

TESIS DEFENDIDA POR
Karla Verónica Pedraza Venegas
Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITÉ

Dra. Silvia Emilia Ibarra Obando

Director del Comité

Dr. Francisco Javier Ocampo Torres

Miembro del Comité

Dra. María Elena Solana Arellano

Miembro del Comité

Dr. Ernesto García Mendoza

Miembro del Comité

Dra. Bertha Eugenia Lavaniegos Espejo
Coordinador del programa de posgrado
en Ecología Marina

Dr. David Hilario Covarrubias Rosales
Director de Estudios de Posgrado

25 de agosto de 2011.

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



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

**Estructura de las praderas del pasto marino *Phyllospadix torreyi* y sus
macroalgas asociadas, en función de las horas de exposición al aire, en
dos sitios del intermareal rocoso de Baja California**

TESIS

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

Presenta:

Karla Verónica Pedraza Venegas

Ensenada, Baja California, México, agosto del 2011.

RESUMEN de la tesis de **Karla Verónica Pedraza Venegas**, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de MAESTRO EN CIENCIAS en Ecología Marina. Ensenada, Baja California. Agosto 2011.

Estructura de las praderas del pasto marino *Phyllospadix torreyi* y sus macroalgas asociadas, en función de las horas de exposición al aire, en dos sitios del intermareal rocoso de Baja California

Resumen aprobado por:

Dra. Silvia Emilia Ibarra Obando

La zona intermareal rocosa se caracteriza por presentar cambios a pequeña escala en la temperatura, luz, humedad, salinidad y condiciones hidrodinámicas, principalmente. La distribución de los organismos está determinada por el grado de exposición al oleaje, el tipo de sustrato y la exposición a la marea. El objetivo del presente trabajo fue determinar las variaciones estacionales del efecto de las horas de exposición al aire, sobre la estructura del pasto marino *Phyllospadix torreyi* y sus macroalgas asociadas. La hipótesis fue que *P. torreyi* presentaría valores reducidos de biomasa foliar y subterránea, densidad de haces e índice de área foliar en las zonas con mayor exposición al aire. Las macroalgas también presentarían biomasa reducida a mayor tiempo de exposición. Se compararon dos sitios con diferente pendiente topográfica: El Sauzal de Rodríguez, con pendiente más pronunciada, y Raul's, con una pendiente más suave. De octubre de 2009 a abril de 2010, se colectaron muestras a lo largo de tres transectos por sitio, mismas que fueron separadas en intermareal superior, con ≥ 100 horas de exposición al año, e intermareal inferior con ≤ 100 horas de exposición. Los resultados mostraron que, en El Sauzal, los valores más elevados en biomasa de *P. torreyi* correspondieron al intermareal superior, a pesar de que este nivel fue el que tuvo más horas de exposición al aire, con un valor promedio cercano a las 200 horas durante el periodo de estudio. En Raul's, las mayores biomasa se encontraron en el intermareal inferior, con apenas un promedio de 3 horas de exposición al aire. En ningún sitio, estrato, o mes, se pudo establecer una correlación clara entre la estructura de las praderas de *P. torreyi*, y las horas de exposición al aire. Las macroalgas, tuvieron valores más altos de riqueza y diversidad de especies en Raul's. El grupo de las algas café tuvo una contribución significativa en la biomasa medida. No se encontraron diferencias estadísticas en la biomasa de las macroalgas entre estratos, o entre meses.

Palabras Clave: Biomasa, desecación, macroalgas, pastos marinos, pendiente topográfica, zonación.

ABSTRACT of the thesis presented by **Karla Verónica Pedraza Venegas** as a partial requirement to obtain the MASTER OF SCIENCE degree in Marine Ecology. Ensenada, Baja California, México. August 2011.

Structure of the seagrass meadows of *Phyllospadix torreyi* and its associated macroalgae in terms of hours of exposure to air, in two sites of the rocky intertidal of Baja California

The rocky intertidal zone is characterized by its small-scale changes, mainly in temperature, light, humidity, salinity, and hydrodynamic conditions. Organisms' distribution is determined by the degree of wave shock, the type of bottom, and the tidal exposure. The objective of this study was to determine the seasonal fluctuations in the effect of the hours of air exposure, in the structure of the seagrass *Phyllospadix torreyi*, and its associated macroalgae. The hypothesis was that *P. torreyi* would present reduced values of above and belowground biomass shoots density, and leaf area index in the zones with greater air exposure. Macroalgae would also present reduced biomass values in the more exposed zones. Two sites with different topographic slope were compared: El Sauzal de Rodríguez, with a steep slope, and Raul's with a less pronounced slope. From October 2009 to April 2010, samples were collected along three transects per site, and separated into: higher intertidal, with ≥ 100 exposure hours per year, and lower intertidal, with ≤ 100 exposure hours. Results showed that at El Sauzal, the highest *P. torreyi* biomass values corresponded to the higher intertidal, despite the fact that this level had the highest number of hours of air exposure, with an average value close to 200 hours during the study period. At Raul's the highest biomass values were found at the lower intertidal, with an average value of barely 3 hours of air exposure. In no site, strata, or month, a clear correlation between *P. torreyi*'s bed structure and exposure hours could be established. Macroalgae had higher values of richness and species diversity at Raul's. The group of brown algae had a significant contribution to the measured biomass. No significant differences in macroalgae biomass were found, either between strata, or months.

Key words: Biomass, desiccation, macroalgae, seagrasses, topographic slope, zonation.

Dedicatoria

A las personas más valiosas en mi vida

Fernando, Emma, Edgar y Rabito.

Por que siempre están cuando más las necesito,

por darme valor para quedarme sola y

seguir adelante ante cualquier situación

Y porque si no estuvieran ahí...todo perdería su valor.

Gracias.....

Los amo!!!!

Agradecimientos

A CONACyT por proporcionarme la beca que me ayudo a mantenerme durante mi estancia en el posgrado y a CICESE por la oportunidad de formar parte del cuerpo estudiantil de esta institución.

A la Dra. Silvia Ibarra: Gracias por brindarme la oportunidad de trabajar contigo, por las experiencias adquiridas, por todos los conocimientos y consejos que me diste durante el desarrollo de tesis y el transcurso de mi estancia en este posgrado. Gracias por todos tus esfuerzos para que todo saliera lo mejor posible.

A mi comité de tesis: la Dra. Elena Solana Arellano por la ayuda brindada durante los momentos más difíciles de la tesis (la obtención y análisis de los resultados). También le agradezco los conocimientos durante esas clases de estadística y por su disposición de escucharme dentro y fuera del aula.

Al Dr. Ernesto García Mendoza: por esos viernes de discusión en el grupo del congal (Conocimiento Algal) en donde logre aprender muchas cosas de mis compañeros expositores, por las observaciones que en su momento me resultaron complicadas pero que siempre tuvieron razón de ser.

Al Dr. Francisco Ocampo Torres, por tener siempre la disposición de ayudarme, por los comentarios y sugerencias brindadas en los avances de tesis; y sobre todo por las clases extra rápidas de oleaje.

A los hermanos Luis Aguilar Rosas y Raúl Aguilar Rosas[†], por la ayuda brindada en la identificación de las macroalgas de la región.

Miriam Poumian Tapia muchas gracias por escucharme y darme ánimos en los momentos que sentía no podía seguir adelante, por todos tus consejos y pláticas para hacerme más ameno el trabajo de laboratorio. En fin por muchas y muchas cosas más, en verdad valoro toda la ayuda que me brindaste.

A todos los profesores que me dieron clase. A Olga Flores por las asesorías extra rápidas pero eficientes en estadística. Al Dr. Cuauhtémoc Nava por la ayuda en la obtención de los datos de horas de exposición al aire. Al topógrafo Eduardo Gil quien me apoyo en el levantamiento topográfico de los transectos de los dos sitios de estudio. Al Ing. Dimas de Jesús Hernández Silveira gerente de terminal de la empresa Energía Costa Azul por proporcionarme los datos de oleaje y temperatura utilizados en este estudio. A los dibujantes José María Domínguez y Francisco Javier Ponce.

A las muy queridas y estimadas secretarias del posgrado Elizabeth Farías y Lucía Román por el apoyo en todos los trámites administrativos que tenía que

hacer. Por el cariño y amistad que me brindaron durante mi estancia en este posgrado.

A todas aquellas personas que me dieron su ayuda durante la etapa de campo y laboratorio, Orión porque nunca te rajaste a pesar de que las olas te daban unos buenos revolcones, Abigail amigocha eres buenísima para trabajar en campo, Alejandro Rodríguez, Alejandro Arias, Luis Lombardo, Filippo Atilano y a Mafer (solecito) muchas gracias por tu compañía hasta las altas horas de la noche en el laboratorio y tus platicas en la tan añorada banquita, que bien la pasamos raptándonos a Richi de su laboratorio para darnos nuestro descanso de 10 min.

Pablito muchas gracias por ese año y medio que compartimos casa, fue una experiencia muy grata vivir con un gran ¡¡amigo!! esta etapa. A Lupita porque pareciera que hemos compartido depa durante toda mi estancia en Ensenada, gracias por tenerme paciencia y por hacerme saber que puedo contar contigo.

A todos mis amigos y a la familia incómoda: Ricardo, Giuliana, Magnolia, Abigail, Alex, César, Andreita, Gema, Alejandro Rodríguez, Héctor, Amayali, Nancy, Erick, Esthercita, Isabel y muchos muchos más que si no los nombro no es porque no los valore o recuerde, solo no tengo tanto espacio jejejeje pero aún así a todos aquellos que compartieron su amistad conmigo les doy las infinitas gracias.

A David por esas noches de revén (convivencia jiji) justas y necesarias después de arduos días de trabajo. Irak por todas esas tardes de pláticas, de juegos y por las bailadas que nos aventábamos, disfrute mucho tu compañía; y por supuesto al resto de los Tulicanos y amiguitos de Física Aplicada Rodrigo, Abimael, Paul, Hirata, Eli, Alejandro Gómez, Lalo, lástima que no compartimos más tiempo juntos pero qué bueno que los conocí.

A las integrantes de mi fabuloso equipo de básquet las Hijas de Darwin, de voley Surtido rico y a Paquito Núñez mi árbitro favorito.

Es imposible mencionar a toda la gente que me ayudo o que en algún momento me brindaron su amistad y apoyo, pero sinceramente les agradezco que lo hallan hecho.

Y por último pero solo en la lista y siendo ellos lo más importante en mi vida, gracias a mis papitos y a mis hermanos por todo el apoyo y esfuerzo que han hecho para que pueda cumplir con mis metas.

CONTENIDO

	Página
Resumen en español.....	i
Resumen en inglés.....	ii
Dedicatoria	iii
Agradecimientos.....	iv
Contenido	vi
Lista de figuras	ix
Lista de tablas	xii
I. Introducción	1
I.1.- Características generales de la zona intermareal rocosa.....	1
1.2 Ecología de la zona intermareal rocosa.....	6
1.3 Interacción de los pastos marinos en la zona intermareal rocosa	7
I.4 Macroalgas y pastos marinos del Southern California Bight.....	11
I.5 Biología y ecología del pasto marino <i>Phyllospadix</i>	13
I.6 Justificación	18
I.7 Hipótesis.....	19
I.8 Objetivos.....	20
II. Materiales y Métodos.....	21
II.1 Descripción del área de estudio	21
II. 2 Diseño de muestreo.....	24
II.3.1 Fuente de datos para la radiación fotosintéticamente activa (PAR) y temperatura superficial del mar (TSM).....	25

CONTENIDO (Continuación)

II.3.2 Altura promedio de las olas	25
II.3.3 Horas de exposición al aire	27
II.4 Trabajo de campo.....	27
II.5 Trabajo de laboratorio.....	29
II.5.1 <i>Phyllospadix torreyi</i>	29
II.5.2 Macroalgas	29
II.6 Procesamiento de datos y análisis estadísticos	30
III. Resultados.....	33
III.1 Variables ambientales	33
III.1.1 Radiación fotosintéticamente activa (PAR).....	33
III.1.2 Temperatura superficial del mar (TSM)	34
III.1.3 Altura promedio de las olas	34
III.1.4 Horas de exposición al aire	35
III.2 Variables biológicas.....	37
III.2.1. Cambios de <i>P. torreyi</i> en función de las horas de exposición al aire (nivel superior e inferior): biomasa parcial, densidad, LAI y biomasa total.....	37
III.2.1.1 Densidad	38
III.2.1.2 LAI	39
III.2.1.3 Biomasa total.....	39
III.2.2 Cambios de <i>P. torreyi</i> en función del tiempo: biomasa parcial, densidad, LAI y biomasa total.....	41
III.2.2.1 Raíces	41

CONTENIDO (Continuación)

III.2.2.2 Rizoma horizontal	42
III.2.2.3 Rizoma Vertical.....	44
III.2.2.4 Hojas	46
III.2.2.5 Densidad	48
III.3.2.6 LAI	50
III.3.2.7 Biomasa total.....	52
III.3.4 Macroalgas	57
III.3.4.1 Biomasa de macroalgas en función de las horas de exposición al aire.....	62
III.3.4.2 Biomasa de macroalgas en función del tiempo	63
III.3.5 Comparación de la biomasa total de <i>P. torreyi</i> con la biomasa total de macroalgas	65
IV Discusión.....	68
IV.1 Cambios de <i>P. torreyi</i> en función de las horas de exposición al aire	68
IV.2 Cambios de <i>P. torreyi</i> en función del tiempo.....	76
IV.3 Análisis de la comunidad de macroalgas	79
V Conclusiones.....	84
VI. Literatura Citada.....	85
VII. Anexo 1	101
Anexo 2	104

LISTA DE FIGURAS

Figura	Página
1 Horas de exposición al aire y distribución vertical de los organismos en la zona intermareal (modificada de Ricketts <i>et al.</i> , 1968).....	5
2 A) Estructuras de <i>Phyllospadix torreyi</i> , r-raíces, l-hojas; B) Rizoma, r-raíces, b- rizoma vertical (rama), l-hojas; C) Espádice maduro, l-hoja remanente, rn-parte oculta del fruto maduro, sp-bráctea, sx-espádice. Modificada de Dudley (1893) y den Hartog (1970).....	14
3 Mapa de distribución de <i>P. torreyi</i> en el continente americano. Modificado de..... http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/details/173320/0	15
4 Ubicación del área de estudio. Se muestran los dos sitios de trabajo.....	22
5 Boya Waverider Mark III para mediciones de altura de olas (Imagen proporcionada por la empresa Energía Costa Azul)	26
6 Posición del cuadrante y toma de muestra.....	28
7 Promedio de la radiación fotosintéticamente activa en el área de estudio.....	33
8 Promedio de temperatura superficial del mar en el área de estudio.....	34
9 Altura promedio de las olas en el área de estudio.....	35
10 Horas de exposición al aire en el intermareal superior e inferior durante los seis meses muestreados en los dos sitios de estudio.....	36
11 Biomasa promedio de las estructuras de <i>P. torreyi</i> por estratos en El Sauzal. Las barras representan ± 1 error estándar. (R.= Rizoma).....	37
12 Biomasa promedio de raíces en el intermareal superior e inferior en el Sauzal con respecto al tiempo. Las barras representan ± 1 error estándar.....	41

LISTA DE FIGURAS (Continuación)

13	Biomasa promedio de raíces en función del tiempo en el sitio de Raul's. Se unieron los dos niveles del intermareal. Las barras representan ± 1 error estándar.	42
14	Biomasa promedio de rizomas horizontales en el intermareal superior e inferior en el Sauzal con respecto al tiempo. Las barras representan ± 1 error estándar.	43
15	Biomasa promedio de rizomas horizontales en el intermareal superior e inferior en Raul's con respecto al tiempo. Las barras representan ± 1 error estándar.	44
16	Biomasa promedio de rizomas verticales en el intermareal superior e inferior en el Sauzal con respecto al tiempo. Las barras representan ± 1 error estándar.	45
17	Biomasa de rizoma vertical en función del tiempo en el sitio de Raul's. Ambos estratos se unieron. Las barras representan ± 1 error estándar.	46
18	Biomasa promedio hojas en el intermareal superior e inferior en el Sauzal con respecto al tiempo. Las barras representan ± 1 error estándar.	47
19	Biomasa promedio hojas en el intermareal superior e inferior en Raul's con respecto al tiempo. Las barras representan ± 1 error estándar.	48
20	Densidad de haces en el intermareal superior e inferior en el Sauzal con respecto al tiempo. Las barras representan ± 1 error estándar.	49
21	Densidad de haces en Raul's con respecto al tiempo. Las barras representan ± 1 error estándar.	50
22	LAI en el intermareal superior e inferior en el Sauzal con respecto al tiempo. Las barras representan ± 1 error estándar.	51
23	LAI en el intermareal superior e inferior en Raul's con respecto al tiempo. Las barras representan ± 1 error estándar.	52

LISTA DE FIGURAS (Continuación)

