de Rivers y Short (2007), quienes reportan la desaparición de una pradera de *Z. marina*, que nunca había sido pastoreada anteriormente por gansos, en un único evento de herbivoría. La elevada biomasa subterránea encontrada en la Bahía de San Quintín y su elevada concentración de carbono, incluso en los cuadrantes en los que se realizó el corte de hojas, sugiere que las praderas utilizadas en el presente estudio serían capaces de resistir un mayor nivel de herbivoría que lo simulado, 3 eventos en 60 días. Por lo tanto, de momento desconocemos en los pastos de la Bahía de San Quintín el punto de inflexión en la intensidad herbívora en el que se produce la desaparición de la pradera, siendo en otros estudios entre tres y seis eventos (Valentine y Heck, 1991, 1999; Heck y Valentine, 1995; Maciá, 2000).

Al igual que los pastos terrestres, los pastos marinos presentan adaptaciones propias de estrategias anti-herbívoros, como la propagación clonal y la resultante integración fisiológica entre haces, la presencia de grandes meristemos basales y rizomas ramificados y la facilidad de regenerar tejidos defoliados (Heck y Valentine, 2006). Estas adaptaciones les permiten una rápida recuperación de la biomasa foliar, habiéndose reportado en numerosos casos un efecto estimulante de la herbivoría sobre el crecimiento (Valentine et al., 1997; Moran y Bjorndal, 2005; Ferson, 2007, Vergés et al., 2008; este estudio, Fig. 21). Aunque en ocasiones la recuperación de las zonas defoliadas por herbivoría se produce gracias a la germinación de semillas (Heck y Valentine, 2006) es más común que la recuperación de la pradera se realice mediante la movilización de reservas desde los rizomas o haces vecinos. En este caso, el crecimiento de la biomasa foliar puede producirse mediante el incremento en el número de hojas o la longitud de éstas en los haces pastoreados (Moran y Bjorndal, 2005; Vergés et al., 2008), por la aparición de nuevos brotes (Valentine et al., 1997; Hughes y Stachowicz, 2004) o por una combinación simultánea de estos procesos (Ferson 2007). Estas diferentes formas de crecimiento explican las diferencias reportadas, tanto

Tabla XIV: Resumen de los efectos producidos por los tratamiento del experimento. nC; cuadrantes con hojas no cortadas. C cuadrantes con hojas cortadas. n.s no significativo * Significativo con $\alpha < 0.05$ ** con $\alpha < 0.01$ *** con $\alpha < 0.001$. Cuando varios análisis evaluaban la misma variable respuesta, se reporta el resultado de menor significancia.

<i>Zostera marina</i>	Tiempo	Corte (C)	Ulva (U)	Nutriente (N)	C x U	C x N	U x N	C x U x N
densidad	***	nC>C**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
n° hojas	**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
longitud hoja	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
cobertura	**	nC>C*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
crecimiento	***	nC>C**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
biomasa foliar	-	nC>C***	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
biomasa enterrada	-	nC>C**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
% N en hojas	-	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
% C en hojas	-	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
% C en raíces y rizomas	-	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Macroalgas verdes	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
macroalgas café	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Fitobentos	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Chla								
Feopigmentos	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Epibiontes	-	nC>C**	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
biomasa								
cobertura roja incrust.	n.s.	nC>C*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
cobertura verde	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
cobertura fauna	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Verdes/ <i>Z.marina</i>	*	C>nC*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Relaciones entre productores primarios	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Café/ <i>Z.marina</i>								
Epibiontes/ <i>Z. marina</i>	-	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.

nC; cuadrantes con haces no cortados. C cuadrantes con haces cortados. n.s no significativo * Significativo con $\alpha < 0.05$ ** con $\alpha < 0.01$ *** con $\alpha < 0.001$

dentro de los estudios como entre estudios, en la respuesta a la herbivoría medida como la densidad de haces y la longitud de hojas. En el presente estudio, el crecimiento fue significativamente mayor en los cuadrantes en que se realizó el corte respecto de los cuadrantes control y está asociado tanto al incremento en la densidad de haces como al incremento en la longitud de hoja.

En el estudio realizado evaluando la herbivoría de *B. bernicla* sobre pastos del corredor del Pacífico, que se llevó a cabo en Humboldt Bay, se evaluaron dos diferentes intensidades de herbivoría sobre *Z. marina* durante la primavera. Se consideró una herbivoría moderada, en la que el corte se realizó hasta dejar las hojas con 45 cm de longitud, y se consideró una herbivoría intensa, en el que las hojas se dejaron con una longitud de 15 cm (Ferson, 2007). Bajo condiciones de herbivoría intensa, se presentó menor biomasa foliar y subterránea que bajo condiciones de herbivoría moderada y no herbivoría o condiciones control (Ferson, 2007). Aunque en el presente estudio sólo se simuló un tipo de herbivoría (intensa; hojas de 2 cm.) la biomasa foliar también presentó menores valores bajo condiciones de herbivoría intensa que bajo condiciones control, al igual que Ferson (2007). Sin embargo, cuando comparamos otras variables respuesta, podemos observar ciertas diferencias entre ambos estudios. Por ejemplo, en el estudio en Humboldt Bay, la herbivoría intensa produjo una disminución del crecimiento respecto a la herbivoría moderada y el control, mientras que en el presente estudio, el crecimiento fue mayor a pesar de que nuestra remoción foliar fue más intensa que las de Ferson (2007). La diferencia entre los métodos de medición del crecimiento podría ser la causa de esta diferencia, aunque otros factores como la menor biomasa subterránea de la pradera de Humboldt Bay, diferencias en la distancia entre haces vecinos o la época del año en que se realizaron los estudios no deben ser descartados (Cebrián et al., 1998; Valentine y Heck, 1999; Marbá et al., 2006)

La recuperación de la biomasa foliar gracias a la movilización del N y C almacenado en los rizomas sugiere que la proporción de estos elementos podría cambiar en la planta ante eventos de herbivoría (Heck y Valentine, 2006). La ausencia de efectos en el porcentaje de C, tanto en hojas como en raíces y rizomas, que se observó en el presente estudio coincide con la observación realizada por Duarte (1990), quien considera que esta concentración es relativamente estable para una especie en una misma región. Debido a esta consistencia en

el porcentaje de C, las variaciones en la relación C:N van a deberse principalmente al porcentaje de N. Vergés et al. (2008) reporta una mayor reducción en el porcentaje de N en los rizomas de *Posidonia oceanica* en función de la intensidad de la herbivoría. Sin embargo, en el caso de las hojas observaron que sólo los haces expuestos a niveles moderados de herbivoría tuvieron significativamente menor porcentaje de N que los no pastoreados o los expuestos a otros niveles de herbivoría, baja e intensa (Vergés et al., 2008). En otros estudios no se han encontrado diferencias significativas en el porcentaje de N o la relación C:N de las hojas (McGlathery, 1995; Ibarra-Obando et al., 2004b; Ferson, 2007; este estudio). La ausencia de efecto de la herbivoría en el porcentaje de C y N de los tejidos foliares en estos estudios, junto con la inconsistencia presentada por Vergés et al. (2008), contrasta con el comportamiento de algunos herbívoros (peces, tortugas, aves y dugongos), quienes pastorean repetidas veces en los mismos haces o seleccionan las hojas más jóvenes porque presentan mayor contenido en N (McGlathery, 1995; Heck y Valentine, 2006; Ferson, 2007). Como afirman otros autores (Heck y Valentine, 2006) se necesita una mayor investigación sobre la selección de hojas por los herbívoros.

