

Tesis defendida por
Oscar Gabriel Hernández Sánchez
y aprobada por el siguiente Comité

Dra. Sharon Zinah Herzka Llona
Co-director del Comité

Dr. Víctor Froylan Camacho Ibar
Co-director del Comité

Dra. Silvia Emilia Ibarra Obando
Miembro del Comité

Dr. José Antonio Zertuche González
Miembro del Comité

Dr. Bodo Weber
Miembro del Comité

Dra. María Lucila del Carmen Lares Reyes
Coordinador
del Posgrado en Ciencias en Ecología
Marina

Dr. Jesús Favela Vara
Director de la
Dirección de Estudios de
Posgrado

Mayo, 2014

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR
DE ENSENADA, BAJA CALIFORNIA**



Programa de Posgrado en Ciencias
en Ecología Marina

Identificación de las fuentes de nitrógeno para pastos marinos y macroalgas en
bahía de San Quintín bajo condiciones de surgencias y no surgencia mediante
análisis de isótopos estables de nitrógeno

Tesis

para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de

Maestro en Ciencias
Presenta:

Oscar Gabriel Hernández Sánchez

Ensenada, Baja California, México
2014

Resumen de la tesis de Oscar Gabriel Hernández Sánchez, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina.

Título de la tesis:

“Identificación de las fuentes de nitrógeno para pastos marinos y macroalgas en bahía de San Quintín bajo condiciones de surgencias y no surgencia mediante análisis de isótopos estables de nitrógeno”

Resumen aprobado por:

Dra. Sharon Zinah Herzka Llona

Co-director del Comité

Dr. Víctor Froylan Camacho Ibar

Co-director del Comité

Resumen

La bahía de San Quintín es una laguna costera localizada en una región semi-árida del Pacífico noreste donde los aportes de agua dulce ocurren esporádicamente durante el invierno. Durante primavera y verano es fertilizada por NO_3 proveniente de eventos de surgencias. Los pastos marinos (principalmente *Zostera marina*) son predominantes en biomasa pero hay afloramientos estacionales de macroalgas (*Ulva* spp.). Aunque el NO_3 juega un papel principal en la productividad del ecosistema, se consume rápidamente y es importante evaluar la importancia relativa de otras fuentes. El objetivo de este estudio fue inferir las fuentes de nitrógeno que utilizan las macroalgas y los pastos marinos bajo condiciones de surgencias costeras intensas y débiles usando la composición isotópica de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) como trazador natural, ya que las fuentes difieren en su composición isotópica ($\text{NO}_3 = 8.1\text{-}9.6\text{‰}$ vs. nitrógeno fijado $\approx 0\text{‰}$). Se planteó la hipótesis que después de periodos de surgencias intensas, los productores primarios tendrían valores de $\delta^{15}\text{N}$ similares a los del nitrato, mientras que durante periodos de surgencias débiles la fijación de nitrógeno sería importante, y los valores isotópicos serían más ligeros. También se hipotetizó que la importancia del NO_3 sería mayor cerca de la boca y menor hacia el interior de la laguna. Se realizaron seis muestreos cada 15 días del 19 de marzo al 3 de junio del 2013 bajo condiciones de mareas muertas. El índice de surgencia acumulativo calculado para los 15 d previos a cada muestreo indicó que hubo dos eventos de surgencias intensas y cuatro eventos de surgencias débiles. Se eligieron 11 estaciones de muestreo ubicadas a lo largo de transectos en cada brazo de la bahía y se recolectaron muestras de poblaciones naturales de *Z. marina* y *Ulva*. También se llevaron a cabo experimentos manipulativos colocando macroalgas locales en bolsas para considerar el potencial de dispersión de las macroalgas por corrientes y evaluar si sus tejidos tenían un tiempo de integración corto. Luego de eventos de

surgencias intensas, en las estaciones más cercanas a la boca los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *Ulva* spp. y *Z. marina* fueron consistentes con los valores de $\delta^{15}\text{N-NO}_3$. En contraste, en ambas especies los valores de $\delta^{15}\text{N}$ estuvieron enriquecidos en ^{15}N en la zona central e interna de la bahía, tanto bajo condiciones de surgencias intensas como débiles. Esto puede deberse a la asimilación de nitrógeno enriquecido en ^{15}N proveniente de procesos acoplados de remineralización-nitrificación-desnitrificación en los sedimentos (fraccionamiento neto de +3-4‰) o, en el caso de las macroalgas, como consecuencia del fraccionamiento isotópico durante la asimilación del NH_4 . Solo se observaron valores isotópicos más ligeros (1-2 ‰) que los del nitrato en *Z. marina* recolectada las estaciones más internas, lo cual indica que la asimilación de nitrógeno fijado fue baja. La falta de diferencias significativas entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las macroalgas antes y después de 15 d de incubación en bolsas y en comparación con las recolectadas de las poblaciones naturales locales sugiere que estaban integrando condiciones locales similares. Los resultados de este estudio indican que aun durante eventos de surgencias fuertes, cuando la bahía es fertilizada naturalmente por aporte de nitrato desde el mar adyacente, los procesos internos de reciclaje de nitrógeno juegan un papel importante en la asimilación de nitrógeno en las macroalgas y pastos marinos.

Palabras clave: San Quintín, fuentes de nitrógeno, *Ulva* spp., *Zostera marina*, Surgencias costeras, isótopos estables.

Abstract of the thesis presented by Oscar Gabriel Hernández Sánchez as a partial requirement to obtain the Master in Science degree in Marine Ecology.

Characterization of nitrogen sources for seagrasses and macroalgae in San Quintin Bay following strong and weak coastal upwelling events based on stable isotopes of nitrogen

Abstract approved by:

Dra. Sharon Zinah Herzka Llona

Co-director del Comité

Dr. Víctor Froylan Camacho Ibar

Co-director del Comité

Abstract

San Quintin Bay is a coastal lagoon located in northwestern Mexico, a semi-arid region where freshwater inflow is limited to sporadic winter storms. There are strong coastal upwelling events near the mouth of the lagoon during spring and summer, and upwelled nitrate is transported into the system by tidal exchange leading to a natural fertilization process. The biomass of benthic macrophytes is dominated by the seagrass *Zostera marina*, but there are also seasonal blooms of *Ulva* spp. Although the importance of upwelled nitrate as a nitrogen source for macrophyte growth has been well established within San Quintin Bay, it is also consumed rapidly and nitrate concentrations can be very low. The only other potential source of new nitrogen into the system is fixed nitrogen, and it is therefore necessary to evaluate its importance. The objective of this study was to infer the sources of nitrogen supporting the growth of *Ulva* spp. and *Z. marina* following strong and weak coastal upwelling based on the nitrogen isotope composition ($\delta^{15}\text{N}$) of their tissues; these sources differ in their isotopic composition (upwelled $\text{NO}_3 = 8.1\text{-}9.6\text{‰}$ vs. fixed nitrogen $\approx 0\text{‰}$). I hypothesized that macrophytes would have an isotopic composition reflective of the assimilation of nitrate following strong upwelling events and that nitrogen fixation would be more important following periods of weak upwelling. I also predicted that nitrate would be more important close to the mouth of the bay, while nitrogen fixation would support biomass production in its upper reaches. Sampling took place during neap tides every 15 days between 19 March and 3 June 2013. The cumulative upwelling index calculated for the 15 d prior to each sampling indicated this sampling scheme captured two strong and four weak upwelling events. *Ulva* fronds and the youngest leaf of *Z. marina* were collected at 11 stations located from the mouth to the upper reaches of each of the system's two arms. In parallel to the sampling of natural populations, *Ulva* fronds collected at each station were placed in mesh bags fixed in place to consider the potential for dispersal of *Ulva* spp. due to transport by currents within the system. Following strong upwelling events, the $\delta^{15}\text{N}$ values of

Ulva spp. and *Z. marina* collected close to the mouth of the bay were consistent with the assimilation of upwelled nitrate. In contrast, the $\delta^{15}\text{N}$ values of both species were higher in the central and inner sections of the lagoon following both strong and weak upwelling conditions. This is likely due to an enrichment in ^{15}N of the inorganic nitrogen pool due to coupled remineralization-nitrification-denitrification processes within the sediments, which has a net fractionation of +3-4 ‰. In the case of *Ulva*, this enrichment may also be due to fractionation occurring during the assimilation of ammonium. *Zostera marina* isotope ratios that were slightly (1-2 ‰) lighter than those of upwelled nitrate were only observed at the innermost stations, indicating that nitrogen supplied by fixation plays a very limited role as a source of nitrogen. The $\delta^{15}\text{N}$ values of the *Ulva* spp. fronds placed in mesh bags did not differ significantly before and after a 15 d incubation period, nor did they differ significantly from those of natural populations. This suggests the isotopic composition of natural populations was reflecting local nitrogen uptake. The results of this study indicate that although upwelled nitrogen fertilizes San Quintin Bay during the spring and summer upwelling season, nitrogen cycling within the system also plays an important role in producing macrophyte biomass.

Keywords: San Quintín, nitrogen sources, *Ulva* spp., *Zostera marina*, Coastal upwelling, stable isotopes.

Dedicatorias

Agradecimientos

Contenido	
Resumen	i
Abstract	iii
Dedicatoria	v
Agradecimientos.....	vi
Lista de figuras	x
Lista de tablas	xiv
Capítulo 1. Introducción	1
1.1 Fuentes de nitrógeno en lagunas costeras	2
1.2 Productores primarios	3
1.3 Identificación de fuentes de nitrógeno por medio de análisis isotópicos	7
1.4 Objetivo General	14
1.4.1 Objetivos específicos	14
Capítulo 2. Área de estudio	15
Capítulo 3. Materiales y Métodos	17
3.1 Diseño experimental	17
3.2 Concentración de nutrientes y valores de $\delta^{15}\text{N-NO}_3$	18
3.3 Recolecta de macroalgas y pastos marinos de poblaciones naturales	19
3.4 Experimento manipulativo con macroalgas locales.....	20
3.5 Análisis de la composición isotópica y porcentaje de C y N.....	21
Capítulo 4. Resultados	24
4.1 Biomasa y densidad de los haces de pastos marinos.....	25
4.2 Contenido de Nitrógeno y razón C:N	29
4.3 Concentración de nitrato y amonio y composición isotópica del nitrato	35
4.4 Composición isotópica de <i>Zostera marina</i> y <i>Ulva</i> spp. de poblaciones naturales	37
4.5 Experimento manipulativo con macroalgas locales.....	46
Capítulo 5. Discusión	49
5.1 Surgencias y disponibilidad de nutrientes	50
5.2 Concentración de nutrientes	51
5.3 Biomasa y densidad de los haces de <i>Z. marina</i>	53

5.4 Contenido de nitrógeno	54
5.5 $\delta^{15}\text{N-NO}_3$	56
5.6 Composición isotópica de nitrógeno de <i>Ulva</i> spp. y <i>Zostera marina</i>	57
5.7 Composición isotópica durante eventos de surgencias fuertes	59
5.8 Composición isotópica durante eventos de surgencias débiles	65
5.9 Comparación de la composición isotópica de <i>Ulva</i> spp. y <i>Z. marina</i>	66
5.10 Experimentos manipulativos	68
Conclusiones.....	71
Referencias bibliográficas	75
Anexos	83

Lista de figuras

Figura		Página
1	Diagrama simplificado de los principales procesos asociados al ciclo del nitrógeno en el océano. Las cifras representan el nivel de fraccionamiento isotópico (ϵ) asociado a cada proceso. La zona gris de la columna de agua indica condiciones subóxicas o anóxicas. Tomado de Sigman y Casciotti (2001).	8
2	Marco Conceptual. En el panel superior se muestra una laguna hipotética bajo condiciones de surgencias. Aguas de surgencia con alta concentración de nitrato aportan nitrógeno nuevo para las macroalgas y pastos marinos. El panel inferior muestra una condición de no surgencias en la cual la fijación de nitrógeno en los sedimentos tendría un papel importante como aporte de nitrógeno para las macroalgas y pastos marinos en la laguna, particularmente hacia el interior del sistema.	13
3	Mapa de la Bahía de San Quintín y las estaciones de muestreo. Los números indican la distancia en kilómetros desde la estación costera fuera de la bahía (0 km) hasta cada estación de muestreo.	16
4	Condiciones oceanográficas en San Quintín durante las fechas de muestreo. El panel superior indica la predicción del nivel de la marea (línea gris) y el índice de surgencia diario (línea negra) para las coordenadas 30° N, 119° E. El panel inferior indica el índice de surgencia acumulado correspondiente a lo largo de los 15 días previos a cada fecha de muestreo. Las barras verticales resaltan las fechas de muestreo.	25
5	Biomasa (rojo) y densidad de haces (negro) de <i>Zostera marina</i> durante el periodo de muestreo en las estaciones cercanas a la boca. Eje Y primario: gramos de peso seco m ⁻² . Eje Y secundario: densidad de haces m ⁻² . n= 5. Los triángulos y círculos representan la media y las barras representan ± 1 error estándar.	26
6	Biomasa (rojo) y densidad de haces (negro) de <i>Zostera marina</i> durante el periodo de muestreo en las estaciones	27

de Bahía Falsa. Eje Y primario: gramos de peso seco m^{-2} . Eje Y secundario: Densidad de haces m^{-2} . $n= 5$. Los triángulos y círculos representan la media y las barras representan ± 1 error estándar.

- | | | |
|----|---|----|
| 7 | Biomasa (rojo) y densidad de haces (negro) de <i>Zostera marina</i> durante el periodo de muestreo en el brazo de Bahía San Quintín. Eje Y primario: gramos de peso seco m^{-2} . Eje Y secundario: número de haces m^{-2} . $n= 5$. Los triángulos y círculos representan la media y las barras representan ± 1 error estándar. | 28 |
| 8 | Porcentaje de nitrógeno con respecto a la relación carbono:nitrógeno en las hojas más jóvenes de <i>Zostera marina</i> recolectadas en el sistema de Bahía de San Quintín durante todas las fechas de muestreo. La línea vertical representa el valor de % N considerado como indicativo de limitación de nitrógeno en <i>Z. marina</i> . | 29 |
| 9 | Porcentaje de nitrógeno con respecto a la relación carbono:nitrógeno de las frondas de <i>Ulva spp.</i> recolectadas en el sistema de Bahía de San Quintín durante todas las fechas de muestreo. La línea representa el valor de % N considerado como indicativo de limitación de nitrógeno en <i>Ulva spp.</i> | 30 |
| 10 | Porcentaje de nitrógeno de las hojas más jóvenes de <i>Zostera marina</i> (rojo) y las frondas de <i>Ulva spp.</i> (negro) durante las fechas de muestreo en las estaciones de la parte externa de la bahía. Los círculos y triángulos representan la media ($n=3$) y las líneas horizontales ± 1 error estándar. | 31 |
| 11 | Porcentaje de nitrógeno de las hojas más jóvenes de <i>Zostera marina</i> (rojo) y frondas de <i>Ulva spp.</i> (negro) durante las fechas de muestreo en las estaciones en Bahía Falsa. Los círculos y triángulos representan la media ($n=3$) y las barras horizontales ± 1 error estándar. | 32 |

- 12 Porcentaje de nitrógeno de las hojas más jóvenes de *Zostera marina* (rojo) y las frondas de *Ulva* spp. (negro) durante las fechas de muestreo en las estaciones en el brazo Bahía San Quintín. Los círculos y triángulos representan la media (n=3) y las barras horizontales ± 1 error estándar. 34
- 13 Composición isotópica del nitrógeno (nitrato+nitrito) fuera de la bahía durante la época de muestreo. $\delta^{15}\text{N-NO}_3$ 0 S indica muestras superficiales y $\delta^{15}\text{N-NO}_3$ 0 F indica muestras recolectadas a 12 m de profundidad. 37
- 14 Promedio de la composición isotópica del nitrógeno de las hojas más jóvenes de *Zostera marina* (rojo) y las frondas de *Ulva* spp. (negro) para cada fecha de muestreo. Los círculos representan la media y las barras ± 1 error estándar. La franja horizontal muestra el rango de valores de $\delta^{15}\text{N}$ del nitrato obtenidos en este estudio. 38
- 15 Promedio de la composición isotópica del nitrógeno de las hojas más jóvenes de *Zostera marina* (rojo), las frondas de *Ulva* spp. (negro) para cada estación durante eventos de surgencia fuertes previas al muestreo. Los círculos representan la media y las barras ± 1 error estándar. La franja horizontal muestra el rango de valores de $\delta^{15}\text{N}$ del nitrato obtenidos en este estudio. 38
- 16 Promedio de la composición isotópica del nitrógeno de las hojas más jóvenes de *Zostera marina* (rojo), las frondas de *Ulva* spp. (negro) para cada estación durante eventos de surgencia débiles previas al muestreo. Los círculos representan la media y las barras ± 1 error estándar. La franja horizontal muestra el rango de valores de $\delta^{15}\text{N}$ del nitrato obtenidos en este estudio. 39
- 17 Composición isotópica del nitrógeno de las hojas más jóvenes de *Zostera marina* (rojo), las frondas de *Ulva* spp. (negro) y nitrato (verde) en la parte externa de la bahía. Para la composición isotópica del nitrato sólo se tiene un dato. Los círculos representan la media (n=3) y las barras verticales ± 1 error estándar. La franja horizontal muestra el rango de valores de $\delta^{15}\text{N}$ del nitrato obtenidos en este estudio. 40

- 18 Composición isotópica del nitrógeno de las hojas más jóvenes de *Zostera marina* (rojo), las frondas de *Ulva* spp. (negro) y nitrato (verde) en Bahía Falsa. Los asteriscos (*) señalan los casos donde hubo únicamente uno (*) o dos (**) datos. Para la composición isotópica del nitrato solo se tiene un dato. Los círculos representan la media (n=3) y las barras verticales ± 1 error estándar. La franja horizontal muestra el rango de valores de $\delta^{15}\text{N}$ del nitrato obtenidos en este estudio. 42
- 19 Composición isotópica del nitrógeno de las hojas más jóvenes de *Zostera marina* (rojo), las frondas de *Ulva* spp. (negro) y nitrato (verde) en el brazo Bahía San Quintín. Los asteriscos (*) representan los casos donde hubo únicamente uno (*) o dos (**) datos. Para la composición isotópica del nitrato solo se tiene un dato. Los círculos representan la media (n=3) y las barras verticales ± 1 error estándar. La franja horizontal muestra el rango de valores de $\delta^{15}\text{N}$ del nitrato obtenidos en este estudio. 44
- 20 Marco Conceptual. En el panel superior se muestra una laguna hipotética bajo condiciones de surgencias fuertes. Aguas de surgencia con alta concentración de nitrato aportan nitrógeno nuevo para las macroalgas y los pastos marinos, además el reciclaje interno de nitrógeno juega un papel importante en las estaciones centrales e internas de la bahía. El panel inferior muestra una condición de surgencias débiles. Aguas con bajas concentraciones de nitrato en la cual el nitrato solo es importante en la parte cercana a la boca, el reciclaje interno de nitrógeno juega un papel importante en las estaciones centrales e internas de la bahía. La fijación de nitrógeno en los sedimentos juega un papel menor como fuente nueva de nitrógeno para las macroalgas y los pastos marinos en la laguna. 74

Lista de tablas

Tabla		Página
1	Concentración de nitrato (NO_3) en las distintas estaciones y fechas de muestreo. En la estación externa, la muestra del fondo fue tomada a 12 m de profundidad. Los datos están expresados en μM . El límite de detección fue de $0.13 \mu\text{M}$ y la precisión del análisis de $0.3 \mu\text{M}$.	36
2	Concentración de amonio (NH_4) en las distintas estaciones y fechas de muestreo. En la estación externa, la muestra del fondo fue tomada a 12 m de profundidad. Los datos están expresados en μM . El límite de detección fue de $0.07 \mu\text{M}$ y la precisión del análisis de $0.2 \mu\text{M}$.	36
3	Porcentaje promedio de incremento en el peso seco (± 1 EE; $n=3$) de <i>Ulva</i> spp. mantenida en bolsas dentro del sistema de Bahía San Quintín durante 15 d. La fecha indica el final del experimento. Las estaciones estaban localizadas a distancias fijas de una estación de referencia externa a la bahía (0 km) BFa, Bahía Falsa. BSQ, Bahía San Quintín. ND: no hay datos.	46
4	Valores de $\delta^{15}\text{N}$ de <i>Ulva</i> spp. del experimento manipulativo con macroalgas locales. Se reportan los valores isotópicos de las macroalgas al inicio (t_0) y final (t_{15}) del periodo de incubación con bolsas fijas, y los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las poblaciones naturales recolectadas al día 15. El porcentaje de incremento en biomasa (peso seco) se calculó para el experimento manipulativo.	48

Capítulo 1. Introducción

Los sistemas lagunares son cuerpos de agua parcialmente cerrados que se encuentran a lo largo de la costa y pueden tener mezcla de agua salada y agua dulce. Estos sistemas son lugares de transición entre el continente y el océano y son influenciados por las mareas. En los sistemas lagunares puede haber distintos hábitats como marismas, pantanos, playas arenosas, manglares, deltas de río, planicies lodosas y praderas de pastos marinos. Proporcionan bienes y servicios ambientales a los ecosistemas y a las comunidades humanas, incluyendo la producción de alimento, el reciclado de nutrientes y actúan como refugio y zonas de crianza para muchas especies de peces e invertebrados de importancia comercial (Costanza et al., 1997).

Los sistemas lagunares son de los ecosistemas más vulnerables al aumento en el desarrollo en zonas costeras y unas de las consecuencias más graves que enfrentan en la actualidad son los efectos de la eutrofización (Nixon et al., 2001). Durante las últimas décadas ha habido un incremento rápido en las actividades humanas cercanas a la costa, entre las cuales se incluyen el uso de fertilizantes en la actividad agrícola y las descargas de aguas residuales (Nicholls y Small, 2002). Esto contribuye a una carga mayor de nutrientes hacia las zonas costeras, lo cual puede provocar cambios en el régimen de los ecosistemas.

En muchas lagunas costeras donde predominaban los pastos marinos antes de la eutrofización, ha disminuido su porcentaje de cobertura (Cambridge y McComb, 1984; Short y Wyllie-Echeverria, 1996; Bricker et al., 1999; Green y Short, 2003).

Este efecto negativo sobre los pastos marinos se ha atribuido a que el exceso de nutrientes origina florecimientos de macroalgas oportunistas (Burkholder et al., 2007). Asimismo, se ha observado que el aporte excesivo de nutrientes a las lagunas costeras puede provocar un cambio de fase en los ecosistemas (Fourqurean et al., 1997), llevándolos de praderas saludables de pastos marinos a comunidades de mantos de macroalgas oportunistas que aprovechan la cantidad alta de nutrientes disponibles con mayor eficiencia (Harlin, 1993). Con estos cambios de fase, se pierde la riqueza de especies y disminuye la biomasa y densidad de organismos heterótrofos dentro de las lagunas costeras.

1.1 Fuentes de nitrógeno en lagunas costeras

Los aportes de nitrógeno inorgánico disuelto (NID) a los ecosistemas costeros pueden ser de origen antropogénico o natural. Las fuentes antropogénicas incluyen tanto aguas residuales de las ciudades que se vierten en la costa, como aportes de fertilizantes que son utilizados en la agricultura y son transportados por ríos. El cultivo de organismos marinos en lagunas costeras representa una importante actividad económica, pero también implica una fuente de nitrógeno inorgánico que puede contribuir a la eutrofización de estos ecosistemas (Crawford et al., 2003). La acuicultura de peces e invertebrados en sistemas lagunares puede tener efectos negativos sobre productores primarios bentónicos al favorecer el crecimiento de macroalgas oportunistas, lo cual causa la disminución del nivel de luz en la columna de agua. Sin embargo, a densidades moderadas el cultivo de bivalvos filtradores incrementa el nivel de claridad de la columna de agua, lo que favorece a las praderas de pastos marinos (Vinther et al., 2008; Wall et al., 2008).

Otras fuentes de nitrógeno naturales son las surgencias y la fijación de nitrógeno. Las surgencias costeras transportan nutrientes de aguas profundas hacia la superficie, las cuales fertilizan los ecosistemas costeros (Zaytsev, 2003). El proceso de fijación de nitrógeno, el cual es realizado por organismos diazotróficos, añade nitrógeno nuevo, utilizable, al ecosistema. En las lagunas costeras, estos organismos realizan la fijación predominantemente en los sedimentos y representan una fuente nueva de nitrógeno (Severin y Stal, 2008).

1.2 Productores primarios

Los pastos marinos son plantas angiospermas que habitan en la franja costera en la zona intermareal y el submareal somero y que, dependiendo de la especie, se encuentran tanto en zonas protegidas, como en zonas expuestas y sobre sustratos duros o blandos. Al ser angiospermas de origen terrestre, los pastos marinos pueden asimilar nutrientes tanto de los sedimentos como de la columna de agua (Pedersen y Borum, 1992, 1993). Además, las praderas de pastos marinos propician la sedimentación (Koch, 1996), ya que atenúan la resuspensión de partículas al reducir la velocidad de las corrientes y la intensidad del oleaje (Gacia y Duarte, 2001; Luhar et al., 2008).

Zostera marina es una de las especies de pastos marinos más estudiada a nivel mundial ya que tiene una distribución amplia en zonas templadas del océano Pacífico y Atlántico (Hartog, 1970). *Z. marina* se distribuye desde 3 metros por encima y 5 metros por debajo del nivel medio del mar (Meling-López y Ibarra-Obando, 1999; Ward et al., 2004), pero de manera local su distribución en función de la profundidad puede variar por efecto de la luz (Cabello-Pasini et al., 2003).

El principal compuesto nitrogenado inorgánico en los sedimentos es el amonio y se ha documentado que *Z. marina* puede obtener hasta el 51% de los nutrientes que requiere vía raíces y rizomas; además durante épocas de baja disponibilidad de nutrientes, *Z. marina* llega a reciclar compuestos nitrogenados de las hojas senescentes (Pedersen y Borum, 1993). Igualmente, *Z. marina* puede captar hasta un 90% de sus requerimientos nutricionales por medio de sus hojas cuando la disponibilidad de nutrientes en la columna de agua es elevada (Touchette y Burkholder, 2000).