24	Biomasa total promedio en el Sauzal con respecto al tiempo. Las barras representan ± 1 error estándar.	53
25	Biomasa total promedio en el intermareal superior en Raul's con respecto al tiempo. Las barras representan ± 1 error estándar.	54
26	Número total de especies para el Sauzal y Raul's durante los meses de muestreo.....	57
27	Índice de diversidad de Shannon en el Sauzal y Raul's.	58
28	Índice de Riqueza de especies (índice de Margalef) en el Sauzal y Raul's.....	59
29	Índice de Equitabilidad de especies para los dos sitios de estudio durante los meses de muestreo.....	60
30	Biomasa promedio de las macroalgas, por división, para el sitio de El Sauzal. Las barras representan ± 1 error estándar.....	61
31	Biomasa promedio de las macroalgas por división, para el sitio de Raul's. Las barras representan ± 1 error estándar.	62
32	Biomasa promedio de macroalgas por sitio. Las barras representan ± 1 error estándar.	63
33	Biomasa promedio de macroalgas en función del tiempo para el sitio de El Sauzal y Raul's. Las barras representan ± 1 error estándar.	64
34	MDS de la biomasa mensual de macroalgas para cada sitio de muestreo, durante el período de estudio.....	65
35	Biomasa de <i>Phyllospadix</i> y macroalgas por estrato, en los dos sitios de muestreo, Sauzal y Raul's. Las barras representan ± 1 error estándar.	66

LISTA DE TABLAS

Tabla	Página
I Promedio de horas de exposición al aire por mes y por estrato en los dos sitios de estudio.	36
II Variables biológicas de <i>P. torreyi</i> por estrato y por sitio. Los valores representan promedios \pm 1 error estándar (*diferencias estadísticamente significativas con $p \leq 0.05$).	38
III Correlación entre las horas de exposición al aire y las variables biológicas en el intermareal superior e inferior de El Sauzal y Raúl's. $p \leq 0.05$ alta correlación.	40
IV Tabla de correlaciones entre las horas de exposición al aire con respecto a las variables biológicas para el intermareal superior e inferior de El Sauzal durante los meses estudiados. (N/A= No Aplica debido a que no hubo exposición al aire) $p \leq 0.05$ alta correlación.	55
V Tabla de correlaciones entre las horas de exposición al aire con respecto a las variables biológicas para el intermareal superior e inferior de Raúl's durante los meses estudiados. (N/A= No Aplica debido a que no hubo exposición al aire) $p \leq 0.05$ alta correlación.	56
VI Porcentajes de biomasa por mes para <i>Phyllospadix</i> y macroalgas en los dos sitios de estudio.	67
VII Ejemplos de cambios en la arquitectura de los pastos marinos en respuesta a diferentes variables ambientales.	71
VIII Principales variables reportadas para <i>P. torreyi</i> en la región del Southern California Bight. La densidad está expresada como (haces m^{-2}) y las biomásas como (g PS m^{-2}).	74
IX Variaciones de <i>P. torreyi</i> en función del tiempo, en los dos sitios de estudio (X =Ausencia de diferencias).	78
X Tabla de correlaciones entre las variables biológicas en el intermareal superior de El Sauzal. $p \leq 0.05$ alta correlación.	101
XI Tabla de correlaciones entre las variables biológicas en el intermareal inferior de El Sauzal. $p \leq 0.05$ alta correlación.	102

LISTA DE TABLAS (Continuación)

XII Tabla de correlaciones entre las variables biológicas en el intermareal superior de Raúl's. $p \leq 0.05$ alta correlación.....	102
XIII Tabla de correlaciones entre las variables biológicas en el intermareal inferior de Raúl's. $p \leq 0.05$ alta correlación.....	103
XIV Listado de especies presentes en cada sitio de muestreo.....	104

I. Introducción

La zona intermareal se ubica entre la línea de marea más alta y la línea de marea más baja; dicha zona representa una transición gradual entre el ambiente terrestre, caracterizado por su variabilidad en temperatura, luz y humedad, entre otras variables, y el ambiente acuático, distinguido por su relativa estabilidad ambiental. La alternancia entre el proceso de inundación y exposición al aire determina un ambiente físico único creando gradientes ambientales abruptos que determinan los patrones de distribución y abundancia de los organismos que viven en las costas rocosas (Carefoot, 1977; Barnes y Hughes, 1999; Menge y Branch, 2001; Karleskint *et al.*, 2009).

I.1.- Características generales de la zona intermareal rocosa

Los hábitats del intermareal rocoso están influenciados por varios factores, como el oleaje, que afecta la distribución de los organismos en la costa. Las olas son causadas por el viento y su tamaño está asociado principalmente a la distancia sobre la cual el viento actúa sobre el agua y a la intensidad del mismo viento. La acción de las olas en una localidad dependerá de su posición geográfica y la velocidad y dirección de los vientos que prevalecen en sus alrededores (Lewis, 1964). Los gradientes de exposición al oleaje son más severos en las puntas de salientes rocosas y gradualmente disminuyen su intensidad hacia las bahías y ensenadas protegidas. La intensidad del oleaje influye de manera directa sobre la remoción de organismos y de manera indirecta sobre las interacciones entre ellos. Los gradientes verticales en los perfiles topográficos implican un gradiente de exposición al aire, dicha exposición es mayor para los

organismos situados en la zona superior del intermareal (Menge y Branch, 2001).

Los cambios estacionales en el patrón de olas generan un cambio en las características de las playas. Durante el verano, cuando las olas son pequeñas y de longitud de onda larga, los granos de arena tienden a acumularse en la orilla formando playas amplias y gradualmente inclinadas; mientras que en invierno cuando las olas son más largas, más altas y más frecuentes, la parte superior de la costa es más empinada pero al mismo tiempo, la arena que queda en la playa crea una serie de barras en alta mar (Carefoot, 1977).

Otros gradientes físicos en la zona intermareal incluyen la sedimentación y salinidad. La sedimentación puede ser mayor en hábitats protegidos cuando las aguas cercanas tienen una gran carga de partículas en suspensión. Los gradientes de salinidad también pueden variar vertical y horizontalmente si hay infiltración de agua dulce o aportes de ríos. Las variables que presentan gradientes de pequeña escala o microgradientes, son la luz, la humedad y la temperatura (Carefoot, 1977; Garrity, 1984; Rosenfeld y Paine, 2002; Burd *et al.*, 2008; Karleskint *et al.*, 2009).

Las características físicas del ambiente juegan un papel importante en la distribución de los organismos (Karleskint *et al.*, 2009). Por ejemplo, Carefoot (1977) menciona que aunque las corrientes no causan daños por impacto, ni modifican la zonación en la zona de rompiente, pueden influenciar la distribución de los organismos intermareales determinando dónde y qué orientación deberán tener en el momento del asentamiento y a qué distancia las larvas y las esporas pueden ser transportadas desde el lugar de su liberación.

Otro ejemplo sería la temperatura, la cuál promueve la desecación, afectando la tasa y tipo de reacciones químicas que tienen lugar dentro de los organismos. La temperatura es una de las tres variables incluidas en la desecación, las otras

dos son la humedad y la velocidad del viento, las cuales presentan variaciones tanto estacionales como diarias (Carefoot, 1977).

Para los organismos intermareales, el término distribución contiene tres dimensiones primarias: la distribución de una especie en un espacio geográfico (barreras físicas que determinan los límites latitudinales y longitudinales); la distribución en función de la profundidad, hasta que punto por arriba y por debajo del nivel de bajamar media inferior se puede encontrar una especie y los detalles de la posición espacial inmediata de un individuo, incluyendo microambientes donde ciertas especies pueden ser encontradas (Rosenfeld y Paine, 2002). Estas tres dimensiones determinan la zonación, definida como el patrón de abundancia y distribución de los organismos desde el nivel superior al inferior de la zona intermareal (Lewis, 1964; Stephenson y Stephenson, 1972).

Existen varios esquemas de zonación para la zona intermareal. Sin embargo, el esquema de zonación típico para la costa del Pacífico es el siguiente (Doty, 1957; Ricketts *et al.*, 1968) (Fig. 1):

Zona 1 Supralitoral.- Zona de rocío. Esta zona abarca desde el nivel más alto al que llega el rocío y las olas de tormenta, al Nivel Medio de la Marea Alta. Es una zona esporádicamente húmeda. Los organismos característicos de esta zona son: la cochinilla marina (*Ligia*), balanos (*Balanus*), caracoles (*Littorina*) y lapas (*Acmea*), los cuales presentan un exoesqueleto duro. En este nivel se encuentran algas de los géneros *Rhodocorton* y *Prasiola*.

Zona 2. Eulitoral- Intermareal superior, u horizonte superior. Se encuentra delimitado desde el nivel de Pleamar a un nivel ligeramente por debajo del Nivel Medio del Mar. Los invertebrados característicos de esta zona son: balanos, caracoles de los géneros *Littorina* y *Tegula* y cangrejos del género *Pachygrapsus*, macroalgas de los géneros *Lophosiphonia*, *Pelvetiopsis*, *Endocladia*, *Pelvetia* y *Fucus*.

Zona 3.- Intermareal medio, u horizonte medio. De Pleamar Media Inferior al Nivel de Bajamar Media Inferior (el cero de la tabla de mareas). Normalmente cubierto y descubierto dos veces al día. Los organismos que se encuentran en este nivel se han adaptado al ritmo de las mareas. A este nivel, las algas empiezan a ser frecuentes. Por ejemplo, los géneros *Iridaea*, *Microcladia*, *Polysiphonia*, *Corallina*, *Halosaccion* y *Egregia*. Entre los invertebrados se encuentran cangrejos (*Hemigrapsus* y *Pagurus*), estrellas de mar (*Leptasterias*, *Pisaster*) quitones, caracoles del género *Thais*, percebes (*Pollicipes*), mejillones (*Mytilus*) y el abulón negro.

Zona 4 Sublitoral.- Intermareal inferior, u horizonte inferior. Normalmente este nivel queda expuesto al aire cuando hay mareas de gran amplitud. En este nivel se encuentran algas de los géneros *Laminaria* y *Gigartina*, al igual que el pasto marino del género *Phyllospadix*.

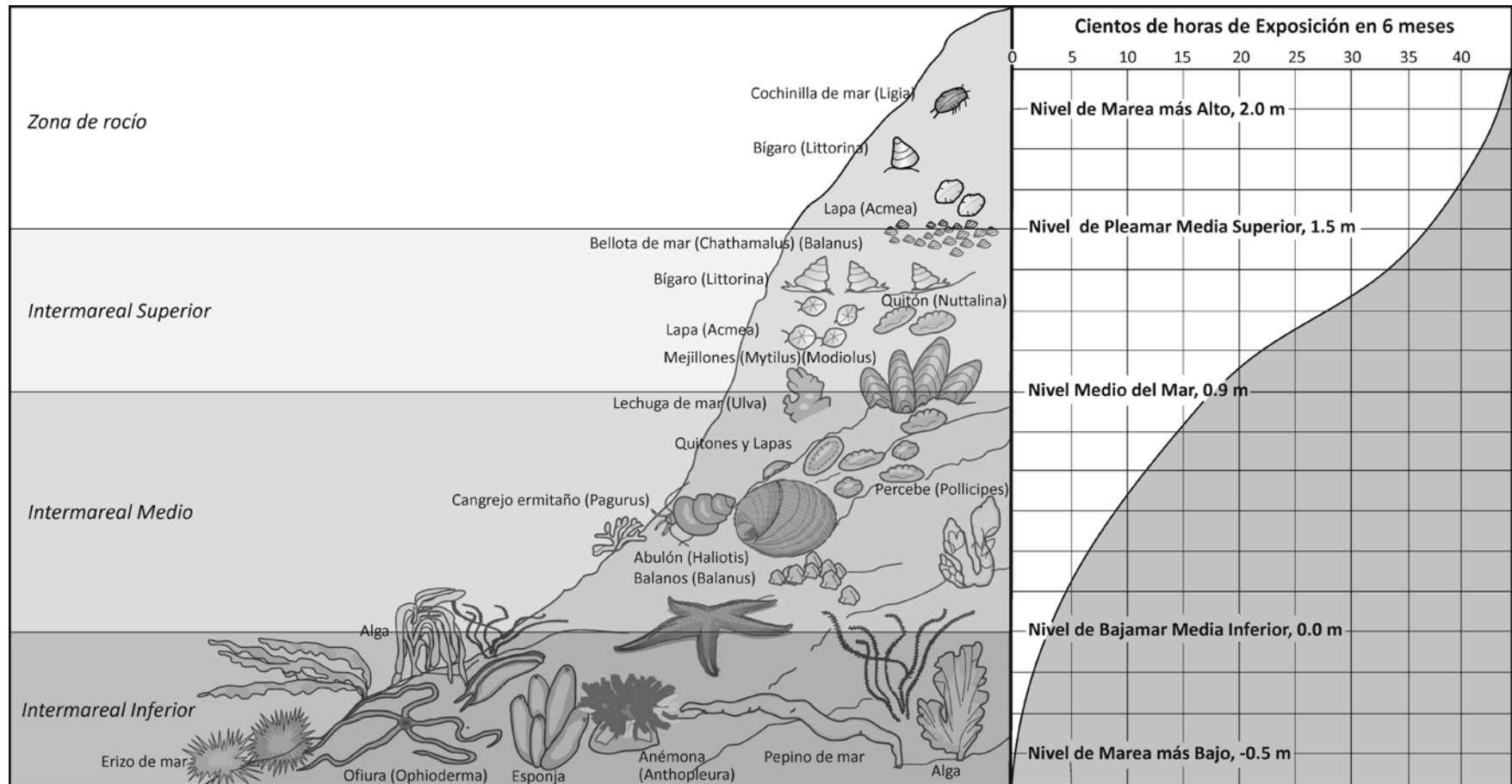


Figura 1.- Horas de exposición al aire y distribución vertical de los organismos en la zona intermareal (modificada de Ricketts *et al.*, 1968).

1.2 Ecología de la zona intermareal rocosa

Por lo general, el límite superior de la distribución de los organismos en la zona intermareal está determinado por la capacidad que tienen éstos de resistir la exposición al calor, desecación, falta de nutrientes y de oxígeno, a la fuerza del oleaje, así como al estrés asociado a la falta de agua (con las mareas); mientras que el límite inferior está controlado por la sucesión, competencia por espacio, depredación y en el caso de las macroalgas, por actividades de pastoreo y herbivoría (Ricketts *et al.*, 1968; Carefoot, 1977; Bell, 1995; Little y Kitching, 1996; Karleskint *et al.*, 2009).

Los organismos sésiles compiten por espacio (Branch, 1984). Esta competencia marca límites en su distribución, lo que se ha demostrado para muchos organismos incluyendo balanos, litorinas (Connell, 1961 a y b) y algas fucoides (Lubchenco, 1980). La competencia puede ser interespecífica, como la que establece el límite inferior entre *Chthamalus* y *Semibalanus* (Connell, 1961b), o por exclusión competitiva, que explica la ausencia de *Chthamalus* en la zona media, debido al rápido crecimiento de *Semibalanus* (Connell, 1961a).

La depredación, al igual que la herbivoría, puede controlar la diversidad, distribución y abundancia de especies en una comunidad (Paine, 1966; Lubchenco y Gaines, 1981; Gaines y Lubchenco, 1982; Hawkins y Hartnoll, 1983; 1985)

En el caso de la herbivoría, los estudios de Lubchenco (1978), demostraron cómo las litorinas se alimentaban de manera preferencial del alga verde *Enteromorpha* y no del alga roja *Chondrus*. La herbivoría en la zona intermareal la realizan principalmente los moluscos, gasterópodos (lapas y litorinas) y poliplacóforos (quitones) (Little y Kitching, 1996; Dawes, 1998). Para el caso de

los pastos marinos, se sabe que una fracción de su producción es destinada para el consumo de los herbívoros (Zieman *et al.*, 1984)

1.3 Interacción de los pastos marinos en la zona intermareal rocosa

La importancia ecológica de los pastos marinos se debe a que son fuente de nutrientes, zona de crianza para larvas y juveniles de especies de importancia comercial, y proveen de alimento y refugio a peces, organismos bentónicos y mamíferos marinos (Phillips y McRoy, 1980; Phillips, 1985; Kemp, 2000).

Algunas de las funciones ecológicas más importantes de las praderas de pastos marinos se ven afectadas indirectamente por las condiciones hidrodinámicas del área, ya que las olas, las mareas y las corrientes alteran la interfase sedimento-agua (Koch y Gust, 1999; Fonseca y Koehl, 2006). Los pastos marinos son capaces de modificar su ambiente debido a su estructura física, la cual atenúa la energía de las olas y las mareas, resultando en la depositación de partículas suspendidas y por lo tanto, en una reducción de la turbidez en la columna de agua (Harlin *et al.*, 1982; Ward *et al.*, 1984; Moriarty y Boon, 1989; Koch y Gust, 1999). Debido a que estos cambios pueden ser de gran magnitud y tener un efecto cascada, los pastos marinos han sido considerados como “ingenieros del ecosistema” (Jones *et al.*, 1997; Heck y Valentine, 2007). El entender los efectos que los pastos marinos provocan en el ambiente, puede ayudar a entender su distribución (Fonseca y Bell, 1998) y la composición de su fauna asociada (Fisher y Sheaves, 2003; Healey y Hovel, 2004; de Boer, 2007).

Con relación a los cambios que los pastos provocan en la columna de agua, el más obvio es la reducción de la cantidad de material en suspensión, lo que reduce la turbidez, que permite una mayor penetración de la irradiancia, favoreciendo el crecimiento de los pastos (Madsen *et al.*, 2001).