Efecto de la adición de nutrientes. La ausencia de efecto del enriquecimiento por nutrientes en las variables respuesta de *Z. marina* y de otros productores primarios posiblemente se deba a que la cantidad liberada de fertilizante fue insuficiente en un medio eutrófico y con elevado rango de marea. Además, la cantidad liberada en el presente estudio fue mucho menor que en otros experimentos de enriquecimiento (Heck et al., 2006 y referencias).

Efecto de los florecimientos algales. El único efecto significativo de la adición de *Ulva* sobre los pastos marinos fue el incremento de la concentración de nitrógeno en las hojas de *Z. marina* entre enero y marzo. En contraste, en los demás tratamientos se produjo un decremento. Entre los mecanismos que podrían conducir a estas diferencias están la reducción del crecimiento de *Z. marina* en presencia de *Ulva* o el aporte de nutrientes por la descomposición de *Ulva* (Zimmerman y Montgomery, 1984). Sin embargo, los datos de crecimiento de *Z. marina* no indican una influencia de *Ulva*. Por otra parte, parece poco plausible que la causa sea el aporte de nutrientes por la descomposición de *Ulva* ya que en la zona de estudio hay una elevada concentración de amonio en el agua intersticial (datos

no publicados). Por lo tanto, no se ha encontrado una explicación al menor decremento en el porcentaje de nitrógeno de los haces sobre los que se colocaron talos de *Ulva* respecto del control.

La ausencia de efectos sobre las variables de *Z. marina* consideradas debidas a la adición de *Ulva* contrasta con otros estudios que han realizado experimentos similares (Hauxwell et al., 2001; Nelson y Lee, 2001). Aunque en estos otros estudios con simulación de florecimientos algales se han utilizado cajas con malla fina para la contención de las macroalgas, en vez de bolsas de nylon como en el presente estudio, no considero probable que este sea el motivo de la ausencia de efectos de la simulación. La cantidad de *Ulva* utilizada (2 Kg peso fresco) y recuperada (promedio de 0.8 Kg) en el tratamiento parece suficiente para producir cambios significativos en la biomasa de *Z. marina* en vista a las cantidades reportadas por Zertuche et al. (2009) para la Bahía de San Quintín, y Hauxwell et al. (2001) para Waquoit Bay, Massachusetts, USA. Estos autores (Hauxwell et al., 2001) consideran un espesor de macroalgas superior a 9-12 cm (aproximadamente 25 g m⁻² peso seco) como un nivel crítico en el que se produce la desaparición de la pradera. Por otra parte, Maciá (2000), simuló los florecimientos invernales de *Laurencia spp* y *Dictyota spp* y encontró un efecto significativo conjunto de la herbivoría y las algas, pero no encontró efectos significativos de la presencia de algas de forma aislada.

Efectos conjuntos de los diferentes factores. La ausencia de un efecto simultáneo del corte de hojas y de la adición de macroalgas, permite rechazar la hipótesis de la interacción entre la remoción foliar debida a la herbivoría de las brantas y la presencia de afloramientos algales que produjese un rápido deterioro de las praderas de pastos. Esto contrasta con el estudio de Maciá (2000), cuyos resultados muestran una reducción de la densidad de pastos marinos cuando ambos factores se consideraron conjuntamente. Sin embargo, la biomasa foliar y la biomasa subterránea no fue afectada por la interacción de los dos factores (Maciá, 2000) por lo que sus resultados tampoco pueden considerarse concluyentes

De los tres mecanismos propuestos consistentes con la hipótesis general de la interacción de la herbivoría (remoción foliar y heces de aves) y los afloramientos algales, sólo podemos rechazar la referente a la interacción entre la remoción foliar y los

afloramientos algales debido al escaso enriquecimiento realizado. Más investigaciones son necesarias para evaluar la interacción de la adición de nutrientes por brantas y los afloramientos algales y la interacción de estos dos factores con la remoción foliar.

VI.2 EFECTO DE LA HERBIVORÍA Y LOS FLORECIMIENTOS ALGALES SOBRE LA ABUNDANCIA NATURAL DE OTROS PRODUCTORES PRIMARIOS

Efectos sobre macroalgas. La ausencia de efecto del corte de las hojas de *Z. marina* sobre la abundancia de macroalgas, pudo ser debida a la elevada variabilidad estadística que causaron la flotabilidad de las macroalgas y a la presencia de una surgencia al final del experimento. Las principales macroalgas encontradas fueron *Ulva clathrata*, *U. expansa* y *Dyctiota undulata*, las cuales son flotantes y se desplazan generalmente en grandes masas conjuntas (Ibarra-Obando y Aguilar-Rosas, 1985; Zertuche et al., 2009). La presencia de este tipo de algas en las praderas de fanerógamas marinas está relacionada a las condiciones hidrodinámicas (Kopecky y Dunton, 2006). Dependiendo de la velocidad de la corriente, estas algas pueden asentarse en los espacios desprovistos de pastos cuando éstos son parcheados o asirse a los haces cuando la hidrodinámica es más intensa (Kopecky y Dunton, 2006). En el caso de nuestro experimento, en zonas con corrientes de marea intensas como las zonas cercanas a los canales, la posibilidad de que estas algas se asienten son menores y, en caso de que esto ocurra, las posibilidades de que permanezcan durante mucho tiempo son escasas. Bajo estas condiciones, a menos que el tratamiento de corte (o cualquiera de los otros dos tratamientos realizados) se realizase a gran escala, la posibilidad de ver un efecto claro sobre la presencia y permanencia de este tipo de macroalgas sobre los pastos marinos es baja. Por otra parte, la surgencia ocurrida durante el final del experimento probablemente sea la causa de los elevados valores de biomasa de macroalgas verdes reportados para marzo, los cuales pudieron enmascarar los tratamientos realizados.