En zonas cercanas a la costa, particularmente en costas rocosas, las macroalgas pueden presentar una alta contribución a la producción primaria de la comunidad, y ésta puede llegar a ser mayor a la del fitoplancton y los pastos marinos (Zertuche-González et al., 2009). Las macroalgas, a diferencia de los pastos marinos, obtienen nutrientes (nitrato y amonio) solamente del agua (Wallentinus, 1984) y la tasa de absorción de NID depende de la concentración de nutrientes en el ambiente (Harrison y Hurd, 2001; Phillips y Hurd, 2004; Lartigue y Sherman, 2005).

Ulva es una macroalga, de la división Chlorophyta, que se ha estudiado alrededor del mundo y que se caracteriza por formar afloramientos de alta biomasa debido a su capacidad de consumir rápidamente nutrientes de la columna de agua (Pérez-Mayorga et al., 2011). Pueden llegar a presentar tasas de incorporación de nitrógeno de hasta $240 \mu\text{mol N g}^{-1}$ peso seco por h^{-1} ; (Pedersen y Borum, 1997). *Ulva* también tiene la capacidad de almacenar nitrógeno en sus tejidos y bajo las

condiciones adecuadas de luz y temperatura este nitrógeno sustenta el crecimiento (Duck et al., 1986).

Las macroalgas compiten mejor por los nutrientes que los pastos marinos debido a que tienen tasas absorción mayores cuando la concentración de nutrientes es alta, lo que propicia la aparición de afloramientos de macroalgas (Pedersen y Borum, 1992; Stapel et al., 1996; Pérez-Mayorga et al., 2011). Hessing-Lewis y Hacker (2013) observaron que la biomasa de las macroalgas podría disminuir la biomasa de pastos marinos en un 30% en lagunas costeras del noroeste de Estados Unidos, principalmente debido a la atenuación de la luz y cambios en la biogeoquímica de la columna de agua.

La bahía de San Quintín es un ecosistema dominado por los pastos marinos, aunque se ha documentado una disminución en la cobertura de sus praderas y un aumento en los florecimientos de macroalgas (Ward et al., 2003). La bahía es fertilizada de manera natural durante la primavera y el verano por eventos de surgencia cercanos a la costa. Estos eventos suelen durar de 7 a 10 días y aportan nitrógeno nuevo a la superficie, mismo que es transportado hacia el interior de la bahía por las mareas y utilizado rápidamente por los productores primarios (Camacho-Ibar et al., 2003).

Z. marina es responsable del 80% del metabolismo bentónico en el sistema de Bahía San Quintín y tiene una tasa de producción primaria promedio a lo largo del año de $230 \text{ mmol C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Ibarra-Obando et al., 2004). Se ha medido un intervalo plastocrón (intervalo de tiempo promedio entre la aparición de dos hojas sucesivas

de un haz; Patriquin, 1973) plastocrónico entre 5 y 11 días (Ibarra-Obando et al., 1997). Ward et al. (2004) presentaron un mapa de la bahía de San Quintín con la distribución de las praderas intermareales y submareales de *Z. marina* con base en videografía multiespectral digital aérea de 1999. Ellos estimaron que las praderas de *Z. marina* tenían una cobertura del 46% del área intermareal y submareal de la bahía, y que era el principal tipo de hábitat submareal. Sin embargo, *Ulva* spp. se caracteriza por formar zonas de arribazón (acumulación de altos niveles de biomasa como consecuencia del transporte por corrientes) en Bahía San Quintín y juega un importante papel como sumidero de C, N y P, particularmente durante la primavera y el verano cuando alcanza su biomasa máxima (Zertuche-González et al., 2009). Además, *Ulva* spp. puede llegar a cubrir cerca del 50% del área de las praderas sumergidas de *Z. marina* en San Quintín, sugiriendo un traslape de ambas especies. Durante el verano, los mantos de *Ulva* spp. comienzan a desaparecer, y los tejidos son remineralizados y los nutrientes pueden ser utilizados por otros productores primarios (Zertuche-González et al., 2009).

Las macroalgas y pastos marinos son reservorios importantes de nitrógeno dentro del sistema de Bahía San Quintín por su alta biomasa (Camacho-Ibar et al., 2007). Por lo tanto, es necesario evaluar los aportes de nitrógeno que sustentan su producción. Además, el conocer las fuentes de nitrógeno que utilizan las macroalgas y pastos marinos ayudará a entender la dinámica del ciclo del nitrógeno en el Sistema de San Quintín y también contribuye al establecimiento

de una línea base para futuros trabajos sobre la dinámica del ecosistema y sus redes tróficas.

1.3 Identificación de fuentes de nitrógeno por medio de análisis isotópicos

El análisis de isótopos estables de nitrógeno en tejidos de productores primarios y consumidores sirve como trazador natural para identificar fuentes de nutrientes en sistemas marinos (McClelland et al., 1987; Martinetto et al., 2006; Fertig et al., 2009). Las variaciones en las razones de los isótopos estables de nitrógeno ($^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$) han sido utilizadas para caracterizar redes tróficas y son buenos trazadores de fuentes de nitrógeno (Fry y Sherr, 1984; Peterson y Fry, 1987). El uso de valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las macroalgas y pastos marinos como trazadores de fuentes de nitrógeno se basa en dos premisas: que la composición isotópica del NID varía en función de la fuente y el tipo de procesos involucrados en su producción y reciclaje, y que los productores primarios reflejan la composición isotópica de las fuentes de nitrógeno de manera razonablemente predecible (Fourqurean et al., 1997; Cohen y Fong, 2006; Fertig et al., 2009).

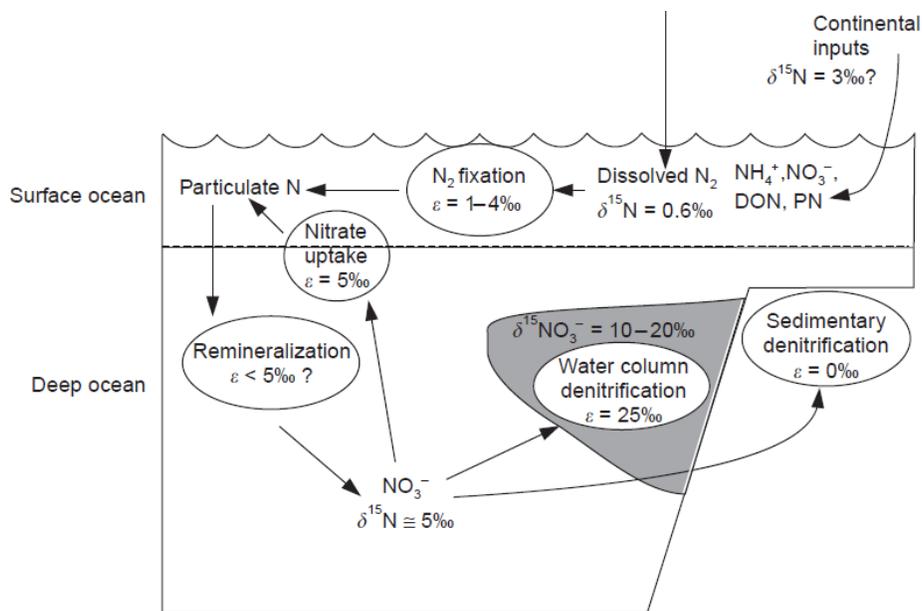


Figura 1. Diagrama simplificado de los principales procesos asociados al ciclo del nitrógeno en el océano. Las cifras representan el nivel de fraccionamiento isotópico (ε) asociado a cada proceso. La zona gris de la columna de agua indica condiciones subóxicas o anóxicas. $\epsilon \approx \delta_{\text{fuente}} - \delta_{\text{producto}}$ Tomado de Sigman y Casciotti (2001).

El fraccionamiento isotópico es el proceso por el cual la composición isotópica de un compuesto cambia debido a la transición de un estado físico o químico. Dentro del ciclo de nitrógeno, el fraccionamiento isotópico se debe principalmente a procesos cinéticos; las enzimas que intervienen en cada una de las reacciones tienen un distinto grado de discriminación isotópica (ver revisión en Sigman y Casciotti 2001). Durante algunos de los procesos que forman parte del ciclo de nitrógeno, el fraccionamiento puede ser alto y variable, como la asimilación, el primer paso de la nitrificación y la desnitrificación, mientras que la fijación y remineralización presentan poca discriminación isotópica (en la Figura 1 se observa el ciclo del nitrógeno simplificado en el océano, y se ejemplifican los procesos que involucran distintos niveles de fraccionamiento isotópico; Sigman y Casciotti, 2001). La disponibilidad del sustrato también influye sobre el nivel de

fraccionamiento. Si un sustrato es limitante, el fraccionamiento es menor, y si se consume todo el sustrato (como por ejemplo en un sistema cerrado) no hay fraccionamiento y el producto resulta con la misma composición isotópica que la fuente. En cambio, si el sustrato no es limitante, el nivel de fraccionamiento es máximo y como consecuencia el producto tiene una composición distinta a la fuente.

En la bahía de San Quintín, la fuente principal de nitrógeno nuevo es el nitrato proveniente de las surgencias (Hernández-Ayón et al., 2007). Liu y Kaplan (1989) indicaron que el nitrato en aguas subsuperficiales (200-650 m) del sur de California presentaba valores de $\delta^{15}\text{N-NO}_3$ enriquecidos en ^{15}N ($+9.0 \pm 0.7\text{‰}$) en comparación a las mismas profundidades del centro del océano Pacífico ($+6.4 \pm 0.3$) y el océano Atlántico ($+5.7 \pm 0.8\text{‰}$). Este enriquecimiento en ^{15}N se debe a que la concentración de nitrato en esta zona es relativamente alta y a que las bacterias desnitrificantes exhiben niveles altos de discriminación isotópica. Sigman et al., (2005) obtuvieron valores de $\delta^{15}\text{N-NO}_3$ de $+8.27\text{‰}$ a 50 m de profundidad frente a la bahía San Quintín, lo cual sugiere que el mismo proceso de enriquecimiento de ^{15}N observado en las aguas de California se ve reflejado frente a San Quintín. En San Quintín los aportes de fertilizantes ($\delta^{15}\text{N} \sim 0\text{‰}$) hacia la bahía son muy bajos debido a que la precipitación anual es baja (150 mm) y las escorrentías solamente se dan durante años con una precipitación alta (Aguirre-muñoz et al., 2001; Camacho-Ibar et al., 2003).

La fijación de nitrógeno es el proceso por el cual microorganismos utilizan N_2 ($\delta^{15}\text{N} = 0\text{‰}$) y lo transforman a NH_4 . Durante este proceso el nivel de fraccionamiento

en contra del isótopo pesado es bajo (~ 1 a 4‰ en el fuente con respecto al producto; Sigman y Casciotti, 2001). El proceso de fijación es importante ya que aporta nitrógeno inorgánico asimilable por los productores primarios con una composición isotópica cercana a 0‰ (Sharp, 2007). En ecosistemas costeros someros, incluyendo lagunas costeras y estuarios, la fijación de nitrógeno ocurre principalmente en hábitats bentónicos (Welsh et al., 2000). En los sedimentos subsuperficiales donde se encuentra la rizósfera de los pastos marinos, las bacterias sulfato reductoras son capaces de fijar nitrógeno (Welsh et al., 2000; Steppe y Paerl, 2002).

Los productores primarios que habitan en aguas tropicales suelen depender de nitrógeno fijado debido a las bajas concentraciones de NID. Por ejemplo, Anderson y Fourqurean (2003) obtuvieron valores de $\delta^{15}\text{N}$ de -1.2 a $+4\text{‰}$ en el pasto marino *Thalassia testudinum*, y estos valores fueron asociados al proceso de fijación de nitrógeno. En contraste, *Z. marina* habita en aguas templadas con concentraciones de NID más altas, por lo cual depende menos de la fijación de nitrógeno (Patriquin y Knowles, 1972). Sin embargo, en San Quintín, Herzka et al. (sin publicar) observaron valores ligeros de $\delta^{15}\text{N}$ de *Zostera marina* en la zona interna e intermareal de la bahía ($+2.1\text{‰}$) con respecto a los valores de $\delta^{15}\text{N}$ del nitrato proveniente del océano. Estos valores ligeros fueron asociados a la fijación de nitrógeno en los sedimentos, ya que en San Quintín no existen aportes de fertilizantes de origen antropogénico. Jorgensen (2006) observó que las praderas de *Z. marina* del brazo de Bahía San Quintín presentaron valores de $\delta^{15}\text{N}$ significativamente más bajos ($+6.8\text{‰}$) a los de las praderas de Bahía Falsa

(+9.1‰) y las más cercanas a la boca (+9.4‰). Esto sugiere que la fijación de nitrógeno posiblemente tiene un papel importante como fuente de nitrógeno nuevo en ciertas zonas de la bahía.

La asimilación es el proceso por el cual las macroalgas y pastos marinos obtienen nutrientes del medio ambiente y los integran en sus tejidos. Cuando la fuente de nitrógeno es limitante el fraccionamiento durante el proceso de asimilación es cercano a 0‰ (Sigman y Casciotti, 2001; Needoba et al., 2003; Fry 2006). En diatomeas, se ha documentado que el fraccionamiento no se produce durante el proceso de absorción, sino durante la asimilación (Needoba et al., 2003). Waser et al., (1999) cultivaron microalgas bajo limitación de nutrientes y estimaron que el fraccionamiento durante la asimilación de NH_4 fue de 0-2‰. Cohen y Fong (2004) hicieron experimentos con la macroalga *Ulva intestinalis* y también reportaron que el fraccionamiento durante la absorción no ocurre a niveles detectables, mientras que Umezawa et al. (2002) midieron el fraccionamiento en macroalgas en un arrecife coralino del sur de Japón (entre ellas el género *Ulva*) y observaron un fraccionamiento de -1.4 a -0.2 ‰ (las algas se enriquecieron en ^{15}N). Por lo tanto el fraccionamiento en el proceso de asimilación es relativamente bajo.

Por mucho tiempo se pensó que los sedimentos se comportaban como un sistema cerrado y que durante la desnitrificación todo el nitrato disponible se consumía y no se observaba fraccionamiento en el nitrato residual (Sigman y Casciotti, 2001). Sin embargo, se ha observado que sí hay fraccionamiento asociado a la desnitrificación en el agua intersticial de los sedimentos someros que contienen cantidades altas de materia orgánica, ya que los sedimentos no se comportan

como un sistema cerrado (Danke y Thamdrup, 2013). El nitrato residual del agua intersticial sujeta a desnitrificación está enriquecida en ^{15}N . La nitrificación (el proceso por el cual amonio se oxida y se produce nitrato como producto final) tiene un efecto opuesto al de la desnitrificación sobre la composición isotópica del nitrato. Durante el proceso de nitrificación el fraccionamiento es en contra del isótopo pesado, lo cual lleva a que la composición isotópica del NH_4 residual sea más pesado y que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en el NO_3 producido sean más ligeros. Como resultado, el NH_4 con una composición isotópica relativamente pesada puede ser liberado hacia la columna de agua, donde es asimilado por los productores primarios. En conjunto, los procesos de fraccionamiento isotópico asociados a la remineralización-nitrificación-desnitrificación en los sedimentos llevan a un enriquecimiento neto en ^{15}N el nitrógeno inorgánico (nitrato o amonio) de hasta +4‰ (Alkhatib et al., 2012).

En este estudio se planteó identificar las fuentes de nitrógeno que utilizan las macroalgas y los pastos marinos tras eventos de surgencias fuertes y tras eventos de surgencias débiles en la bahía de San Quintín por medio de análisis isotópicos de nitrógeno. También se evaluó si las fuentes de nitrógeno variaron en función de la distancia desde la boca hacia el interior. Debido a que durante la primavera y el verano las surgencias costeras fertilizan la bahía de San Quintín, se planteó la hipótesis de que la composición isotópica del nitrógeno de los pastos marinos y macroalgas sería similar a la del nitrato proveniente de las surgencias (valor de $\delta^{15}\text{N-NO}_3 = +8$ a $+10$ ‰; Sigman et al., 2005; Figura 2). Durante los periodos de no surgencia, el nitrato es limitante, por lo que la fijación de nitrógeno puede cobrar

una mayor importancia como fuente. Dado que el valor de $\delta^{15}\text{N}$ del nitrógeno fijado es cercano a 0‰, si los pastos o macroalgas lo asimilan, la composición isotópica de sus tejidos se debería de hacer más ligera durante periodos de no surgencia. En términos espaciales, se esperaba encontrar valores isotópicos de los pastos y macroalgas consistentes con el nitrato oceánico en zonas cercanas a la boca, mientras que cerca de la cabeza se esperaba encontrar valores más ligeros, lo cual reflejaría la asimilación de NID producto de la fijación.

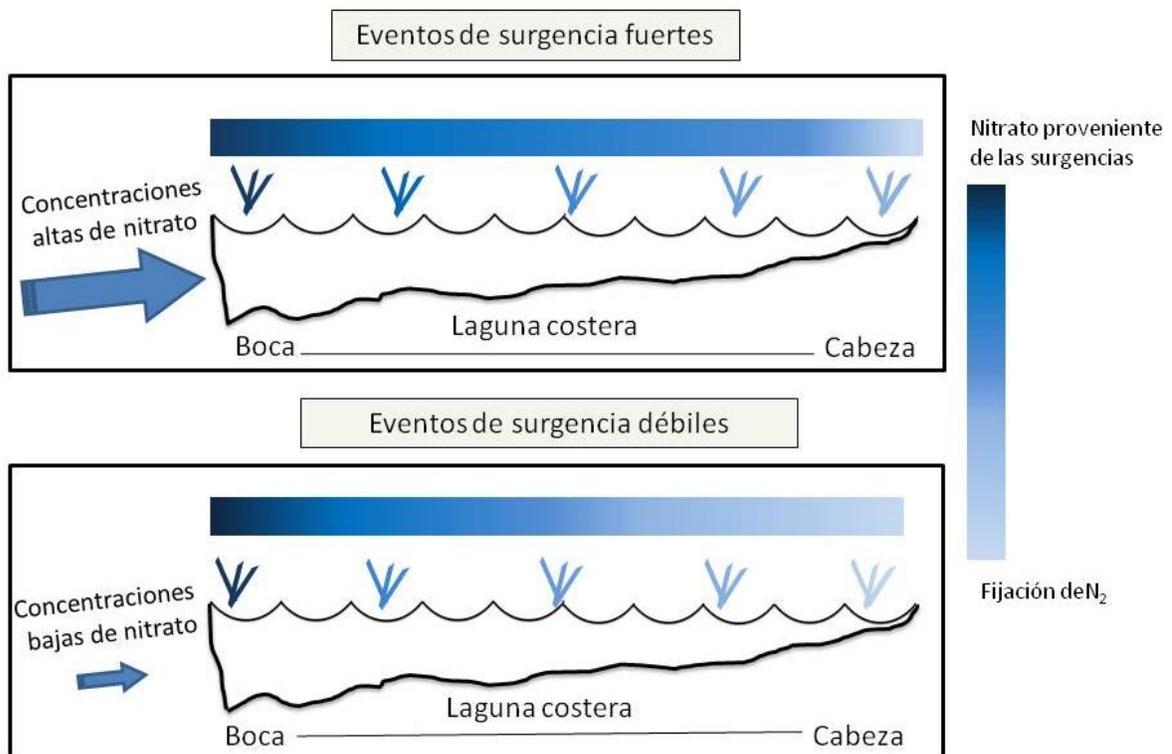


Figura 2. Marco Conceptual. En el panel superior se muestra una laguna hipotética bajo condiciones de surgencias. Aguas de surgencia con alta concentración de nitrato aportan nitrógeno nuevo para las macroalgas y los pastos marinos. El panel inferior muestra una condición de no surgencias en la cual la fijación de nitrógeno en los sedimentos tendría un papel importante como aporte de nitrógeno para las macroalgas y los pastos marinos en la laguna, particularmente hacia el interior del sistema.

1.4 Objetivo General

El objetivo general de este estudio fue identificar las fuentes de nitrógeno que utilizan las macroalgas y los pastos marinos en presencia y ausencia de condiciones de surgencia costera durante la primavera y principios de verano del 2013 en el sistema lagunar de Bahía de San Quintín usando valores de $\delta^{15}\text{N}$ como trazadores naturales.

1.4.1 Objetivos específicos

- Identificar los eventos de surgencia durante el periodo de muestreo.
- Medir la concentración de nitrato y amonio en la columna de agua de la laguna.
- Medir la composición isotópica del nitrato en la columna de agua.
- Evaluar las fuentes de nitrógeno que utilizan *Ulva* spp. y *Zostera marina* por medio de muestreos de poblaciones naturales a lo largo de ambos brazos de la bahía de San Quintín y por el análisis isotópico de sus tejidos.
- Realizar experimentos manipulativos con bolsas fijas para medir la composición isotópica de nitrógeno de los tejidos de *Ulva* spp., para tomar en cuenta el potencial de deriva de las poblaciones naturales.
- Evaluar el porcentaje de carbono y nitrógeno de *Ulva* spp. y *Zostera marina* para evaluar su estado nutricional.

Capítulo 2. Área de estudio

La bahía de San Quintín es una laguna costera situada en el Pacífico noroeste de México, ubicada aproximadamente 300 km al sur de la frontera con Estados Unidos (30°27'N, 116°00'W; Figura 3). Esta laguna es un sistema que presenta una forma de “Y” y tiene dos brazos que son conocidos como bahía San Quintín (al este) y bahía Falsa (al oeste). La zona semiárida en la que se encuentra la bahía, presenta lluvias de invierno y una precipitación anual aproximada de 150 mm. El aporte de agua dulce a la bahía es muy pequeño debido a la baja precipitación en la zona, a la ausencia de aportes pluviales durante la mayor parte del año y a que los acuíferos se explotan para fines agrícolas (Aguirre-Muñoz et al., 2001). Por lo tanto, este sistema es una laguna costera hipersalina. El clima en la región es tipo mediterráneo con temperaturas anuales del agua y aire que varían entre 11 y 27°C (Álvarez-Borrego y Álvarez-Borrego 1982; Cabello-Pasini et al., 2003).

La bahía de San Quintín desemboca en la región oceánica dominada por el Sistema de la Corriente de California. Durante la primavera y el verano las surgencias son intensas cerca de la boca, por lo tanto, agua con concentración de nutrientes alta es transportada hacia el interior de la bahía por las mareas, mientras que durante el otoño las condiciones de surgencia disminuyen en intensidad (Álvarez-Borrego y Álvarez-Borrego 1982, Camacho-Ibar et al., 2003).

El tiempo de residencia del agua en el sistema es relativamente corto (~13 días), particularmente durante periodos de mareas vivas y cuando las corrientes son paralelas a la costa (Camacho-Ibar et al., 2003). Sin embargo, el tiempo de

residencia del agua en distintos lugares de la bahía es muy variable y difiere entre los brazos. En bahía Falsa se ha estimado que es entre 1 y 6 días, excepto en invierno, cuando puede llegar a ser de hasta 11 días; mientras que en el brazo este, puede alcanzar 45 días durante el invierno, debido a que los vientos del noroeste son de menor intensidad y en ocasiones son en dirección contraria a los vientos de primavera y verano (Camacho-Ibar et al., 2003; Hernández-Ayón et al., 2004).

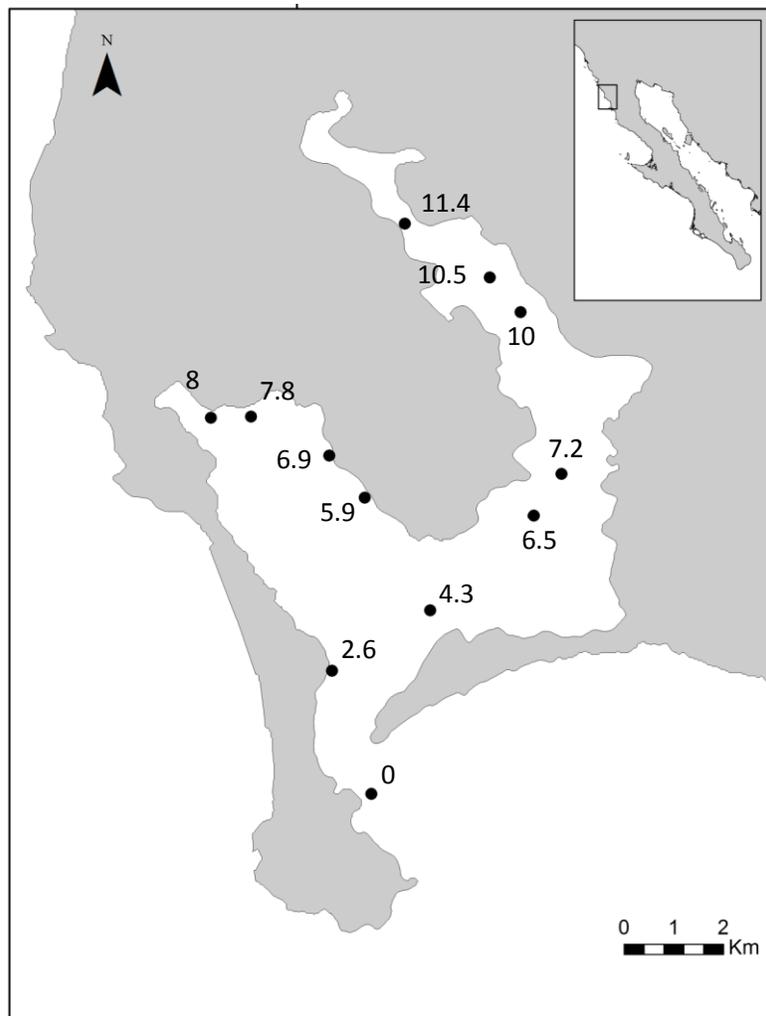


Figura 3. Mapa de la Bahía de San Quintín y las estaciones de muestreo. Los números indican la distancia en kilómetros desde la estación costera fuera de la bahía (0 km) hasta cada estación de muestreo.