La irradiancia provoca respuestas de foto-aclimatación en los diferentes niveles de organización de las plantas, que van desde las membranas fotosintéticas hasta el dosel (Dennison y Alberte, 1986; Lee y Dunton, 1997; Olesen *et al.*, 2002). Estas respuestas de ajuste a la forma-función generan cambios en el tamaño de los haces y su arquitectura, asociados con las características funcionales básicas como la absorción de luz, la tasa fotosintética, el crecimiento de los nodos, todas ellas con importantes consecuencias para el balance de carbono y la supervivencia de los haces (Fourqurean y Zieman, 1991; Fitzpatrick y Kirkman, 1995; Longstaff y Dennison, 1999).

En respuesta a la reducción de irradiancia, los pastos marinos emplean mecanismos fisiológicos y morfológicos para balancear la pérdida de carbono (Dennison y Alberte, 1985), que incluyen: aumento en la captura de luz (aumentando la concentración de clorofila y reduciendo las proporciones de clorofila *a/b*) (Lee y Dunton, 1997); aumento en su eficiencia fotosintética (Ruíz y Romero, 2001); alteración de su morfología para incrementar la superficie de área foliar para capturar luz (Bulthuis, 1983) y reducción del tamaño y densidad de los haces, minimizando la demanda respiratoria y el auto-sombreado (Lee y Dunton, 1997; Collier *et al.*, 2009). La densidad de haces, longitud y ancho de las hojas, contenido de clorofila y porcentaje de tejido en biomasa también varían con los cambios en la atenuación de la luz de varias especies de pastos marinos (Williams y Dennison, 1990).

Cowper (1978) menciona que aunque la biomasa de macroalgas es menor comparada con la de los pastos marinos, ésta es capaz de reducir la cantidad de luz en las praderas de *Thalassia testudinum*. En su estudio Cowper (1978) encontró que si bien en condiciones de calma las macroalgas reducen en un 20% la intensidad luminosa, bajo la influencia del viento este valor asciende a 90%. También afirma que la productividad neta de las algas flotantes puede ser importante sólo en áreas pobres de pastos marinos y en condiciones de calma.

La velocidad de las corrientes tiene un efecto sobre la producción, la biomasa y la fotosíntesis de las plantas. El efecto de las corrientes sobre la fotosíntesis y la producción de los pastos marinos puede ser atribuido a la reducción de la capa límite y al aumento en el consumo de nutrientes inorgánicos disueltos (Fonseca y Kenworthy, 1987; Fonseca y Koehl, 2006).

La estabilidad del sedimento que promueven los pastos marinos puede aumentar sus tasas de sobrevivencia, especialmente durante condiciones extremas, como las tormentas (Gacia *et al.*, 1999). Se ha visto que la biomasa subterránea aumenta con un mayor disturbio por el oleaje, lo que sugiere un crecimiento compensatorio de los pastos para adaptarse a las condiciones locales desfavorables (Fonseca y Bell, 1998). La arquitectura del rizoma también varía entre especies, lo que probablemente tenga un efecto en la reducción de las corrientes (de Boer, 2007).

La reducción en la velocidad de la corriente se relaciona positivamente con la altura de las plantas y el área por superficie de las plantas se relaciona significativamente con la cantidad de partículas atrapadas (Gacia *et al.*, 1999). Gacia *et al.*, (1999) trabajaron con *Posidonia oceanica* y reportaron que cuando aumentaba el Índice de Área Foliar (LAI, por sus siglas en Inglés), a consecuencia de un aumento en el número de hojas por haz, el flujo vertical de sedimentos pasaba de 5 a 11 g peso seco m⁻² día⁻¹.

Las hojas de los pastos marinos también reducen la velocidad de las corrientes, favoreciendo la depositación de partículas de sedimento (Fonseca y Kenworthy, 1987). La magnitud de esta reducción será función de la biomasa y arquitectura de las praderas. En un estudio con *Thalassia testudinum*, Koch (1999), demostró que la velocidad de la corriente cerca del fondo era tres veces mayor que la velocidad del agua que pasaba por las hojas.

Phyllospadix iwatensis es una especie de pasto marino que crece en la costa de Choshi en Japón y se distribuye en la zona intermareal baja y la zona submareal alta. Un estudio comparativo sobre las características de las hojas, la estructura del follaje y los cambios de biomasa en esta zona, demostró que la gran cantidad de biomasa foliar y la densidad de rizomas de las plantas submareales nunca excede las de las plantas intermareales; por otro lado el denso follaje, la biomasa foliar y la alta densidad de rizomas tanto de las plantas submareales como intermareales es probablemente una adaptación a la circulación del agua (Yabe *et al.*, 1996)

La turbulencia local también influye en la resuspensión del material depositado en la pradera (Wolanski, 1992; Furukawa *et al.*, 1997). La tasa de resuspensión es menor en sedimentos que están cubiertos por haces de pastos doblados y en áreas de flujos unidireccionales; mientras que, en áreas dominadas por la marea, en las que las velocidades de fricción pueden ser tan elevadas como en las áreas sin vegetación, la resuspensión es mayor (Koch y Gust, 1999). El material resuspendido puede representar hasta un 95% de todo el material depositado en la pradera (Gacia y Duarte, 2001).

Como resultado de una mayor sedimentación al interior de las praderas de pastos marinos, la profundidad tiende a disminuir con el tiempo y las praderas se ven ligeramente elevadas con respecto al sedimento sin vegetación. Como consecuencia, las horas de exposición al aire durante las mareas bajas, aumentan en la zona intermareal (Madsen *et al.*, 2001); sin embargo, esta disminución en la profundidad aumenta la fricción, aumentando las tasas de erosión. De esta manera, el equilibrio entre la erosión y la depositación, junto con otros factores locales, es lo que determina la profundidad a la que se establecen las praderas de pastos marinos (Koch, 1999).

Los patrones de crecimiento estacional y los patrones de temperatura del agua son comparados frecuentemente para mostrar la importancia relativa de esta

variable, con relación a otras como por ejemplo la salinidad. Los pastos marinos pueden estar sujetos a amplias fluctuaciones estacionales, o inclusive, a amplias fluctuaciones diurnas en la temperatura del agua. Estos cambios de temperatura afectarán significativamente todos los procesos bioquímicos involucrados en la fotosíntesis y el crecimiento (Bulthuis, 1987).

Otros efectos de la temperatura del agua sobre los pastos marinos, incluyen la distribución latitudinal de las especies (den Hartog, 1970), la fenología¹, la repartición de productos fotosintéticos, la absorción y traslocación de nutrientes y otros procesos bioquímicos (Phillips *et al.*, 1983; McMillan, 1984; Bulthuis, 1987).

I.4 Macroalgas y pastos marinos del Southern California Bight

La costa noroeste de la península de Baja California, pertenece a la provincia biogeográfica templado-cálida del Noreste del Pacífico, que contiene a la ecoregión marina conocida como Southern California Bight (SCB) (Spalding *et al.*, 2007). Esta ecoregión se extiende desde Punta Concepción, en el sur de California, hasta Bahía San Quintín, en Baja California (Zedler, 1982; Dailey *et al.*, 1993a) y se reconoce como una zona de transición entre la biota de agua fría y la cálida-templada (Murray y Littler, 1981).

La SCB se caracteriza por tener una rica flora de macroalgas bentónicas y pastos marinos, que ocupan una gran diversidad de ambientes costeros. En los casi 1,000 km de línea de costa de esta región, los hábitats someros están sujetos a una gran variabilidad en la fuerza del oleaje, la influencia de las masas de agua oceánicas, los regímenes termales y el tipo de substrato, variables que contribuyen a la elevada diversidad de esta ecoregión (Abbott y Hollenberg, 1976; Murray y Littler, 1981). Así, se han reportado 492 especies de macroalgas,

¹ Fenología: Ciencia que trata de fenómenos biológicos periódicos con relación al clima, especialmente cambios estacionales desde el punto de vista de la climatología. Estos fenómenos sirven para la interpretación de zonas climáticas y estacionalidades (Lapedes, 1978).

de las cuales 70.5% son Rhodophyta, 17.5% Phaeophyta y 12% Chlorophyta. También hay cuatro especies de pastos marinos: *Phyllospadix scouleri*, *P. torreyi*, *Ruppia maritima* y *Zostera marina* (Murray y Bray, 1993).

Algunos estudios realizados sobre macroalgas en las costas de Baja California se enfocan a revisiones taxonómicas y distribución geográfica de las especies reportadas, tal es el caso de los estudios hechos por Dawson *et al.*, (1960), Pacheco-Ruíz y Aguilar-Rosas (1984), Aguilar-Rosas *et al.*, (1999), Aguilar-Rosas y Aguilar-Rosas (2003).

Las tres variables abióticas que se han considerado como relevantes en la región del SCB son: (1) Las características del substrato; (2) Las masas de agua superficiales y los regímenes de temperatura que las caracteriza, y (3) La acción del oleaje (Murray y Bray, 1993). Con respecto al substrato, el movimiento de la arena, o piedras, puede modificar de manera significativa la composición y abundancia de las macrofitas. Así, hay macrofitas oportunistas, que colonizan rápidamente las superficies perturbadas, otras que resisten la abrasión y depositación de arena y un tercer grupo que es más abundante en ambientes perturbados por la arena (Sousa, 1979; Littler y Littler, 1984). En estos ambientes con substrato inestable, las algas carnosas, las costrosas calcificadas y las coralinas erectas y articuladas son muy abundantes (Murray y Littler, 1984).

Las comunidades intermareales parecen responder a un aumento en la exposición al choque de las olas con un cambio en la composición de las especies y modificando su distribución vertical hacia niveles superiores en la zona intermareal (Stephenson y Stephenson, 1972; Seapy y Littler, 1978). La morfología de las macrofitas también se modifica, por lo que los organismos que están expuestos al oleaje son más gruesos, más cortos, más angostos y con estructuras de fijación más fuertes, que aquellos que crecen bajo condiciones de menor exposición al oleaje (Norton *et al.*, 1981; 1982).

Se han registrado variaciones estacionales en la distribución y abundancia de las poblaciones de macrofitas marinas, pero son difíciles de generalizar para toda la región del SCB, ya que las condiciones locales son más importantes que los ciclos temporales. Los disturbios abióticos que varían de importancia de un sitio a otro son: (1) Los eventos fuertes de precipitación, que son acompañados por una acumulación de sedimentos y una reducción de la salinidad; (2) Los periodos de calor extremo, baja humedad y fuertes vientos, si se presentan durante los periodos de exposición al aire; (3) Las grandes olas generadas por tormentas, y (4) El transporte de arena a lo largo de la costa (Murray y Bray, 1993). Es probable que la variable ambiental de mayor importancia sea el patrón estacional de exposición al aire durante el día (Seapy y Littler, 1982; Littler *et al.*, 1991).

A pesar de la gran variabilidad de un sitio a otro, dos patrones estacionales se han reconocido para las macrofitas de esta región: (1) Reducciones ligeras en la biomasa y diversidad después de los periodos de exposición al aire durante el día, característicos del otoño e invierno, y (2) Crecimiento y acumulación de grandes biomásas de macroalgas durante largas horas de exposición a la luz y aguas más cálidas que caracterizan al verano (Littler, 1980 a y b; Littler *et al.*, 1991).

I.5 Biología y ecología del pasto marino *Phyllospadix*

El género *Phyllospadix*, pertenece a la familia Zosteraceae. *Phyllospadix* tienen un rizoma comprimido, rastrero y perenne, que da lugar a haces erectos, cortos o largos, con hojas lineares y gruesas. Las partes reproductivas consisten de ejes aplanados como espigas, conocidos como espádices. Cada espádice lleva las flores en uno de sus lados aplanados. Las plantas son dioicas, es decir, hay plantas masculinas y plantas femeninas. El polen es filamentoso y la polinización es hidrófila (Tomlinson, 1982) (Fig. 2).

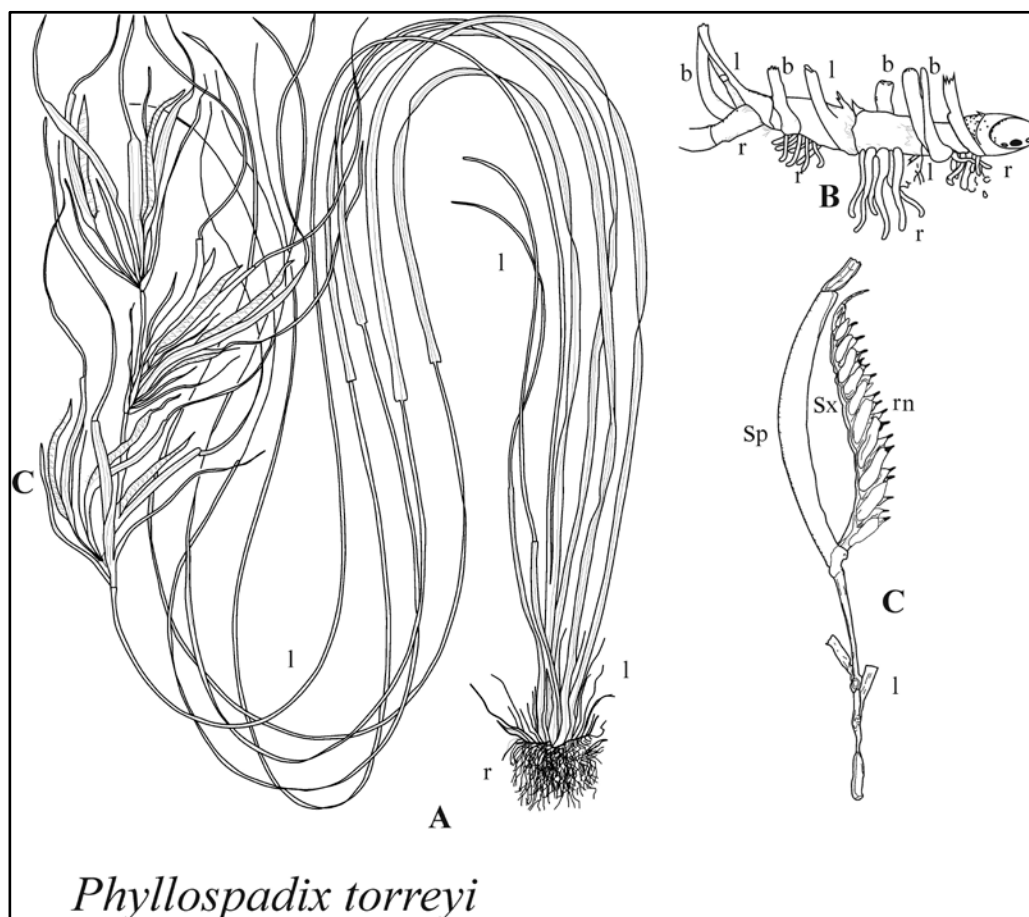


Figura 2.- A) Estructuras de *Phyllospadix torreyi*, r-raíces, l-hojas; B) Rizoma, r-raíces, b- rizoma vertical (rama), l-hojas; C) Espádice maduro, l-hoja remanente, rn-parte oculta del fruto maduro, sp-bráctea, sx-espádice. Modificada de Dudley (1893) y den Hartog (1970).

Existen cinco especies del género *Phyllospadix* en la costa Pacífico de Norteamérica y Japón. Den Hartog (1970), reporta la presencia de tres especies para Norteamérica: *P. torreyi*, desde la Isla de Vancouver a Baja California; *P. scouleri*, desde la Isla Dundas, en Canada, hasta Baja California, y *P. serrulatus*, en Alaska; sin embargo, Tomlinson (1982) reporta únicamente a *P. torreyi* y a *P. scouleri* para las costas de Norteamérica (Fig. 3).



Figura 3.- Mapa de distribución de *P. torreyi* en el continente americano. Modificado de <http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/details/173320/0>.

Las especies de *Phyllospadix* son ecológicamente diferentes a otros pastos marinos porque viven en costas expuestas, se pegan directamente a las rocas y forman colonias en forma de tapetes (den Hartog, 1970; Tomlinson, 1982; Blanchette, 1999). Se les encuentra en el intermareal inferior, hasta unos 10-15 metros de profundidad y en la zona submareal. Las hojas de *P. torreyi* son angostas, miden de 1 a 2 mm de ancho, tiesas, o rígidas y llegan a medir hasta

más de 1m de largo, cuando crecen en pozas de marea o en hábitats menos expuestos a la desecación. En zonas en las que los haces están más expuestos al aire, las hojas son más cortas y tienen las puntas de color café en las épocas del año en las que la exposición al aire es durante el día (Stewart, 1991).

Las praderas de *Phyllospadix* desaparecen bajo condiciones de excesiva desecación (Ramírez-García *et al.*, 1998; Boese *et al.*, 2005). De hecho, Drysdale y Barbour (1975), ya habían mostrado que *P. torreyi* presentaba un crecimiento reducido bajo condiciones de baja salinidad y elevada intensidad luminosa y temperatura del agua. Ramírez-García *et al.* (1998), estudiaron la distribución batimétrica, la biomasa, la dinámica de crecimiento y la producción primaria de las especies de *Phyllospadix* presentes en la costa de Baja California. Ramírez-García *et al.*, (1998), observaron que entre los 40 y 50 cm por debajo del Nivel de Bajamar Media Inferior, NBMI, la máxima cobertura correspondía a *P. scouleri*. Con respecto a la variabilidad estacional, ambas especies, *P. torreyi* y *P. scouleri*, mostraron patrones estacionales similares, caracterizados por valores bajos de biomasa y producción de hojas en abril, que corresponde con el período de mayor tiempo de exposición de los haces al aire. Los valores máximos de biomasa y producción de hojas se encontraron en agosto, cuando la exposición al aire durante el día fue menor.