Efectos sobre epibiontes. El componente epífita en la comunidad de pastos marinos suele ser de gran importancia (Thayer et al., 1978; Zedler, 1980), pudiendo llegar a representar el componente de mayor productividad del ecosistema (Moncreiff et al., 1992). Los macroherbívoros durante su pastoreo afectan la presencia de epibiontes, cambiando su composición y abundancia (Hughes et al., 2004; Prado et al., 2007, este estudio). Como se

indica en los objetivos, se consideraba más plausible que, al cortar las hojas, el nuevo tejido foliar formado no presentase epibiontes. Sin embargo, la proporción entre epibiontes y *Z. marina* fue similar tanto en los haces previamente cortados como en condiciones control. Por lo tanto, de los resultados encontrados no puede sugerirse un efecto beneficioso de la herbivoría mediante la eliminación del componente epífita de las hojas de *Z. marina*, aunque sí haya habido una disminución de la biomasa total de epibiontes. La ausencia de un efecto en la proporción de epibiontes y *Z. marina* puede explicarse por la rápida colonización de los epibiontes y por el asentamiento diferenciado entre tipos de epibiontes. Borum (1987) encontró que la colonización de las hojas de *Z. marina* por epibiontes tenía lugar mayoritariamente en los primeros 14 días de vida de la hoja. Durante este estudio, el tiempo entre muestreos fue de un mes, lo que pudo permitir que incluso en los haces de cuadrantes en los que se cortaron las hojas, éstas estuviesen colonizadas.

Por otra parte, en las hojas de los pastos marinos se adhieren tanto macroalgas como microalgas y epifauna siguiendo un patrón de colonización diferente (Borowitz et al., 1990). Por ejemplo, en *Amphibolis griffithii*, mientras las macroalgas suelen asentarse en las partes apicales de las hojas, la fauna suele mostrar preferencia por la parte basal (Borowitz et al., 1990). Los resultados de este estudio parecen indicar que, al menos en parte, esto también ocurrió en *Z. marina*. Las macroalgas rojas incrustantes mostraron menores coberturas en hojas cortadas respecto del control, pero otras algas epífitas y la epifauna parecen mostrar una distribución homogénea a lo largo de la hoja al no mostrar diferencias en su cobertura por el tratamiento de corte. Aunque no se ha evaluado la presencia de microalgas epífitas, éstas pueden suponer grandes biomásas (Moncreiff et al., 1992) que, en caso de que se distribuyeran de forma homogénea sobre la hoja, podrían explicar por sí mismas el que no haya un efecto del corte en la relación de la biomasa foliar y de epibiontes.

No se han encontrado diferencias en la abundancia y cobertura de epífitas debido a la presencia de macroalgas, a pesar de que en principio las macroalgas reducen la abundancia de epífitas ya que compiten con ellas por luz y nutrientes (Burkholder et al., 2007).

Efectos en las microalgas. Al igual que las epífitas, las microalgas bentónicas en comunidades de pastos marinos pueden llegar a presentar una mayor producción anual que

los propios pastos (Moncreiff et al., 1992). Sin embargo, en la Bahía de San Quintín, las microalgas bentónicas presentan producción menor que los pastos marinos (Ibarra-Obando et al., 2004a) y se caracterizan por elevadas concentraciones de feopigmentos y bajos niveles de *Chla* activa (Ibarra-Obando y Elguea-Cázarez, 1987).

La ausencia de estudios que evalúen los efectos de los macroherbívoros en las microalgas bentónicas de la comunidad de pastos marinos no nos permite realizar comparaciones directas. Los principales factores que afectan a la biomasa y producción de estos organismos son las condiciones lumínicas, la presencia de nutrientes, las características granulométricas y la presencia de herbívoros (Thornton, 2002; Burkepille y Hay, 2006; McGlathery et al., 2007). Los cambios en la estructura de la pradera o en la disponibilidad de nutrientes debidos a la herbivoría de las brantas o la presencia de macroalgas pueden producir modificaciones en estos factores. Sin embargo, los niveles de pigmentos en el sedimento se mantuvieron estables a pesar de los cambios en la estructura de la pradera que produjo la simulación de la herbivoría.

Recientes estudios resaltan la importancia de las microalgas bentónicas como principal fuente de materia orgánica en sedimento y como conductores de los procesos de degradación microbiana en pastos marinos (Bouillon y Boschker, 2006). En estudios de eutrofización se ha demostrado una elevada resistencia de las microalgas a largas condiciones de oscuridad, condiciones de hipoxia y anoxia o a la presencia de sulfuros, lo que sugiere una gran importancia de estos organismos en la resiliencia y recuperación de los pastos marinos tras eventos de eutrofización (McGlathery et al., 2007). La ausencia de diferencias en la concentración de pigmentos fotosintéticos entre tratamientos sugiere cierta estabilidad de la microflora bentónica y podría ser importante en la recuperación de las praderas tras eventos de herbivoría o de afloramientos algales.

VI.3 LA IMPORTANCIA DE OTROS FACTORES EN LOS EFECTOS DE LA HERBIVORIA Y LOS FLORECIMIENTOS ALGALES SOBRE LA COMUNIDAD DE *Zostera marina*

La consideración de diferentes escalas en la interpretación de resultados puede ayudarnos a comprender los patrones y procesos que afectan a un sistema (Turner et al., 2001). La dinámica y heterogeneidad espacial de los pastos marinos están originadas tanto

por mecanismos internos de la planta como por factores ambientales (Frederiksen et al., 2004). Los mecanismos internos de la planta se refieren principalmente al crecimiento, mortandad y reproducción, que dependen esencialmente de la presencia de nutrientes, luz y competencia (Bostrom et al., 2006). En general podemos considerar estos mecanismos de pequeña escala (pero ver Marbá et al., 2006), los cuales a su vez están influidos por otros de mayor escala, la hidrodinámica en el sentido espacial y la estacionalidad en el sentido temporal (i.e. Thom et al., 2003; Bostrom et al., 2006). En el caso del presente estudio, la consideración de estas escalas nos ayudará a comprender los resultados obtenidos ante la aplicación de los tratamientos utilizados, especialmente aquellas variables y factores más relacionados con la presencia de nutrientes y macroalgas.