Capítulo 3. Materiales y Métodos

Para caracterizar la intensidad de las surgencias frente al Sistema de Bahía San Quintín se utilizó el índice de surgencia reportado por la National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA, www.pfeg.noaa.gov/index.html) y se utilizó la estación 30°N, 119°O, que se encuentra aproximadamente en la misma latitud que la bahía de San Quintín. El cálculo del índice de surgencia ($\text{m}^3 \text{m}^{-1}$ 100 metros de línea de costa⁻¹) está basado en la teoría de Ekman, y se estima el transporte de agua debido al estrés de viento y a la fuerza de Coriolis. Esta teoría plantea que las aguas cercanas a la superficie son transportadas con un ángulo de 90° con respecto a la dirección del viento. Dado que el viento en la región es predominantemente paralelo a la costa, el transporte de agua es hacia fuera de costa, lo cual ocasiona surgencias con concentraciones de nitrato relativamente altas (aprox. 15-18 μM ; Camacho-Ibar, comunicación personal).

Para caracterizar las condiciones a las que estuvo expuesta la costa cerca de la Bahía de San Quintín durante la primavera y verano, se sumaron los valores del índice de surgencia diario y se calculó un índice de surgencia acumulado para los 15 días previos a cada fecha de muestreo. La predicción del nivel de marea se obtuvo usando el programa MAR V1.0 desarrollado por el Laboratorio del Nivel del Mar del Centro de Investigaciones Científicas de Educación Superior de Ensenada (CICESE, <http://predmar.cicese.mx>).

3.1 Diseño experimental

Los muestreos se realizaron bajo condiciones de mareas muertas durante los días 18-19 de marzo, 2-3 de abril, 15-16 de abril, 30 de abril y 1 de mayo, 17-18 de

mayo, y 3 de junio del 2013. Los muestreos se realizaron durante mareas muertas debido a que estas son precedidas por condiciones de mareas vivas, durante las cuales hay un mayor intercambio de agua entre la costa y la bahía y por ende, hay un mayor aporte de nutrientes hacia el interior. Se esperaba que los nutrientes transportados hacia el interior de la bahía fueran asimilados por las macroalgas y los pastos marinos y que esto se reflejara en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ del tejido de las plantas recolectadas durante las mareas muertas.

Se eligieron 11 estaciones de muestreo ubicadas a lo largo de dos transectos, uno en cada brazo de la bahía, dispuestos desde la costa cerca de la boca hacia el interior del sistema (Figura 3). En cada fecha de muestreo y en cada estación, se tomaron muestras de agua para medir la concentración de NO_3 , NH_4 y en algunos casos hacer mediciones de la composición isotópica del nitrato ($\delta^{15}\text{N-NO}_3$). También se realizaron recolectas de pastos marinos y macroalgas de poblaciones naturales, así como experimentos manipulativos con macroalgas locales. Los experimentos manipulativos estaban diseñados para asegurarnos que las macroalgas permanecieran en las estaciones de muestreo y que integraran la composición isotópica de las fuentes locales de nitrógeno. Además se realizaron recolectas para estimar la biomasa de los haces y la densidad de haces de *Zostera marina* por unidad de área.

3.2 Concentración de nutrientes y valores de $\delta^{15}\text{N-NO}_3$

Durante los muestreos se tomaron muestras de 45 ml de agua en todas las estaciones para medir la concentración de nitrato (NO_3) y amonio (NH_4). Además, se tomaron muestras de agua a partir del 15 de abril para medir la composición

isotópica del nitrato + nitrito ($\delta^{15}\text{N-NO}_3$) en 5 estaciones: una en la estación fuera de la bahía que se usó como punto de referencia de la composición isotópica del nitrato (0 km). En esta última estación se tomaron dos muestras: una superficial y otra a 12 m de profundidad y en cuatro estaciones dentro de la bahía (4.3 km, en la parte externa; 7.8 km en Bahía Falsa y 7.2 y 10.5 km en Bahía San Quintín; Figura 3). Las muestras de agua para el análisis de la concentración de nitrógeno inorgánico y $\delta^{15}\text{N-NO}_3$ fueron filtradas en el campo con filtros GF/F de 0.7 μm de tamaño de poro. Las muestras se mantuvieron sobre hielo y una vez en el laboratorio se congelaron hasta ser procesadas.

Las mediciones de la concentración de NO_3 y NH_4 fueron realizadas en el Instituto de Investigaciones Oceanológicas (IIO) de la Universidad Autónoma de Baja California (UABC) con un autoanalizador de flujo segmentado Skalar San Plus, el cual funciona bajo técnicas colorimétricas. El límite de detección para ambas variables fue de 0.07 μM y la precisión del análisis fue de 0.02 μM . Los análisis isotópicos del nitrato fueron realizados en la Universidad de California, Davis (ver análisis isotópicos).

3.3 Recolecta de macroalgas y pastos marinos de poblaciones naturales

En cada estación se recolectaron muestras de *Zostera marina* en praderas de la zona submareal. Las muestras fueron recolectadas por triplicado con una draga (Petite Ponar, compañía Wildco). Además se tomaron muestras con la draga para medir la biomasa de los haces ($n=5$). Las macroalgas del género *Ulva* fueron recolectadas con un muestreador directo de algas (MDA). De cada lance ($n=3$) con el MDA se seleccionó una fronda en buen estado para su análisis isotópico. Las

muestras de macroalgas y pastos marinos se colocaron en bolsas Ziploc y se colocaron sobre hielo. Una vez en el laboratorio se congelaron para conservarlas hasta ser procesadas para los análisis isotópicos. Para *Z. marina*, las hojas de los pastos se limpiaron con un cubreobjetos para eliminar los organismos adheridos, después se secaron a 60° C durante 48 horas y fueron pesadas. El peso seco de los haces está reportado por cada m².

Como los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los pastos y macroalgas no cumplieron con los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza necesarios para llevar a cabo pruebas estadísticas paramétricas, se utilizó la prueba no paramétrica Kruskal-Wallis para evaluar si hubo diferencias significativas en la composición isotópica de los pastos y las macroalgas entre estaciones de muestreo y entre fechas de recolecta. Las diferencias se consideraron significativas a un nivel de $\alpha < 0.05$.

3.4 Experimento manipulativo con macroalgas locales

En cada estación, se recolectaron macroalgas del género *Ulva* con el MDA. Se seleccionaron frondas en buen estado y se cortaron en discos de 15 cm de diámetro. Estos fueron cortados por la mitad: una mitad fue reservada para evaluar la composición isotópica y el peso inicial de la fronda, y la otra mitad se colocó en bolsas con una luz de malla de 5 mm sujetas a un sistema de boyas (n=3 por estación) para evitar que las algas estuvieran a la deriva. Después de 15 días, se recolectó todo el material de las bolsas y se congeló.

Las algas fueron secadas a 60°C por 48 horas, se midió el peso seco y se estimó el porcentaje de cambio en peso seco con respecto al inicio del experimento (expresado como el porcentaje de cambio en g peso seco). El peso se obtuvo mediante una balanza digital (precisión 0.01 g). Posteriormente las algas secas fueron preparadas para análisis isotópicos.

Para comparar los valores isotópicos antes y después de los 15 días de incubación, se utilizó la prueba no paramétrica de Wilcoxon para pruebas pareadas. Esta prueba también se usó para evaluar si la composición isotópica de las algas incubadas por 15 días era similar a la de las poblaciones naturales. Las diferencias se consideraron estadísticamente significativas con $\alpha < 0.05$.

3.5 Análisis de la composición isotópica y porcentaje de C y N

Las muestras de *Ulva* spp. y *Z. marina* fueron descongeladas, limpiadas con agua destilada y se eliminaron organismos adheridos a su superficie con la ayuda de pinzas. Para los análisis isotópicos los haces de *Z. marina* se diseccionaron y sólo se utilizaron las hojas más jóvenes, las cuales se encuentran en la parte interna de la vaina (por lo general, las hojas medían menos de 10 cm de largo). Se usó la hoja más joven bajo el supuesto que su tejido integraría un tiempo menor a 15 días dada su alta tasa de crecimiento durante la primavera en el sistema de bahía de San Quintín (Ibarra-Obando et al., 1997). En el caso de *Ulva* spp. se preparó toda la fronda según lo descrito anteriormente.

Los tejidos fueron colocados en charolas de aluminio (limpiadas previamente con etanol utilizando toallitas Kim Wipes) y secados a 60°C por 48 horas. Los tejidos

secos fueron pulverizados con un mortero de ágata hasta conseguir un polvo muy fino. Submuestras de 1.0 a 1.4 mg se empaquetaron en cápsulas de estaño en preparación para su análisis isotópico. Las muestras fueron analizadas en el Stable Isotope Facility de la Universidad de California, Davis en un analizador elemental acoplado a un espectrómetro de masas de flujo continuo (IRMS, siglas en inglés). La precisión analítica de los estándares secundarios analizados con las muestras fue de 0.08‰ (hígado bovino, $\delta^{15}\text{N} = 7.72\text{‰}$; DE, n=14).

Las muestras de agua para las mediciones de los valores de $\delta^{15}\text{N-NO}_3$ fueron enviadas congeladas a UC Davis para su análisis. Se enviaron las muestras que presentaron una concentración de $\text{NO}_3 > 1 \mu\text{M}$ conforme a las indicaciones del laboratorio. La composición isotópica del nitrato se realizó mediante la medición de N_2O producido por bacterias desnitrificantes a partir de NO_3 (Sigman *et al.*, 2001). La precisión analítica fue de 0.08‰ (Nitrato de potasio, $\delta^{15}\text{N} = 14.39\text{‰}$, DE, n = 10).

La razón isotópica se reportó como $\delta^{15}\text{N}$ (‰) y se calculó de la siguiente manera:

$$\delta^{15}\text{N} = [(R_{\text{muestra}} / R_{\text{estándar}}) - 1] \times 1000$$

Donde:

R_{muestra} : es la razón del isótopo pesado respecto al liviano ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) de la muestra

$R_{\text{estándar}}$: es la razón del isótopo pesado respecto al liviano ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) del estándar (N_2 atmosférico)

El fraccionamiento isotópico (ϵ) es igual a la composición isotópica de la fuente menos la del producto:

$$\epsilon \approx \delta_{\text{fuente}} - \delta_{\text{producto}} \text{ (para valores de } \delta < 1000\text{‰)}$$

Cuando el valor de ϵ es positivo, el producto es isotópicamente más ligero que la fuente (hay discriminación isotópica en contra del isótopos pesado durante la reacción). Esto es típico de procesos cinéticos, como la desnitrificación y la asimilación de nitrógeno (Sharp 2007).

Durante los análisis isotópicos, también se obtuvo la cantidad absoluta de carbono y nitrógeno de cada muestra de macroalgas y pastos marinos con un analizador elemental. La precisión para el carbono fue de 6.9 μg y el nitrógeno fue de 1.2 μg (hígado bovino). El porcentaje de C y N de los pastos y algas se obtuvo de la siguiente manera:

$$\% \text{ C} = (\text{Peso de C en la muestra} \div \text{Peso total de la muestra}) \times 100$$

$$\% \text{ N} = (\text{Peso de N en la muestra} \div \text{Peso total de la muestra}) \times 100$$

Capítulo 4. Resultados

El índice de surgencia diario mostró mucha variabilidad a lo largo del muestreo, variando de 0 a $322 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (100 metros de línea de costa)⁻¹ (Figura 4). Sin embargo, en este estudio se utilizó el índice de surgencia acumulado a lo largo de los 15 días previos a cada muestreo para representar las posibles condiciones oceanográficas a las que los productores primarios recolectados estuvieron expuestos, ya que la composición isotópica del nitrógeno en los tejidos de los productores primarios integra una señal de la asimilación a través del tiempo. Para los muestreos del 15 de abril y 3 junio el índice de surgencia acumulado fue alto (2066 y $2034 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ 100 metros de línea de costa⁻¹, respectivamente) en comparación con las otras fechas de muestro cuando el índice varió de 1049 a $1246 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ 100 metros de línea de costa⁻¹.

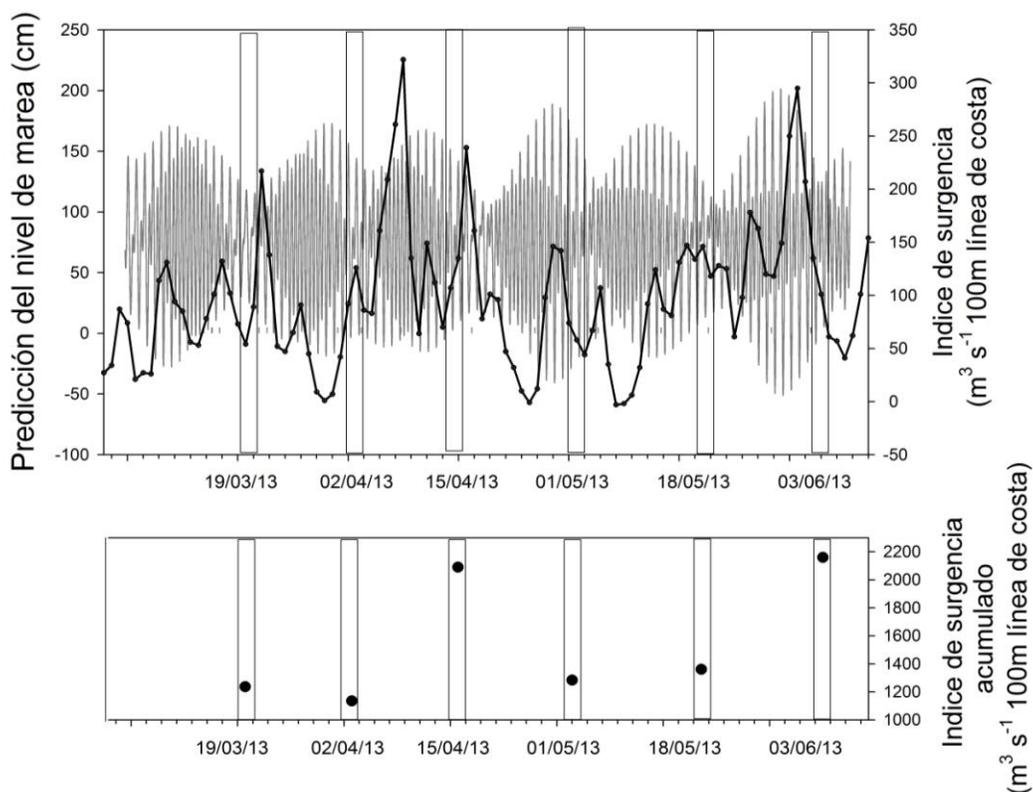


Figura 4. Condiciones oceanográficas en San Quintín durante las fechas de muestreo. El panel superior indica la predicción del nivel de la marea (línea gris) y el índice de surgencia diario (línea negra) para las coordenadas 30° N, 119° E. El panel inferior indica el índice de surgencia acumulado correspondiente a lo largo de los 15 días previos a cada fecha de muestreo. Las barras verticales resaltan las fechas de muestreo.

4.1 Biomasa y densidad de los haces de pastos marinos

Considerando únicamente las estaciones cercanas a la boca (en la parte externa; km 2.6 y 4.3) se observó que la biomasa promedio de los haces varió de 69 a 220 g peso seco m⁻² (Figura 5). El promedio de la biomasa de los haces en la zona externa fue de 123 g peso seco m⁻². No se observó una tendencia clara en esta variable entre las fechas de muestreo, aunque la biomasa más alta se obtuvo en la estación del km 4.3 el 3 de junio, y la biomasa más baja el 1 de mayo en la misma estación. La densidad de haces promedio varió de 106 a 400 haces m⁻²,

pero no se observaron cambios sustanciales entre las fechas de muestreo ni entre estaciones (km 2.6 y 4.3)

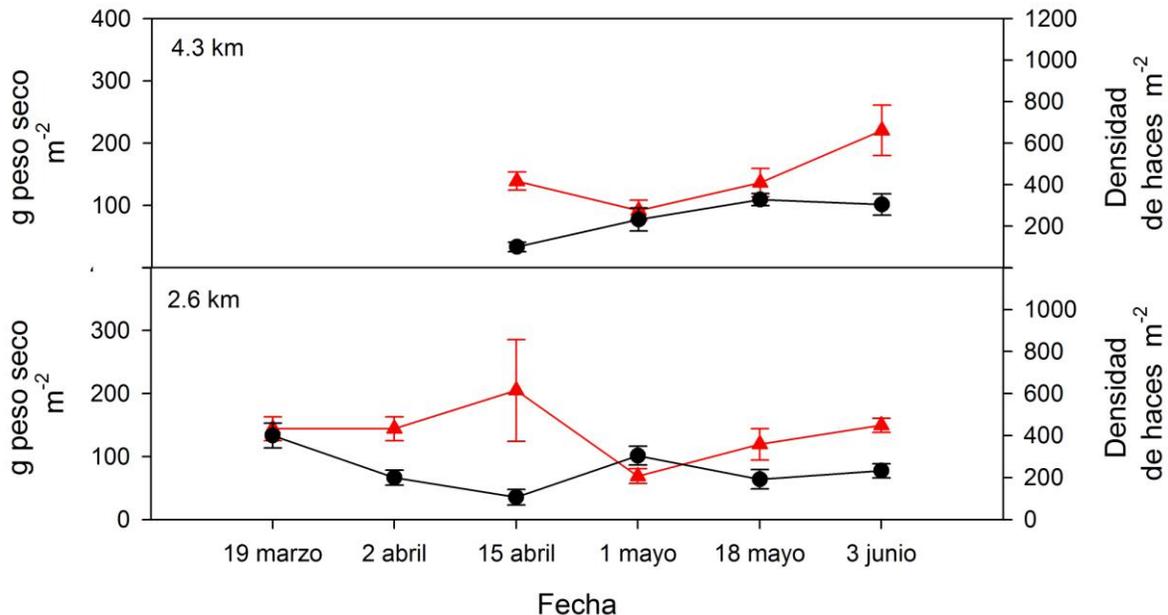


Figura 5. Biomasa (rojo) y densidad de haces (negro) de *Zostera marina* durante el periodo de muestreo en las estaciones de la zona externa. Eje Y primario: gramos de peso seco m⁻². Eje Y secundario: densidad de haces m⁻². n= 5. Los triángulos y círculos representan la media y las barras representan ± 1 error estándar.

En Bahía Falsa, la biomasa promedio de los haces varió de 36 a 323 g peso seco m⁻², y la densidad de haces varió de 80 a 813 m⁻² (Figura 6). No se observó un patrón temporal claro en la biomasa de los haces a lo largo de los muestreos, solamente se observó un aumento de la biomasa al final del periodo de muestreo (3 de junio) en las estaciones de Bahía Falsa más cercanas a la boca (5.9 y 6.9 km). La densidad de los haces fue más alta en las estaciones internas (7.8 y 8 km) que en las estaciones más cercanas a la boca. En la parte interna la densidad varió de 120 a 813 haces m⁻², mientras que en las estaciones centrales de Bahía Falsa varió de 80 a 384 haces m⁻².

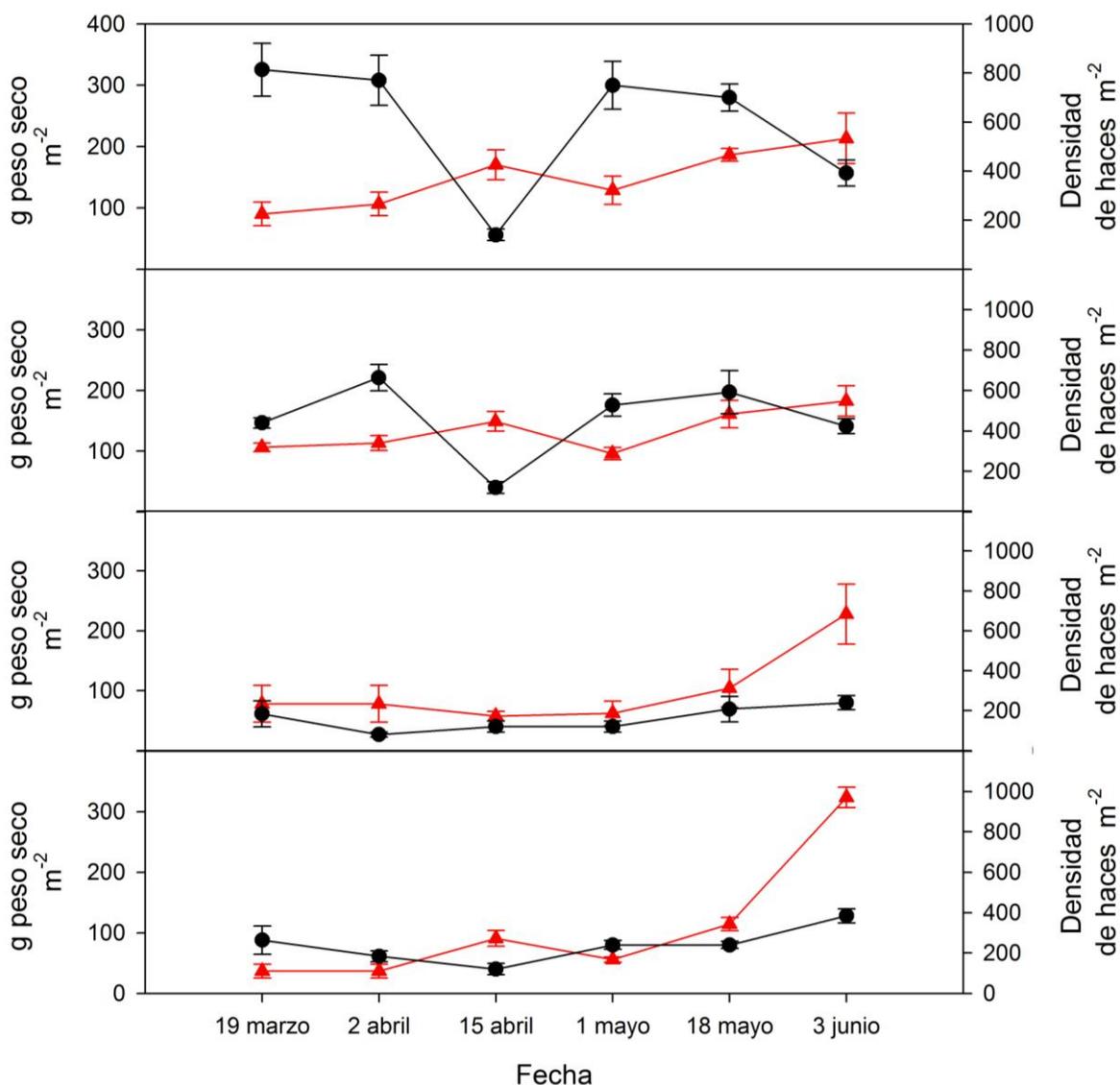


Figura 6. Biomasa (rojo) y densidad de haces (negro) de *Zostera marina* durante el periodo de muestreo en las estaciones de Bahía Falsa. Eje Y primario: gramos de peso seco m⁻². Eje Y secundario: Densidad de haces m⁻². n= 5. Los triángulos y círculos representan la media y las barras representan ± 1 error estándar.

Se observó un incremento en la biomasa de los haces hacia el final del periodo de muestreo (18 de mayo y 3 de junio) en el brazo Bahía San Quintín. Considerando todas las estaciones de Bahía San Quintín, la biomasa varió de 31 a 330 g peso seco m⁻² (Figura 7). En las estaciones más internas del brazo San Quintín (km 10,

10.5 y 11.4) la densidad de haces fue <230 haces m^{-2} y fue relativamente consistente a lo largo del periodo de muestreo.

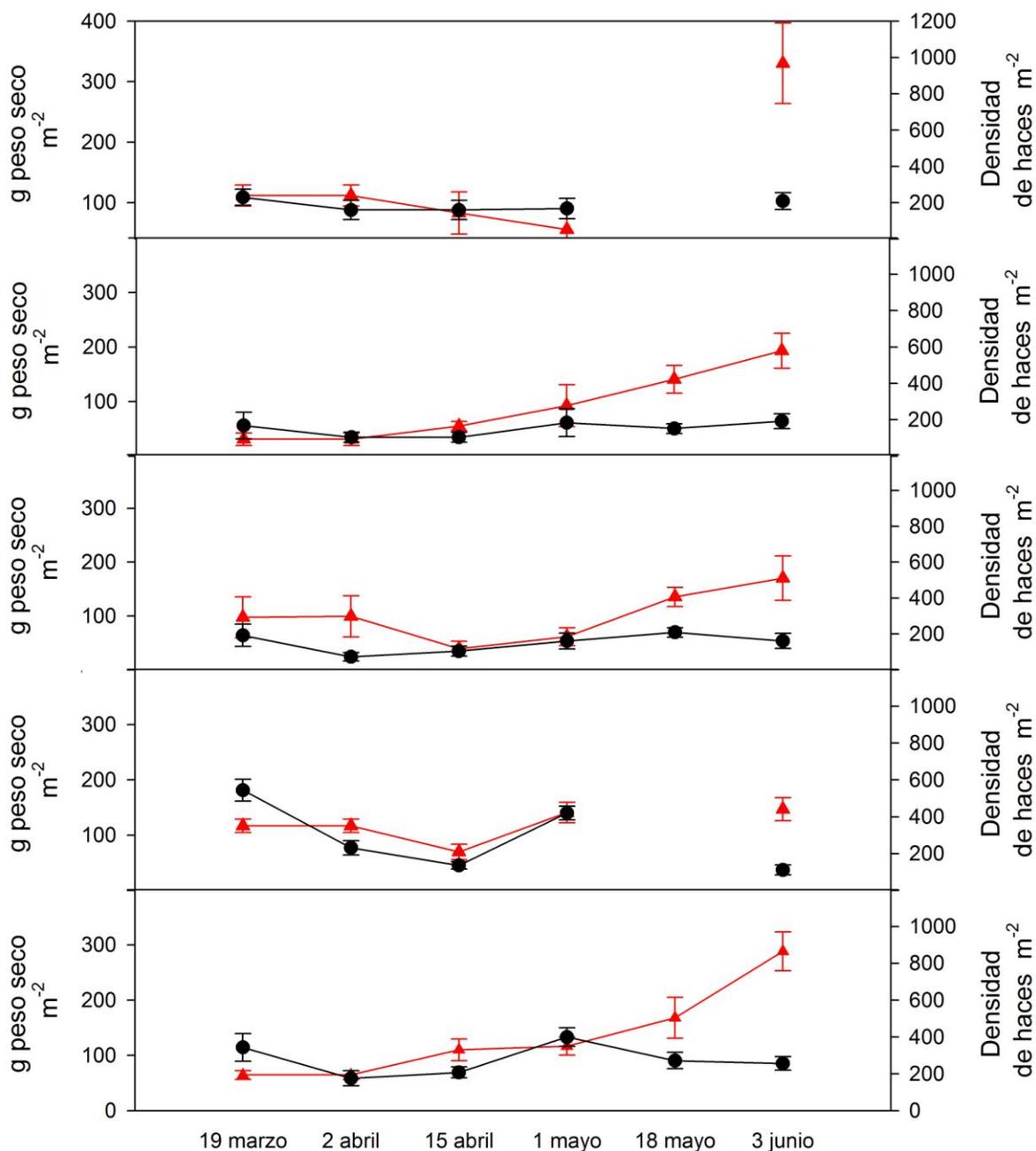


Figura 7. Biomasa (rojo) y densidad de haces (negro) de *Zostera marina* durante el periodo de muestreo en el brazo de Bahía San Quintín. Eje Y primario: gramos de peso seco m^{-2} . Eje Y secundario: número de haces m^{-2} . $n = 5$. Los triángulos y círculos representan la media y las barras representan ± 1 error estándar.