Poco se sabe sobre la ecología reproductiva de *Phyllospadix*, así como las proporciones entre sexos y los factores que los determinan. Williams (1995), encontró que en la Isla Catalina, al Sur de California, los haces reproductivos masculinos eran más largos conforme aumentaba la profundidad de la pradera, mientras que los haces femeninos tenían una mayor biomasa. Williams (1995), también demostró que las condiciones hidrodinámicas juegan un papel muy importante en la reproducción de las plantas acuáticas y en la estructura de la población. Blanchette *et al.*, (1999), mencionan que el grado de variabilidad espacial que existe en el reclutamiento de semillas de *Phyllospadix*, es explicado por la abundancia y la composición de especies hospederas, pues el

reclutamiento de las semillas depende de la presencia de plantas hospederas (principalmente algas ramificadas) que sirvan como sustrato para que las semillas se fijen y adhieran al sustrato. Otra variable que influye en la capacidad de las semillas para adherirse a una planta, es el movimiento del agua (Blanchette et al., 1999).

Entre las fanerógamas marinas y las algas macroscópicas se establece una competencia por luz y espacio. Stewart (1989), mostró que el límite inferior entre *P. torreyi* y el alga *Corallina pinnatifolia* es dinámico. Cuando el oleaje arranca los rizomas de la fanerógama, el área denudada es inmediatamente ocupada por las coralininas. Por otro lado, la existencia de algas calcáreas en rocas que han sido sustrato para los rizomas de *Phyllospadix*, permite comprobar que el pasto marino también cubría el áreas previamente ocupadas por las algas coralininas. Entre las especies de pastos también se establece una competencia por espacio y se ha observado que *P. torreyi* excluye a *P. serrulatus*, posiblemente porque esta última especie sea más vulnerable al disturbio (Cooper y McRoy, 1988).

Durante las mareas bajas, *Phyllospadix* funciona como refugio para animales como pulpos (*Octopus* spp.), cangrejos ermitaños (*Pagurus* spp), cangrejos de rocas (*Cancer* spp.), cangrejos del kelp (*Pugettia* spp.) y ocasionalmente de la langosta marina de California (*Panulirus interruptus*). También provee un hábitat de crianza para peces, invertebrados y algunas algas intermareales (Stewart y Meyers, 1980; Wyllie-Echeverria et al., 2007).

I.6 Justificación

A lo largo de la costa Baja California, sólo existen los estudios de Ramírez-García *et al.*, (1998 y 2002), que describen la estructura de las praderas de *Phyllospadix* en la parte norte, centro y sur de la península de Baja California. Ramírez-García *et al.*, (1998) reportan que bajo condiciones de excesiva desecación, existe una disminución de la biomasa de *Phyllospadix*.

Por otro lado, se sabe que el límite superior de distribución de las especies de *Phyllospadix* está determinado por su capacidad de resistir la exposición al aire durante el día (Phillips 1979, Stewart 1989, Yabe *et al.* 1996). Estas condiciones ambientales determinan que los haces que están más expuestos al aire presenten algunos cambios morfológicos, como por ejemplo, las hojas sean más cortas o tengan menores biomásas.

Con respecto a las macroalgas, aunque se han realizado estudios florísticos sobre las macroalgas del intermareal rocoso en Baja California (Pacheco-Ruíz y Aguilar-Rosas, 1984; Aguilar-Rosas *et al.*, 1999; Aguilar-Rosas y Aguilar-Rosas, 2003), no existen estudios sobre los efectos del tiempo de exposición al aire sobre la composición de especies y la biomasa de las macroalgas. Asimismo, no existen estudios sobre variaciones estacionales en su cobertura o biomasa.

Por este motivo, en este estudio se plantea caracterizar la estructura de la pradera de *P. torreyi* y sus macroalgas asociadas en respuesta a las horas de exposición al aire, a través de la comparación de dos sitios con pendiente diferente en un período de tiempo que comprendió de octubre 2009 a abril 2010.

I.7 Hipótesis

- ✦ La estructura de las praderas de *P. torreyi* presentará cambios en función de las horas de exposición al aire, con menor biomasa foliar y subterránea, densidad de haces y LAI, en el intermareal superior.
- ✦ Se encontrarán valores mínimos en la biomasa foliar y subterránea, densidad de haces y LAI en otoño e invierno y valores más elevados en primavera.
- ✦ La biomasa de macroalgas presentes en las praderas de *P. torreyi*, será menor en el intermareal superior
- ✦ La biomasa de macroalgas será menor durante el invierno y mayor en primavera

I.8 Objetivos

General:

Conocer las variaciones estacionales del efecto de las horas de exposición al aire, sobre la estructura del pasto marino *P. torreyi* y sus macroalgas asociadas.

Particulares:

- ✚ Caracterizar las variaciones de la radiación fotosintéticamente activa (PAR), temperatura superficial del mar (TSM), altura promedio de las olas y horas de exposición al aire en el área de estudio, de octubre de 2009 a abril de 2010.

- ✚ Describir la estructura de las praderas del pasto marino *P. torreyi* en función de las horas de exposición al aire y del tiempo

- ✚ Determinar la biomasa de las macroalgas asociadas a las praderas de *P. torreyi* en función de las horas de exposición al aire y del tiempo

II. Materiales y Métodos

II.1 Descripción del área de estudio

Para esta investigación se seleccionaron dos zonas de muestreo: la primera ubicada en el sitio conocido como Raul's, en Puerto Nuevo, en el kilómetro 42 de la carretera Tijuana-Ensenada a los 32° 14' 48"N; 117° 56' 41"W. La segunda zona se ubica dentro de la Bahía de Todos Santos, en el sitio conocido como El Sauzal de Rodríguez, que se encuentra en el km 6.5 de la carretera Ensenada-Tijuana, a los 31° 52' 01"N; 116° 40' 23"W (Figura 4).

Los sitios de muestreo pertenecen a la región conocida como la Southern California Bight (SCB), la cual comprende desde Punta Concepción en California, EUA, hasta Punta Colonet en Baja California, México (Espinosa-Carreón *et al.*, 2001). Uno de los factores oceanográficos que influyen en la zona de la SCB es la presencia de la Corriente de California (CC), la cual contribuye fuertemente a los cambios en las características oceanográficas que se encuentran en esta área (Hickey, 1993). Las costas de la zona están constituidas morfológicamente por acantilados, terrazas y playas arenosas, predominando los acantilados con zonas rocosas y expuestas al oleaje (Aguilar-Rosas *et al.*, 1999).

El clima es del tipo mediterráneo seco, templado, con verano cálido e invierno húmedo; el período de lluvias es de noviembre a abril, y la temperatura media anual oscila entre los 12 y 24°C (Reyes *et al.*, 1990; Aguilar-Rosas *et al.*, 1999).



Figura 4.- Ubicación del área de estudio. Se muestran los dos sitios de trabajo.

Los vientos que dominan son del noroeste, principalmente durante la primavera y el verano, con magnitudes de 9-18 Km/h forzando las surgencias costeras que proveen de nutrientes al ecosistema. Durante el otoño e invierno, los vientos del noroeste son interrumpidos por vientos fuertes, cálidos y secos del sureste

denominados Santa Ana, con velocidades de $\sim 12 \text{ m s}^{-1}$ (Argote *et al.*, 1991; Gil *et al.*, 1991; Dailey *et al.*, 1993a).

En general, la variación anual de la temperatura superficial en la bahía es de 5.5°C , con un mínimo de 14°C en marzo y una máxima de 20°C en agosto. En junio y julio la temperatura promedio es de 16°C en las partes interiores de la bahía. La temperatura máxima se registra en agosto con 21.5°C (Walton, 1995). En general las mayores temperaturas dentro de la bahía se registran en la boca del Estero de Punta Banda y en el área aledaña al puerto de Ensenada. Durante los meses de junio a octubre se registran las menores temperaturas en la zona de Punta San Miguel, sitio en el que no influye el efecto térmico de la bahía, lo que parece ser una evidencia de surgencia (Morales-Zúñiga, 1977; Secretaria de Marina, 1974). La salinidad superficial máxima es de 33.7°C en verano y la mínima de 33.3°C en invierno (Espinosa-Carreón, 1996)

Las mareas son mixtas semidiurnas, con dos pleamares y dos bajamares en un día lunar (24.84 h). El intervalo de Media Marea Superior, o diferencia entre el nivel de Bajamar Media Inferior y el Nivel de Pleamar Media Superior, es de aproximadamente 1.6 m. En un ciclo anual, los niveles de mar más altos se presentan en el verano; mientras que los más bajos suceden durante el invierno (Secretaria de Marina. 2002).

La bahía de Todos Santos se ubica en el extremo noroccidental de la península de Baja California, entre los $31^{\circ}47' \text{ N}$ y los $116^{\circ} 43' \text{ W}$ con un área aproximada de 240 km^2 (Smith *et al.*, 2008). Es una bahía que se caracteriza por tener una costa exterior protegida, donde la fuerza de las olas es disipada. Este tipo de costas generalmente son cóncavas y protegidas por una punta o una isla, en este caso las Islas de Todos los Santos (Ricketts *et al.*, 1992).

El patrón de circulación dentro de la bahía consiste de la afluencia de agua oceánica desde el norte y sur, que sigue el contorno de la costa y forma un giro

ciclónico hacia el sur y un giro anticiclónico hacia el norte (Álvarez-Sánchez *et al.*, 1988; Argote *et al.*, 1991).

El sitio de Raúl's es una costa abierta, es decir sin protección al oleaje. Este tipo de costas son generalmente convexas y sostiene un grupo característico de organismos que se han adaptado al oleaje (Ricketts *et al.*, 1968). Para este sitio en particular, el impacto del oleaje es menor, ya que la presencia de islotes lo protegen de la acción del oleaje, además de que presenta una pendiente suave, que permite que la zona entre mareas sea amplia y se presenten hábitats diversos (Pacheco-Ruíz y Aguilar-Rosas, 1984).

II. 2 Diseño de muestreo

Los muestreos se llevaron a cabo mensualmente de octubre de 2009 a abril de 2010, a excepción del mes de febrero, debido a que se realizaron dos muestreos por época del año (otoño, invierno y primavera) con la finalidad de conocer la estacionalidad, tanto en la estructura del pasto marino como de las especies de macroalgas asociadas a ellos. Los períodos de muestreo fueron durante las mareas bajas diurnas.

Con la ayuda de un topógrafo, se establecieron tres transectos perpendiculares a la línea de costa en la zona intermareal de cada sitio de estudio, referidos al Nivel de Bajamar Media Inferior (NBMI). Cada transecto medía 30 m de longitud y estaban separados entre sí por una distancia de 100 m aproximadamente, con el fin de cubrir las orillas y centro de la pradera en cada uno de los sitios. Los transectos fueron geoposicionados (GPS Garmin) en su inicio y fin para su subsecuente localización. También fueron referidos con respecto a puntos fijos en tierra, como construcciones o rocas grandes para facilitar su localización.

Al revisar el número de horas de exposición al aire a lo largo de un año para los dos sitios de estudio, y tomando como base el nivel al que estaban referidos los

perfiles (NBMI), se encontró que la mayoría de los valores quedaban por debajo de las 500 horas reportadas por Ricketts *et al.*, (1968) para la costa del Pacífico. Por este motivo, se decidió establecer 100 horas anuales de exposición al aire, como el valor que permitiría distinguir el intermareal superior, ≥ 100 hrs anuales, del intermareal inferior ≤ 100 horas de exposición al año. Cada transecto se dividió en dos estratos, de acuerdo a la cantidad de horas de exposición al aire (Fig. 1).

II.3.1 Fuente de datos para la radiación fotosintéticamente activa (PAR) y temperatura superficial del mar (TSM)

Para la caracterización de la zona de estudio, que incluye a los dos sitios, se midió la radiación fotosintéticamente activa (PAR), la altura promedio de las olas (H_{mean}), la temperatura superficial del mar (TSM) y las horas de exposición al Aire.

El conjunto de datos para PAR ($\text{mol/m}^2/\text{día}$) fueron obtenidos del sitio web Ocean color (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/>) de NOAA utilizando el sensor Sea WIFS. Los datos de la TSM ($^{\circ}\text{C}$) se obtuvieron del sensor Aqua MODIS. Se utilizaron imágenes con una resolución espacial de 9 Km, una rejilla de 3x3 y temporalidad de un mes, correspondiente al período mayo de 2009 – mayo de 2010. De estas imágenes se obtuvieron los promedios mensuales, que son los valores que se presentan.

II.3.2 Altura promedio de las olas

Los datos de altura promedio de las olas fueron proporcionados por la empresa Energía Costa Azul. Las mediciones se hicieron utilizando una boya Waverider Mark III de Datawell para realizar observaciones de manera continua y en tiempo real. La boya tiene una dimensión de 90 cm de diámetro por 95 cm de alto y fue fondeada a $31^{\circ} 59.19' \text{ N}$ y $116^{\circ} 51.6' \text{ W}$, aproximadamente a 800 m de la línea

de costa y a una profundidad de 35 metros (Fig. 5). El sistema de anclaje utilizado le permite a la boya desplazarse como partícula libre siguiendo el movimiento del agua al paso de las olas.

El sensor utilizado para medir la altura de las olas funcionaba en un intervalo de -20 a +20 m, con una resolución de 0.01 m y con una precisión de <math><0.5\%</math> del valor medido después de la calibración. El período de las olas que puede afectar el sensor varió entre 1.6 y 30 seg. Para obtener un dato de altura significativa de la ola se tomó el promedio del tercio de las olas más altas que se registraban durante 30 min. Los datos utilizados fueron las medias mensuales de la altura significativa de mayo de 2009 a mayo de 2010, excepto por los meses de agosto y septiembre, para los que no hubo mediciones y se tuvo que hacer una interpolación.



Figura 5.- Boya Waverider Mark III para mediciones de altura de olas (Imagen proporcionada por la empresa Energía Costa Azul)

Debido a que sólo fueron proporcionados los datos de promedios mensuales, no pudimos calcular las estadísticas descriptivas para esta variable.

II.3.3 Horas de exposición al aire

Las horas de exposición al aire se refiere al número de horas durante las cuales el nivel del mar es menor a la elevación de los cuadrantes estudiados; los datos se calcularon en el Laboratorio del Nivel del Mar de CICESE, a través de una relación entre la topografía de los perfiles referidos al NBMI y el nivel de las mareas.

II.4 Trabajo de campo

Las salidas de campo se realizaron durante los meses de octubre, noviembre y diciembre de 2009 y enero, marzo y abril de 2010, durante las mareas bajas diurnas. En cada salida de campo y en cada sitio, se colocaban tres cuadrantes de 25 x 25 cm al azar en los primeros 10 m de cada transecto y tres cuadrantes en los últimos 10 m, de manera alternada: un cuadrante a la derecha y el siguiente a la izquierda. De esta manera, en cada fecha de muestreo, cada sitio tenía 9 réplicas para caracterizar el nivel intermareal superior y 9 réplicas para el intermareal inferior.

El número mínimo de muestras se obtuvo teniendo en consideración el nivel de confianza de los estimadores parámetros poblacionales, el error típico y los grados de libertad. El propósito fue tener una muestra lo suficientemente grande para reducir el error y aumentar nuestros niveles de confianza.

Con la ayuda de una espátula se colectaba todo el material vegetal que se encontraba dentro de los cuadrantes, se enjuagaba quitando restos de sedimento o rizomas muertos, así como grandes conchas y se colocaba en bolsas de plástico previamente etiquetadas (Fig. 6). Las muestras fueron llevadas al Laboratorio de Biología Vegetal Bentónica, del Centro de

Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE) y congeladas hasta su procesamiento en el laboratorio.

Para cada muestra se midieron las siguientes variables (Short *et al.*, 2008):

1.- La densidad de haces (número de haces por m²) de *Phyllospadix torreyi*. Para ello, se contaba el número de haces que se encontraba dentro de cada cuadrante.

2.- La biomasa total se obtuvo retirando todo el material vegetal que se encontraba dentro de cada cuadrante, incluyendo las raíces y rizomas de *P. torreyi* y las macroalgas.

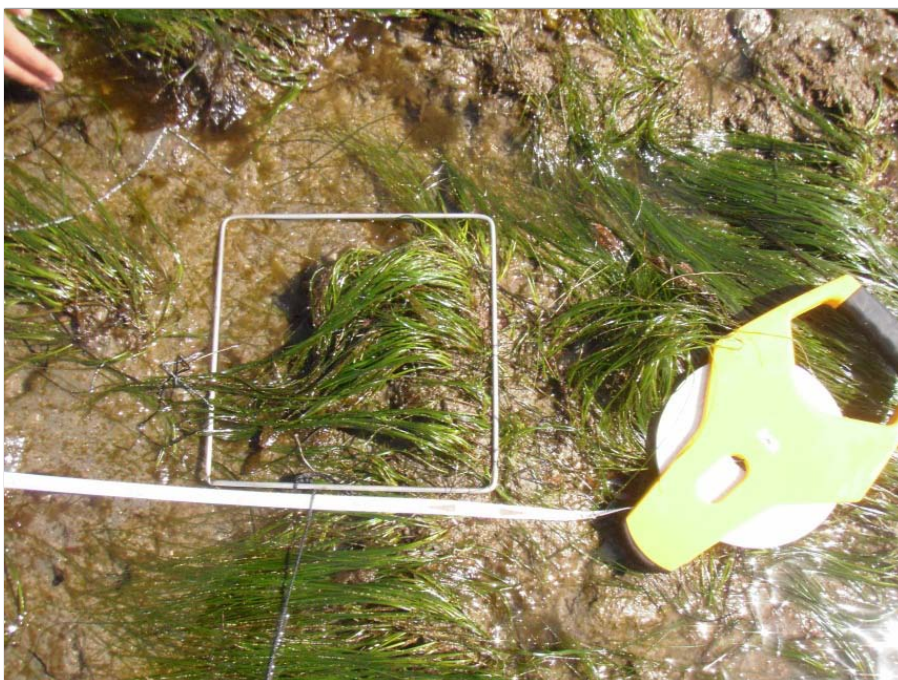


Figura 6.- Posición del cuadrante y toma de muestra.