Sitio de muestreo, irradiancia y estacionalidad. Las diferencias entre sitios de muestreo son debidas principalmente a las diferentes condiciones hidrodinámicas, las cuales producen una elevada variabilidad ambiental, y llevan a la variación en características ambientales que se han demostrado importantes en la morfología de los pastos marinos (Short, 1983). Estos factores, entre los que se incluyen la distribución de nutrientes, características sedimentológicas, materia orgánica, salinidad y abundancia de otros productores primarios, pueden ser los responsables de la importancia del factor sitio sobre las características morfológicas de *Z. marina* observada en el análisis de regresión múltiple. Estos resultados coinciden con otros estudios realizados en la Bahía de San Quintín en los que se ha visto que diferencias espaciales han producido diferenciación genética de los pastos marinos (Muñiz-Salazar et al., 2006), diferencias en la presencia y abundancia de otros productores primarios (Jorgensen, 2006; Zertuche et al., 2009), diferencias en la presencia y abundancia de la fauna asociada (Sinicrope-Talley et al., 2000; Jorgensen, 2006) y diferencias en los procesos ecológicos que los relacionan (Jorgensen et al., 2007).

La presencia de la brantas en la Bahía de San Quintín se produce en la época del año en la que la producción y biomasa de los pastos es menor (Poumian-Tapia e Ibarra-Obando, 1999), seguramente debido a la escasez de luz capaz de atravesar el primer metro en la columna de agua (Cabello-Pasini et al., 2003). Bajo condiciones de estrés por luz los pastos son más sensibles a otros factores (Alcoverro et al., 1999; Hughes y Stachowicz, 2009),

como la herbivoría. La importancia de la luz sobre la producción de la biomasa foliar y subterránea y en la densidad de los pastos marinos ha sido bien documentada (i.e. Ibarra-Obando et al., 2004b; Enríquez y Pantoja-Reyes, 2005; Lee et al., 2007), y por lo tanto también influye sobre otros componentes de la comunidad (i.e. Rose y Dawes, 1999).

La hidrodinámica en general y la cercanía del sitio de muestreo al canal principal en particular, parece ser la causa de los menores valores de irradiancia encontrados en el sitio C (Fig. 9). En cambio, los menores valores encontrados en D probablemente se deban a la presencia de macroalgas. Ibarra-Obando et al. (2004b) no encontró efectos sinérgicos de la luz con la herbivoría y la adición de nutrientes en la biomasa y crecimiento de *T. testudinum*, lo que sugiere que la influencia de la luz en nuestro estudio se debe más al aumento de la variabilidad entre muestras de cada sitio que por el efecto de la luz sobre los tratamientos.

Efectos de las variables ambientales sobre las macroalgas. Como ya se ha comentado, la importancia de la hidrodinámica en la distribución de macroalgas (Kopecky y Dunton, 2006) y la presencia de un evento de surgencia durante el último mes del experimento pudo influir sobre la ausencia de efectos significativos en las macroalgas, tanto cuando se consideraba un factor como una variable respuesta. De hecho, existe cierta incongruencia entre la ausencia de efectos del tratamiento de *Ulva* y la relación negativa entre la biomasa de macroalgas verdes y la biomasa de *Z. marina* mostrado por el análisis de regresión. Se sabe que la presencia de macroalgas verdes afecta a los pastos marinos por una doble vía; mediante la limitación por luz y mediante alteraciones biogeoquímicas en la interfase agua sedimento (Burkholder, 2007). La presencia de 2 Kg en peso húmedo de *Ulva* sobre los haces de *Z. marina* en los cuadrantes experimentales seguramente ha afectado a la irradiancia que llegaba a las hojas de *Z. marina*. Sin embargo, parece poco probable que en un metro cuadrado las algas puedan producir cambios importantes en las condiciones biogeoquímicas de la magnitud descrita para los florecimientos algales (i.e. den Hartog 1994; McGlathery et al., 1997, Sugimoto, 2007). Aún considerando sólo el sombreado, la disminución de luz disponible para los pastos marinos puede provocar cambios importantes en la morfología de los pastos (Hauxwell et al., 2003; Brun et al., 2003), por lo que la ausencia de efectos de la adición de macroalgas en la comunidad de

pastos debe ser debido a otros factores no evaluados. Hay que considerar que no se habían realizado previamente estudios de simulación de afloramientos algales en estuarios del Pacífico Norteamericano (Kaldy, 2009) y las condiciones de luz y biogeoquímicas propias de la bahía pueden influir de manera diferente a otros sistemas estudiados en la sensibilidad de la comunidad de los pastos marinos a este tipo de afloramientos.

Efectos de las variables ambientales sobre los nutrientes aportados por las brantas. El escaso enriquecimiento realizado durante el presente estudio no ha permitido aportar nuevos datos acerca de si las heces de las brantas podrían afectar de forma significativa al sistema de la Bahía de San Quintín y al ecosistema de los pastos marinos en particular. La cantidad de heces que van a ser incorporados al sistema va a depender del comportamiento de las aves, el tamaño poblacional, la presencia de cazadores y las condiciones hidrodinámicas de la masa de agua (Unckless y Makarewicz, 2007). En algunos estudios se han reportado elevados incrementos de nutrientes (75% P y 40% N; Kitchell et al., 1999) mientras que en otros no se detectaron ningún tipo de efecto (Pettigrew et al., 1998; Unckless y Makarewicz, 2007).

Si tenemos en cuenta que las cantidades de N y P proveniente de las heces de las brantas estimadas en este estudio son las máximas posibles y que la bahía presenta condiciones eutróficas y una residencia del agua relativamente corta, parece poco probable que su efecto sobre los pastos sea significativo. A esto hay que añadirle la propia naturaleza de las heces de las brantas. Dependiendo de su estado de compactación, las heces de *B. bernicla* pueden hundirse y formar parte del sedimento o pueden flotar hasta alcanzar la orilla o deshacerse en el agua (observaciones personales). La exportación de nutrientes por la actividad de las brantas podría favorecer a largo plazo a los pastos marinos, ya que podría disminuir la saturación de los sedimentos con nutrientes provenientes del detritus (Valentine y Duffy, 2006).

VII. Conclusiones

Tanto la estacionalidad como el sitio de muestreo produjeron cambios en las características de *Z. marina* y en otros productores primarios presentes en la comunidad.

Una vez extraída esta variabilidad espacio-temporal, se observó una elevada sensibilidad de los pastos a la simulación de la herbivoría por el corte de las hojas, aunque mostraron una elevada capacidad de recuperación tras los eventos de herbivoría intensa.

La reducción de la biomasa foliar conllevó una reducción paralela en la biomasa de epibiontes, aunque otros productores no cambiaron su abundancia de manera significativa. Sin embargo, los resultados mostrados por el análisis de regresión múltiple nos permiten afirmar que la presencia y abundancia de los pastos marinos está influenciada por los florecimientos algales, los cuales seguramente producen su deterioro.