4.2 Contenido de Nitrógeno y razón C:N

La razón C:N y el porcentaje de nitrógeno en *Ulva* spp. y *Zostera marina* fueron distintos (Figura 8 y Figura 9). El porcentaje de nitrógeno de las hojas jóvenes de *Z. marina* varió entre 2 y 6%, mientras que el porcentaje de nitrógeno de *Ulva* spp. presentó una variación de 1 a 5%. La razón C:N de *Z. marina* tuvo un intervalo de valores de 6 a 20, mientras que la relación C:N de *Ulva* spp. fue de 6 a 36.

El contenido de nitrógeno en todas las muestras de *Z. marina* fue mayor a 1.8% **¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**(Figura 8), valor reportado como el porcentaje mínimo para el óptimo crecimiento de *Z. marina* (Pedersen y Borum, 1993). En contraste, cerca de la mitad de las muestras de *Ulva* spp. presentaron un contenido de nitrógeno menor a 2%, el cual es considerado como el valor limitante para el crecimiento de *Ulva* spp. (Zertuche-González et al., 2009).

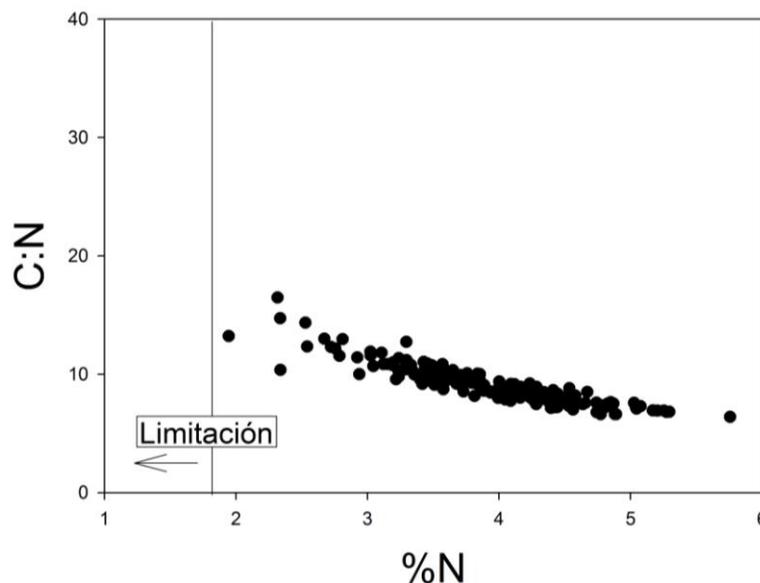


Figura 8. Porcentaje de nitrógeno con respecto a la relación carbono:nitrógeno en las hojas más jóvenes de *Zostera marina* recolectadas en el sistema de Bahía de San Quintín durante todas las fechas de muestreo. La línea vertical representa el valor de % N considerado como indicativo de limitación de nitrógeno en *Zostera marina*.

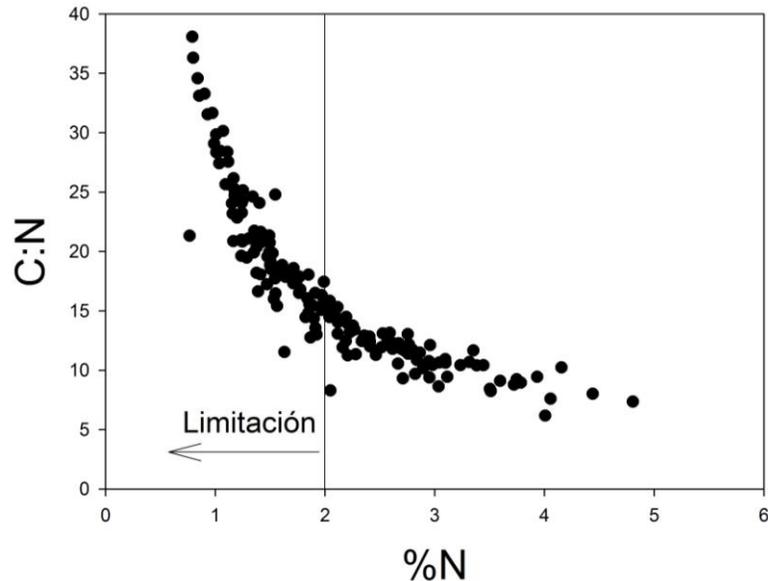


Figura 9. Porcentaje de nitrógeno con respecto a la relación carbono:nitrógeno de las frondas de *Ulva* spp. recolectadas en el sistema de Bahía de San Quintín durante todas las fechas de muestreo. La línea vertical representa el valor de % N considerado como indicativo de limitación de nitrógeno en *Ulva* spp.

En la parte externa de la bahía (Km 2.6 y 4.3) el contenido de nitrógeno de las hojas jóvenes de *Zostera marina* varió de 3.6 a 4.8%, lo cual indica que no hubo limitación por nitrógeno (Figura 10). En contraste, *Ulva* spp. tuvo un porcentaje menor a 2% en la estación más cercana a la boca durante el 15 de abril, 1 mayo y el 18 de mayo (Figura 10). La variación en *Ulva* spp. fue de 1.4 a 3.7% entre 2 de abril hasta el 18 de mayo. El contenido de nitrógeno más bajo de *Ulva* spp. fue observado durante el 18 de mayo. El porcentaje de nitrógeno de *Ulva* spp. fue de 1-2 veces más alto el 3 de junio.

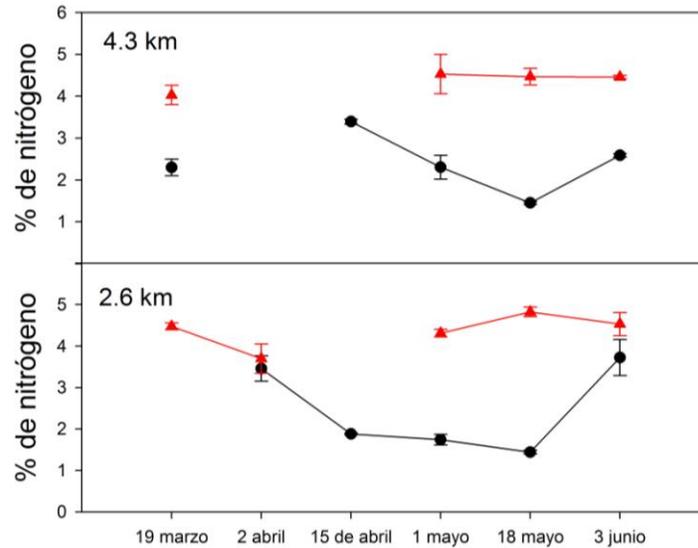


Figura 10. Porcentaje de nitrógeno de las hojas más jóvenes de *Zostera marina* (rojo) y las frondas de *Ulva* spp. (negro) durante las fechas de muestreo en las estaciones de la parte externa de la bahía. Los círculos y triángulos representan la media ($n=3$) y las líneas verticales indican ± 1 error estandar.

En Bahía Falsa, el contenido de nitrógeno de las hojas jóvenes de *Z. marina* varió de 2.9 a 4.3% durante todos los muestreos, mientras que el porcentaje de nitrógeno de *Ulva* spp. varió de 1.1 a 3.5% (Figura 11). En las estaciones más internas de Bahía Falsa (km 7.8 y 8) el contenido de nitrógeno de *Ulva* spp. fue menor a 2% durante todas las fechas de muestreo, excepto durante el 3 de junio cuando el contenido de nitrógeno fue de 2.7 y 2.5%, respectivamente. En la estación 6.9 km, *Ulva* spp. tuvo un contenido de nitrógeno menor al 2% durante el 19 de marzo y 18 de mayo, mientras que la estación 5.9 km sólo tuvo un contenido de nitrógeno debajo del 2% durante el 19 de abril.

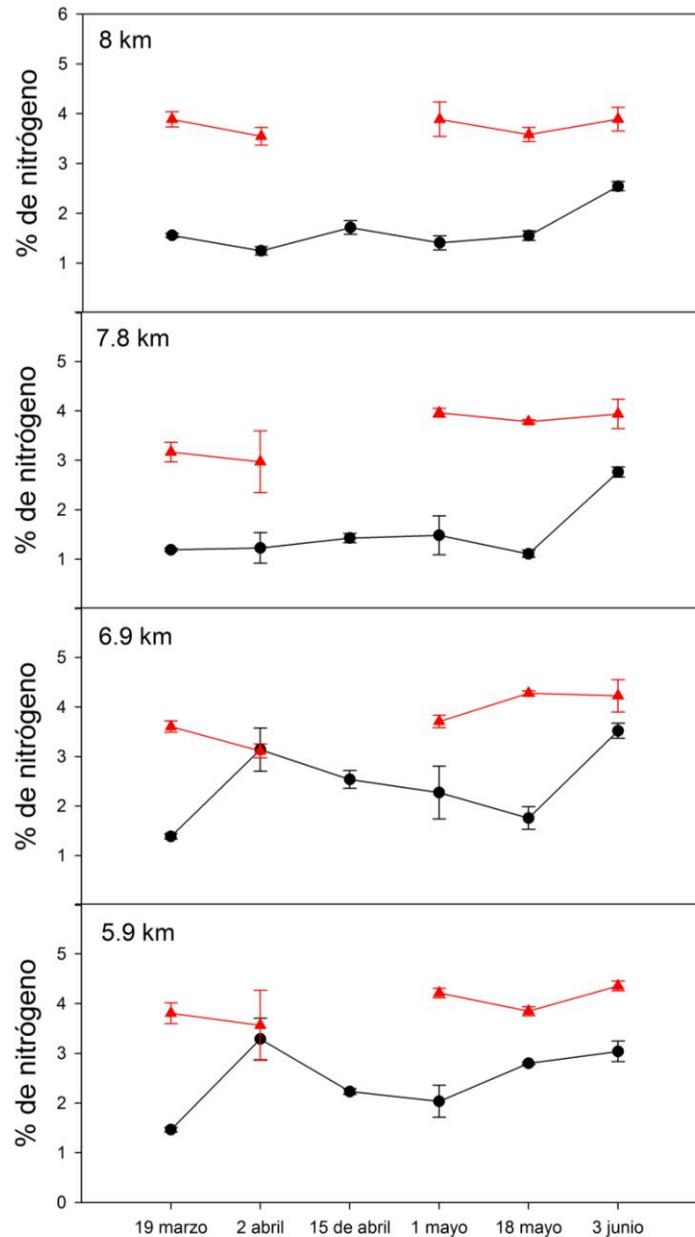


Figura 11. Porcentaje de nitrógeno de las hojas más jóvenes de *Zostera marina* (rojo) y frondas de *Ulva* spp. (negro) durante las fechas de muestreo en las estaciones en Bahía Falsa. Los círculos y triángulos representan la media (n=3) y las barras horizontales ± 1 error estándar.

En las estaciones de Bahía San Quintín, el contenido de nitrógeno de las hojas jóvenes de *Z. marina* varió de 2.6 a 5.1% y no hubo una tendencia temporal clara (Figura 12). En este brazo el contenido de nitrógeno de *Ulva*

spp. en la mayoría de los casos fue menor al 2.5%, exceptuando dos casos (2.8% en el 6.6 km y 3.5% en el 11.4 km) ambos durante el 3 de junio.

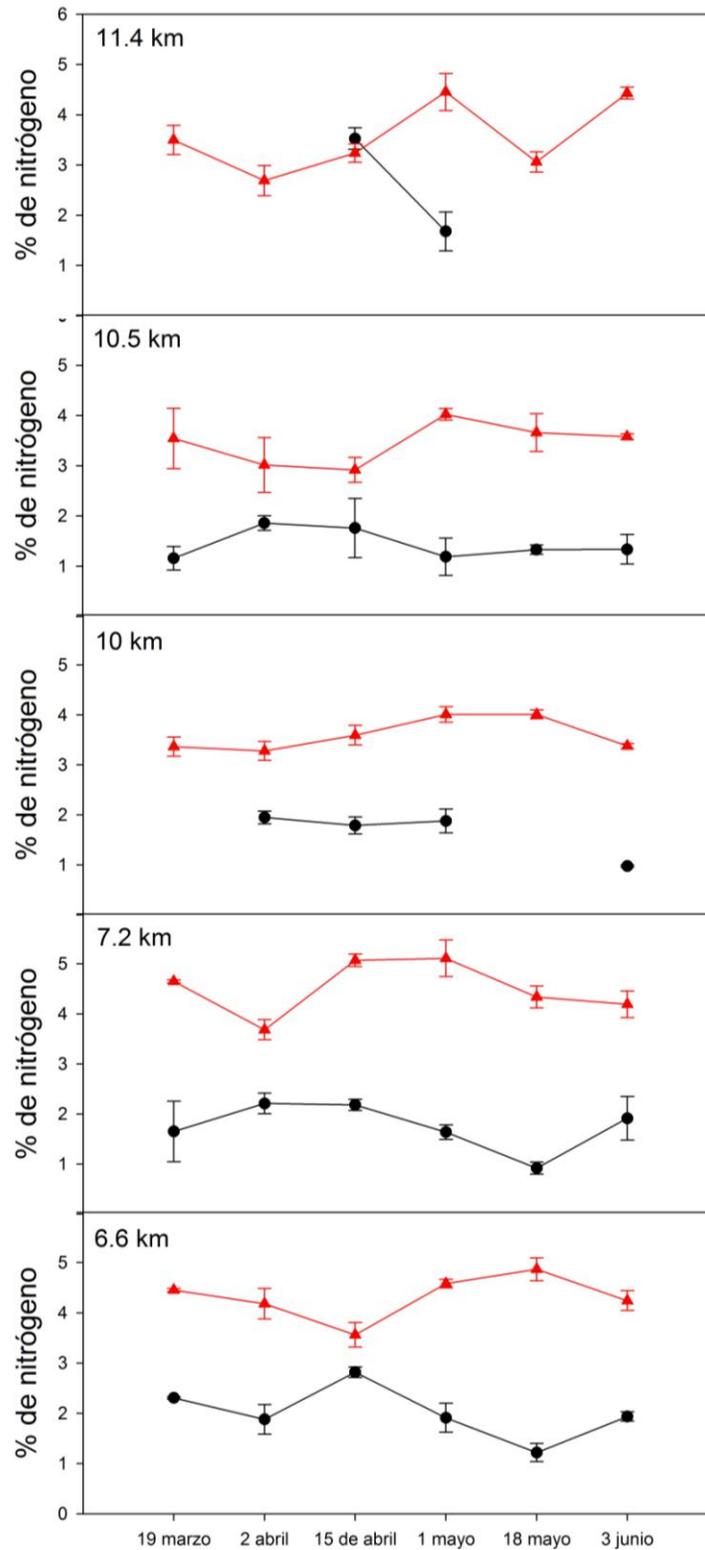


Figura 12. Porcentaje de nitrógeno de las hojas más jóvenes de *Zostera marina* (rojo) y las frondas de *Ulva* spp. (negro) durante las fechas de muestreo en las estaciones en el brazo Bahía San Quintín. Los círculos y triángulos representan la media (n=3) y las barras horizontales ± 1 error estándar.

4.3 Concentración de nitrato y amonio y composición isotópica del nitrato

En la estación que se encuentra fuera de la bahía, la concentración de NO_3 varió de 2.3 a 14.9 μM y la concentración de NH_4 de 1 a 19.5 μM ($n=14$). La concentración más alta de NO_3 fue en esta estación (estación 0 km, Tabla 1) y se encontró durante los muestreos correspondientes al 15 de abril y al 1 de mayo (14.9 μM ; Tabla 1). Las concentraciones de NO_3 y NH_4 dentro de la bahía fueron muy variables, presentando intervalos de 0.1 a 8.3 μM y de 0.3 a 12.1 μM , respectivamente ($n=126$), exceptuando dos muestras con valores extremos. Estas muestras fueron tomadas durante el 1 de mayo en las estaciones del km 7.8 (NO_3 y NH_4 , 8.3 y 19.2 μM , respectivamente) y el km 11.4 (NO_3 y NH_4 , 9 y 23.9 μM , respectivamente). La concentración de NH_4 más alta se observó en la estación del km 7.8 del brazo de Bahía Falsa durante el 3 de junio (12.1 μM ; Tabla 1). La concentración promedio de amonio (4.6 μM ; $n=65$) fue dos veces mayor que la concentración promedio de nitrato (2 μM ; $n=65$). En general, se observó que la concentración de nitrato disminuyó desde la boca hacia el interior de la bahía, mientras que la concentración de amonio aumentó hacia el interior, este patrón se ha documentado en trabajos anteriores (Camacho-Ibar et al., 2003; Camacho-Ibar et al., 2007). Los valores de la $\delta^{15}\text{N-NO}_3$ fuera de la bahía fueron de entre +8.08 y +9.63‰ con un promedio de +9.19‰ y un error estándar de 0.2‰ (\pm EE, $n=5$; Figura 13). Dentro de la bahía el valor promedio de $\delta^{15}\text{N-NO}_3$ fue $+8.48 \pm 0.2\%$ ($n=6$) y con un intervalo de +7.51 a +9.39‰. El valor de $\delta^{15}\text{N-NO}_3$ más liviano se observó en la estación del km 7.2 de Bahía Falsa durante el 1 mayo (Figura 18) y el valor de $\delta^{15}\text{N-NO}_3$ más pesado se encontró en la estación al km 10.5 de Bahía San Quintín durante el 15 de abril (Figura 19).

Tabla 1. Concentración de nitrato (NO_3) en las distintas estaciones y fechas de muestreo. Los datos indican una muestra. En la estación externa, la muestra fue tomada a 12 m de profundidad. Los datos están expresados en μM . El límite de detección fue de $0.13 \mu\text{M}$ y la precisión del análisis de $0.3 \mu\text{M}$. ND : no se recolectaron muestras.

Fecha	Estación externa	Estación externa	Parte externa de la bahía		Bahía Falsa				Bahía San Quintín				
	0 (km) Superficie	0 (km) Fondo	2.6 (km)	4.3 (km)	5.9 (km)	6.9 (km)	7.8 (km)	8 (km)	6.5 (km)	7.2 (km)	10 (km)	10.5 (km)	11.4 (km)
19-mar	ND	ND	2.9	2.6	0.8	0.5	0.4	0.3	0.9	0.3	ND	0.3	0.3
02-abr	ND	ND	5.0	1.2	1.3	1.7	2.5	1.8	3.3	0.8	0.7	0.5	0.8
15-abr	11.8	14.9	8.3	4.2	4.7	2.2	1.6	0.6	3.8	2.1	2.1	1.1	0.5
01-may	6.1	14.9	6.7	2.4	1.4	0.8	8.6	0.6	1.6	2.0	1.2	0.5	9.0
18-may	8.0	7.8	7.2	2.4	1.8	2.0	1.3	1.8	2.2	0.8	0.1	0.3	0.8
03-jun	ND	2.3	2.3	5.0	1.4	2.3	0.9	0.8	2.0	1.7	0.4	0.3	0.3
Media \pm E.E.	8.6 \pm 1.7	10 \pm 3.1	5.4 \pm 1.0	3.0 \pm 0.6	1.9 \pm 0.6	1.6 \pm 0.3	2.5 \pm 1.2	1.0 \pm 0.3	2.3 \pm 0.4	1.3 \pm 0.3	0.9 \pm 0.1	1.9 \pm 0.1	1.9 \pm 1.4

Tabla 2. Concentración de amonio (NH_4) en las distintas estaciones y fechas de muestreo. Los datos indican una muestra. En la estación externa, la muestra fue tomada a 12 m de profundidad. Los datos están expresados en μM . El límite de detección fue de $0.07 \mu\text{M}$ y la precisión del análisis de $0.2 \mu\text{M}$. ND: no se recolectaron muestras.

Fecha	Estación externa	Estación externa	Parte externa de la bahía		Bahía Falsa				Bahía San Quintín				
	0 (km) Superficie	0 (km) Fondo	2.6 (km)	4.3 (km)	5.9 (km)	6.9 (km)	7.8 (km)	8 (km)	6.5 (km)	7.2 (km)	10 (km)	10.5 (km)	11.4 (km)
19-mar	ND	ND	3.6	5.5	4.9	5.2	2.9	5.5	1.8	0.3	ND	0.5	0.4
02-abr	ND	ND	3.5	5.5	2.9	2.9	3.3	2.3	1.8	0.8	2.1	1.8	4.0
15-abr	1.0	1.8	0.9	2.1	2.9	3.3	4.9	3.2	3.3	2.1	2.0	2.0	2.3
01-may	5.5	19.5	5.3	4.7	5.1	6.0	19.2	5.7	5.1	2.0	5.9	3.0	23.9
18-may	3.6	3.8	4.2	5.2	4.4	6.3	5.8	8.3	3.6	0.8	1.7	1.3	2.8
03-jun	ND	1.5	1.0	7.1	9.0	9.8	12.1	11.3	3.2	1.7	2.2	2.6	2.4
Promedio \pm E.E.	3.4 \pm 1.3	6.6 \pm 4.3	3.1 \pm 0.7	5.0 \pm 0.7	4.9 \pm 0.9	5.6 \pm 1.0	8.0 \pm 2.6	6.1 \pm 1.4	3.1 \pm 0.5	3.4 \pm 0.9	2.8 \pm 0.8	1.9 \pm 0.4	6.0 \pm 3.6

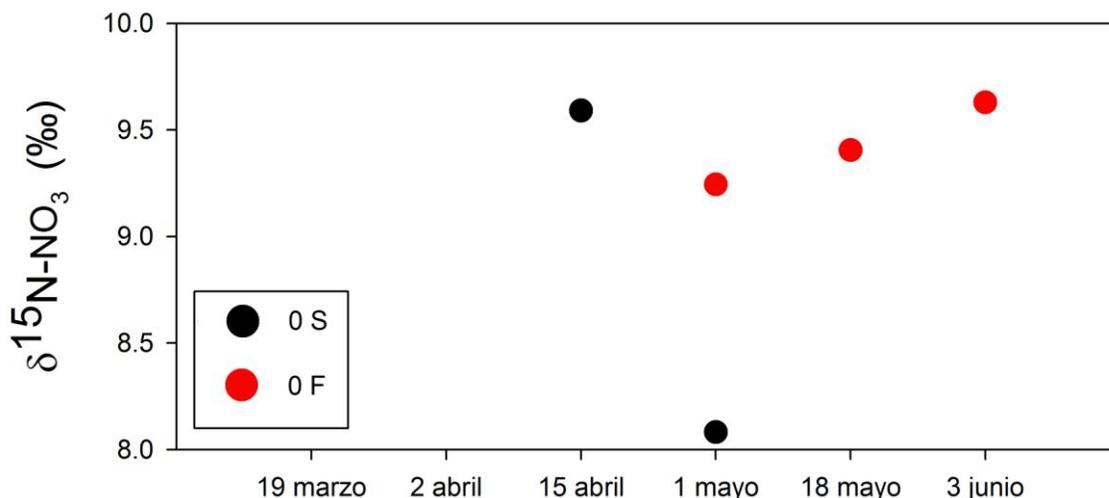


Figura 13. Composición isotópica del nitrógeno (nitrato+nitrito) fuera de la bahía durante la época de muestreo; 0 S indica muestras superficiales y 0 F indica muestras recolectadas a 12 m de profundidad.

4.4 Composición isotópica de *Zostera marina* y *Ulva* spp. de poblaciones naturales

Considerando todos los datos, la composición isotópica de nitrógeno promedio de *Ulva* spp. (n=163) fue más pesada que la composición isotópica de nitrógeno de *Z. marina* (n=177; $+12.23 \pm 0.08\text{‰}$ vs $+11.06 \pm 0.08\text{‰}$, respectivamente). La composición isotópica de *Ulva* spp. presentó mayor variabilidad a lo largo del tiempo que la de *Z. marina* (valores promedio por fecha de muestreo, $+10.90$ a $+13.22\text{‰}$ vs $+10.50$ a $+11.47\text{‰}$; Figura 14). Sin embargo, la composición isotópica de *Ulva* spp. fue menos variable que la de *Z. marina* cuando se comparan las estaciones de muestreo (valores promedio por estación de muestreo, $+11.23$ a $+12.69 \text{‰}$ vs $+9.62$ a $+12.88\text{‰}$; Figura 15, 16).