II.5 Trabajo de laboratorio

II.5.1 *Phyllospadix torreyi*

Todo el material obtenido de los cuadrantes fue lavado con agua potable y separado en especies de macroalgas y pastos marinos. Los haces de *Phyllospadix* se separaron en hojas, raíces y rizomas.

Se eliminaron las epífitas de las hojas de *Phyllospadix* sumergiéndolas por 15 minutos en una solución de ácido fosfórico al 5% con agua dulce y raspadas con una navaja (Zieman, 1968; Short *et al.*, 2008).

Para la determinación del Índice de Área Foliar (LAI), se obtuvieron las siguientes medidas para cada haz:

1. Número de hojas por haz
2. Longitud de las hojas (medida con una regla de 60cm)
3. Ancho de la hoja (medida con un vernier marca Mitutoyo CD-6"CS con una precisión de $\pm 0.01\text{mm}/0.0005''$).

Los datos de largo y ancho de cada hoja se transformaron a metros para poder expresar el índice de área foliar en metros cuadrados de superficie. Una vez obtenido dicho valor, se multiplicó por 16 para expresar el área que cubría la hoja en un metro cuadrado de superficie (m^2 por m^2) (Ibarra-Obando *et al.*, 1997).

II.5.2 Macroalgas

Para poder hacer la identificación taxonómica de las macroalgas, éstas fueron separadas por especie, colocadas en bolsas de plástico etiquetadas con los datos del lugar de muestreo, fecha y clave del transecto, cuadrante y número de especie. Las muestras fueron fijadas con formol al 4% (Pacheco-Ruíz y

Aguilar-Rosas, 1984) e identificadas en el laboratorio de Taxonomía de Algas del Instituto de Investigaciones Oceanológicas de la Universidad Autónoma de Baja California.

Todo el material vegetal (*Phyllospadix* y macroalgas) fue secado durante 48 horas a 60°C en una estufa y posteriormente pesado en una balanza digital (OAHUS precisión de ± 0.0001 gr.) para obtener la biomasa en gramos de peso seco.

Todas las variables biológicas fueron expresadas por metro cuadrado, para lo cual se multiplicó el valor obtenido en cada cuadrante, por 16. La biomasa de pastos marinos y macroalgas fue expresada como gramos de peso seco por metro cuadrado (g PS m⁻²).

II.6 Procesamiento de datos y análisis estadísticos

Se calcularon los promedios por estrato (intermareal superior e inferior), por mes (octubre de 2009 a abril de 2010) y por sitio (Raul's y El Sauzal), de las variables biológicas; biomasa de raíces, biomasa de rizomas, biomasa de hojas, biomasa total, densidad de haces, LAI y las horas de exposición al aire. También se obtuvieron los promedios mensuales para cada una de las variables ambientales con la finalidad de caracterizar la región de estudio, lo que incluye a los dos sitios.

Se utilizó el paquete estadístico STATISTICA 8.0 para obtener las estadísticas descriptivas de cada variable y para saber si los datos presentaban normalidad y homogeneidad de varianzas. Como los datos no presentaron homogeneidad de varianzas, ni normalidad, se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para muestras independientes y para conocer si había diferencias significativas entre los estratos, meses y sitios de los datos de biomasa (total, de raíces, rizomas y hojas), densidad y LAI de *P. torreyi*. Cuando los datos mostraban diferencias significativas entre sí, la prueba que se utilizó para saber entre qué

variables existían dichas diferencias fue la de Duncan que también es una prueba no paramétrica (Zar, 1996). Debido a que no hay estudios relacionados con la influencia de las horas de exposición al aire y la morfología del pasto marino *P. torreyi*, se hizo un análisis de correlación para saber si la biomasa de raíces, rizomas, hojas y biomasa total del pasto presentaban alguna relación con dicha variable. También se hizo una prueba de correlación entre las variables biológicas para cada estrato en los dos sitios de estudio.

Cuando no se encontraban diferencias significativas entre estratos de la zona intermareal, éstos se unían y se calculaban sus estadísticas descriptivas, esto con el fin de aumentar el poder de los análisis estadísticos (Minchinton y Bertness, 2003).

La biomasa de macroalgas se organizó por divisiones: Chlorophyta, Phaeophyta y Rhodophyta, para encontrar si había o no diferencias entre estratos, fechas de muestreo y sitios. Posteriormente se hizo una prueba de Kruskal Wallis de la biomasa total de macroalgas en función del estrato, los meses y los sitios de estudio.

Con el paquete estadístico PRIMER 6.1.11 se obtuvo para los dos sitios de muestreo, el índice de riqueza de especies, el índice de diversidad de Shannon-Wiener y el índice de equitabilidad de especies (índice de Pielou), que se aplicó a la lista de especies de macroalgas. La riqueza de especies es una medida relacionada al número total de especies presentes; mientras que el de diversidad está dado por:

$$H' = -\sum_i p_i (\log p_i) \quad (1)$$

donde p_i es la proporción de la cantidad total (biomasa, etc.) derivados de la especie i (Clarke y Warwick, 1994).

El índice de equitabilidad es expresado como :

$$J' = H' \text{ (observada)} / H'_{\text{max}} \quad (2)$$

donde H'_{max} es la diversidad máxima posible que se hubiera obtenido si todas las especies fueran igualmente abundantes (Clarke y Warwick, 1994).

Se hizo un escalado multidimensional (MDS por sus siglas en inglés) con el programa PRIMER 6.1.11, basado en la biomasa de las especies encontradas en cada sitio de muestreo durante los meses en los que se llevo a cabo este estudio, con el fin de reforzar los resultados obtenidos por la prueba de Kruskal-Wallis. El análisis se hizo para dos factores con un 35% de similitud (Clarke y Warwick, 1994).

Para conocer las diferencias entre las macroalgas y pastos marinos en función del estrato y del tiempo se hicieron tablas de contingencia, las cuales se basan en estudios de la influencia de una variable (variable independiente) sobre la forma en que se modifica otra (variable dependiente); los datos son analizados usando hipótesis nulas de columnas y renglones independientes, las tablas de contingencia más comunes son aquellas que usan la distribución de la *Chi-cuadrada* (Zar, 1996).

Para todas las pruebas estadísticas, se utilizó un nivel de significancia de 0.05.

III. Resultados

III.1 Variables ambientales

III.1.1 Radiación fotosintéticamente activa (PAR)

El PAR promedio de mayo 2009 a mayo 2010 fue de 40.7 ± 3.3 mol/m²/día. Los datos muestran un aumento durante la primavera y el verano, en donde el mes de julio fue el que alcanzó el valor más alto con 56 ± 0.2 mol/m²/día, mientras que durante el otoño e invierno se presentan los valores más bajos, siendo diciembre el mes de menor irradiancia con 22 ± 1 mol/m²/día (Fig. 7).

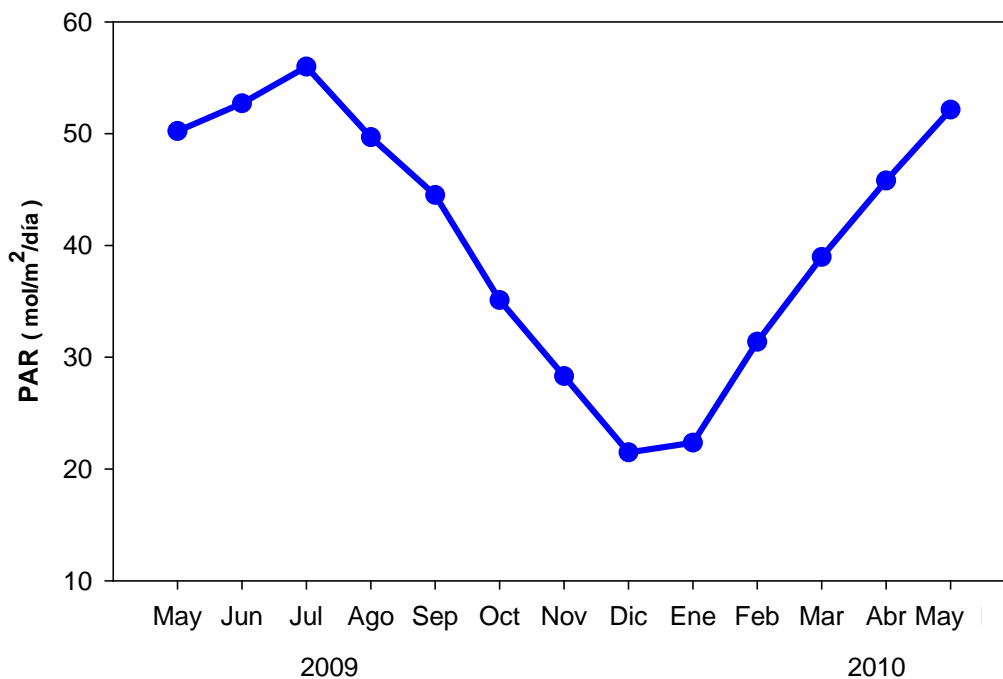


Figura 7.- Promedio de la radiación fotosintéticamente activa en el área de estudio.

III.1.2 Temperatura superficial del mar (TSM)

El promedio anual para la temperatura superficial del mar fue de 17 ± 1 °C con valores mínimos de 15 ± 0.1 °C para los meses de abril y mayo, y máximos de 21 ± 0.2 °C durante septiembre (Fig. 8).

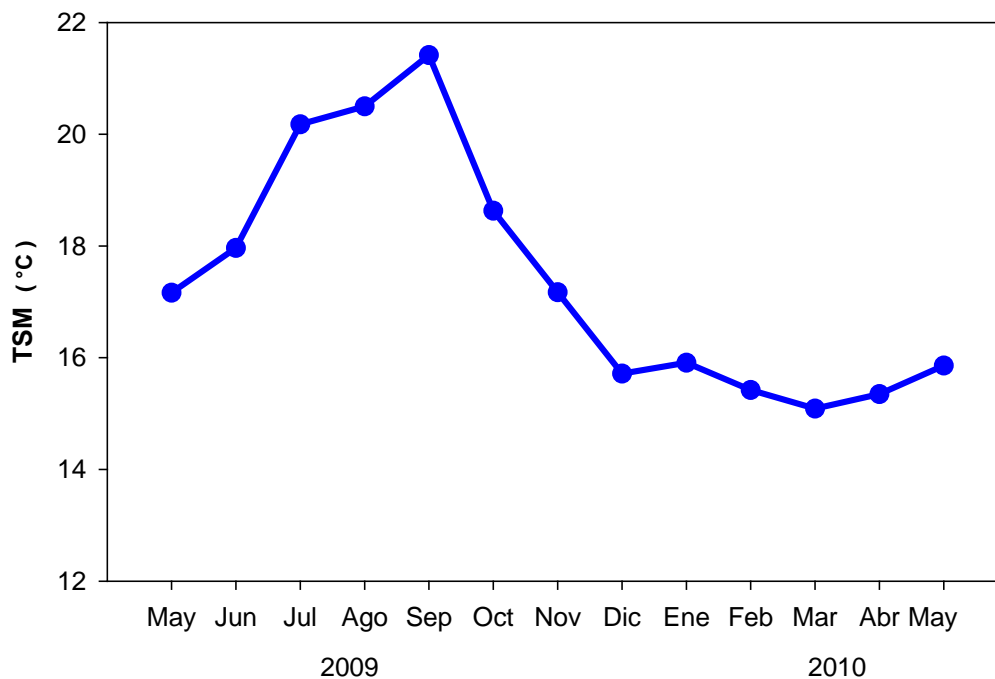


Figura 8.- Promedio de temperatura superficial del mar en el área de estudio.

III.1.3 Altura promedio de las olas

La altura promedio de las olas presentó un valor de 1.3 ± 0.1 m. Durante los meses de junio a agosto, las olas tuvieron alturas mínimas de 1m, mientras que de enero a mayo se presentaron olas de ~ 1.5 m con un pico de 1.7 m en el mes de enero (Fig. 9).

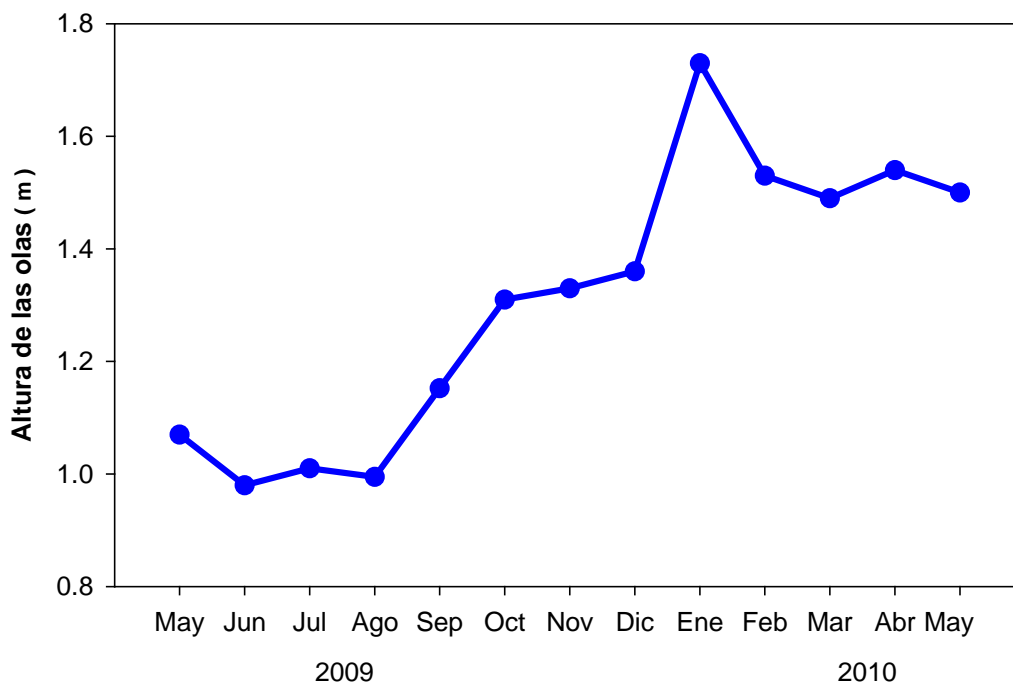


Figura 9.- Altura promedio de las olas en el área de estudio.

III.1.4 Horas de exposición al aire

Durante la temporada de muestreo, en El Sauzal, el número de horas de exposición al aire en el intermareal superior (> 100 horas de exposición) fue de 199 ± 27 horas, esto es casi 10 veces más que el tiempo de exposición para el sitio de Raul's que fue de 21 ± 2 horas; en el intermareal inferior El Sauzal tuvo 2 ± 0.5 horas mientras que Raul's para el mismo nivel tuvo un valor muy parecido con 3 ± 1 horas de exposición (Fig. 10).

El número de horas de exposición al aire para cada mes de trabajo y en cada nivel del intermareal, fue mayor en el nivel superior de El Sauzal, en donde abril fue el que tuvo el mayor tiempo de exposición, a diferencia de Raul's en donde enero fue el que presentó el mayor tiempo (Tabla I).

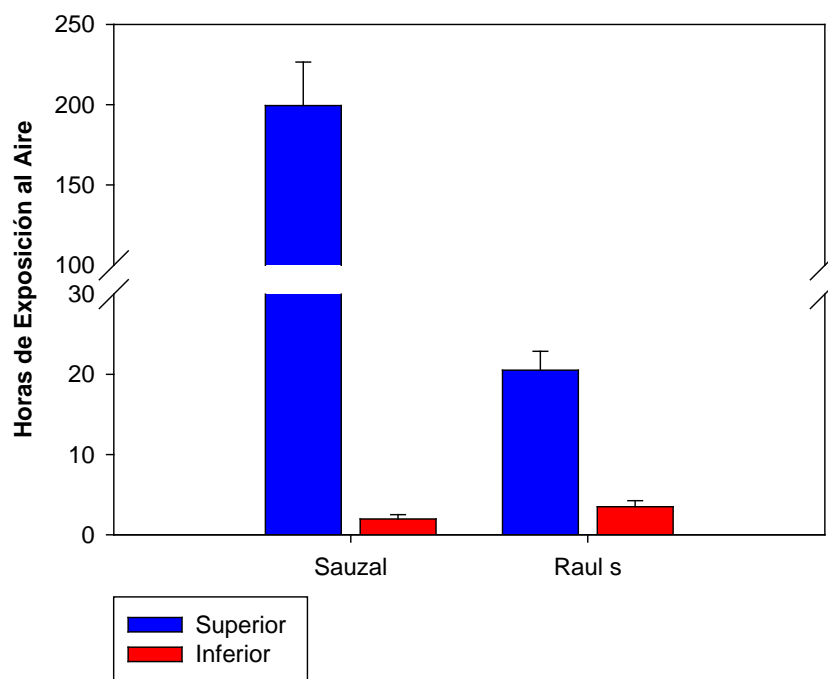


Figura 10.- Horas de exposición al aire en el intermareal superior e inferior durante los seis meses muestreados en los dos sitios de estudio.