La aparente estabilidad de la comunidad de microalgas bentónicas ante cambios estructurales de la pradera puede ser importante en la resistencia y resiliencia de la comunidad de pastos marinos a la herbivoría o los florecimientos algales.

VIII. Recomendaciones y perspectivas de futuro

Los resultados presentados en este estudio referentes al enriquecimiento por nutrientes y a los florecimientos algales muestran la necesidad de realizar más estudios de este tipo en bahías y lagunas costeras con rápida renovación del agua e influencia de surgencias costeras tal y como indica Kaldy (2009). Parece que la teoría general extraída de bahías con largos tiempos de residencia o elevados aportes de nutrientes desde tierra podría no ser aplicable en otro tipo de sistemas o cuando menos diferir en sus efectos.

Por otra parte, en estudios de herbivoría, parece necesario discernir claramente entre los efectos durante la herbivoría y la recuperación de la pradera tras la herbivoría. De los diferentes macroherbívoros, las brantas y tortugas presentan migraciones reproductivas. Los dugongos muestran movimientos entre praderas distantes relacionados con el ciclo lunar (Iongh et al., 2007). La presencia de peces herbívoros (*Sarpa salpa*) en el Mediterráneo también tiene variaciones anuales (Vergés et al., 2007). Incluso, se han observado diferencias ostensibles en la densidad de erizos en el Caribe probablemente relacionadas con reclutamientos excepcionalmente exitosos. En todos estos casos debe evaluarse tanto la resistencia como la resiliencia de los pastos marinos, así como su relación con otros productores primarios.

Parece necesario un mayor entendimiento del proceso de selección de hojas por los herbívoros y su relación con el contenido en C y N. Resulta paradójico que la preferencia de hojas enriquecidas por los herbívoros no produzca una diferencia en el contenido de N de las hojas remanentes respecto de haces no pastoreados.

Debe realizarse un mayor esfuerzo en la evaluación de microalgas bentónicas que permita entender mejor su papel en la dinámica de la comunidad de los pastos marinos.

El estudio de la interacción de la herbivoría y la eutrofización debe intensificarse ya que, aunque en este estudio no se han encontrado efectos sinérgicos, sí se ha encontrado en otros estudios (Maciá, 2000).

IX. Referencias

Aguirre-Muñoz, A.R., Buddemeir, W., Camacho-Ibar, V.F., Carriquiry, J.D., Ibarra-Obando, S.E., Mass, B., Smith, S.V., Wulff, F., 2001. Sustainability of coastal resources in San Quintin, Mexico. *Ambio* 30: 142–149.

Alcoverro T., Zimmerman R.C., Kohrs D.G. y Alberte R.S. 1999. Resource allocation and sucrose mobilization in light-limited eelgrass *Zostera marina*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 187: 121–131

Alvarez-Borrego S., 2004. Nutrient and phytoplankton dynamics in a coastal lagoon strongly affected by coastal upwelling. *Cienc. Mar.* 30: 1–19

Armitage, A. y Fourqurean, J.W., 2006. The short-term influence of herbivory near patch reefs varies between seagrass species. *J.Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 339: 65-74.

Armitage, A. R., Frankovich, T.A., Heck, K.L. Jr., y Fourqurean, J.W., 2005. Experimental nutrient enrichment causes complex changes in seagrass, microalgae, and macroalgae community structure in Florida Bay. *Estuaries*, 28: 422-434.

Borowitzka, M.A., Lethbridge, R.C., Charlton, L., 1990. Species richness, spatial distribution and colonization pattern of algal and invertebrate epiphytes on the seagrass *Amphibolis griffithii*. *Marine Ecology Progress Series* 64: 281-291.

Borum J. 1987 Dynamics of epiphyton on eelgrass (*Zostera marina* L.) leaves: Relative roles of algal growth, herbivory, and substratum turnover. *Limnol Oceanogr* 32: 986–992

Bostrom C., Jackson E.L., Simenstad C.A. 2006. Seagrass landscapes and their effects on associated fauna: a review. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* 68: 383–403

- Bouillon, S. y H. T. S. Boschker. 2006. Bacterial carbon sources in coastal sediments: A cross-system analysis based on stable isotope data of biomarkers. *Biogeosciences* 3: 175–185.
- Broughton, R K. 1988 Eutrophication of a shallow lake in Northeast England: the impact of feral geese; University of Hull resumen: web.tiscali.co.uk/hullvalley/hv08013.
- Brun F.G, J. J. Vergara, G. Navarro, I. Hernández, J. L. Pérez-Lloréns. 2003. Effect of shading by *Ulva rigida* canopies on growth and carbon balance of the seagrass *Zostera noltii*. *Mar. Ecol. Prog.Ser.* Vol. 265: 85–96
- Burkepile, D. E y M. E. Hay. 2006. Herbivore vs. nutrient control of marine primary producers: Context-dependent effects. *Ecology* 87: 3128–3139.
- Burkholder J. M., Tomasko, D. A. y Touchette B. W. 2007. Seagrasses and eutrophication. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 350: 46-72.
- Burkholder, J.M., Mason, K.M., Glasgow Jr., H.B., 1992. Watercolumn nitrate enrichment promotes decline of eelgrass (*Zostera marina* L.): evidence from seasonal mesocosm experiments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 81: 163–178.
- Cabello-Pasini, A., Muñiz-Salazar, R., Ward, D.H., 2003. Annual variations of biomass and photosynthesis in *Zostera marina* at its southern end of distribution in the North Pacific. *Aquatic Botany* 76: 31–47.
- Camacho-Ibar, V., J. D. Carriquiry y S. V. Smith. 2003. Non-conservative P and N fluxes and net ecosystem production in San Quintín Bay, México. *Estuaries*, 26(5): 1220-1237.
- Cebrian J, Duarte CM, Agawin NSR, Merino M. 1998 Leaf growth response to simulated herbivory: a comparison among seagrass species. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 220: 67–81
- Dawson, E.Y. 1962. Benthic marine exploration of Bahía de San Quintín, Baja California, 1960-61. *Marine and marsh vegetation. Pac Nat.* 3(7): 275-280 p.

den Hartog, C y J Kuo. 2006. Taxonomy and biogeography of seagrass. In: Larkum A, Orth RJ, Duarte CM (eds) Seagrasses: biology, ecology and conservation. Springer, Heidelberg.

den Hartog, C. 1994 Suffocation of a littoral *Zostera* bed by *Enteromorpha radiata*. *Aquatic Botany* 47: 21–8.

Duarte, C.M. 1995 Submerged aquatic vegetation in relation to different nutrient regimes. *Ophelia* 41: 87–112.