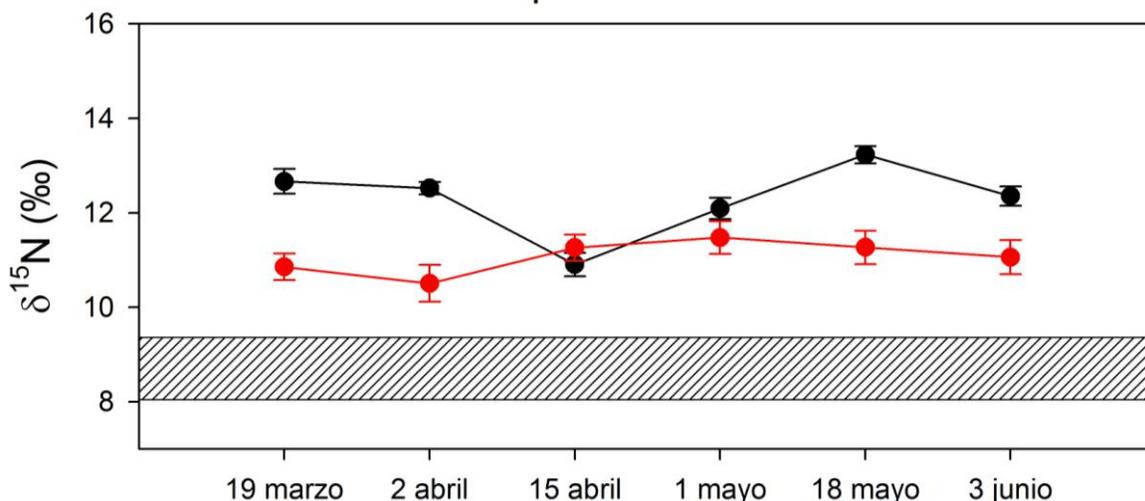


Figura 14. Promedio de la composición isotópica del nitrógeno de las hojas más jóvenes de *Zostera marina* (rojo) y las frondas de *Ulva* spp. (negro) para cada fecha de muestreo. Los círculos representan la media y las barras ± 1 error estándar. La franja horizontal muestra el rango de valores de $\delta^{15}\text{N}$ del nitrato obtenidos en de las muestras colectadas fuera de la bahía.

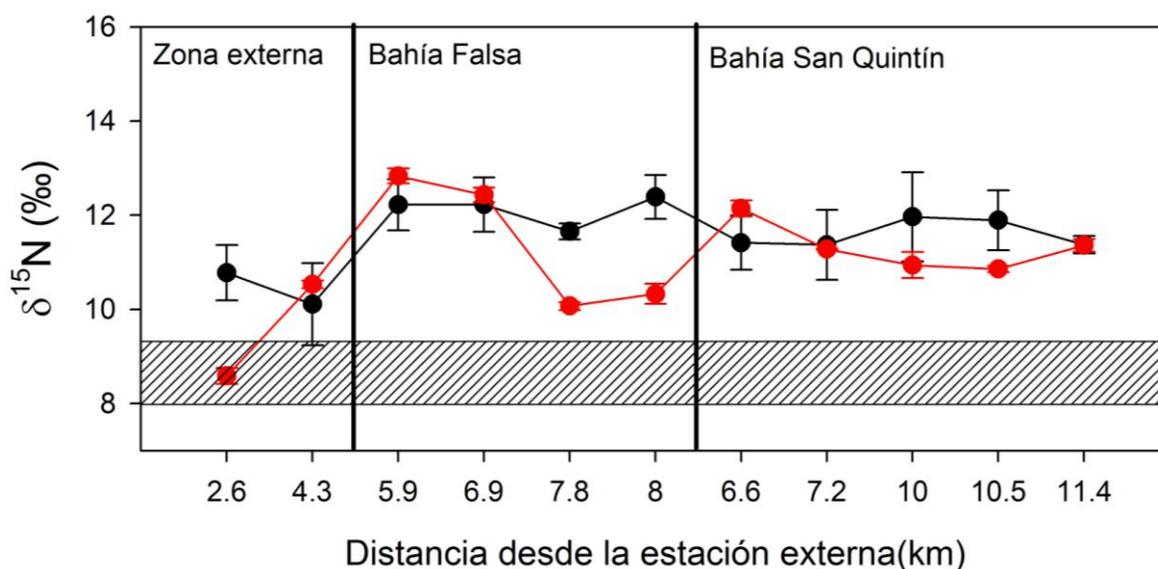


Figura 15. Promedio de la composición isotópica del nitrógeno de las hojas más jóvenes de *Zostera marina* (rojo) y las frondas de *Ulva* spp. (negro) para cada estación durante eventos de surgencia fuertes previas al muestreo. Los círculos representan la media y las barras ± 1 error estándar. La franja horizontal muestra el rango de valores de $\delta^{15}\text{N}$ del nitrato de las muestras colectadas fuera de la bahía.

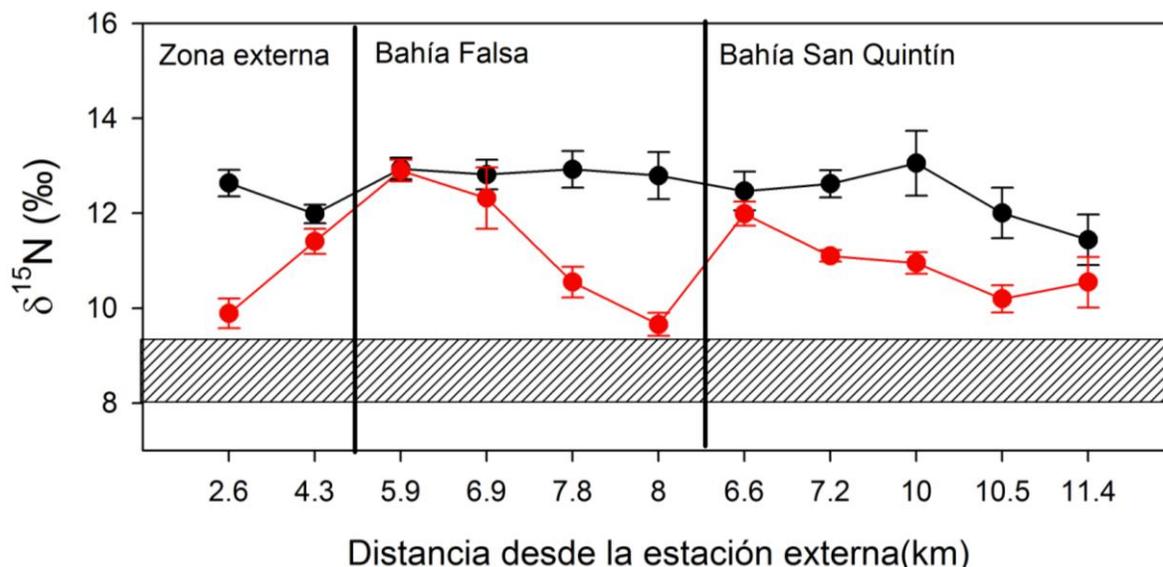


Figura 16. Promedio de la composición isotópica del nitrógeno de las hojas más jóvenes de *Zostera marina* (rojo) y las frondas de *Ulva* spp. (negro) para cada estación durante eventos de surgencia débiles previas al muestreo. Los círculos representan la media y las barras ± 1 error estándar. La franja horizontal muestra el rango de valores de $\delta^{15}\text{N}$ del nitrato de las muestras recolectadas fuera de la bahía.

En la parte externa de la bahía, a lo largo del periodo de muestreo la composición isotópica de *Ulva* spp. varió de +9.04 a +13.13‰ (Figura 17). El valor promedio (n=3) de $\delta^{15}\text{N}$ más liviano se observó en el km 4.3 el 15 de abril, el cual coincide con el índice de surgencia acumulado alto (Figura 4), mientras que la composición isotópica más pesada se observó en el km 4.3 durante el 18 de mayo. El 3 de junio *Z. marina* presentó el valor promedio de $\delta^{15}\text{N}$ más liviano de todo el periodo de muestreo (+8.58‰) en la estación 2.6 km (Figura 17); este valor también coincidió con un índice de surgencia acumulado alto. El valor promedio de $\delta^{15}\text{N}$ más pesado de *Z. marina* para la zona externa de la bahía fue de +11.82‰ en la estación a 4.3 km el día 1 mayo.

De igual manera, se observó durante los muestreos correspondientes a un índice de surgencia acumulado alto (15 abril y 3 junio) que las macroalgas utilizaron como fuente de nitrógeno el nitrato ya que la composición isotópica de sus tejidos refleja los valores de $\delta^{15}\text{N-NO}_3$. Aunque no se cuenta con datos isotópicos para el 15 de abril, el valor de $\delta^{15}\text{N}$ de los pastos marinos reflejó el valor de $\delta^{15}\text{N}$ del nitrato durante el 3 de junio (Figura 17).

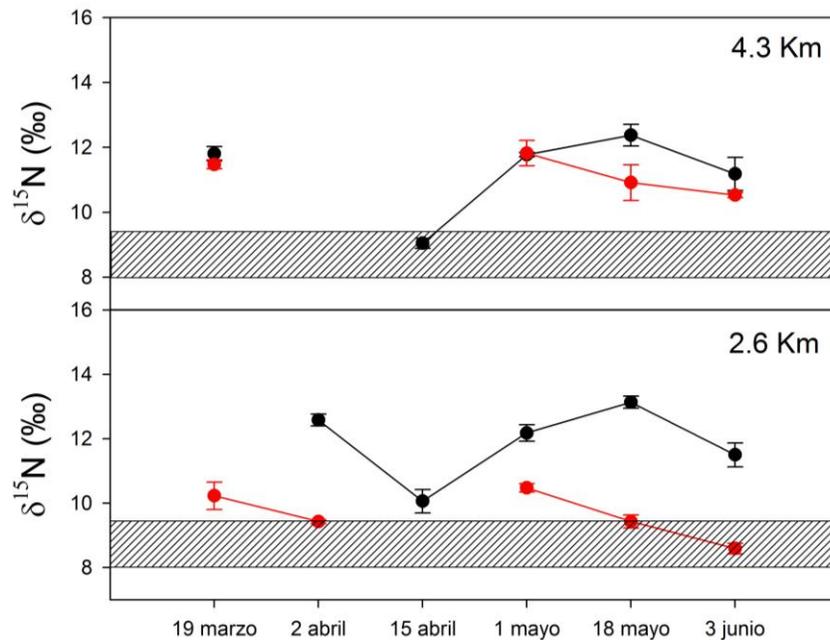


Figura 17. Composición isotópica del nitrógeno de las hojas más jóvenes de *Zostera marina* (rojo) y las frondas de *Ulva* spp. (negro) en la parte externa de la bahía. Los círculos representa la media (n=3) y las barras verticales ± 1 error estándar. La franja horizontal muestra el rango de valores de $\delta^{15}\text{N}$ del nitrato obtenidos en las muestras colectadas fuera de la bahía.

Al igual que en la parte externa de la bahía, en Bahía Falsa la composición isotópica de *Ulva* spp. fue más variable que la composición isotópica de los pastos marinos entre los periodos de muestreo (Figura 18). En las estaciones más internas (7.8 y 8 km) su composición isotópica fue más pesada

que la composición isotópica de *Z. marina*, mientras que en las estaciones más cercanas a la boca (5.9 y 6.9 km) la composición de macroalgas y pastos marinos fue similar. El valor de $\delta^{15}\text{N}$ promedio de *Ulva* spp. más pesado se observó el 18 de mayo (+13.82‰ a 7.8 km de la boca). En esta misma estación de muestreo se observó que la composición isotópica fue más liviana (+11.44‰) durante el 15 de abril (Figura 18), lo cual coincidió con un índice de surgencia acumulado alto.

Z. marina presentó mayor variabilidad entre estaciones que entre periodos de muestreo. Las estaciones más internas (7.8 y 8 km) presentaron una composición isotópica de nitrógeno más liviana (+10.12‰; n=30) que las estaciones que se encuentran en la parte media de la bahía (km 5.9 y 6.9), las cuales tuvieron con valores de $\delta^{15}\text{N}$ de +12.6‰ en promedio (n=30; Figura 18). La composición isotópica de nitrógeno más liviana fue observada el 19 de marzo en la estación más interna de Bahía Falsa ($\delta^{15}\text{N}$ de +9.22‰; Figura 18).

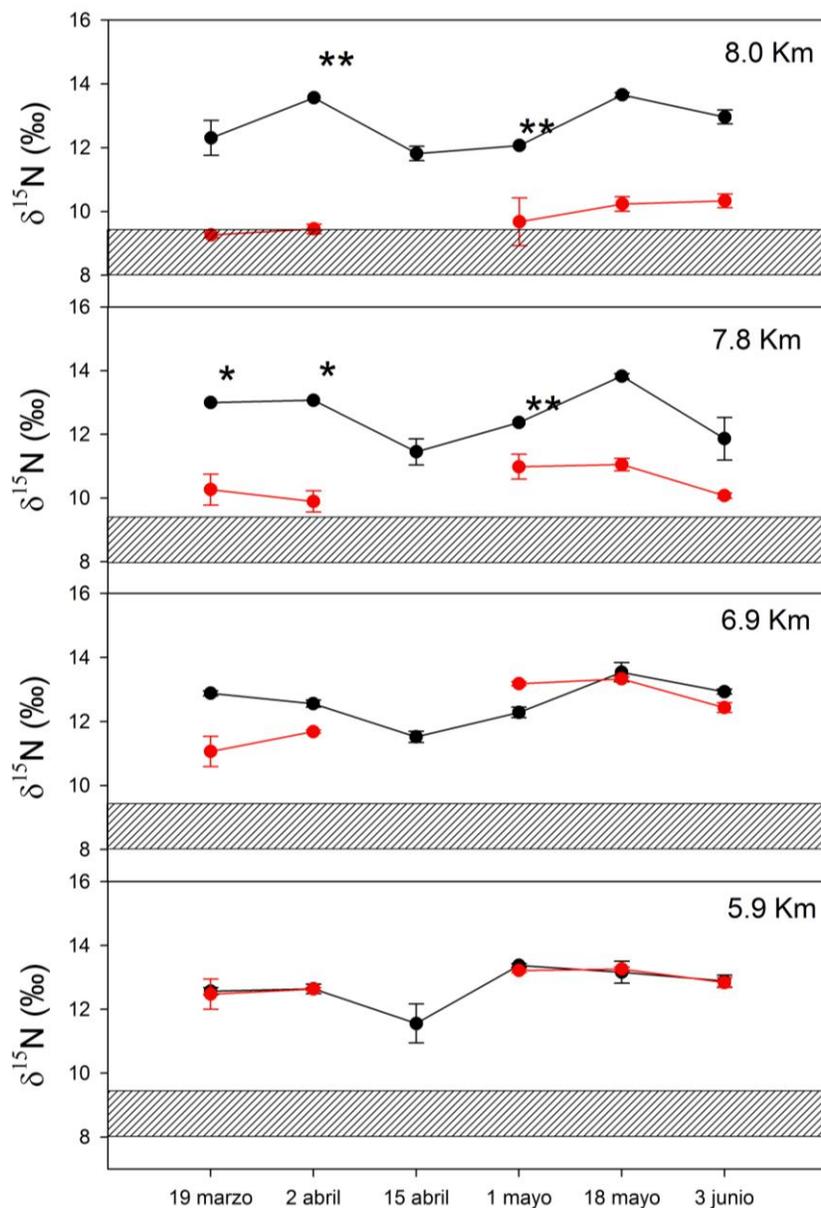


Figura 18. Composición isotópica del nitrógeno de las hojas más jóvenes de *Zostera marina* (rojo) y las frondas de *Ulva* spp. (negro) de Bahía Falsa. Los asteriscos (*) señalan los casos donde hubo únicamente uno (*) o dos (***) datos. Los círculos representa la media (n=3) y las barras verticales representan ± 1 error estándar. La franja horizontal muestra el rango de valores de $\delta^{15}\text{N}$ del nitrato obtenidos en de las muestras colectadas fuera de la bahía.

En Bahía San Quintín también se observó una alta variabilidad en la composición isotópica de *Ulva* spp. a través del periodo de muestreo y entre estaciones de muestreo (Figura 19). El valor promedio de $\delta^{15}\text{N}$ más liviano fue +10.46‰ (km

6.6), aunque se midieron valores livianos en casi todas las estaciones el 15 de abril, lo cual coincide con un índice de surgencias alto. El promedio de la composición isotópica más pesada fue +13.51‰ y se midió el 18 de mayo en la estación del km 10.5. Cabe aclarar que en las estaciones más internas del brazo Bahía San Quintín se obtuvieron pocas muestras de *Ulva* spp. debido a la escases de esta macroalga.

Con excepción de la estación más interna, en Bahía de San Quintín hubo poca variación en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en *Z. marina* durante el periodo de muestreo (Figura 19). Solo en las estaciones de los km 10.5 y 11.4 se midieron valores más ligeros ($\sim +10.6\text{‰}$) que los de las otras estaciones, que tuvieron valores promedio de +11.38‰.

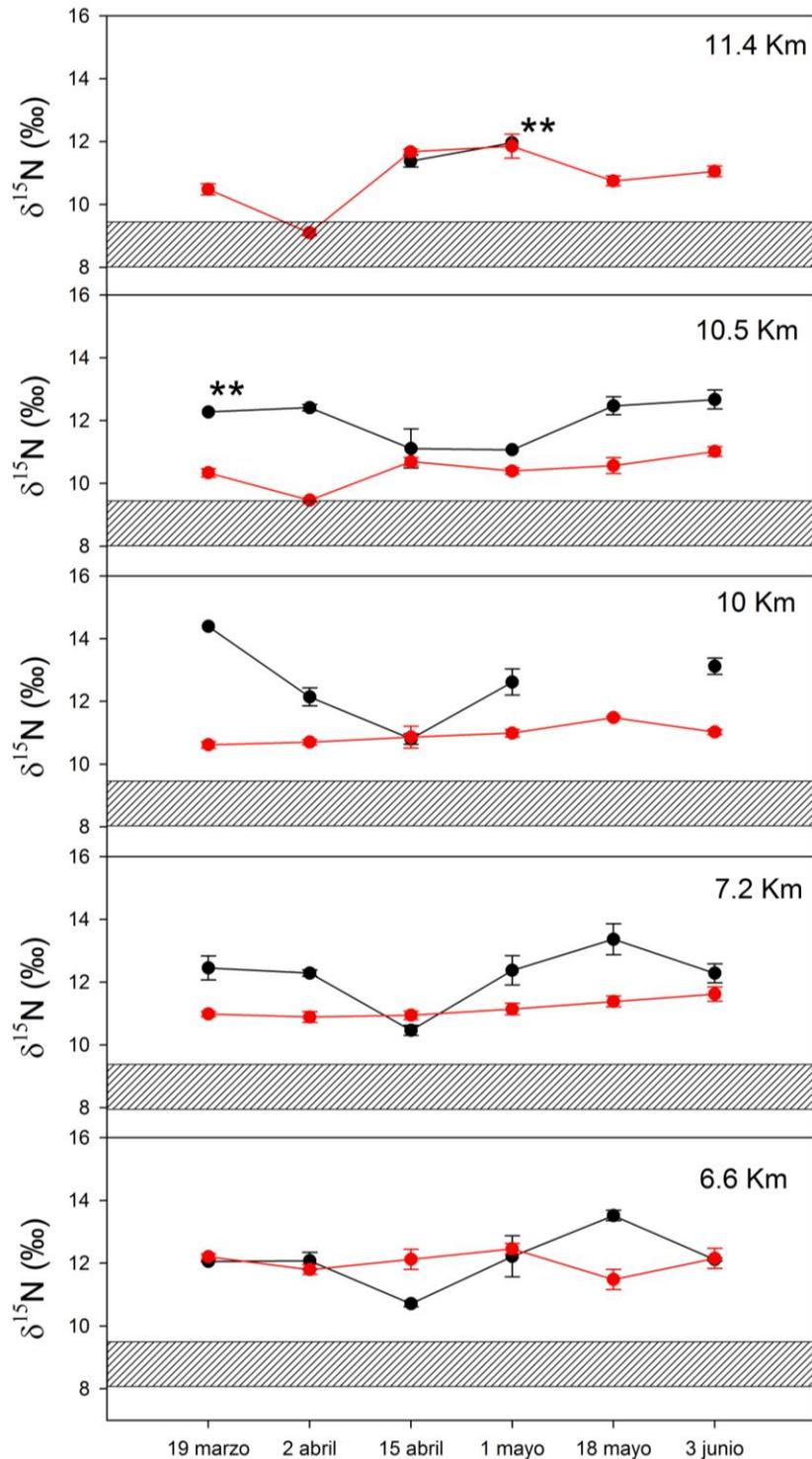


Figura 19. Composición isotópica del nitrógeno de las hojas más jóvenes de *Zostera marina* (rojo) y las frondas de *Ulva* spp. (negro) en el brazo Bahía San Quintín. Los asteriscos (*) representan los casos donde hubo únicamente uno (*) o dos (**) datos. Los círculos representa la media (n=3) y las barras verticales la error estándar. La franja horizontal muestra el rango de valores de $\delta^{15}\text{N}$ del nitrato obtenidos en de las muestras colectadas fuera de la bahía.

Los resultados de la prueba de Kruskal-Wallis mostraron diferencias significativas entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *Ulva* spp. entre fechas de muestreo (KW=75.6, $p<0.001$; anexo 1). Los valores obtenidos el 19 de marzo y el 3 de junio fueron significativamente distintos al resto de los muestreos, y el 1 de mayo fue diferente al 18 de mayo (Anexo 2). La composición isotópica de *Ulva* spp. también fue significativamente diferente entre las estaciones de muestreo (KW=29.292, $p<0.001$; Anexo 3). Las diferencias significativas fueron entre la estación 2.6 km y la estación 4.3 km; entre las estaciones de la parte central de Bahía Falsa (5.9 y 6.9 km) y las estaciones más internas de ambas bahías; como entre las estaciones 6.6 y 7.2 km de Bahía San Quintín y las estaciones más internas de ambas bahías (7.8, 8, 10, 10.5 y 11.4 km; anexo 4).

También hubo diferencias significativas en la composición isotópica de *Z. marina* entre fechas de muestreo (KW=23.379, $p<0.03$, anexo 5). Estas diferencias se encontraron entre los muestreos del 2 y 15 de abril con respecto a las demás fechas de muestreo (anexo 6). Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *Z. marina* fueron significativamente diferentes entre estaciones de muestreo (KW=117.936, $p<0.001$; anexo 7). Las comparaciones pareadas indicaron que hubo diferencias significativas entre las estaciones externas (2.6 y 4.3 km) y las estaciones centrales de ambos brazos (Bahía Falsa, 5.9 y 6.9 km; y tres estaciones de Bahía San Quintín; 6.6, 7.2 y 10 km). Las estaciones centrales de Bahía Falsa fueron distintas a las estaciones más internas del mismo brazo (7.8 y 8 km). Por último, las estaciones de Bahía San Quintín (6.6, 7.2, y 10 km) fueron distintas de las estaciones más internas de Bahía Falsa (anexo 8).

4.5 Experimento manipulativo con macroalgas locales

El número de mediciones de biomasa de las frondas de *Ulva* spp. después de 15 días fue limitado (21 de 44 experimentos; Tabla 3), ya que no siempre se recuperó tejido en las bolsas. Esto posiblemente se debe a la herbivoría y/o a eventos reproductivos masivos de *Ulva* spp. El porcentaje de incremento de la biomasa en peso seco de las muestras de *Ulva* spp. que sí fueron recuperadas de las bolsas fue muy variable, con valores desde 5% hasta 547%. Aunque no se observó una tendencia espacial y temporal clara, las estaciones con un incremento en biomasa mayor (>200%) fueron las estaciones centrales (4.3, 5.9, 6.6 y 7.2 km). También se observaron algunos casos, como el de la estación 7.2 km donde el crecimiento fue de hasta 5 veces el peso inicial, aunque la variabilidad entre las replicas fue alta (Tabla 3).

Tabla 3. Porcentaje promedio de incremento en el peso seco (\pm EE; n=3) de *Ulva* spp. mantenida en bolsas dentro del sistema de Bahía San Quintín durante 15 d. La fecha indica el final del experimento. Las estaciones estaban localizadas a distancias fijas de una estación de referencia externa a la bahía (0 km) BFa, Bahía Falsa. BSQ, Bahía San Quintín. ND: no hay datos porque no se recuperó tejido.

Distancia desde la estación externa(km)	Zona	15 abril	1 mayo	18 mayo	3 junio
2.6 km	Zona externa	67 \pm 16	82 \pm 8		
4.3 km	Zona externa	ND	ND	465 \pm 165	128 \pm 51
5.9 km	BFa	233 \pm 20	320 \pm 79	ND	ND
6.9 km	BFa	60 \pm 2	ND	ND	ND
7.8 km	BFa	41 \pm 21	47 \pm 38	ND	ND
8.0 km	BFa	250 \pm 47	ND	ND	ND
6.6 km	BSQ	44 \pm 21	68 \pm 22	ND	213 \pm 72
7.2 km	BSQ	547 \pm 476	133 \pm 116	ND	ND

10.0 km	BSQ	5 ± 5	137 ± 131	ND	ND
10.5 km	BSQ	22 ± 14	31 ± 10	ND	173 ± 43
11.4 km	BSQ	100 ± 15	ND	ND	ND

El criterio para seleccionar las muestras que se enviaron para realizar los análisis isotópicos fue que hubiera un incremento en la biomasa durante dos muestreos consecutivos en la misma estación. Durante todo el periodo de muestreo se sembraron algas locales en bolsas en 46 ocasiones, de los cuales solo fueron exitosos 9 (aprox. 20%).