Tabla I.- Promedio de horas de exposición al aire por mes y por estrato en los dos sitios de estudio.

	El Sauzal		Raul's	
	Superior	Inferior	Superior	Inferior
Octubre	75 ± 39	0	3 ± 2	0
Noviembre	87 ± 41	0	10 ± 5	3 ± 2
Diciembre	74 ± 28	3 ± 2	23 ± 7	14 ± 5
Enero	106 ± 49	4 ± 2	32 ± 6	14 ± 4
Marzo	97 ± 45	0	14 ± 6	3 ± 2
Abril	117 ± 55	0	18 ± 6	6 ± 3

III.2 Variables biológicas

III.2.1. Cambios de *P. torreyi* en función de las horas de exposición al aire (nivel superior e inferior): biomasa parcial, densidad, LAI y biomasa total

En El Sauzal, las variables biológicas medidas para *P. torreyi* tuvieron valores más elevados en el nivel superior, a diferencia de Raúl's en donde el estrato inferior fue el que presentó las mayores valores.

En el sitio de El Sauzal hubieron diferencias significativas en la biomasa de raíces ($p=0.02$), rizoma horizontal ($p=0.03$), rizoma vertical ($p=0.03$) y hojas ($p=0.05$) entre los dos niveles establecidos en la zona intermareal (Fig. 11). Los valores de biomasa para cada una de las estructuras se pueden observar en la Tabla II.

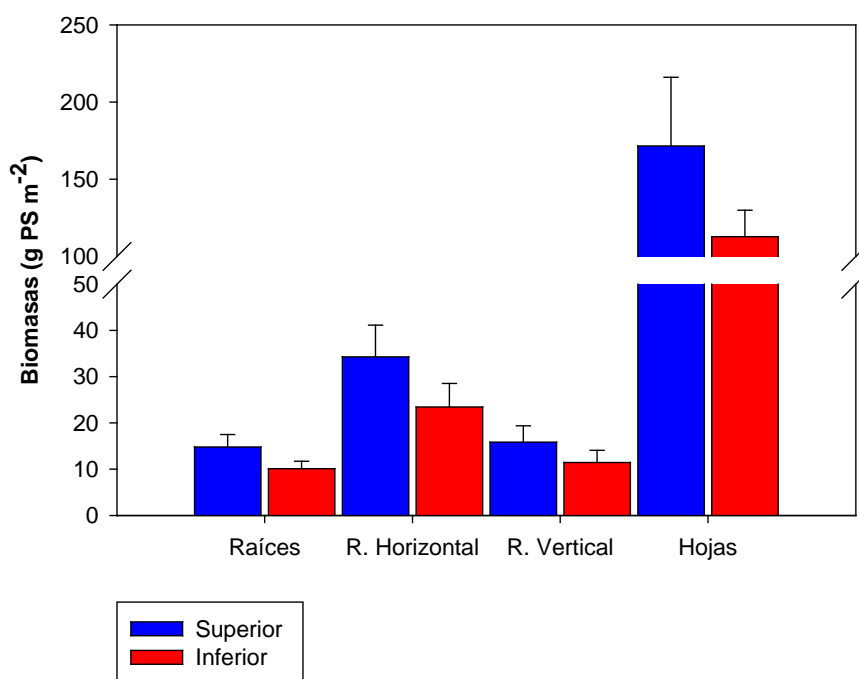


Figura 11.- Biomasa promedio de las estructuras de *P. torreyi* por estratos en El Sauzal. Las barras representan ± 1 error estándar. (R.= Rizoma).

Tabla II.- Variables biológicas de *P. torreyi* por estrato y por sitio. Los valores representan promedios \pm 1 error estándar (*diferencias estadísticamente significativas con $p \leq 0.05$).

Estructura	El Sauzal		Raul's	
	Superior	Inferior	Superior	Inferior
Raíces	15 \pm 3*	10 \pm 2	12 \pm 3	14 \pm 2
Rizoma horizontal	34 \pm 7*	23 \pm 5	19 \pm 3	33 \pm 5*
Rizoma vertical	16 \pm 4*	11 \pm 3	13 \pm 2	16 \pm 4
Hojas	172 \pm 44*	113 \pm 17	95 \pm 19	157 \pm 21*
Densidad	1,677 \pm 341*	968 \pm 177	1,613 \pm 195	1,719 \pm 172
LAI	3 \pm 0.7*	1 \pm 0.2	2 \pm 0.3	2 \pm 0.2*
Biomasa total	236 \pm 52*	158 \pm 26	136 \pm 22	220 \pm 25*

En Raul's no se presentaron diferencias significativas en la biomasa de raíces ($p=0.08$), rizoma vertical ($p=0.38$) y densidad ($p=0.2$) entre estratos. Por el contrario, la biomasa de rizoma horizontal ($p=0.002$), hojas ($p=0.003$), LAI ($p=0.01$) y biomasa total ($p=0.003$) mostraron diferencias altamente significativas. La biomasa promedio de los rizomas horizontales para el nivel superior fue de 19 ± 3 g PS m^{-2} , mientras que el promedio de la biomasa del nivel inferior fue de 33 ± 5 g PS m^{-2} .

La biomasa foliar en Raul's tuvo un promedio de 95 ± 19 g PS m^{-2} para el intermareal superior, valor menor comparado con el intermareal inferior, que tuvo una biomasa promedio de 157 ± 21 g PS m^{-2} .

III.2.1.1 Densidad

En El Sauzal, se presentaron diferencias significativas de la densidad de haces ($p=0.005$), con un promedio en la zona intermareal superior de $1,677 \pm 341$ haces m^{-2} , con un mínimo de 736 ± 274 haces m^{-2} y un máximo de $2,972 \pm 1,208$

haces m^{-2} . En la zona intermareal inferior, la densidad promedio tuvo un valor de 968 ± 177 haces m^{-2} , con un mínimo de 633 ± 187 haces m^{-2} y un máximo de $1,519 \pm 562$ haces m^{-2} .

En Raul's, la densidad de haces no presentó diferencias significativas en función de la profundidad ($p=0.2$). La densidad promedio fue de $1,666 \pm 125$ haces m^{-2} , mientras que sus valores mínimo y máximo fueron de 990 ± 156 y $2,425 \pm 554$ haces m^{-2} respectivamente.

III.2.1.2 LAI

En El Sauzal, los resultados de la prueba de Kruskal-Wallis mostraron diferencias significativas para el LAI ($p=0.01$) en función de la profundidad. En la zona intermareal superior, el promedio fue de 3 ± 0.7 m^2 m^{-2} , el mínimo fue de 0.7 ± 0.2 m^2 por m^2 y el máximo de 5 ± 2 m^2 por m^2 . Para el intermareal inferior, el valor promedio fue de 1.5 ± 0.2 m^2 por m^2 con un mínimo de 1 ± 0.4 m^2 por m^2 y un máximo de 2 ± 0.5 m^2 por m^2 .

El LAI en Raul's, tuvo diferencias estadísticamente significativas en función de la profundidad ($p=0.01$), con un valor promedio en el intermareal superior de 1.6 ± 0.3 m^2 por m^2 , el valor mínimo fue de 0.7 ± 0.2 m^2 por m^2 y el máximo de 2.4 ± 1 m^2 por m^2 . En la zona intermareal inferior el promedio fue de 2 ± 0.2 m^2 por m^2 , el menor valor fue de 1.6 ± 0.5 m^2 por m^2 y el máximo de 3 ± 1 m^2 por m^2 .

III.2.1.3 Biomasa total

La biomasa promedio total en El Sauzal, mostró diferencias poco significativas en función de la profundidad con una $p=0.04$. El promedio fue de 236 ± 52 g PS m^{-2} en el intermareal superior, con valores mínimos y máximos de 88 ± 21 y 417 ± 150 g PS m^{-2} respectivamente; la zona intermareal inferior tuvo un promedio de 158 ± 26 g PS m^{-2} con un mínimo de 115 ± 34 g PS m^{-2} y un máximo de 277 ± 56 g PS m^{-2} .

En la zona intermareal de Raul's hubo diferencias altamente significativas entre niveles ($p=0.003$). La biomasa total promedio para el intermareal superior fue de 136 ± 22 g PS m^{-2} , con un mínimo de 71 ± 23 g PS m^{-2} y un máximo de 199 ± 29 g PS m^{-2} . La zona intermareal inferior tuvo un valor promedio de 220 ± 25 g PS m^{-2} , con 139 ± 41 y 292 ± 34 g PS m^{-2} como valores mínimo y máximo respectivamente.

En ambos sitios de estudio, sólo el intermareal superior presentó correlación entre las variables biológicas con respecto a las horas de exposición al aire. En El Sauzal, el rizoma horizontal, el rizoma vertical y la biomasa total presentaron correlación con las horas de exposición al aire, mientras que en el sitio de Raul's sólo la densidad presentó una correlación con las horas de exposición (Tabla III).

Tabla III.- Correlación entre las horas de exposición al aire y las variables biológicas en el intermareal superior e inferior de El Sauzal y Raul's. $p \leq 0.05$ alta correlación.

Variables biológicas	El Sauzal		Raul's	
	Superior	Inferior	Superior	Inferior
Raíces	0.15 ($p=0.48$)	0.02 ($p=0.86$)	-0.05 ($p=0.69$)	-0.09 ($p=0.51$)
Rizoma horizontal	0.61 ($p=0.002$)	-0.04 ($p=0.74$)	0.16 ($p=0.24$)	0.01 ($p=0.95$)
Rizoma vertical	0.47 ($p=0.02$)	0.02 ($p=0.86$)	0.15 ($p=0.28$)	0.15 ($p=0.28$)
Hojas	0.39 ($p=0.06$)	0.05 ($p=0.67$)	-0.22 ($p=0.10$)	-0.16 ($p=0.26$)
Densidad	0.30 ($p=0.15$)	0.14 ($p=0.21$)	0.27 ($p=0.05$)	-0.02 ($p=0.90$)
LAI	0.36 ($p=0.08$)	0.02 ($p=0.89$)	-0.08 ($p=0.55$)	-0.12 ($p=0.40$)
Biomasa total	0.45 ($p=0.03$)	0.03 ($p=0.77$)	-0.15 ($p=0.28$)	-0.11 ($p=0.43$)

III.2.2 Cambios de *P. torreyi* en función del tiempo: biomasa parcial, densidad, LAI y biomasa total

III.2.2.1 Raíces

En El Sauzal, la biomasa promedio de raíces en el intermareal superior durante los seis meses analizados fue de 15 ± 3 g PS m⁻² y no mostró diferencias significativas ($p=0.34$). En el mes de enero se presentó el valor mínimo de biomasa con 6 ± 2 g PS m⁻², mientras que el valor máximo fue de 24 ± 11 g PS m⁻² para el mes de abril.

En el intermareal inferior tampoco se presentaron diferencias ($p=0.23$) y el valor de biomasa promedio fue de 10 ± 2 g PS m⁻², con un mínimo de 7 ± 3 g PS m⁻² en el mes de octubre y un máximo de 18 ± 4 g PS m⁻² en el mes de abril (Fig. 12).

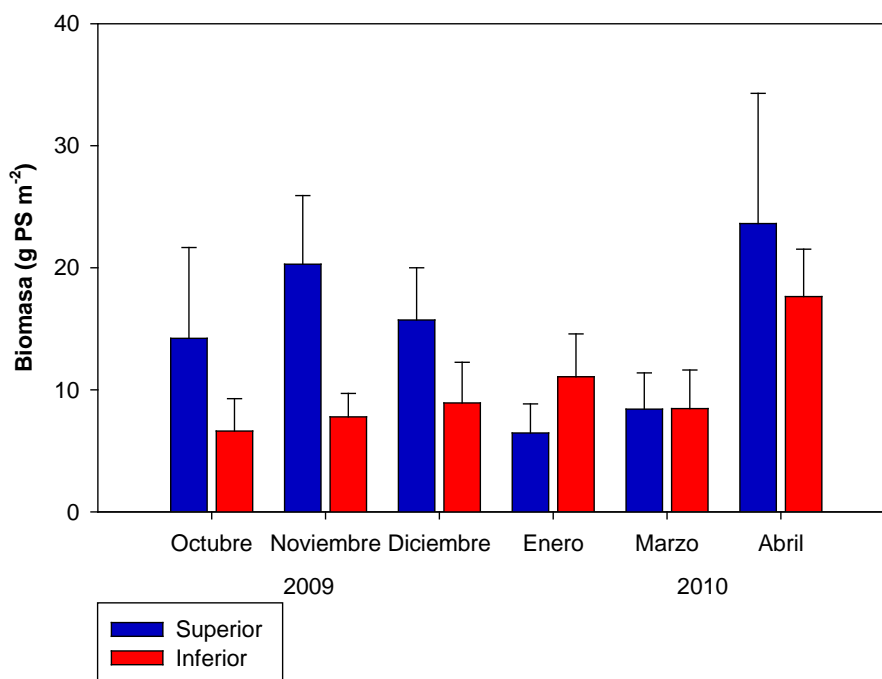


Figura 12.- Biomasa promedio de raíces en el intermareal superior e inferior en el Sauzal con respecto al tiempo. Las barras representan ± 1 error estándar.

La biomasa promedio de raíces en Raul's, en los dos estratos, fue de 11 ± 2 g PS m^{-2} , con un mínimo de 4 ± 1 g PS m^{-2} que correspondió al mes de marzo de 2010 y un máximo de 16 ± 3 g PS m^{-2} en noviembre de 2009. El mes de marzo presentó diferencias altamente significativas con respecto a octubre y noviembre ($p=0.0002$) (Fig. 13).

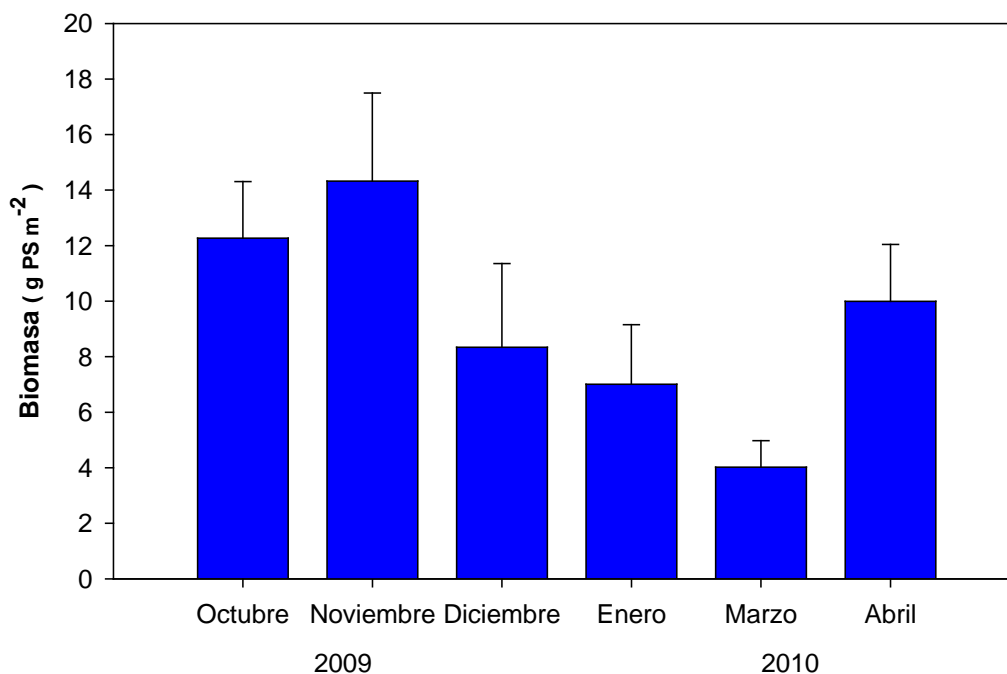


Figura 13.- Biomasa promedio de raíces en función del tiempo en el sitio de Raul's. Se unieron los dos niveles del intermareal. Las barras representan ± 1 error estándar.

III.2.2.2 Rizoma horizontal

El Sauzal no presentó diferencias en su biomasa de rizoma horizontal con respecto al tiempo ($p=0.63$). En el intermareal superior la biomasa promedio fue de 34 ± 7 g PS m^{-2} , con valor mínimo de 21 ± 10 , y un máximo de 67 ± 24 g PS m^{-2} durante abril de 2010.

El nivel inferior tampoco presentó diferencias significativas ($p=0.08$). La biomasa promedio para este nivel fue de 23 ± 5 g PS m^{-2} , con valor mínimo de 10 ± 3 g PS m^{-2} en octubre y máximo de 43 ± 9 g PS m^{-2} en el mes de abril (Fig. 14).