Duarte, C.M. 2002 The future of seagrass meadows. *Environ. Conserv.* 29: 192–206

Duarte, C.M., 1990. Seagrass nutrient content. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 67: 201–207.

Duarte, C.M. 1991 Seagrass depth limits. *Aquatic Botany* 40: 363–377.

Duffy, J.E. 2006. Biodiversity and the functioning of seagrass ecosystems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 311: 233-250 p.

Enriquez, S., and Pantoja-Reyes, N.I., 2005. Form-function analysis of the effect of canopy morphology on self-shading in the seagrass *Thalassia testudinum*. *Oecologia*, 145: 235-243.

Ferson S. L. 2007. Manipulation of food quality and quantity by black brant geese. Master's Thesis, Humboldt State University, Arcata, California, USA.

Fourqurean, J.W., Powell, G.V.N., Kenworthy, W.J., Zieman, J.C., 1995. The effects of long-term manipulations of nutrient supply on competition between the seagrasses *Thalassia testudinum* and *Halodule wrightii* in Florida Bay. *Oikos* 72: 349–358

Frederiksen, M., Krause-Jensen, D., Holmer, M., Sund Laursen, J., 2004. Spatial and temporal variation in eelgrass (*Zostera marina*) landscapes: influence of physical setting. *Aquatic Botany* 78: 147-165

Ganter, B., 2000. Seagrass (*Zostera* spp) as food for brent geese (*Branta bernicla*): an overview. *Helgol. Mar. Res.*, 54: 63-70.

- Graham, M. H. 2003. Confronting multicollineality in ecological multiple regression. *Ecology* 84: 2809–2815.
- Hauxwell, J., Cebrián, J., Furlong, C., Valiela, I., 2001. Macroalgal canopies contribute to eelgrass (*Zostera marina*) decline in temperate estuarine ecosystems. *Ecology* 82: 1007–1022.
- Hauxwell, J., Cebrián, J., Valiela, I., 2003. Eelgrass (*Zostera marina* L.) loss in temperate estuaries: relationship to land-derived nitrogen loads and effect of light limitation imposed by algae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 247: 59–73.
- Hauxwell, J. y Valiela, I., 2004. Effects of nutrient loading on shallow seagrass-dominated coastal systems: patterns and processes. In: Nielsen, S., Banta, G., Pedersen, M. (Eds.), *Estuarine Nutrient Cycling: the Influence of Primary Producers*. Kluwer Academic Publishers, the Netherlands, pp. 59–92.
- Heck, , K. L. Jr., J. F. Valentine, J. R. Pennock, G. Chaplin, y P. M. Spitzer. 2006. Effects of nutrient enrichment and grazing on shoalgrass (*Halodule wrightii*) and its epiphytes: Results of a field experiment. *Marine Ecology Progress Series* 326: 145–156.
- Heck, K.L. Jr. y Valentine, J.F., 2006. Plant–herbivore interactions in seagrass meadows. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 330: 420–436.
- Heck, K.L., Jr., y Valentine. J.F. 1995. Sea urchin herbivory: evidence for long-lasting effects in subtropical seagrass meadows. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 189: 205–217.
- Hughes, A.R. y Stachowicz, J.J., 2004. Genetic diversity enhances the resistance of a seagrass ecosystem to disturbance. *PNAS*, 101: 8998-9002.
- Hughes, A.R. y Stachowicz, J.J., 2009 Ecological impacts of genotypic diversity in the clonal seagrass *Zostera marina*. *Ecology*, 90(5): 1412–1419

- Hughes, A.R., Bando, K.J., Rodriguez L.F., y Williams, S., 2004. Relative effects of grazers and nutrients on seagrasses: a meta-analysis approach. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 282: 87-99
- Hulme, P. E. 1996. Herbivores and the performance of grassland plants: a comparison of arthropod, mollusc and rodent herbivory. *Journal of Ecology* 84: 43–51.
- Ibarra-Obando S.E. y Aguilar-Rosas R. 1985. Drift and epiphytic macroalgae associated with *Zostera marina* L. in San Quintin Bay (B.C., Mexico) during summer–autumn 1982: Biomass and taxonomic composition. *Cienc. Mar.* 11: 89–104.
- Ibarra-Obando S.E., Smith SV, Poumian-Tapia M, Camacho-Ibar VF, Carriquiry JD, Montes-Hugo M. 2004a. Benthic metabolism in San Quintin Bay, Baja California, Mexico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 283: 99–112.
- Ibarra-Obando, S.E., Heck Jr., K.L., Spitzer, P.M., 2004b. Effects of simultaneous changes in light, nutrients, and herbivory levels, on the structure and function of a subtropical turtlegrass meadow. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 301: 192-204.
- Ibarra-Obando, S.E., Solana-Arellano, E., Poumian-Tapia, M., 2007. El papel de *Zostera marina* en el ciclo del carbono en Bahía San Quintín, Baja California. In: Hernández-de-la-Torre, B., Gaxiola-Castro, G. (Eds.), *Carbono en Ecosistemas Acuáticos de México*. INE, CICESE, pp. 201–213.
- Ibarra-Obando, S.E. y Elguea-Cáceres, G. 1987. Biomasa de microflora bentónica en una laguna de la costa occidental de Baja California, México. *Ciencias Marinas* 13(1): 39-51.
- Longh, H.H., de Kiswara, W. Kustiawan, W. y Loth, P.E. (2007) A review of research on the interactions between dugongs (*Dugong dugon* Müller 1776) and intertidal seagrass beds in Indonesia. *Hydrobiologia*, 591 (1): 73-83.
- Jackson, J.B., 2001. What was natural in the coastal oceans? *PNAS*, 98: 5411-5418.

Jørgensen, B.B. y K. Richardson (eds), Eutrophication in Coastal Marine Ecosystems. Coastal and Estuarine Studies. American Geophysical Union. 52: 179–203.

Jorgensen, P. 2006. Control de *Zostera marina* por consumidores y recursos en praderas sumergidas bajo diferentes regímenes de fertilización natural. Tesis doctoral CICESE, Baja California, México 190 pp.

Jorgensen, P., Ibarra-Obando, S., Carriquiry, J. D. 2007 top-down and bottom-up stabilizing mechanisms in eelgrass meadows differentially affected by coastal upwelling Mar. Ecol. Prog. Ser. 333: 81-93

Kaldy, J.E. 2009 Water column and sediment nutrients as limits to growth of *Zostera marina* and *Thalassia testudinum*. En Nelson W.G. (ed) Seagrass and protective criteria: a review and assesment of research status. Office of Research and Development, National Health and Enviromental Effects Research Laboratory. EPA/600/R-09/050

Kitchell, J. F., D. E. Schindler, B. R. Herwig, D. M. Post, M. H. Olson & M. Oldham, 1999. Nutrient cycling at the landscape scale: the role of diel foraging migrations by geese at the Bosque del Apache Wildlife Refuge. Limnology and Oceanography 44: 828–836.