Solo se llevaron a cabo comparaciones estadísticas de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ cuando hubo datos al inicio (t_0) y al final (t_{15}) de cada experimento. También se comparó la composición isotópica de las macroalgas recolectadas de las poblaciones naturales en la misma fecha en que se recuperaron las muestras de las bolsas (t_{15}). Los resultados de las pruebas pareadas de Wilcoxon indicaron que no hubo diferencias significativas entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ t_0 y t_{15} . La diferencia en la composición isotópica de algas mantenidas en bolsas por 15 días con respecto al valor inicial fue $\leq 1\text{‰}$ en todos los casos. Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las muestras de la recolecta natural t_{15} fueron ligeramente más livianos que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ del reemplazo en el día 15 (t_{15}).

Tabla 4. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *Ulva* spp. (Media \pm 1 EE) del experimento manipulativo con macroalgas locales. Se reportan los valores isotópicos de las macroalgas al inicio (t_0) y final (t_{15}) del periodo de incubación en bolsas fijas, y los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las poblaciones naturales recolectadas en el día 15. El porcentaje de incremento en biomasa (g peso seco) se calculó para el experimento manipulativo.

Estación	Fecha	t_0 $\delta^{15}\text{N}$ (‰)	t_{15} $\delta^{15}\text{N}$ (‰)	Natural t_{15} $\delta^{15}\text{N}$ (‰)	Porcentaje de incremento en biomasa t_{15}	t_0-t_{15} $\delta^{15}\text{N}$ (‰)	t_{15} - natural t_{15} $\delta^{15}\text{N}$ (‰)
6.9 km	19 marzo (t_0) al 2 abril t_{15}	+12.9 \pm 0.07	+12.1 \pm 0.22	+12.6 \pm 0.10	26 \pm 26	0.8	-0.4
5.9 km	19 marzo (t_0) al 2 abril t_{15}	+12.6 \pm 0.11	+12.6 \pm 0.20	+12.6 \pm 0.14	131 \pm 48	0.0	0.0
7.2 km	19 marzo (t_0) al 2 abril t_{15}	+12.4 \pm 0.38	+12.3 \pm 0.22	+12.3 \pm 0.10	4 \pm 25	0.1	0.0
5.9 km	2 abril (t_0) al 15 abril t_{15}	+12.6 \pm 0.14	+12.5 \pm 0.05	+11.6 \pm 0.61	233 \pm 21	0.1	0.9
7.2 km	2 abril (t_0) al 15 abril t_{15}	+12.3 \pm 0.10	+12.3 \pm 0.17	+10.5 \pm 0.15	547 \pm 476	0.0	1.8
5.9 km	15 abril (t_0) al 1 mayo t_{15}	+11.6 \pm 0.61	+12.6 \pm 0.35	+13.4 \pm 0.61	320 \pm 79	-1.0	-0.8
4.3 km	1 mayo (t_0) al 18 mayo t_{15}	+11.8 \pm 0.06	+12.2 \pm 0.02	+12.4 \pm 0.33	465 \pm 165	-0.4	-0.2
4.3 km	18 mayo (t_0) al 3 junio t_{15}	+12.4 \pm 0.33	+12.0 \pm 0.02	+11.2 \pm 0.05	128 \pm 51	0.4	0.8
6.6 km	18 mayo (t_0) al 3 junio t_{15}	+13.5 \pm 0.16	+13.1 \pm 0.28	+12.1 \pm 0.04	213 \pm 72	0.4	1.0

Capítulo 5. Discusión

En diversos tipos de ecosistemas marinos se ha utilizado la composición isotópica del nitrógeno de los tejidos de los productores primarios para identificar y discriminar entre las fuentes de nitrógeno (Costanzo et al., 2001; Umezawa et al., 2002; Cole et al., 2004; Fertig et al., 2009; Lepoint et al., 2004; Kaldy, 2011). Esta aproximación se basa en dos premisas: que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los tejidos refleja el valor de las fuentes de nutrientes de manera predecible, y que la composición isotópica de las fuentes varía en función de los procesos geoquímicos predominantes en una región (revisión en Sigman y Casciotti 2001, Sharp, 2007). Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los tejidos de los productores primarios representan una integración de la composición de la(s) fuente(s) a través del tiempo, por lo cual emplear la composición isotópica como trazador natural de las fuentes de N tiene ventajas sobre datos puntuales de la concentración de nutrientes, cuando no es posible recolectar muestras frecuentes.

En este estudio, se utilizó la composición isotópica del nitrógeno para evaluar las fuentes de nitrógeno que utilizan *Ulva* spp. y *Zostera marina* en un sistema lagunar influenciado por surgencias costeras. Se encontró que tras eventos de surgencias fuertes, la composición isotópica de los productores primarios cercanos a la boca de la laguna era similar a la composición isotópica del nitrato proveniente de las surgencias. Esto sugiere que bajo condiciones de alta disponibilidad de nitrato, estas macrofitas utilizaron nitrato como fuente principal. En contraste, *Ulva* spp. y *Z. marina* utilizaron nitrato y amonio enriquecido en ^{15}N proveniente de los

sedimentos durante eventos de surgencia débiles, cuando el aporte de nitrógeno nuevo a la bahía es más limitado.

También se observaron patrones espaciales en las fuentes de nitrógeno. Cerca de la boca de la laguna, los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los productores primarios indicaron que el nitrato asociado a las surgencias era la fuente predominante, mientras que en la zona central parecen ser importantes los procesos biogeoquímicos asociados a los sedimentos. En la parte interna de bahía Falsa, *Z. marina* asimiló nitrógeno proveniente del proceso de fijación de nitrógeno, aunque es probable que esta fuente solo haya contribuido con una fracción pequeña del nitrógeno total asimilado por los pastos.

5.1 Surgencias y disponibilidad de nutrientes

Como consecuencia de la morfología de la costa, durante la primavera y el verano ocurren eventos de surgencias intensas cerca de la boca del sistema de Bahía San Quintín (Zaytsev et al., 2003). Las surgencias transportan aguas subsuperficiales con concentraciones altas de nitrato hacia las capas superiores del océano. En la boca del sistema de San Quintín se han observado valores de hasta 21 μM durante surgencias intensas y persistentes (Camacho-Ibar com. pers.).

Durante el periodo de muestreo de este estudio, se registraron periodos de surgencias fuertes frente al sistema lagunar durante las dos semanas previas al 15 de abril y 3 junio. Durante este tipo de eventos, las aguas ricas en nutrientes son transportadas por efecto de las mareas vivas hacia el interior de la bahía

(Hernández-Ayón et al., 2007; Ribas-Ribas et al., 2011), por lo cual las macroalgas y pastos marinos debieron haber estado bajo condiciones de disponibilidad alta de nitrato. El agua con alta concentración de nitrato es transportada hacia el interior de la bahía, donde el nitrato es absorbido rápidamente por los productores primarios (Camacho-Ibar et al., 2003; Camacho-Ibar et al., 2007; Zertuche-González et al., 2009).

5.2 Concentración de nutrientes

Con base en la relación entre la intensidad de las surgencias y la disponibilidad de nutrientes, se esperaba observar que un índice de surgencia acumulado alto correspondiera a concentraciones de nitrato altas en la estación fuera de la bahía (km 0), y que las concentraciones disminuyeran hacia el interior de la bahía. Sin embargo, no se observó una clara relación positiva entre el índice de surgencias acumulado y la concentración de nitrato en la estación fuera de la bahía. Por ejemplo, durante los muestreos del 1 y 18 de mayo, el índice de surgencia acumulado fue relativamente bajo e indicativo de surgencias débiles, y las concentraciones de nitrato y amonio fueron elevadas en la estación oceánica ($>6\mu\text{M NO}_3$; $>3.5\mu\text{M NH}_4$). En contraste, el día 3 de junio el índice de surgencias acumulado fue alto y la concentración de nitrato y amonio fue relativamente baja ($2.3\mu\text{M NO}_3$; $1.5\mu\text{M NH}_4$). Por lo tanto, en este estudio las mediciones de las concentraciones de nitrato y amonio reflejaron condiciones oceanográficas muy variables. Por ejemplo, se observó que el 15 de abril la relación entre el índice de surgencias acumulado y la concentración de nitrato fue positiva, en cambio, el 3 de junio la concentración de nitrato fue baja, indicativo de que la relación entre el

índice de surgencia acumulado alto y la concentración de nitrato no fue positiva. Esto se atribuye a que la recolecta de muestras fue hecha cada dos semanas, y que la asimilación de nitrógeno por los productores primarios es relativamente rápida y dinámica (Pedersen y Borum, 1992; Pérez-Mayorga et al., 2011). La medición de la composición isotópica de los tejidos de macroalgas y pastos marinos brinda mayor información sobre las fuentes de nitrógeno ya que integran la señal a través del tiempo.

La concentración de nitrato en las estaciones cercanas a la boca del sistema de la bahía de San Quintín fue, en general, más alto que en las estaciones internas. Este patrón es similar a la distribución horizontal de las concentraciones de nitrato reportada por Camacho-Ibar et al. (2003). Esto indica que el nitrato proveniente de las surgencias es asimilado rápidamente por la comunidad de productores primarios dentro de la laguna (Camacho-Ibar et al., 2007). También se ha demostrado que este consumo juega un papel importante en el crecimiento de las macroalgas y los pastos marinos dentro del sistema lagunar (Ibarra-Obando et al., 2007; Zertuche-González et al., 2009).

También se observó que dentro de la bahía la concentración de nitrato fue más baja que la concentración de amonio, en contraste con la estación externa (0 km). Esto señala la importancia de aportes de amonio proveniente de la materia orgánica remineralizada dentro de la bahía que posteriormente podría ser utilizado por los productores primarios (Nedwell y Walker, 1995).

5.3 Biomasa y densidad de los haces de *Z. marina*

Durante el periodo de muestreo se realizaron mediciones de biomasa y densidad de haces vegetativos con el fin de caracterizar las praderas de *Z. marina* dentro de la bahía. Se ha observado que las mayores biomásas y densidades de haces en el ciclo anual de *Z. marina* ocurren cuando la intensidad de luz aumenta durante los meses de primavera y verano. Así lo han documentado en Dinamarca (Pedersen y Borum, 1993), Corea (Kaldy y Lee, 2007), Japón (Hasegawa et al., 2007) y para distintas zonas del sistema de la Corriente de California (Kentula et al., 1986; Cabello-Pasini et al., 2003; Kaldy y Lee, 2007). En este estudio, se esperaba que la biomasa y la densidad de haces incrementara hacia el final de la primavera o inicio de verano, como se ha documentado para el sistema de la Bahía de San Quintín en estudios previos (Poumian-Tapia e Ibarra-Obando, 1999; Cabello-Pasini et al., 2003). Este patrón sí se observó durante el periodo de muestreo en el caso de la biomasa, ya que las mayores biomásas de haces se obtuvieron en la última fecha de muestreo (3 de junio). Sin embargo, el máximo de biomasa puede ocurrir en los meses de julio a agosto, y este estudio finalizó en junio. Por lo tanto, solo se documentó el inicio de la temporada de incremento en la biomasa. En el caso de la densidad de los haces, la densidad fue similar durante el periodo de muestreo, por lo que se sugiere que el tiempo de muestreo no fue lo suficientemente amplio como para detectar cambios en la densidad de los haces.

En este estudio, la biomasa máxima de los haces fue de 330 g peso seco m^{-2} la cual se encontró en la estación más interna de bahía San Quintín (km 11.4). Poumian-Tapia e Ibarra-Obando (1999) obtuvieron muestras en la parte interna de

Bahía Falsa y obtuvieron una biomasa de haces máxima de 77 ± 14 g peso seco m^{-2} durante el mes de octubre. En cambio, Cabello-Pasini et al. (2003) obtuvieron datos en una zona cercana a la zona oeste de bahía Falsa y obtuvieron una biomasa de los haces máxima de 230 g peso seco m^{-2} durante mayo, lo cual es similar a mis estimaciones. Se ha demostrado que el incremento en la biomasa de los haces en el sistema de la bahía de San Quintín es debido al incremento en el índice de área foliar y al incremento en la longitud del haz y del área del haz (Cabello-Pasini, et al., 2003; Ibarra-Obando, et al., 1999) y no al incremento en la densidad de los haces..

5.4 Contenido de nitrógeno

El contenido de nitrógeno en los tejidos de las macrofitas indica si éstas se encuentran o no bajo condiciones de limitación por N (Pedersen y Borum, 1993; Villares y Carballeira, 2003). Duarte (1990) reportó que el nivel crítico del contenido de N en las hojas de los pastos marinos es $\sim 1.8\%$, por debajo de lo cual se considera que hay limitación por nitrógeno. En este estudio, las hojas jóvenes de *Z. marina* presentaron contenidos mayores que el valor crítico, y en la mayoría de los casos el contenido fue $>3\%$ (Figura 9). Esto sugiere que la disponibilidad de N en el sistema de bahía de San Quintín no es limitante para el crecimiento de *Z. marina*. Esto muy probablemente se debe a que *Z. marina* puede obtener hasta el 50% de sus requerimientos nutricionales de los sedimentos por medio de las raíces y rizomas (Pedersen y Borum, 1993). Esta observación tiene implicaciones importantes en cuanto a la interpretación de la señal isotópica del N en el tejido de

los pastos, ya que se debe considerar que una de las fuentes importantes del N es el amonio contenido en los sedimentos.

Ulva spp. es un género con un ciclo de vida anual que tiene altas tasas de absorción que le permiten asimilar nutrientes rápidamente bajo condiciones de baja disponibilidad (Pedersen y Borum, 1997). Zertuche et al. (2009) sugieren que el nivel crítico del contenido de nitrógeno en las frondas de *Ulva* spp. en el sistema de Bahía de San Quintín es de 2%; con esta concentración de nitrógeno *Ulva* spp. aun crece. En este estudio, las frondas de *Ulva* spp. recolectadas en las estaciones internas de bahía Falsa (km 7.8 y 8) y bahía San Quintín (km 10, 10.5 y 11.4) presentaron contenidos de nitrógeno menores al valor crítico sugerido por Zertuche et al. (2009). Esto probablemente se deba a que en las estaciones más internas de la bahía la concentración de nitrato proveniente del océano es baja dada su rápida asimilación por los productores primarios en los primeros kilómetros de la bahía. Sin embargo el 3 de junio en las estaciones de bahía Falsa el porcentaje de nitrógeno fue mayor a 2.5%, lo cual sugiere que hubo una mayor disponibilidad de nitrógeno inorgánico disuelto en la columna de agua que se manifestó en un incremento en el contenido de N en el tejido de esta macroalga. Una mayor disponibilidad de NID en el agua pudo deberse a que previo a esa fecha hubo fertilización hasta las zonas internas de la bahía con nitrato proveniente de las surgencias, o que la columna de agua en esas estaciones presentó un enriquecimiento con amonio proveniente de los sedimentos debido a la agitación del agua en zonas someras por la intensificación del viento. . *Ulva* spp. es una especie oportunista y tiene la capacidad de absorber y asimilar diferentes

especies químicas de nitrógeno para satisfacer sus requerimientos de este elemento. Como otros productores primarios, *Ulva* spp. utiliza preferentemente amonio como fuente de nitrógeno (Cohen y Fong, 2004; Van Engeland et al., 2011). En las estaciones más internas de la laguna el amonio en la columna de agua comúnmente se presenta en concentraciones bajas, pero las concentraciones de nitrato suelen ser aún más bajas (Tabla 1 y 2). Es de esperar entonces que el contenido de N en el tejido de *Ulva* spp. sea relativamente variable en el tiempo, particularmente en las zonas internas donde son más probables los pulsos ocasionales de amonio desde el sedimento. Esto contrasta con el tejido de los pastos cuya composición puede ser más constante y no limitada en N ya que el agua intersticial de los sedimentos representa una fuente abundante de amonio con relativamente poca variabilidad temporal en sus concentraciones. Cabe aclarar que las macroalgas también tienen la capacidad de utilizar nitrógeno orgánico disuelto en condiciones de disponibilidad baja de NID (Tyler et al., 2001; 2005), pero esta fuente es más difícil de evaluar y no se cuantificó en este estudio.

5.5 $\delta^{15}\text{N-NO}_3$

El nitrato proveniente de las surgencias intensas del sistema de la corriente de California frente a las costas del sistema de la bahía San Quintín, presenta una señal isotópica de N que refleja procesos geoquímicos del Pacífico Ecuatorial Oriental, característicos de esta región del Pacífico nororiental. En las capas subsuperficiales del océano se observan valores de $\delta^{15}\text{N-NO}_3$ enriquecidos en ^{15}N con relación al valor global promedio ($\sim +5\text{‰}$) debido al proceso de desnitrificación

en la zona de mínimo de oxígeno (Liu y Kaplan, 1989). Las bacterias desnitrificantes discriminan a favor de ^{14}N y producen N_2 más ligero con respecto al sustrato (NO_3), por lo que los valores de $\delta^{15}\text{N-NO}_3$ son más pesados. Sigman et al. (2005) obtuvieron muestras de agua de mar de 50m de profundidad frente a las costas de Baja California y observaron que el valor promedio de $\delta^{15}\text{N-NO}_3$ fue $\sim +8.27\text{‰}$. Estos valores de $\delta^{15}\text{N-NO}_3$ en las costas de Baja California están enriquecidos con respecto a los valores de $\delta^{15}\text{N-NO}_3$ encontrados en el Pacífico central y en el Océano Atlántico (Liu y Kaplan, 1989). En este estudio, la composición isotópica del nitrato en el agua recolectada en la estación fuera de la bahía (0 km) varió de $+8.08$ a $+9.63\text{‰}$. Esto es consistente con lo reportado por Liu y Kaplan (1989) y Sigman et al. (2005) para esta región.

5.6 Composición isotópica de nitrógeno de *Ulva* spp. y *Zostera marina*

El proceso de asimilación de nutrientes por los productores primarios incluye la absorción y la formación de tejido. En general, la asimilación de nitrógeno se ha asociado a un bajo nivel de fraccionamiento isotópico. Sigman y Casciotti (2001) hicieron una revisión de la literatura y encontraron que en el océano el nivel de fraccionamiento durante la asimilación del nitrato en especies de fitoplancton es de $\sim +5\text{‰}$ (con respecto a la fuente). Sin embargo, las macroalgas y los pastos marinos parecen exhibir valores menores de fraccionamiento. Umezawa et al. (2002) analizaron la relación entre la composición isotópica del nitrato y la del tejido de dos especies de macroalgas pardas en zonas de descargas de aguas residuales, y estimaron un nivel de fraccionamiento durante la asimilación de nitrato de 0.2 a 1.4‰ (las macroalgas

fueron más pesadas con respecto a la fuente). Cohen y Fong (2004) expusieron a *Ulva intestinalis* (previamente *Enteromorpha intestinalis*) a nutrientes marcados con ^{15}N ($^{15}\text{NH}_4\text{NO}_3$ o $\text{NH}_4^{15}\text{NO}_3$) usando una concentración de $\sim 300 \mu\text{M}$ para cada tratamiento y condiciones de luz natural y temperatura controlada. Ellas encontraron que *U. intestinalis* puede absorber simultáneamente NH_4 y NO_3 y reportaron que no hubo fraccionamiento detectable en el tejido con respecto a la composición isotópica del NH_4 y NO_3 . Durante su experimento, no se absorbió todo el NH_4 y NO_3 , por lo cual este no se puede considerar un sistema cerrado y el fraccionamiento sería detectable de estar presente. Kaldy (2011) mantuvo a frondas del género *Ulva* en condiciones bajas de nutrientes (inanición) y posteriormente las colocó en distintas concentraciones de nitrato y amonio (por separado) por 48 horas exponiéndolas a condiciones de luz y temperaturas naturales. En el tratamiento en el cual los nutrientes no se agotaron, la asimilación del amonio tuvo un fraccionamiento de 3‰ (las macroalgas fueron más ligeras con respecto a la fuente), mientras que no observó fraccionamiento en la asimilación de nitrato. Sin embargo, es importante considerar que ese experimento se hizo por tan solo dos días y con una concentración inicial de amonio altísima ($1500 \mu\text{M}$), lo cual lo hace poco comparable con las condiciones de este estudio. Dudley et al. (2010) cultivaron *Ulva pertusa* bajo condiciones de luz y sombra adicionando $10 \mu\text{M}$ nitrato y amonio (con valores de $\delta^{15}\text{N}$ conocidos) en estanques distintos. Ellos observaron un nivel de fraccionamiento variable de las macroalgas y las fuentes de nitrógeno de aproximadamente $\sim 0.3 \text{ ‰}$ para el nitrato y ~ 1.4 en el caso del amonio (las macroalgas fueron más pesadas con respecto a las fuentes; Figura 2

de Dudley et al., 2010). No hay experimentos controlados en la literatura que evalúen el nivel de fraccionamiento isotópico de los pastos marinos bajo condiciones controladas. Sin embargo, Cohen y Bradham (2010) evaluaron el nivel de fraccionamiento en un pasto de agua dulce (*Myriophyllum spicatum*) bajo condiciones de laboratorio. Colocaron a los pastos en un tratamiento previo con baja concentración de nutrientes, y después los colocaron en tres tratamientos distintos con $^{14}\text{NO}_3$, $^{14}\text{y}^{15}\text{NO}_3$ y $^{15}\text{NO}_3$. Ellos concluyeron que no hubo fraccionamiento en la absorción del nitrato. Con base en estos trabajos, en la discusión subsiguiente he supuesto que el fraccionamiento durante la asimilación de nitrato por las macroalgas y los pastos acuáticos es relativamente bajo (<1‰) y el del amonio es cercano a 1 a 2‰ en el caso de *Ulva* (más pesados con respecto a las fuentes). Los resultados de estos estudios implican que la composición isotópica de estos dos tipos de productores primarios debe reflejar la composición isotópica de las fuentes de nitrógeno de manera predecible.

Si el nitrato de origen oceánico fuera la única fuente de N para *Ulva* spp. y *Z. marina* en el interior de la laguna, la composición isotópica del tejido de estas plantas debería ser cercana al intervalo medido en este estudio. En contraste, si la fijación de nitrógeno fuese la fuente predominante, la composición isotópica de las macroalgas y pastos marinos debería ser cercana a 0‰.

5.7 Composición isotópica durante eventos de surgencias fuertes

Según los valores del índice de surgencias acumulado, se consideraron eventos de surgencias fuertes los eventos ocurridos previo a los muestreos del 15 de abril y del 3 junio (índices de surgencia de 2066 y 2034 $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$ 100 metros de

línea de costa⁻¹). Durante estos eventos, se registraron índices de surgencia de aproximadamente el doble que durante eventos débiles que precedieron a las demás fechas de muestreo.

En los muestreos del 15 de abril y 3 de junio, en las estaciones cercanas a la boca (km 2.6 y 4.3), *Ulva* spp. y *Z. marina* estuvieron expuestas a concentraciones altas de nitrato (0 km = 14.9 μM el 15 de abril; 2.3 μM el 3 junio). Los valores promedio de $\delta^{15}\text{N}$ de *Ulva* spp. ($\delta^{15}\text{N} = +10.11$ a $+10.77\text{‰}$) fueron cercanos a la composición isotópica del nitrato (15 abril, $\delta^{15}\text{N-NO}_3 = +9.34\text{‰}$; 3 junio, $\delta^{15}\text{N-NO}_3 = +9.63\text{‰}$). Lamentablemente, se perdieron las muestras de tejido de *Z. marina* correspondiente al 15 de abril de las estaciones de Bahía Falsa y la zona externa de la bahía. Sin embargo, el 3 de junio la composición isotópica promedio de las hojas jóvenes ($\delta^{15}\text{N} = +8.85$ a $+10.53\text{‰}$) se encontró en el intervalo, o solo ligeramente por arriba de los valores de $\delta^{15}\text{N-NO}_3$ medidos en este estudio y los reportados por Sigman et al. (2005) para aguas oceánicas cercanas a Bahía San Quintín. Por lo tanto, las macroalgas y los pastos marinos recolectados cerca a la boca tuvieron una composición isotópica consistente con los valores del nitrato, cuando el índice de surgencia acumulado fue alto. Esto indica que en la zona externa de la bahía, durante los eventos de surgencias intensos, *Ulva* spp. y *Z. marina* asimilan el nitrato como fuente principal de nitrógeno. Esto concuerda con lo documentado para la bahía de Tomales, CA, EUA, una laguna costera con condiciones oceanográficas de surgencia cercanas a la boca similares a las del sistema de la Bahía de San Quintín (Smith et al., 1987; Hollibaugh et al., 1988). Fourqurean et al. (1997) observaron que durante los

periodos de surgencias fuertes, la composición isotópica de *Z. marina* en la Bahía Tomales también fue consistente con la composición isotópica del nitrato proveniente de las surgencias.

En contraste con la zona cercana a la boca, en general en las estaciones centrales del sistema de Bahía de San Quintín los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las macroalgas y pastos marinos estuvieron más enriquecidos en ^{15}N . Esto sugiere que la asimilación directa de nitrato proveniente de las surgencias fue menor que cerca de la boca, aun durante muestreos posteriores a los eventos de surgencias intensas. Por ejemplo, en las estaciones centrales los valores promedio de $\delta^{15}\text{N}$ de *Z. marina* variaron de +10.85 a +12.83‰, y los valores promedio de $\delta^{15}\text{N}$ de *Ulva* spp. variaron de +11.37 a +12.22‰. El enriquecimiento en ^{15}N en los productores primarios que se observa en la zona central de la bahía puede deberse al consumo de N más enriquecido en ^{15}N , este nitrógeno generado por procesos bentónicos del ciclo del nitrógeno que ocurren en el interior del sistema, o al fraccionamiento isotópico asociado a la asimilación de amonio por los productores primarios.