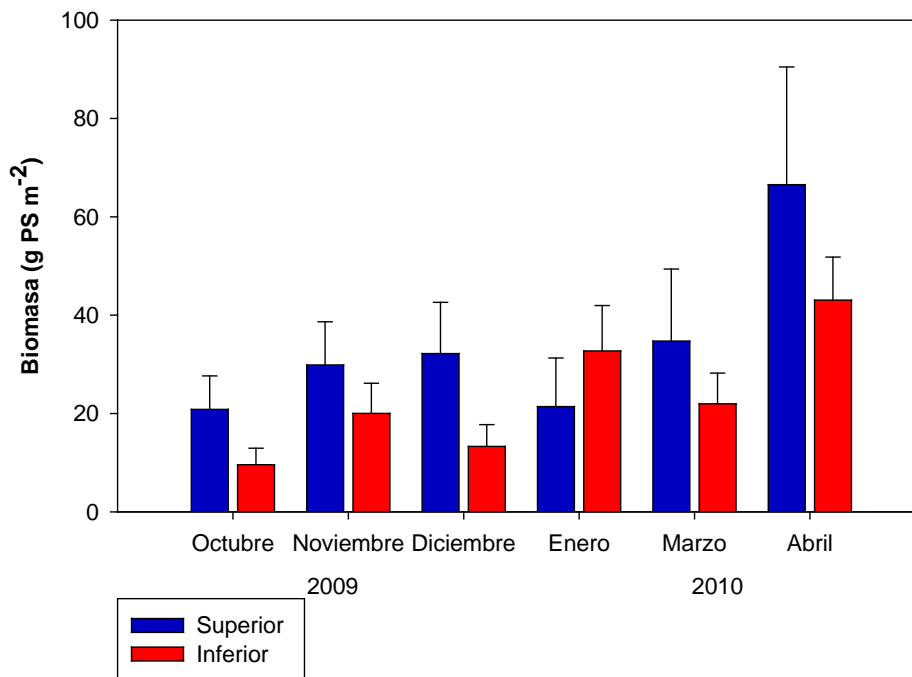


Figura 14.- Biomasa promedio de rizomas horizontales en el intermareal superior e inferior en el Sauzal con respecto al tiempo. Las barras representan ± 1 error estándar.

En el sitio de Raul's, en el intermareal superior, la biomasa promedio de rizomas horizontales fue de 19 ± 3 g PS m^{-2} y presentó diferencias poco significativas en función del tiempo ($p=0.05$). El valor mínimo fue de 11 ± 2 g PS m^{-2} en el mes de marzo, mientras que el valor máximo fue de 27 ± 6 g PS m^{-2} para el mes de noviembre. El mes de octubre presentó diferencias con noviembre, noviembre

con diciembre y marzo; enero fue diferente de marzo, y por último marzo y abril presentaron diferencias (Fig. 15).

En el nivel inferior no hubieron diferencias significativas ($p=0.35$). La biomasa promedio fue de 33 ± 5 g PS m^{-2} , con un mínimo de 21 ± 8 g PS m^{-2} en el mes de marzo y un máximo de 53 ± 14 g PS m^{-2} en noviembre.

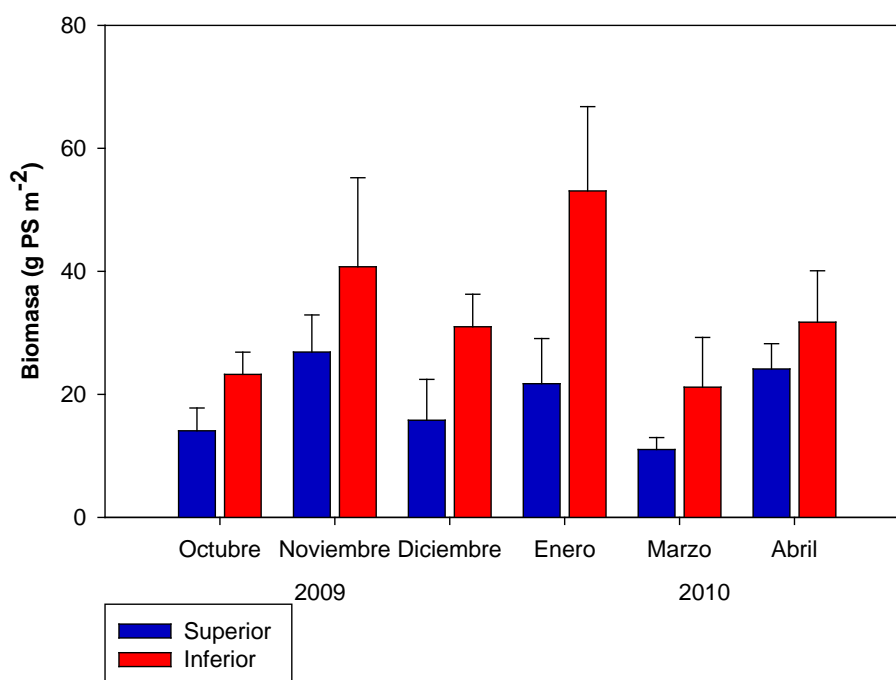


Figura 15.- Biomasa promedio de rizomas horizontales en el intermareal superior e inferior en Raul's con respecto al tiempo. Las barras representan ± 1 error estándar.

III.2.2.3 Rizoma Vertical

La biomasa promedio de rizomas verticales en El Sauzal fue de 16 ± 4 g PS m^{-2} , con un valor mínimo de 9 ± 3 g PS m^{-2} en marzo y un máximo de

33 ± 12 g PS m⁻² en abril. No hubo diferencias estadísticamente significativas con respecto al tiempo en el intermareal superior ($p=0.64$).

En el intermareal inferior tampoco se presentaron diferencias significativas ($p=0.13$), y los rizomas verticales tuvieron un valor promedio de 11 ± 3 g PS m⁻² con mínimo de 6 ± 2 g PS m⁻² en noviembre y máximo de 21 ± 5 g PS m⁻² en abril (Fig. 16).

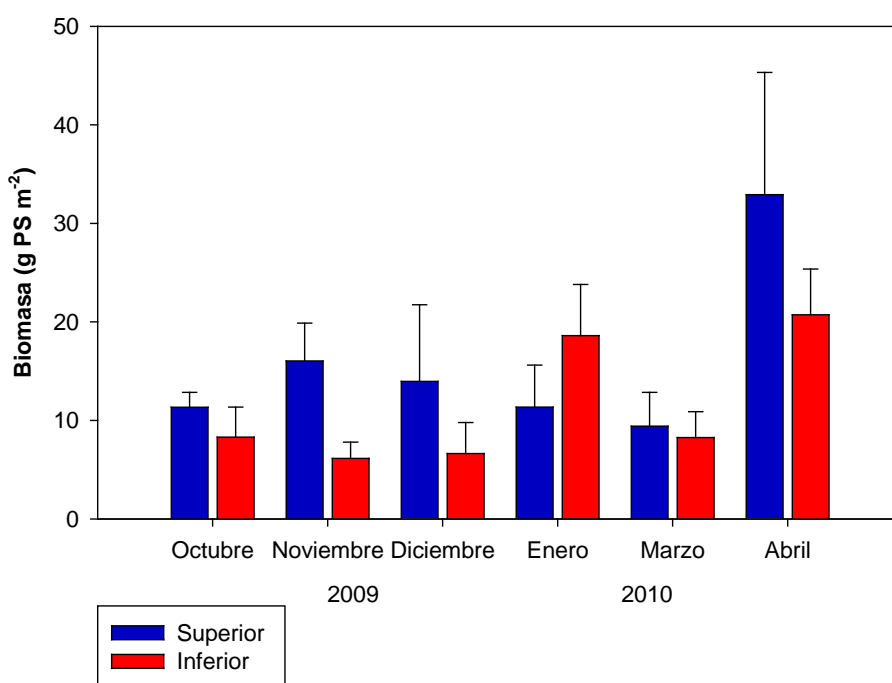


Figura 16.- Biomasa promedio de rizomas verticales en el intermareal superior e inferior en el Sauzal con respecto al tiempo. Las barras representan ± 1 error estándar.

Considerando que ambos estratos se unieron, Raul's tuvo una biomasa promedio de rizomas verticales de 15 ± 2 g PS m⁻², con un valor mínimo de 6 ± 1 g PS m⁻² durante marzo y máximo de 23 ± 5 g PS m⁻² durante el mes de enero. Las diferencias estadísticamente significativas se presentaron en enero que fue

diferente a octubre y diciembre, marzo diferente a noviembre y enero, y abril diferente a marzo ($p=0.004$) (Fig. 17).

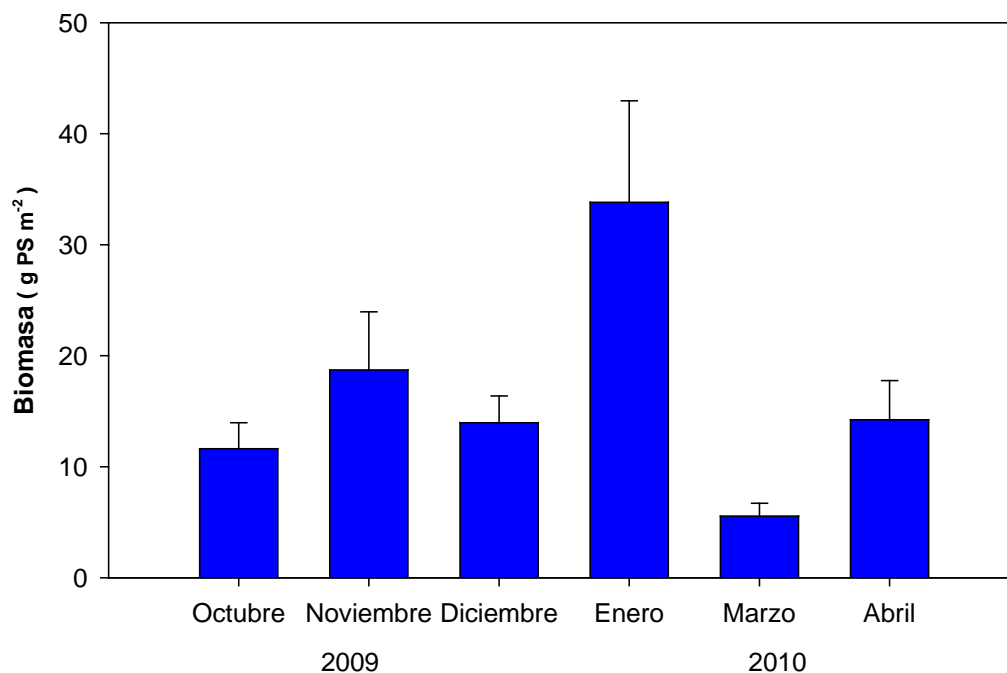


Figura 17 .- Biomasa de rizoma vertical en función del tiempo en el sitio de Raul's. Ambos estratos se unieron. Las barras representan ± 1 error estándar.

III.2.2.4 Hojas

En El Sauzal, la biomasa foliar promedio para el nivel superior fue de 172 ± 44 g PS m⁻² con un mínimo de 35 ± 6 g PS m⁻² en marzo, y un valor máximo de 298 ± 86 g PS m⁻² para el mes de octubre. No se presentaron diferencias significativas en función del tiempo ($p=0.08$).

En el intermareal inferior tampoco se encontraron diferencias significativas en la biomasa foliar en función del tiempo ($p=0.34$), mostrando un valor promedio de

113 ± 17 g PS m^{-2} , con valor mínimo de $82 \pm$ g PS m^{-2} en marzo, y un máximo de $195 \pm$ g PS m^{-2} en el mes de abril (Fig. 18).

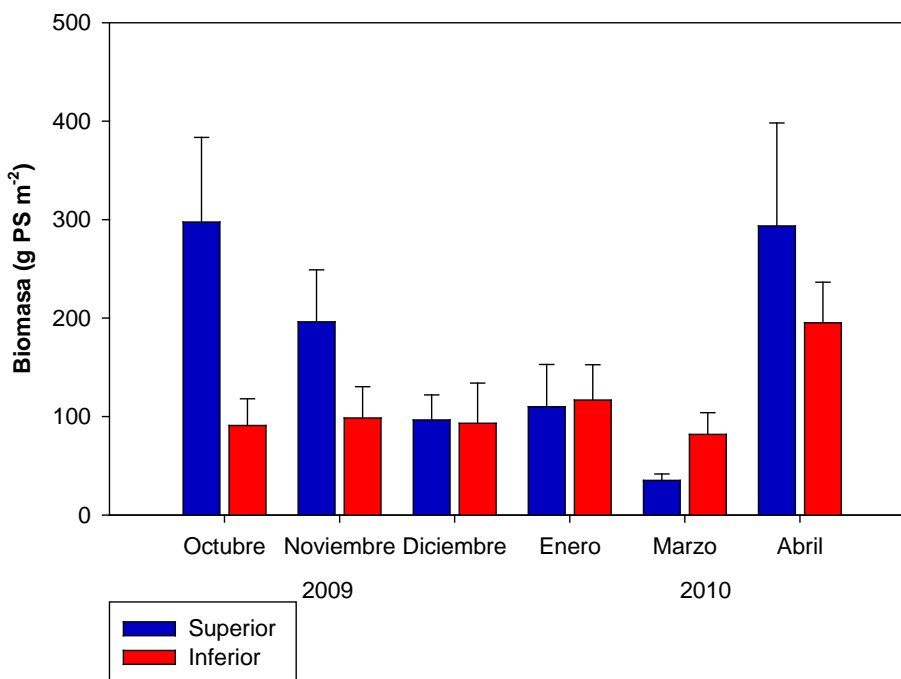


Figura 18.- Biomasa promedio hojas en el intermareal superior e inferior en el Sausal con respecto al tiempo. Las barras representan ± 1 error estándar.

En Raúl's la biomasa promedio de hojas en el intermareal superior fue de 95 ± 19 g PS m^{-2} , el valor 38 ± 13 g PS m^{-2} en enero representa el mínimo, y un máximo de 145 ± 26 g PS m^{-2} durante el mes de octubre (Fig. 19). Con una $p=0.002$, el sitio de Raúl's presentó diferencias significativas entre los meses de octubre, noviembre y diciembre con respecto a enero, marzo y abril.

En el intermareal inferior, la biomasa promedio fue de 157 ± 21 g PS m^{-2} , con el valor mínimo de 109 ± 32 g PS m^{-2} en marzo y un máximo de 238 ± 61 g PS m^{-2}

en octubre. No hubo diferencias significativas ($p=0.42$) en la biomasa foliar en función del tiempo.

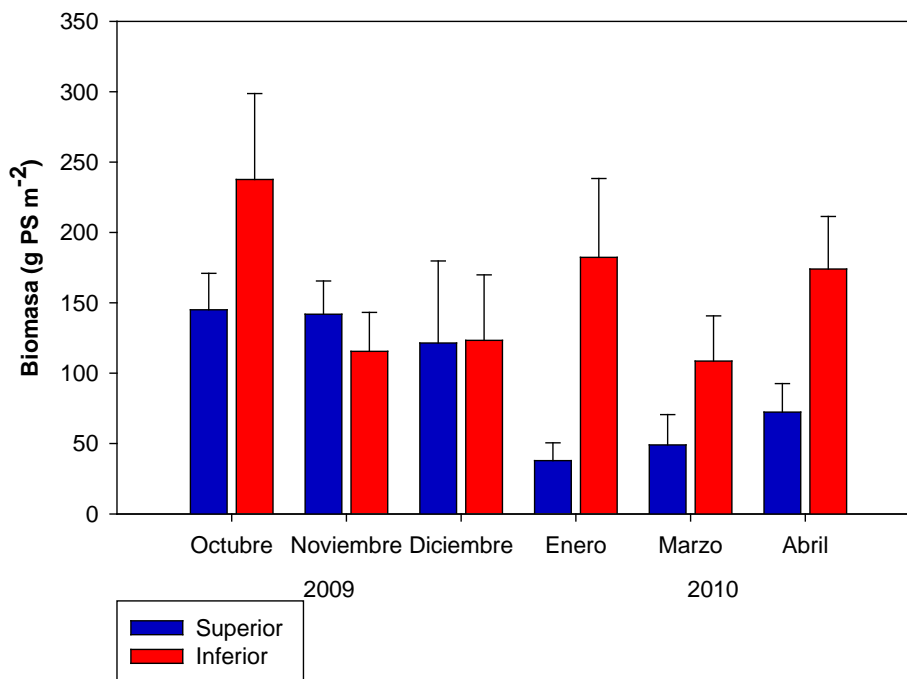


Figura 19.- Biomasa promedio hojas en el intermareal superior e inferior en Raul's con respecto al tiempo. Las barras representan ± 1 error estándar.

III.2.2.5 Densidad

Los resultados de la prueba estadística de Kruskal-Wallis indican que para el sitio de El Sauzal, durante los seis meses muestreados la variable densidad no mostró diferencias significativas ($p=0.21$) en el intermareal superior ni en el inferior ($p=0.22$).

La densidad de haces para El Sauzal durante los meses de muestreo en el intermareal superior, tuvo un promedio de $1,677 \pm 341$ haces m⁻² con un valor

mínimo en el mes de marzo de 736 ± 274 haces m^{-2} en marzo y un máximo de $2,972 \pm 1,208$ haces m^{-2} en abril.

Para el intermareal inferior la densidad promedio fue de 968 ± 177 haces m^{-2} , con un mínimo en el mes de marzo de 633 ± 144 haces m^{-2} y un máximo en abril de $1,519 \pm 300$ haces m^{-2} (Fig. 20).