Koch, E.W., 2001. Beyond light: physical, geological and geochemical as possible submersed aquatic vegetation habitat requirements. Estuaries 24: 1-17.

Kopeky, A.L. y Dunton, K. H., 2006. Variability in drift macroalgal abundance in relation to biotic and abiotic factors in two seagrass dominated estuaries in the Western Gulf of Mexico. Estuaries and Coasts, 29: 617-629.

Kramer GW (1976) Winter ecology of black brant at San Quintin Bay, Baja California, Mexico. MS. Thesis, Humboldt State University, Arcata, California)

Lara-Lara, J.R., Álvarez-Borrego, S., Small, L.F., 1980. Variability and tidal exchange of ecological properties in a coastal lagoon. Journal of Estuaries Coastal Marine Science 11: 613–637.

Lee, K. S. S R Park, Y K Kim 2007. Effects of irradiance, temperature, and nutrients on growth dynamics of seagrasses: A review. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 350: 144–175

Lee, K.-S., Dunton, K.H., 1999. Inorganic nitrogen acquisition in the seagrass *Thalassia testudinum*: development of a whole-plant nitrogen budget. *Limnol. Oceanogr.* 44: 1204–1215.

Lorenzen, C.J. 1967 Determination of chlorophyll and phaeopigments: spectrophotometric equations. *Limnol Oceanogr* 12: 343–346

Maciá, S. 2000. The effects of sea urchin grazing and drift algal blooms on a subtropical seagrass bed community. *JEMBE* 246: 53-67

Marbà N., Hemminga M.A., Duarte C.M., 2006 Resource translocation within seagrass clones: allometric scaling to plant size and productivity. *Oecologia* 150: 362–372

Mather R.G., W.I. Montgomery, A.A. Portig., 1998 Exploitation of intertidal *Zostera* species by Brent geese (*Branta bernicla hrota*): Why dig for your dinner? *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy* 98B (3): 147-152

McGlathery, K. J., K. Sundback, I. Anderson 2007. Eutrophication in shallow coastal bays and lagoons: the role of plants in the coastal filter. *Marine Ecology Progress Series* 348: 1-18.

McGlathery, K.J. 1995 Nutrient and grazing influences on a subtropical seagrass community. *Mar Ecol Prog Ser* 122: 239–252

McGlathery. K.J., Krause-Jensen D, Rysgaard S, Christensen PB 1997 Patterns of ammonium uptake within dense mats of the filamentous macroalga *Chaetomorpha linum*. *Aquat Bot* 59: 99–115

Millán-Nuñez, R., Álvarez-Borrego, S., Nelson, D.M., 1982. Effects of physical phenomena on the distribution of nutrients and phytoplankton productivity in a coastal lagoon. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 15: 317–335.

Moncreiff CA, Sullivan MJ, Daehnick AE 1992 Primary production dynamics in seagrass beds of Mississippi Sound: the contributions of seagrass, epiphytic algae, sand microflora, and phytoplankton. *Mar Ecol Prog Ser* 87: 161–171

Moore JE, Colwell MA, Mathis RL and JM Black. 2004. Staging of Pacific flyway brant in relation to eelgrass abundance and site isolation, with special consideration of Humboldt Bay, California. *Biological Conservation* 115: 475-486.

Moran, K.L. y K.A. Bjorndal. 2005. Simulated green turtle grazing affects structure and productivity of seagrass pastures. *Marine Ecology Progress Series* 305: 235-247.

Muñiz-Salazar, R., Talbot, S.L., Sage, G.K., Ward, D.H., and Cabello-Pasini, A., 2006. Genetic structure of eelgrass *Zostera marina* meadows in an embayment with restricted water flow. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 309: 107-116.

Nacken M, Reise K 2000 Effect of herbivorous birds on intertidal seagrass beds in the northern Wadden Sea. *Helgol Mar Res* 54: 87–94

Nelson, T.A. y Lee, A., 2001 A manipulative experiment demonstrates that blooms of the macroalga *Ulvaria obscura* can reduce eelgrass shoot density. *Aquat Bot* 71: 149–154

Nixon, S. W., 1995. Coastal marine eutrophication: a definition, social causes, and future concerns. *Ophelia* 41: 199–219.

Orth, R.J., Carruthers, T.J.B., Dennison, W.C., Duarte, C.M., Fourqurean, J.W., Heck Jr., K.L., Hughes, A.R., Kendrick, G.A., Kenworthy, W.J., Olyarnik, S., Short, F.T., Waycott, M., Williams, S.L., 2006. A global crisis for seagrass ecosystems. *BioScience* 56: 987–996.

Pacific Flyway Council. 2002. Pacific flyway management plan for Pacific brant Unpublished report U. S. Fish and Wildlife Service, Portland, Oregon.

Page, G.W., E. Palacios, L. Alfaro, S. Gonzalez, L. Stenzel y M. Jungers. 1997. Numbers of wintering shorebirds in coastal wetlands of Baja California, México. *Journal of Field Ornithology* 68: 562-574.

Pettigrew, C. T., B. J. Hahn & L. G. Goldsborough, 1998. Waterfowl feces as a source of nutrients to a prairie wetland: responses of microinvertebrates to experimental additions. *Hydrobiologia* 362: 55–66.

Poumian-Tapia e Ibarra-Obando 1999. Demography and biomass of the seagrass *Zostera marina* in a Mexican coastal lagoon. *Estuaries* 22: 837-847.

Prado P, Alcoverro T, Martínez-Crego B, Vergés A, Pérez M, Romero J (2007) Macrograzers strongly influence patterns of epiphytic assemblages in seagrass meadows. *J Exp Mar Biol Ecol* 350: 130–143.

Rasmussen E (1977) The wasting disease of eelgrass (*Zostera marina*) and its effects on environmental factors and fauna. In: McRoy, C.P. and Helfferich, C. (eds) *Seagrass ecosystems*. Marcel Dekker, New York, p 1-51

Rivers, D. O., y Short, F.T., 2007. Effect of grazing by Canada geese *Branta canadensis* on an intertidal eelgrass *Zostera marina* meadow. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 333: 271-279.