Dentro del sistema de la Bahía de San Quintín el nitrato que ingresa desde el océano es rápidamente consumido por los productores primarios en pocos kilómetros (Camacho-Ibar et al., 2003; Zertuche-González et al., 2009). La materia orgánica de origen costero o la producida dentro de la bahía puede depositarse rápidamente en los sedimentos debido a la poca profundidad de la laguna (Camacho-Ibar et al., 2007). Una vez en los sedimentos, la materia orgánica está sujeta a la remineralización. El acoplamiento de los procesos de remineralización-

nitrificación-desnitrificación en los sedimentos produce un enriquecimiento neto en ^{15}N del nitrato producido en los sedimentos (Danke y Thamdrup, 2013). La desnitrificación fracciona a favor del ^{14}N , lo cual causa enriquecimiento en ^{15}N del NO_3 residual en los sedimentos. Simultáneamente, en la capa óxica de la superficie del sedimento, la materia orgánica es remineralizada, lo cual produce NH_4 en un proceso en el cual no se observa fraccionamiento. Sin embargo, la nitrificación discrimina en contra de ^{15}N produciendo NO_3 más ligero que el sustrato (NH_4). El NH_4 , con una composición isotópica relativamente más pesada, puede inyectarse a la columna de agua por procesos advectivos o por difusión molecular. El acoplamiento de estos tres procesos en los sedimentos produce un enriquecimiento neto en ^{15}N de entre 3 y 4‰ entre el nitrógeno proveniente de la columna de agua y el que se libera hacia ella (Alkhabit et al., 2012). El enriquecimiento que se observó en la zona central de la laguna en la composición isotópica de las hojas jóvenes de *Z. marina* posiblemente sea porque los pastos marinos utilizaron, vía las raíces y rizomas, NO_3 o NH_4 enriquecidos en ^{15}N , ambos provenientes de los procesos acoplados en los sedimentos. El enriquecimiento en la composición isotópica de *Ulva* spp. pudo deberse al consumo de NO_3 o NH_4 enriquecidos en ^{15}N que se originaron en los sedimentos por los procesos antes descritos, pero también puede deberse a que esta macroalga asimila preferentemente NH_4 , y que en el proceso de asimilación de esta especie de N hay discriminación isotópica (Dudley et al., 2010).

En las estaciones más internas de ambos brazos del sistema de bahía de San Quintín, los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *Z. marina* fueron más livianos que los

registrados en muestras de la zona central por ca. 2‰. En las estaciones más internas del brazo de bahía San Quintín este patrón fue menos notorio que en bahía Falsa. Es posible que una fracción del nitrógeno que *Z. marina* asimiló en las zonas internas de la bahía sea producto de la fijación de nitrógeno en los sedimentos, lo cual provocaría que la composición isotópica de nitrógeno de los pastos marinos se volviera más ligera. Si bien la composición isotópica de los pastos marinos en la zona interna de la bahía fue similar a los valores de $\delta^{15}\text{N}$ encontrados en la zona externa, la concentración de nitrato en la columna de agua en las estaciones más internas es baja ($+1.5 \pm 2.3 \mu\text{M}$, $n = 24$), por lo que es poco probable que el consumo de nitrato proveniente de las surgencias explique la disminución de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los pastos en las estaciones más internas de la bahía. Por ejemplo, Andersen y Fourqurean (2003) obtuvieron valores de $\delta^{15}\text{N}$ de -1.2 a +4‰ en *Thalassia testudinum* y concluyeron que los valores relativamente livianos se debían a la asimilación de nitrógeno fijado ya que el producto del proceso de fijación tiene una composición isotópica cercana a 0‰ (Sigman y Casciotti, 2001). La fijación de nitrógeno en los sedimentos es realizada por organismos diazótrofos. En las praderas de pastos marinos las bacterias sulfato-reductoras pueden fijar N en las capas subsuperficiales de los sedimentos. La única otra fuente posible de nitrógeno inorgánico con una composición isotópica baja son los fertilizantes. Sin embargo, en el sistema de la bahía de San Quintín no existen aportes significantes de agroquímicos a la bahía debido a la falta de escurrimientos (Aguirre et al., 2001). Por lo tanto, la fijación de nitrógeno es el único proceso que puede explicar los valores isotópicos un poco más ligeros que se observaron en las estaciones internas. Aunque la composición

isotópica de *Z. marina* fue relativamente ligera, esta no fue cercana a 0‰, lo que implica que la fijación de N solo contribuye con una fracción pequeña del nitrógeno asimilado por *Z. marina*.

En contraste con la disminución observada para *Z. marina* en las estaciones más internas, los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *Ulva* spp. se encontraron igual de enriquecidos que en las estaciones centrales, con relación al intervalo de valores de $\delta^{15}\text{N-NO}_3$ (Figura 15). Durante eventos de surgencia fuertes la composición isotópica de *Ulva* spp. recolectada en la zona más interna fue más pesada en $>2\%$ con respecto al valor promedio de $\delta^{15}\text{N-NO}_3$ en la zona oceánica. Como se sugiere para las estaciones centrales, este efecto de enriquecimiento puede ser consecuencia del fraccionamiento durante la asimilación de amonio y/o puede deberse al consumo de amonio o nitrato enriquecido en ^{15}N proveniente de los sedimentos como resultado de los procesos acoplados de remineralización-nitrificación-desnitrificación. Sin embargo, cabe hacer notar, que es posible que la composición isotópica de *Ulva* spp., tanto en las estaciones centrales como en las estaciones internas de bahía Falsa, esté reflejando cierto grado de consumo de nitrato originado durante las surgencias, cuando el sistema estuvo sujeto a surgencias intensas previas al muestreo. Como se puede observar en las figuras 15 y 16, mientras que en condiciones de surgencias intensas los valores promedio de $\delta^{15}\text{N}$ de *Ulva* spp. en las estaciones centrales e internas de bahía Falsa estuvieron alrededor de $+12\%$, durante surgencias débiles los valores estuvieron alrededor de $+13\%$.

5.8 Composición isotópica durante eventos de surgencias débiles

Hubo eventos de surgencias débiles previos a los muestreos del 19 de marzo, 2 de abril, 1 y 18 de mayo. Los valores promedio de $\delta^{15}\text{N}$ de *Ulva* spp. ($\delta^{15}\text{N} = +11.48$ a $+13.05\text{‰}$) fueron $>3\text{‰}$ más enriquecidos en ^{15}N que el rango de valores de la composición isotópica del nitrato, sugiriendo una mayor incorporación de N reciclado que de nitrato proveniente de las surgencias, en comparación con los periodos de surgencias intensas. Este efecto de enriquecimiento puede ser consecuencia del fraccionamiento isotópico asociado al proceso de asimilación de amonio (1 a 2‰ más pesado con respecto a la fuente; Dudley et al., 2010). También puede ser atribuido a la asimilación de amonio enriquecido en ^{15}N proveniente de los sedimentos como resultado de los procesos acoplados de remineralización-nitrificación-desnitrificación, como se mencionó anteriormente. En el interior de la bahía, la concentración promedio de amonio en la columna de agua fue baja ($4 \mu\text{M}$, Tabla 2), pero fue mayor a la del nitrato ($2 \mu\text{M}$, Tabla 1), además que las macroalgas utilizan preferentemente amonio con respecto al nitrato (Cohen y Fong, 2004). Cabe hacer notar que el mayor contraste en la composición isotópica promedio de *Ulva* spp., entre los muestreos con surgencias intensas y con surgencias débiles, se observó en las estaciones cercanas a la boca. En estas estaciones el valor promedio de $\delta^{15}\text{N}$ se incrementó en aproximadamente 2‰ entre surgencias fuertes y surgencias débiles, en tanto que en las estaciones centrales e internas el incremento fue en aproximadamente 1‰ .

Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *Z. marina* en las estaciones cercanas a la boca variaron de +9.98 a +11.40‰. Estos valores fueron ligeramente mayores, en aproximadamente 1‰, en comparación con los valores observados en surgencias fuertes. Al igual que en surgencias fuertes, los valores cerca de la boca fueron en general más ligeros que en la zona central de la bahía sugiriendo que los pastos marinos que crecen cerca a la boca (km 2.6) asimilan nitrato proveniente de las surgencias aun cuando éstas son débiles, así como NH_4 enriquecido proveniente de los sedimentos. En las estaciones centrales de ambas bahías, la composición isotópica promedio de *Z. marina* varió de +10.19 a +12.89‰ y fue muy similar a la composición observada durante surgencias fuertes, lo que sugiere que los pastos marinos utilizan como fuente de nitrógeno tanto el NO_3 y NH_4 enriquecidos provenientes del sedimento (Alkhabit et al., 2012; Danke y Thamdrup, 2013). La composición isotópica de los pastos marinos durante surgencias débiles también fue similar que durante surgencias fuertes en las estaciones más internas de ambos brazos con valores de $\delta^{15}\text{N}$ más livianos en ca. 2‰ que las estaciones intermedias. Si acaso, las estaciones de los extremos internos (km 8, 10.5 y 11.4) mostraron una ligera disminución, lo cual indica que una fracción del nitrógeno que *Z. marina* asimiló en dichas estaciones fue producto de la fijación de nitrógeno en los sedimentos.

5.9 Comparación de la composición isotópica de *Ulva* spp. y *Z. marina*

En promedio, *Ulva* spp. tuvo una composición isotópica 1.2‰ más pesada que la de *Z. marina*, aunque la diferencia fue variable espacial y temporalmente. Jorgensen (2006) trazó la transferencia de materia orgánica en la red trófica de la

comunidad de pastos marinos en el sistema de la Bahía de San Quintín por medio de análisis de isótopos estables. También encontró que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *Ulva* spp. fueron más pesados que los de *Z. marina* en $\sim 1\%$ durante el verano y de $\sim 3\%$ durante el invierno. Esto sugiere que las macroalgas utilizaron nitrógeno con composición isotópica distinta a la utilizaron los pastos o reflejan el fraccionamiento durante la asimilación del amonio.

Es importante considerar que las raíces y rizomas de los pastos marinos juegan un papel importante en la asimilación de nitrógeno en los sedimentos. En los sedimentos se encuentran concentraciones de nutrientes mucho mayores que en la columna de agua (Pedersen y Borum, 1997). Sin embargo, los pastos marinos también pueden asimilar nitrógeno por medio de las hojas cuando el N está disponible en la columna de agua. En los tejidos viejos, el nitrógeno es reabsorbido y translocado hacia tejidos nuevos y en crecimiento, por lo cual los tejidos nuevos son sumideros de nitrógeno (Pedersen y Borum, 1993; Prado et al., 2008). Este reciclaje interno puede representar del 12 al 27 % del nitrógeno requerido por los pastos marinos, pero bajo condiciones de baja disponibilidad de nutrientes en la columna de agua puede ser el suministro más importante a tejidos nuevos (Pedersen y Borum, 1992; 1993). Collier et al. (2010) mencionan que las hojas jóvenes pueden reabsorber hasta el 24% del nitrógeno presente en las hojas maduras. Probablemente este mecanismo de translocación permitió que la señal isotópica en las hojas jóvenes de los pastos haya sido menos variable en el tiempo que la señal isotópica en *Ulva* spp., como es particularmente evidente en las estaciones cercanas a la boca.

5.10 Experimentos manipulativos

Durante los experimentos manipulativos con macroalgas locales, hubo un bajo nivel de incremento en biomasa o hubo pérdida de tejido de las frondas en muchos de los tratamientos. Esto se puede deber a la herbivoría y/o a eventos de reproducción de *Ulva*. En diversos estudios se ha documentado que la herbivoría sobre *Ulva* puede ser muy alta. Martinetto et al. (2011) realizaron un experimento de 12 días de duración en el cual colocaron *Ulva lactuca* en cajas y excluyeron a los herbívoros. Ellos observaron que las macroalgas tuvieron una tasa de 6 a 12% de incremento en peso d^{-1} , pero que el consumo por herbivoría fue de hasta 60%. Jorgensen et al. (2007) evaluaron procesos top-down y bottom-up en distintas praderas de *Zostera marina* en la Bahía de San Quintín con distinto nivel de influencia de las surgencias costeras durante verano e invierno. Ellos encontraron que los mesoherbívoros controlan la biomasa de epífitas sobre *Z. marina*, y que la densidad de mesoherbívoros está correlacionada positivamente con la biomasa de *Ulva*. Los omnívoros, como los anfípodos, pueden consumir del 8 al 15% del tejido de *Ulva* al día en zonas de praderas de pastos marinos (Sfiro y Pavoni 1994; Balducci et al., 2001). Aunque en este estudio no se midieron las tasas de consumo de *Ulva* por herbívoros, sí se observó una alta abundancia de anfípodos en las muestras durante el desarrollo de los experimentos manipulativos, por lo cual es probable que la herbivoría contribuyera a que muchos tratamientos perdieran biomasa. Además, la reproducción de *Ulva* pudo provocar la disminución en la biomasa de las frondas. Durante la etapa reproductiva, el tejido se transforma en gametos haploides o diploides que son liberados a la columna de agua. Alström-Rapaport et al. (2010) caracterizaron la reproducción de *Ulva* en el

mar Báltico y documentaron eventos de reproducción durante la primavera y el otoño. Smith (1947) colectó cinco especies del género *Ulva* en Monterey, California, durante el verano. Él observó una proporción mayor de frondas reproductivas colectadas durante mareas vivas con respecto a las colectadas en mareas muertas y describió que después de los eventos de reproducción y expulsión de gametos las frondas de *Ulva* se desintegran en 3-4 minutos. En este estudio solo se llevaron a cabo análisis isotópicos en aquellos experimentos de las estaciones en las cuales se observó un incremento de biomasa. Por lo tanto, solo se obtuvieron resultados isotópicos para nueve experimentos.

Los experimentos manipulativos estaban diseñados para asegurarnos que las macroalgas permanecieran en las estaciones de muestreo y que integraran la composición isotópica de las fuentes locales de nitrógeno. No se observaron diferencias significativas en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las muestras de reemplazo al sembrarse y 15 días después (t_0 vs t_{15}), ni al comparar las muestras de reemplazo t_{15} con las recolectas naturales al día 15.

La falta de diferencias entre la composición isotópica de las muestras t_0 , t_{15} y las muestras naturales sugiere que las macroalgas estaban integrando condiciones similares, y que no hubo mucha dispersión de las poblaciones naturales durante los 15 días de los experimentos. Aunque el número de casos exitosos fue limitado, estos resultados apoyan el uso de las macroalgas como trazadores locales de fuentes de nutrientes.

El número limitado de datos en los experimentos manipulativos debido a las dificultades ya mencionadas impide hacer inferencias generales y con solidez acerca de las fuentes de nitrógeno que utilizaron las macroalgas. Esto tiene implicaciones en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las macroalgas ya que no podemos asegurar que refleja el tejido de las macroalgas, ya que las muestras que de poblaciones naturales y las muestras de los experimentos no mostraron diferencias significativas, tal vez este sea un motivo más por el cual se observó una alta variabilidad en la composición isotópica de *Ulva* spp. durante las recolectas de poblaciones naturales.

En trabajos futuros se debería considerar con mayor importancia la herbivoría en la biomasa de *Ulva* spp. ya que los herbívoros juegan un papel importante en la disminución de la biomasa. Recomiendo que se utilice una luz de malla que impida el acceso de herbívoros, aunque esto afecte el paso de la luz, o utilizar mayor cantidad de biomasa para evitar que los herbívoros puedan consumir la mayoría de la biomasa colocada en las bolsas.

Conclusiones

Mediante el uso de isótopos estables de nitrógeno se pudieron caracterizar las fuentes de nitrógeno para las macroalgas y pastos marinos en una laguna costera fertilizada de manera natural por surgencias costeras. Las frondas de *Ulva* spp. y las hojas más jóvenes de *Z. marina* fueron buenos trazados de fuentes de nitrógeno en una escala de tiempo de dos semanas.

El sistema de Bahía de San Quintín no tiene aportes pluviales importantes, por lo cual el único aporte externo de nitrógeno son las surgencias costeras. Los resultados de este estudio mostraron que durante el periodo de surgencias (primavera-verano) el nitrato fue la fuente principal de nitrógeno para las macroalgas y pastos marinos en la zona externa, que está expuesta a un alto nivel de intercambio de agua con la costa. Las macroalgas de poblaciones naturales recolectadas en la zona central e interna tuvieron una composición isotópica enriquecida en $\sim 2\text{‰}$ con relación a la del nitrato oceánico después de eventos intensos de surgencias. Este enriquecimiento fue menor que durante surgencias débiles, lo cual indica que el nitrato se asimiló a lo largo de la bahía en una escala de tiempo relativamente corto.

Cuando hubo eventos de surgencias débiles, los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *Ulva* spp. estuvieron enriquecidos alrededor de 3‰ con respecto al nitrato proveniente de las surgencias en las estaciones de la zona central e interna de la bahía. El enriquecimiento isotópico en el tejido de *Ulva* spp. en condiciones de surgencias intensas y débiles sugiere que los procesos biogeoquímicos de remineralización-nitrificación-desnitrificación son importantes en el reciclaje interno de nitrógeno en

la bahía, aunque en el caso de las macroalgas, el enriquecimiento puede deberse a la asimilación de amonio enriquecido o al fraccionamiento durante el proceso de asimilación. A pesar de que el nitrato y el amonio de la columna de agua se asimilan rápidamente dentro de la bahía, en las macroalgas no se observaron composiciones isotópicas que fuesen indicativas de un alto nivel de asimilación de nitrógeno fijado. Únicamente las muestras de *Z. marina* recolectadas en las estaciones más internas de la bahía mostraron evidencias de consumo de nitrógeno fijado, sugiriendo que durante la temporada de surgencias los aportes de N nuevo hacia bahía San Quintín vía la fijación de nitrógeno son escasos y están limitados a los extremos internos de la laguna donde están disponibles para los pastos marinos a través del sistema de raíces y rizomas.

Conocer las fuentes nitrógeno que sustentan la producción primaria nos ayuda a comprender cuáles son las rutas geoquímicas que sigue el nitrógeno en lagunas costeras. Además, ayuda a comprender cuales especies químicas tienen una mayor importancia durante eventos de surgencia fuertes o débiles, y la importancia relativa de distintos reservorios de nitrógeno. Este estudio ayuda a trazar una línea base para futuros trabajos con redes tróficas dentro del sistema de San Quintín debido a que no se cuenta con una línea base isotópica de los principales productores primarios.

Los resultados de este estudio no son consistentes con las hipótesis planteadas, debido a que tras eventos de surgencias fuertes la composición isotópica de las macroalgas y los pastos marinos solamente reflejaron la asimilación de nitrato en las estaciones más cercanas a la boca y tras eventos de surgencias débiles el

nitrógeno fijado no tuvo un papel importante como fuente de nitrógeno en la bahía. En la zona central e interna de la bahía, el nitrógeno reciclado dentro de la bahía fue más importante que el nitrógeno fijado, especialmente durante los muestreos precedidos de surgencias débiles.

Con base en los resultados, se propone un nuevo modelo conceptual para explicar la importancia relativa del nitrato proveniente de las surgencias, la fijación de nitrógeno y los procesos internos de reciclaje de nitrógeno para las macrofitas en Bahía de San Quintín (Figura 20).

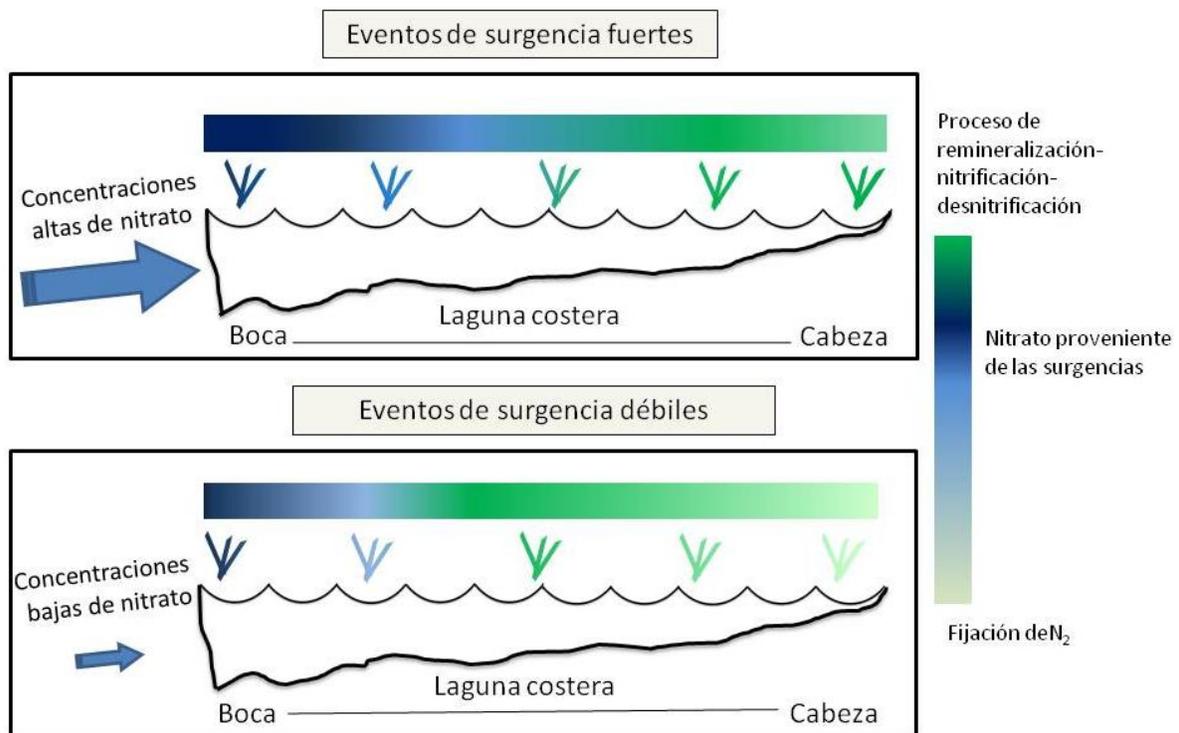


Figura 20. Marco Conceptual. En el panel superior se muestra una laguna hipotética bajo condiciones de surgencias fuertes. Aguas de surgencia con alta concentración de nitrato aportan nitrógeno nuevo para las macroalgas y los pastos marinos, además el reciclaje interno de nitrógeno juega un papel importante en las estaciones centrales e internas de la bahía. El panel inferior muestra una condición de surgencias débiles. Aguas con bajas concentraciones de nitrato en la cual el nitrato solo es importante en la parte cercana a la boca, el reciclaje interno de

nitrógeno juega un papel importante en las estaciones centrales e internas de la bahía. La fijación de nitrógeno en los sedimentos juega un papel menor como fuente nueva de nitrógeno para las macroalgas y los pastos marinos en la laguna.

Referencias bibliográficas

- Aguirre-Muñoz, A. A., Buddemeier, R. W., Camacho-Ibar, V., Jose, D., Ibarra-Obando, S. E., Massey, B. W. (2001). Sustainability of Coastal in San Mexico Resource Use. *Ambio*, 30, 142-149
- Alkhatib, M., Lehmann, M. F., y del Giorgio, P. A. (2012). The nitrogen isotope effect of benthic remineralization-nitrification-denitrification coupling in an estuarine environment. *Biogeosciences*, 9, 1633–1646. doi:10.5194/bg-9-1633-2012
- Alström-Rapaport, C., Leskinen, E., y Pamilo, P. (2010). Seasonal variation in the mode of reproduction of *Ulva intestinalis* in a brackish water environment. *Aquatic Botany*, 93(4), 244–249. doi:10.1016/j.aquabot.2010.08.003
- Álvarez-Borrego, J. y Álvarez-Borrego S. (1982). Temporal and spatial variability of temperature in two coastal lagoons. *CalCOFI Reports* 23, 188-197.
- Anderson, W. ., Fourqurean, J. (2003). Intra- and interannual variability in seagrass carbon and nitrogen stable isotopes from south Florida, a preliminary study. *Organic Geochemistry*, 34, 185–194. doi:10.1016/S0146-6380(02)00161-4
- Balducci, C., Sfriso, A., y Pavoni, B. (2001). Macrofauna impact on *Ulva rigida* C. Ag. production and relationship with environmental variables in the lagoon of Venice. *Marine Environmental Research*, 52, 27–49. doi:10.1016/S0141-1136(00)00259-2
- Burkholder, J. M., Tomasko, D. A., y Touchette, B. W. (2007). Seagrasses and eutrophication. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 350, 46–72. doi:10.1016/j.jembe.2007.06.024
- Bricker, S. B., Clement, C. G., Pirhalla, D. E., Orland, S. P., y Farrow, D. G. G. (1999). National Estuarine Eutrophication Assessment: a Summary of Conditions. NOAA, Silver Spring (MD)
- Cabello-Pasini, A., Muñoz-Salazar, R., y 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. doi:10.1016/S0304-3770(03)00012-3
- Camacho-Ibar, V. F., Carriquiry, J., y Smith, S. (2003). Non-conservative P and N fluxes and net ecosystem production in San Quintin Bay, Mexico. *Estuaries*, 26(5), 1220–1237.