Romero J, Lee KS, Pérez M, Mateo MA, Alcoverro T (2006) Nutrient dynamics in seagrass ecosystems. In: Larkum A, Orth RJ, Duarte CM (eds) *Seagrasses: biology, ecology and conservation*. Springer, Heidelberg

Rose C. D. y C. J. Dawes 1999. Effects of community structure on the seagrass *Thalassia testudinum*. *MEPS* Vol. 184: 83-95

Roser, J. 2001. Brant observations from Morro Bay, California: a summary report 11/97–4/01. Unpublished report, 309 Binscarth Rd., Los Osos, California 93402.

Sand-Jensen, K. y Borum, J., 1991. Interactions among phytoplankton, periphyton, and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries. *Aquat. Bot.* 41, 137–175.

Short, F.T. y Burdick, D.M., 1996. Quantifying eelgrass habitat loss in relation to housing development and nitrogen loading in Waquoit Bay, Massachusetts. *Estuaries* 19: 730–739.

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

Sinicrope-Talley, T., P. K. Dayton, y S. E. Ibarra-Obando. 2000. Tidal flat macrofauna communities and their associated environments in estuaries of southern California and northern Baja California, Mexico. *Estuaries*, 23: 97–114.

Stapel, J., Aarts, T.L., van Duynhoven, B.H.M., De Groot, J.D., van den Hoogen, P.H.W., Hemminga, M.A., 1996. Nutrient uptake by leaves and roots of the seagrass *Thalassia hemprichii* in the Spermonde Archipelago, Indonesia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 134: 195–206.

Sugimoto K, K. Hiraoka, S. Ohta, Y. Niimura, T. Terawaki, M. Okada. 2007. Effects of ulvoid (*Ulva* spp.) accumulation on the structure and function of eelgrass (*Zostera marina* L.) bed. *Marine Pollution Bulletin* 54: 1582–1585

Thayer GW, DW Engel, KA Bjorndal. 1982 Evidence for shortcircuiting of the detritus cycle of seagrass beds by the green turtle, *Chelonia midas*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 62: 173-183

Thayer G. W., P. L. Parker, M. W. LaCroix y B. Fry 1978. The stable carbon isotope ratio of some components of an eelgrass, *Zostera marina*, bed *Oecologia* Volume 35, Number 1

Thayer, G.W., Bjorndal, K.A., Ogden, J.C., Williams, S.L., y Zieman, J.C. 1984. Role of larger herbivores in seagrass communities. *Estuaries*, 7: 351-376.

Thom, R.M., Borde, A.B., Rumrill, S., Woodruff, D.L., Williams, G.D., Southward, J.A., y Sargeant, S.L., 2003. Factors influencing spatial and annual variability in eelgrass (*Zostera marina* L.) meadows in Willapa Bay, Washington, and Coos Bay, Oregon, estuaries. *Estuaries*, 26: 1117-1129.

Thornton DCO, Dong LF, Underwood GJC, Nedwell DB 2002 Factors affecting microphytobenthic biomass, species composition and production in the Colne estuary (UK). *Aquat Microb Ecol* 27: 285–300

Touchette, B.W. y Burkholder, J.M., 2000. Review of nitrogen and phosphorus metabolism in seagrasses. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 250: 133–167.

Turner, M.G., Gardner, R.H., O'Neill, R.V., 2001. *Landscape Ecology in Theory and Practice*. Springer, New York, 404 pp.

Unckless, R.L., y Makarewicz, J.C., 2007. The impact of nutrient loading from Canada Geese (*Branta canadensis*) on water quality: a mesocosm approach. *Hydrobiologia*, 586: 393-401.

Underwood AJ. 1997. *Experiments in Ecology. Their Logical Design and Interpretation Using Analysis of Variance*. Cambridge University Press, Cambridge. 120 pp.

Valentine JF, Heck KL, Busby J, Webb D. 1997 Experimental evidence that herbivory increases shoot density and productivity in a subtropical turtlegrass (*Thalassia testudinum*) meadow. *Oecologia* 112: 193–200

Valentine, J. y Heck, Jr. K., 1991. The role of sea urchin grazing in regulating subtropical seagrass meadows: evidence from field manipulations in the northern Gulf of Mexico. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 154: 215–230.

Valentine, J.F. y Duffy, J.E., 2006. The central role of grazing in seagrass ecology. In: Larkum, A.W.D., Orth, R.J., Duarte, C.M. (Eds.), *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer, the Netherlands, pp. 463–501.

Valentine, J.F., y Heck, Jr., K.L., 1999. Seagrass herbivory: evidence for the continued grazing of marine grasses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 176: 291-302.

Valiela, I., McClelland, J., Hauxwell, J., Behr, P.J., Hersh, D., Foreman, K., 1997. Macroalgal blooms in shallow estuaries: controls and ecophysiological and ecosystem consequences. *Limnol. Oceanogr.* 42: 1105–1118.

Vergés, A., Pérez, M., Alcoverro, T., Romero, J., 2008. Compensation and resistance to herbivory in seagrasses: induced responses to simulated fish consumption. *Oecologia.* 155: 751–760

Ward D, Reed A, Sedinger J, Black JM, Dirkson D y D Castelli. 2005. North American brant: effects of changes in habitat and climate on population dynamics. *Global Change Biology* 11: 869-880.

Ward, D.H., Morton, A., Tibbitts, T.L., Douglas, D.C., y Carrera-González, E., 2003. Long-term change in eelgrass distribution at Bahía San Quintín, Baja California, México, using satellite imagery. *Estuaries*, 26: 1529-1539.

Wilson, U. W. y J. B. Atkinson. 1995. Black Brant winter and spring-staging use at two Washington coastal areas in relation to eelgrass abundance. *Condor* 97: 91–98.

Wootton, J.T. 1991. Direct and indirect effects of nutrients on intertidal community structure: variable consequences of seabird guano. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 151: 139-153

Worm B, Barbier EB, Beaumont N, Duffy JE, Folke C, et al. 2006. Impacts of biodiversity loss on ocean ecosystem services. *Science* 314: 787–90

Zedler JB (1980) Algal mat productivity: comparisons in a salt marsh. *Estuaries* 3: 122-131

Zertuche-González, J., Camacho-Ibar, V., Pacheco-Ruíz, I., Cabello-Pasini, A., Galindo-Bect, L., Guzmán-Calderón, J., et al. 2009. The role of *Ulva* spp. as a temporary nutrient sink in a coastal lagoon with oyster cultivation and upwelling influence. *Journal of Applied Phycology*,

Zimmerman, C.F. y Montgomery, J.R., 1984. Effects of a decomposing drift algal mat on sediment pore water nutrient concentrations in a Florida seagrass bed. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 19: 299–302.