- Camacho-Ibar, V. F., Hernández-Ayón, J. M., Santamaría-del-Angel, E., Daesslé-Heuser, L. W., y Zertuche-González, J. A., (2007). Relación de las surgencias con los stocks de carbono en bahía San Quintín, una laguna costera del NW de México. En: Hernández de la Torre, B., Gaxiola-Castro, G. (Eds.), Carbono en ecosistemas acuáticos de México. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Centro de Investigaciones Científicas y de Educación de Ensenada, pp. 355-370.
- Cambridge, M. L., McComb, A. J., (1984). The loss of seagrass from Cockburn Sound, Western Australia. I. The time course and magnitude of seagrass decline in relation to industrial development. *Aquatic Botany*, 20,229–243.
- Cohen, R. A., Bradham, A. M. (2010). Uptake of stable N isotopes by *Myriophyllum spicatum* is not selective. *Aquatic Botany*, 92, 227–232. doi:10.1016/j.aquabot.2009.12.005
- Cohen, R. A., Fong, P. (2004). Nitrogen uptake and assimilation in *Enteromorpha intestinalis* (L.) Link (Chlorophyta): using ^{15}N to determine preference during simultaneous pulses of nitrate and ammonium. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 309(1), 67–77. doi:10.1016/j.jembe.2004.03.009
- Cohen, R. A., Fong, P. (2006). USING OPPORTUNISTIC GREEN MACROALGAE AS INDICATORS OF NITROGEN SUPPLY AND SOURCES TO ESTUARIES. *Ecological Applications*, 16, 1405–1420. doi:10.1890/1051-0761(2006)016[1405:UOGMAI]2.0.CO;2
- Cole, M. L., Valiela, I., Kroeger, K. D., Tomasky, G. L., Cebrian, J., Wigand, C. y Carvalho da Silva, M. H. (2004). Assessment of a $\delta^{15}\text{N}$ Isotopic Method to Indicate Anthropogenic Eutrophication in Aquatic Ecosystems. *Journal of Environment Quality*, 33, 124. doi:10.2134/jeq2004.0124
- Collier, C. J., Prado, P., y Lavery, P. S. (2010). Carbon and nitrogen translocation in response to shading of the seagrass *Posidonia sinuosa*. *Aquatic Botany*, 93, 47–54. doi:10.1016/j.aquabot.2010.03.003
- Costanza, R., Arge, R., Groot, R. De, Farberk, S., Grasso, M., Hannon, B., y Suttonkk, P. (1997). The value of the world ' s ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387, 253–260.
- Costanzo, S. D., O'Donohue, M. J., Dennison, W. C., Loneragan, N. R., y Thomas, M. (2001). A New Approach for Detecting and Mapping Sewage Impacts. *Marine Pollution Bulletin*, 42, 149–156. doi:10.1016/S0025-326X(00)00125-9
- Crawford, C. M., Macleod, C. K. A. y Mitchell, I. M. (2003). Effects of shellfish farming on the benthic environment. *Aquaculture*, 224, 117–140.

- den Hartog, C. (1970). *The Seagrasses of the World*. North Holland, Amsterdam
- Dähnke, K., Thamdrup, B. (2013). Nitrogen isotope dynamics and fractionation during sedimentary denitrification in Boknis Eck, Baltic Sea. *Biogeosciences*, 10, 3079-3088. doi: 10.5194/bg-10-3079-2013
- Duarte, C. (1990). Seagrass nutrient content. *Marine Ecology Progress Series*, 67, 201–207. doi:10.3354/meps067201
- Dudley, B., Barr, N., y Shima, J. (2010). Influence of light intensity and nutrient source on $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures in *Ulva pertusa*. *Aquatic Biology*, 9, 85–93. doi:10.3354/ab00241
- Fertig, B., Carruthers, T. J. B., Dennison, W. C., Jones, a. B., Pantus, F., y Longstaff, B. (2009). Oyster and Macroalgae Bioindicators Detect Elevated $\delta^{15}\text{N}$ in Maryland's Coastal Bays. *Estuaries and Coasts*, 32, 773–786. doi:10.1007/s12237-009-9148-x
- Fourqurean, J., Moore, T., Fry, B., y Hollibaugh, J. (1997). Spatial and temporal variation in C:N:P ratios, $\delta^{15}\text{N}$, and $\delta^{13}\text{C}$ of eelgrass *Zostera marina* as indicators of ecosystem processes, Tomales Bay, California, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 157, 147–157. doi:10.3354/meps157147
- Green, E.P., Short, F.T. (2003). *World Atlas of Seagrasses*. University of California Press, Berkeley.
- Hasegawa, N., Hori, M., y Mukai, H. (2007). Seasonal shifts in seagrass bed primary producers in a cold-temperate estuary: Dynamics of eelgrass *Zostera marina* and associated epiphytic algae. *Aquatic Botany*, 86, 337–345. doi:10.1016/j.aquabot.2006.12.002
- Hernández-Ayón, J.M., Camacho-Ibar, V.F., Mejía-Trejo, A. y Cabello-Pasini, A., (2007). Variabilidad del CO_2 total durante eventos de surgencia en bahía de San Quintín, Baja California, México. En: Hernández de la Torre, B., Gaxiola-Castro, G. (Eds.), *Carbono en ecosistemas acuáticos de México*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Centro de Investigaciones Científicas y de Educación de Ensenada, pp. 187-200.
- Hessing-Lewis, M. L., y Hacker, S. D. (2013). Upwelling-influence, macroalgal blooms, and seagrass production; temporal trends from latitudinal and local scales in northeast Pacific estuaries. *Limnology and Oceanography*, 58, 1103–1112. doi:10.4319/lo.2013.58.3.1103

- Harlin, M. M. (1993). Changes in major plant groups following nutrient enrichment. En: McComb, J. *Eutrophic Shallow Estuaries and Lagoons*. CRC Press, Inc., Boca Raton. Florida, 173–187.
- Hollibaugh, J. T., Cole, R. E., Dollar, S. J., Hager, S. W., Vink, S. M., Kimmerer, W. J., Obrebski, S., Smith, S. V., Valentino, M. y Walsh, T.W. (1988). Tomales Bay, California. macrocosm for examining biogeochemical coupling at the land-sea Interface. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, 69, 843-845.
- Ibarra-Obando, S. E., Boudouresque, C.-F., y Roux, M. (1997). Leaf dynamics and production of a *Zostera marina* bed near its southern distributional limit. *Aquatic Botany*, 58, 99–112. doi:10.1016/S0304-3770(97)00020-X
- Ibarra-Obando, S., Smith, S., Poumian-Tapia, M., Camacho-Ibar, V. F., Carriquiry, J., y Montes-Hugo, M. (2004). Benthic metabolism in San Quintin Bay, Baja California, Mexico. *Marine Ecology Progress Series*, 283, 99–112. doi:10.3354/meps283099
- Jorgensen, P. (2006). Control de *Zostera marina* por consumidores y recursos en praderas sumergidas bajo diferentes regímenes de fertilización natural. (Tesis de Doctorado) Centro de Investigación y de Educación Superior de Ensenada, Baja California., Ensenada, México.
- Jorgensen, P., Ibarra-Obando, S.E., y Carriquiry, J. (2007). Top-down and bottom-up stabilizing mechanisms in eelgrass meadows differentially affected by coastal upwelling. *Marine Ecology Progress Series*, 333, 81–93. doi:10.3354/meps333081
- Kaldy, J. (2011). Using a macroalgal $\delta^{15}\text{N}$ bioassay to detect cruise ship waste water effluent inputs. *Marine Pollution Bulletin*, 62, 1762–71. doi:10.1016/j.marpolbul.2011.05.023
- Kaldy, J. E., Lee, K.-S. (2007). Factors controlling *Zostera marina* L. growth in the eastern and western Pacific Ocean: Comparisons between Korea and Oregon, USA. *Aquatic Botany*, 87, 116–126. doi:10.1016/j.aquabot.2007.03.008
- Kentula, M. E., McIntire, C. D. (1986). The Autecology and Production Dynamics of Eelgrass (*Zostera marina* L.) in Netarts Bay, Oregon. *Estuaries*, 9, 188. doi:10.2307/1352130
- Lartigue, J., Sherman, T. D. (2005). Response of *Enteromorpha* sp. (Chlorophyceae) to a nitrate pulse: nitrate uptake, inorganic nitrogen storage and nitrate reductase activity. *Marine Ecology Progress Series* 292, 147-157.

- Koch, E. W. (1996) Hydrodynamics of a shallow *Thalassia testudinum* bed in Florida, USA. In: Kuo J, Phillips RC, Walker DI and Kirkman H (eds) Seagrass Biology—Proceedings of an International Workshop, pp 105–110. Western Australia Museum, Perth, Australia
- Lepoint, G., Dauby, P., y Gobert, S. (2004). Applications of C and N stable isotopes to ecological and environmental studies in seagrass ecosystems. *Marine Pollution Bulletin*, 49, 887–91. doi:10.1016/j.marpolbul.2004.07.005
- Liu, K., Kaplan, I. (1989). The eastern tropical Pacific as a source of ¹⁵N-enriched nitrate in seawater off southern California. *Limnol. Oceanogr*, 34, 820–830.
- Luhar, M., Rominger, J., y Nepf, H. (2008). Interaction between flow, transport and vegetation spatial structure. *Environmental Fluid Mechanics*, 8, 423–439. doi:10.1007/s10652-008-9080-9
- Martinetto, P., Teichberg, M., y Valiela, I. (2006). Coupling of estuarine benthic and pelagic food webs to land-derived nitrogen sources in Waquoit Bay, Massachusetts, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 307, 37–48. doi:10.3354/meps307037
- McClelland, J., Valiela, I., y Michener, R. (1997). Nitrogen-stable isotope signatures in estuarine food webs: A record of increasing urbanization in coastal watersheds. *Limnology and Oceanography*, 930–937.
- Meling-López, A. E., Ibarra-Obando, S. E. (1999). Annual life cycles of two *Zostera marina* L. populations in the Gulf of California: contrasts in seasonality and reproductive effort. *Aquatic Botany*, 65, 59–69. doi:10.1016/S0304-3770(99)00031-5
- Needoba, J., Waser, N., Harrison, P., y Calvert, S. (2003). Nitrogen isotope fractionation in 12 species of marine phytoplankton during growth on nitrate. *Marine Ecology Progress Series*, 255, 81–91. doi:10.3354/meps255081
- Nedwell, D.B., Walker, T.R. (1995). Sediment-water fluxes of nutrients in an Antarctic coastal environment: influence of bioturbation. *Polar Biology*, 15, 57-64.
- Nicholls, R., Small, C. (2002). Improved estimates of coastal population and exposure to hazards released. *Eos, Transactions American Geophysical*. 83, 301. doi:10.1029/2002EO000216
- Nixon, S.W., Buckley, S., Granger, Bintz, J. (2001). Responses of very shallow marine ecosystems to nutrient enrichment. *Human and Ecological Risk Assessment*. 75,1457–1481

- Patriquin, D.G. (1973). Estimation of growth rate, production and age of the marine angiosperm *Thalassia testudinum*. *Marine Biology*, 15, 35-46.
- Patriquin, D., Knowles, R. (1972). Nitrogen fixation in the rhizosphere of marine angiosperms. *Marine Biology*, 16, 49-58.
- Pedersen, M., Borum, J. (1992). Nitrogen dynamics of eelgrass *Zostera marina* during a late summer period of high growth and low nutrient availability. *Marine Ecology Progress Series*, 80, 65–73. doi:10.3354/meps080065
- Pedersen, M., Borum, J. (1993). An annual nitrogen budget for a seagrass *Zostera marina* population. *Marine Ecology Progress Series*, 101, 169–177. doi:10.3354/meps101169
- Pedersen, M., Borum, J. (1997). Nutrient control of estuarine macroalgae: growth strategy and the balance between nitrogen requirements and uptake. *Marine Ecology Progress Series*, 161, 155–163. doi:10.3354/meps161155
- Peterson, B. J., Fry, B. (1987). Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review Ecology Systematics*, 18, 293–320.
- Pérez-Mayorga, D. M., Ladah, L. B., Zertuche-González, J. A., Leichter, J. J., Filonov, A. E. y Lavín, M. F. (2011). Nitrogen uptake and growth by the opportunistic macroalga *Ulva lactuca* (Linnaeus) during the internal tide. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 406, 108–115. doi:10.1016/j.jembe.2011.05.028
- Poumian-Tapia, M., Ibarra-Obando, S. E. (1999). Demography and Biomass of the Seagrass *Zostera marina* in a Mexican Coastal Lagoon. *Estuaries*, 22, 831-847.
- Prado, P., Collier, C. J. y Lavery, P. S., (2008). ^{13}C and ^{15}N translocation within and among shoots in two *Posidonia* species from Western Australia. *Marine Ecology Progress Series*, 361, 69–82.
- Ribas-Ribas, M., Hernández-Ayón, J. M., Camacho-Ibar, V. F., Cabello-Pasini, A., Mejía-Trejo, A., Durazo, R., Galindo-Bect, S., Souza, A. J., Forja, J. M. y Siqueiros-Valencia, A. (2011). Effects of upwelling, tides and biological processes on the inorganic carbon system of a coastal lagoon in Baja California. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 95, 367-376. 10.1016/j.ecss.2011.09.017
- Severin, I., Stal, L. J. (2008). Light dependency of nitrogen fixation in a coastal cyanobacterial mat. *The ISME journal*, 2, 1077-1088.

- Sigman, D. M., Granger, J., DiFiore, P. J., Lehmann, M. M., Ho, R., Cane, G., y van Geen, A. (2005). Coupled nitrogen and oxygen isotope measurements of nitrate along the eastern North Pacific margin. *Global Biogeochemical Cycles*, 19, doi:10.1029/2005GB002458
- Sigman, D. M. y Casciotti, K. L. (2001). Nitrogen isotopes in the ocean.
- Sharp, Z. (2007). stable isotope geochemistry. Upper Saddle River, NJ. Prentice Hall.
- Smith, G. M. (1947). On the Reproduction of Some Pacific Coast Species of *Ulva*. *American Journal of Botany*, 34, 80. doi:10.2307/2437232
- Smith, S. V., Wiebe, W. J., Hollibaugh, J. T., Dollar, S. J., Hager, S. W., Cole, B. E., Tribble, G. W. y Wheeler, P. A. (1987). Stoichiometry of C, N, P, and Si fluxes in a temperate-climate embayment. *J Mar Res* 45:427-460
- Short, F. T., Wyllie-Echeverria, S., (1996). Natural and human-induced disturbance of seagrasses. *Environment Conservation*, 23, 17–27.
- Stapel, J., Aarts, T., van Duynhoven, B., de Groot, J., van den Hoogen, P., y Hemminga, M. (1996). Nutrient uptake by leaves and roots of the seagrass *Thalassia hemprichii* in the Spermonde Archipelago, Indonesia. *Marine Ecology Progress Series*, 134, 195–206. doi:10.3354/meps134195
- Steppe, T. F., Paerl, H. W. (2002). Potential N₂ fixation by sulfate-reducing bacteria in a marine intertidal microbial mat. *Aquatic Microbial Ecology*, 28, 1–12.
- Touchette, B. W., Burkholder, J. M. (2000). Review of nitrogen and phosphorus metabolism in seagrasses. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 250, 133–167. doi:10.1016/S0022-0981(00)00195-7
- Tyler, A. ., McGlathery, K. ., y Anderson, I. . (2001). Macroalgae Mediation of Dissolved Organic Nitrogen Fluxes in a Temperate Coastal Lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 53, 155–168. doi:10.1006/ecss.2001.0801
- Tyler, A., McGlathery, K., y Macko, S. (2005). Uptake of urea and amino acids by the macroalgae *Ulva lactuca* (Chlorophyta) and *Gracilaria vermiculophylla* (Rhodophyta). *Marine Ecology Progress Series*, 294, 161–172. doi:10.3354/meps294161
- Umezawa, Y., Miyajima, T., Yamamuro, M., Kayanne, H., y Koike, I. (2002). Fine-scale mapping of land-derived nitrogen in coral reefs by $\delta^{15}\text{N}$ in macroalgae. *Limnology and Oceanography*, 47, 1405–1416. doi:10.4319/lo.2002.47.5.1405

- Van Engeland, T., Bouma, T., Morris, E., Brun, F., Peralta, G., Lara, M. y Middelburg, J. (2011). Potential uptake of dissolved organic matter by seagrasses and macroalgae. *Marine Ecology Progress Series*, 427, 71–81. doi:10.3354/meps09054
- Villares, R., Carballeira, A. (2003). Seasonal variation in the concentrations of nutrients in two green macroalgae and nutrient levels in sediments in the Rías Baixas (NW Spain). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 58, 887–900. doi:10.1016/j.ecss.2003.07.004
- Vinther, H. F., Laursen, J. S., y Holmer, M. (2008). Negative effects of blue mussel (*Mytilus edulis*) presence in eelgrass (*Zostera marina*) beds in Flensborg fjord, Denmark. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 77, 91–103. doi:10.1016/j.ecss.2007.09.007
- Wall, C. C., B. J. Peterson y C. J. Gobler. (2008). Facilitation of seagrass *Zostera marina* productivity by suspension-feeding bivalves. *Marine Ecology Progress Series*, 357, 165–174.
- Wallentinus, I. (1984). Comparisons of nutrient-uptake rates for baltic macroalgae with different thallus morphologies. *Marine Biology*, 80, 215–225.
- Ward, D. H., Carrera-González, E., y Survey, U. S. G. (2004). Use of digital multispectral videography to assess seagrass distribution in San Quintín Bay, Baja California, Mexico. *Uso de videografía multispectral digital para evaluar la distribución del pasto marino en Bahía San Quintín, Baja California, México*, *Ciencias marinas*, 30, 47–60.
- Ward, D. H., Morton, A., Tibbitts, T. L., Douglas, D. C., Carrera-González, E. (2003). Long-term change in eelgrass distribution at Bahía San Quintín, Baja California, Mexico, using satellite imagery. *Estuaries*, 26, 1529–1539. doi:10.1007/BF02803661
- Waser, N., Yu, Z., Yin, K., Nielsen, B., Harrison, P., Turpin, D., y Calvert, S. (1999). Nitrogen isotopic fractionation during a simulated diatom spring bloom: importance of N-starvation in controlling fractionation. *Marine Ecology Progress Series*, 179, 291–296. doi:10.3354/meps179291
- Welsh, D., Bartoli, M., Nizzoli, D., Castaldelli, G., Riou, S., y Viaroli, P. (2000). Denitrification, nitrogen fixation, community primary productivity and inorganic-N and oxygen fluxes in an intertidal *Zostera noltii* meadow. *Marine Ecology Progress Series*, 208, 65–77. doi:10.3354/meps208065
- Zaytsev. (2003). Coastal Upwelling Activity on the Pacific Shelf of the Baja California Peninsula. *Journal of oceanography*, 59, 489–502.

Zertuche-González, J. a., Camacho-Ibar, V. F., Pacheco-Ruíz, I., Cabello-Pasini, A., Galindo-Bect, L. a., Guzmán-Calderón, J. M. y Espinoza-Avalos, J. (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*, 21, 729–736. doi:10.1007/s10811-009-9408-y

Anexo 1

Prueba Kruskal-Wallis de una vía

Fechas de muestreo con respecto a la composición isotópica de *Ulva* spp.

Estadístico: 75.684

Valor p: 0.001

Anexo 2

Prueba a porteriori

Grupo (i)	Grupo (j)	Estadístico	Valor p
19 marzo	2 abril	8.071	0.000
19 marzo	15 abril	13.432	0.000
19 marzo	1 mayo	9.612	0.000
19 marzo	18 mayo	10.46	0.000
19 marzo	3 junio	13.053	0.000
2 abril	15 abril	2.606	0.438
2 abril	1 mayo	-1.96	0.736
2 abril	18 mayo	3.003	0.275
2 abril	3 junio	8.606	0.000
15 abril	1 mayo	-4.084	0.045
15 abril	18 mayo	0.021	1.000
15 abril	3 junio	4.603	0.014
1 mayo	18 mayo	4.537	0.017
1 mayo	3 junio	8.011	0.000
18 mayo	3 junio	5.787	0.001

Anexo 3

Prueba Kruskal-Wallis de una vía

Estaciones de muestreo con respecto a la composición isotópica de *Ulva* spp.

Estadístico: 29.191

Valor p: 0.001

Anexo 4

Prueba a posteriori

Grupo (i)	Grupo (j)	Estadístico	Valor p
8.0 km	7.2 km	9.227	0.000
8.0 km	6.6 km	8.28	0.000
8.0 km	7.8 km	4.013	0.144
8.0 km	6.9 km	9.227	0.000
8.0 km	5.9 km	9.229	0.000
8.0 km	4.3 km	6.259	0.000
8.0 km	2.3 km	7.292	0.000
8.0 km	11.4 km	-12.657	0.000
8.0 km	10.5 km	6.259	0.000
8.0 km	10.0 km	4.01	0.145
7.2 km	6.6 km	-1.821	0.971
7.2 km	7.8 km	-8.072	0.000
7.2 km	6.9 km	-0.045	1.000
7.2 km	5.9 km	0.716	1.000
7.2 km	4.3 km	-2.225	0.894
7.2 km	2.3 km	-5.807	0.002
7.2 km	11.4 km	-15.917	0.000
7.2 km	10.5 km	-6.929	0.000
7.2 km	10.0 km	-6.567	0.000
6.6 km	7.8 km	-6.248	0.001
6.6 km	6.9 km	2.007	0.944
6.6 km	5.9 km	3.455	0.339
6.6 km	4.3 km	-0.24	1.000
6.6 km	2.3 km	-4.153	0.112
6.6 km	11.4 km	-13.798	0.000
6.6 km	10.5 km	-4.968	0.019
6.6 km	10.0 km	-5.091	0.014
7.8 km	6.9 km	7.566	0.000

7.8 km	5.9 km	9.461	0.000
7.8 km	4.3 km	6.486	0.000
7.8 km	2.3 km	1.427	0.996
7.8 km	11.4 km	-7.753	0.000
7.8 km	10.5 km	0.717	1.000
7.8 km	10.0 km	1.961	0.952
6.9 km	5.9 km	0.671	1.000
6.9 km	4.3 km	-2.659	0.730
6.9 km	2.3 km	-5.392	0.006
6.9 km	11.4 km	-16.128	0.000
6.9 km	10.5 km	-6.34	0.000
6.9 km	10.0 km	-6.653	0.000
5.9 km	4.3 km	-4.144	0.114
5.9 km	2.3 km	-6.784	0.000
5.9 km	11.4 km	-16.513	0.000
5.9 km	10.5 km	-8.234	0.000
5.9 km	10.0 km	-8.891	0.000
4.3 km	2.3 km	-3.83	0.196
4.3 km	11.4 km	-12.04	0.000
4.3 km	10.5 km	-4.724	0.034
4.3 km	10.0 km	-5.083	0.014
2.3 km	11.4 km	-10.86	0.000
2.3 km	10.5 km	-0.978	1.000
2.3 km	10.0 km	-0.124	1.000
11.4 km	10.5 km	9.567	0.000
11.4 km	10.0 km	7.737	0.000
10.5 km	10.0 km	0.652	1.000

Anexo 5

Prueba Kruskal-Wallis de una vía

Fecha de muestreo con respecto a la composición isotópica de *Zostera marina*.

Estadístico: 12.378

Valor p: 0.030

Anexo 6

Prueba a posteriori

Grupo (i)	Grupo (j)	Estadístico	Valor p
19 marzo	2 abril	-5.333	0.002
19 marzo	15 abril	-10.082	0.000
19 marzo	1 mayo	2.222	0.618
19 marzo	18 mayo	2.902	0.313
19 marzo	3 junio	0.354	1.000
2 abril	15 abril	-6.334	0.000
2 abril	1 mayo	7.026	0.000
2 abril	18 mayo	7.406	0.000
2 abril	3 junio	5.586	0.001
15 abril	1 mayo	11.702	0.000
15 abril	18 mayo	13.134	0.000
15 abril	3 junio	10.286	0.000
1 mayo	18 mayo	1.306	0.941
1 mayo	3 junio	-1.823	0.791
18 mayo	3 junio	-2.847	0.334

Anexo 7

Prueba Kruskal-Wallis de una vía

Estaciones de muestreo con respecto a la composición isotópica de *Zostera marina*.

Estadístico: 117.936

Valor p: 0.001

Anexo 8

Prueba a posteriori

Grupo (i)	Grupo (j)	Estadístico	Valor p
8.0 km	7.2 km	9.333	0.000
8.0 km	6.6 km	9.51	0.000
8.0 km	7.8 km	3.08	0.521
8.0 km	6.9 km	6.306	0.000
8.0 km	5.9 km	6.599	0.000
8.0 km	4.3 km	-0.207	1.000
8.0 km	2.3 km	1.173	0.999
8.0 km	11.4 km	4.833	0.027
8.0 km	10.5 km	6.238	0.001
8.0 km	10.0 km	8.515	0.000
7.2 km	6.6 km	5.885	0.002
7.2 km	7.8 km	-6.929	0.000
7.2 km	6.9 km	2.122	0.920
7.2 km	5.9 km	4.193	0.104
7.2 km	4.3 km	-5.571	0.004
7.2 km	2.3 km	-9.204	0.000
7.2 km	11.4 km	-2.103	0.924
7.2 km	10.5 km	-6.019	0.001
7.2 km	10.0 km	-2.416	0.832
6.6 km	7.8 km	-9.05	0.000
6.6 km	6.9 km	-0.665	1.000
6.6 km	5.9 km	2.991	0.566
6.6 km	4.3 km	-9.854	0.000
6.6 km	2.3 km	-9.51	0.000
6.6 km	11.4 km	-5.549	0.004

6.6 km	10.5 km	-7.114	0.000
6.6 km	10.0 km	-6.801	0.000
7.8 km	6.9 km	5.661	0.003
7.8 km	5.9 km	6.599	0.000
7.8 km	4.3 km	-1.174	0.999
7.8 km	2.3 km	-2.024	0.941
7.8 km	11.4 km	3.068	0.527
7.8 km	10.5 km	2.736	0.694
7.8 km	10.0 km	5.727	0.003
6.9 km	5.9 km	1.995	0.946
6.9 km	4.3 km	-7.181	0.000
6.9 km	2.3 km	-5.954	0.001
6.9 km	11.4 km	-2.659	0.731
6.9 km	10.5 km	-3.349	0.387
6.9 km	10.0 km	-2.608	0.754
5.9 km	4.3 km	-8.874	0.000
5.9 km	2.3 km	-6.599	0.000
5.9 km	11.4 km	-4.117	0.119
5.9 km	10.5 km	-4.295	0.085
5.9 km	10.0 km	-4.295	0.085
4.3 km	2.3 km	0.552	1.000
4.3 km	11.4 km	5.032	0.016
4.3 km	10.5 km	3.535	0.305
4.3 km	10.0 km	4.824	0.027
2.3 km	11.4 km	4.398	0.069
2.3 km	10.5 km	4.807	0.028
2.3 km	10.0 km	7.926	0.000
11.4 km	10.5 km	-0.85	1.000
11.4 km	10.0 km	0.805	1.000
10.5 km	10.0 km	4.028	0.14