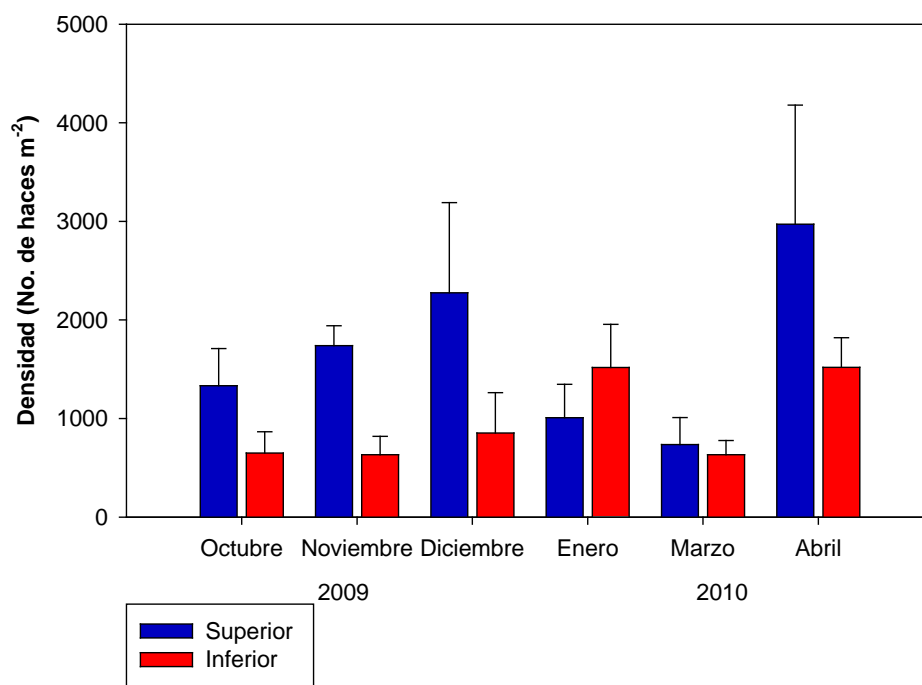


Figura 20.- Densidad de haces en el intermareal superior e inferior en el Sauzal con respecto al tiempo. Las barras representan ± 1 error estándar.

La densidad en Raul's no mostró diferencias significativas ($p=0.15$) con respecto a los meses de muestreo. El número de haces promedio fue de $1,649 \pm 138$ haces m^{-2} con valores mínimos de $1,063 \pm 144$ haces m^{-2} en marzo y un máximo de $1,999 \pm 301$ haces m^{-2} para el mes de abril (Fig. 21).

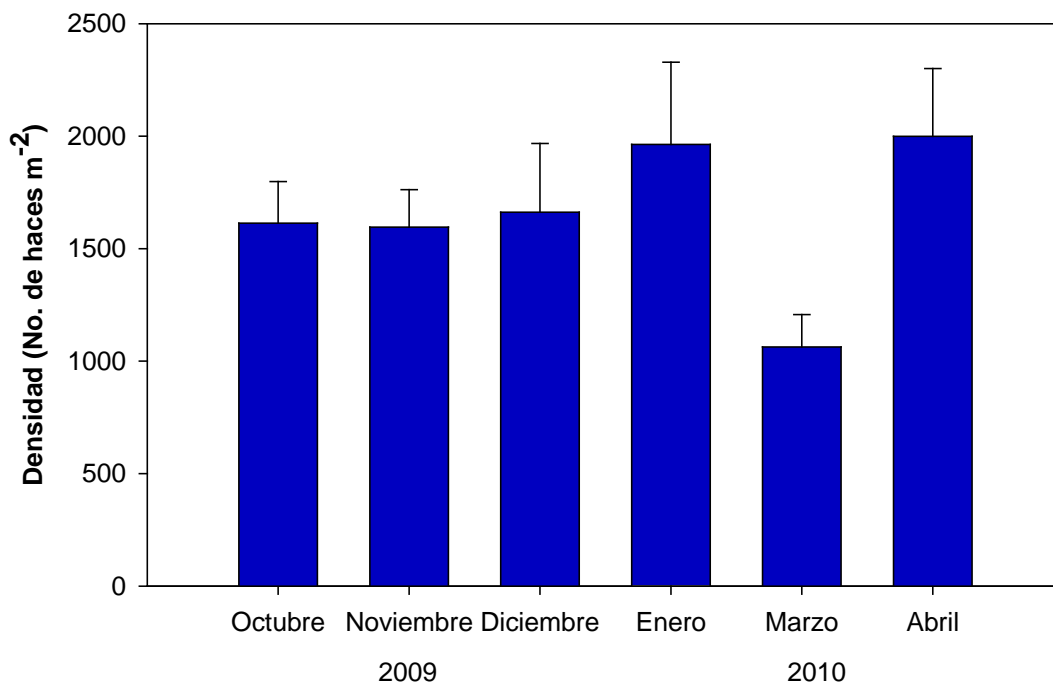


Figura 21.- Densidad de haces en Raul's con respecto al tiempo. Las barras representan ± 1 error estándar.

III.3.2.6 LAI

Los análisis estadísticos indican que para el sitio de El Sauzal el LAI en el nivel superior con una $p=0.11$, y el inferior con un $p=0.59$, no tuvieron diferencias estadísticamente significativas en función del tiempo.

Los valores de LAI para el estrato superior en El Sauzal tuvo valores promedio de 3 ± 0.7 m² por m², el valor mínimo fue de 0.7 ± 0.2 m² por m² para el mes de marzo y un máximo de 5 ± 2 m² por m² durante abril.

El promedio para el intermareal inferior fue de $1.5 \pm .02$ m² por m², con un mínimo de 1 ± 0.4 m² por m² durante el mes de diciembre y valor máximo de 2 ± 0.5 m² por m² en el mes de abril (Fig. 22).

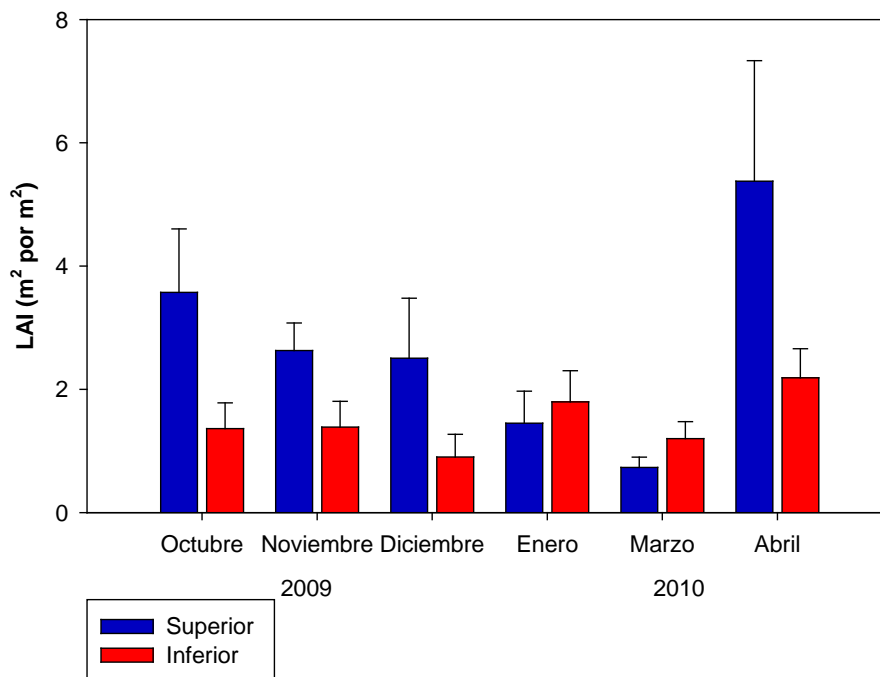


Figura 22.- LAI en el intermareal superior e inferior en el Sauzal con respecto al tiempo. Las barras representan ± 1 error estándar.

En el sitio de Raul's, para la zona intermareal superior sí hubo diferencias significativas para los valores de LAI ($p=0.004$), obteniéndose un promedio de $2 \pm 0.3 \text{ m}^2 \text{ por m}^2$ y sus valores mínimo y máximo corresponden a los meses de enero y abril con 0.7 ± 0.2 y $1.6 \pm 0.4 \text{ m}^2 \text{ por m}^2$ respectivamente (Fig. 23). Los meses de enero y marzo presentaron diferencias con octubre, noviembre y diciembre; mientras que el mes de abril solo presentó diferencias con el mes de enero.

En el intermareal inferior los valores de LAI no presentaron diferencias significativas ($p=0.38$), y el valor promedio obtenido fue de $2 \pm 0.2 \text{ m}^2 \text{ por m}^2$, con un mínimo de $1.6 \pm 0.5 \text{ m}^2 \text{ por m}^2$ en marzo y con un máximo de $3 \pm 1 \text{ m}^2 \text{ por m}^2$ en el mes de octubre.

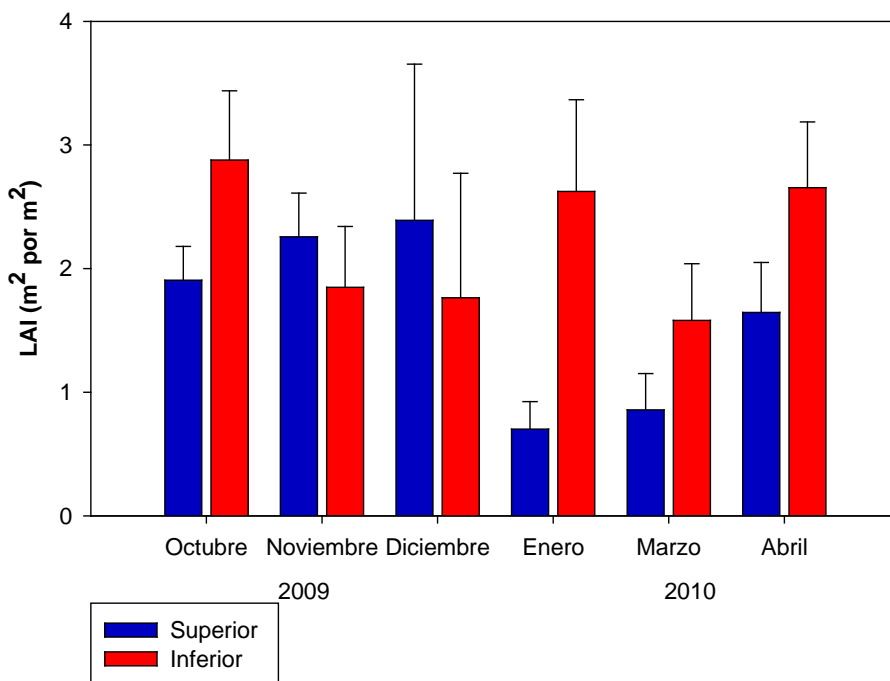


Figura 23.- LAI en el intermareal superior e inferior en Raul's con respecto al tiempo. Las barras representan ± 1 error estándar.

III.3.2.7 Biomasa total

Para el sitio de El Sauzal, la biomasa total promedio en el nivel superior ($p=0.14$) y en el inferior ($p=0.29$), no presentaron diferencias significativas para los meses durante los que se llevó a cabo este estudio. En Raul's solo el nivel superior ($p=0.005$) presentó diferencias significativas, ya que el intermareal inferior no tuvo diferencias estadísticamente significativas ($p=0.45$).

En El Sauzal, el valor de biomasa total promedio fue de 236 ± 52 g PS m^{-2} y los valores mínimos y máximos tienen un comportamiento similar a los de densidad y área foliar, con 88 ± 21 g PS m^{-2} para el mes de marzo y 417 ± 150 g PS m^{-2} para el mes de abril. Para el intermareal inferior, la biomasa total promedio fue

de 158 ± 26 g PS m^{-2} , con un mínimo de 115 ± 34 g PS m^{-2} en octubre y un máximo de 277 ± 56 g PS m^{-2} en abril (Fig. 24).

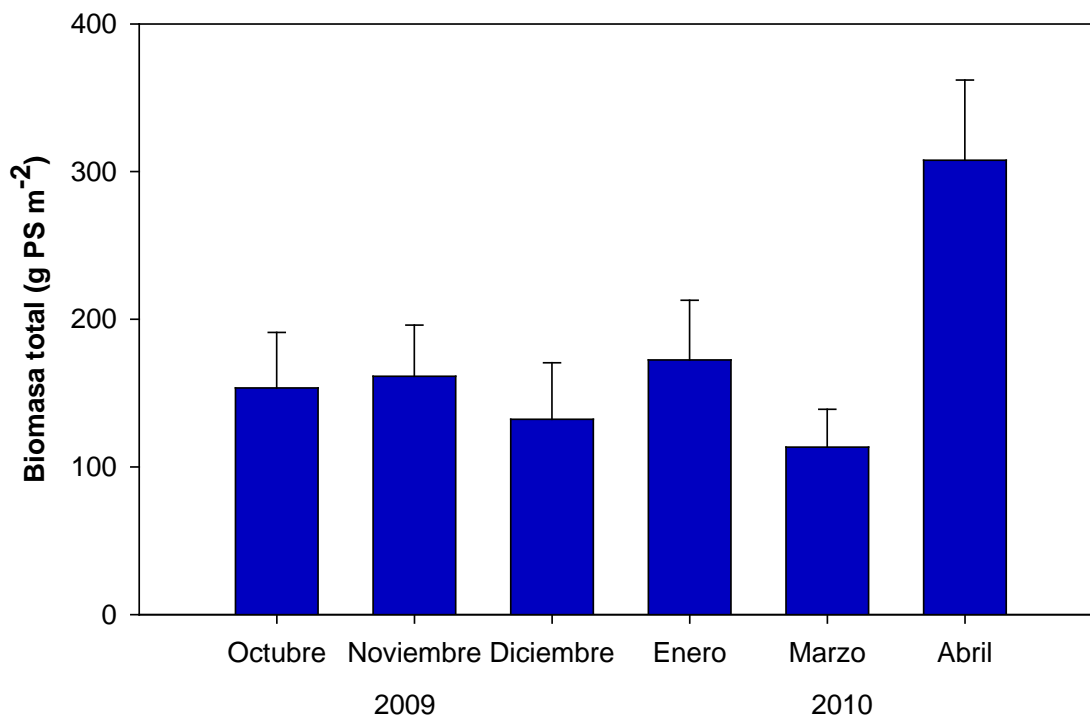


Figura 24.- Biomasa total promedio en el Sauzal con respecto al tiempo. Las barras representan ± 1 error estándar.

El sitio de Raúl's presentó diferencias significativas ($p=0.004$) en el intermareal superior. Se obtuvo una biomasa total promedio de 136 ± 22 g PS m^{-2} , con un mínimo de 71 ± 23 g PS m^{-2} durante el mes de marzo y 199 ± 29 g PS m^{-2} como valor máximo para noviembre (Fig. 25). Según la prueba de Duncan el mes de enero y marzo presentaron diferencias con respecto a los meses de octubre, noviembre y diciembre.

En el intermareal inferior no hubo diferencias significativas ($p=0.38$) para la biomasa total promedio durante los meses de muestreo, la cual fue de 220 ± 25 g PS m^{-2} , con un valor mínimo de 139 ± 41 g PS m^{-2} en marzo y un máximo de 292 ± 68 g PS m^{-2} para octubre.

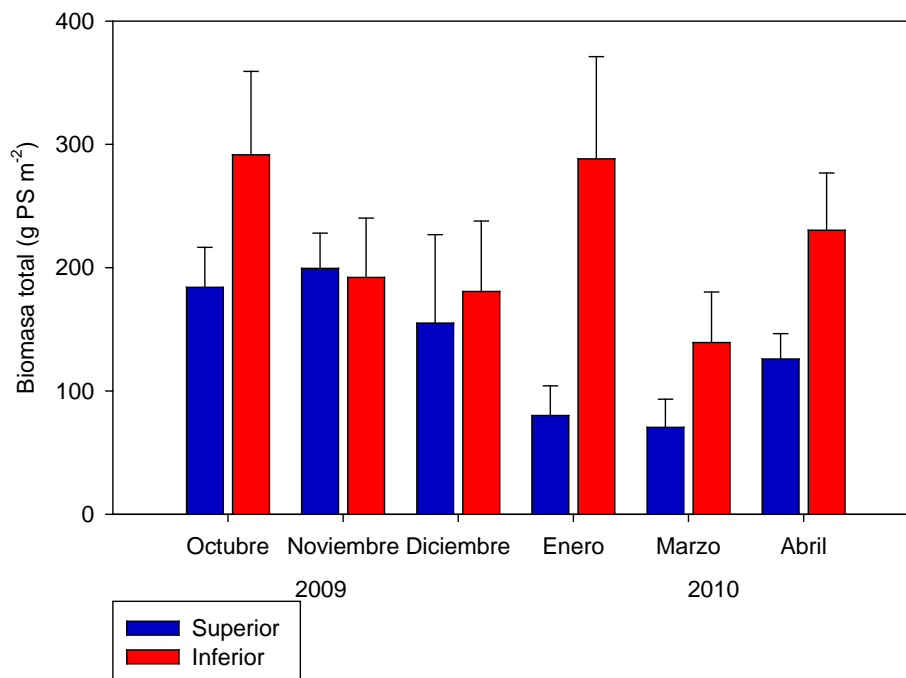


Figura 25.- Biomasa total promedio en el intermareal superior en Raúl's con respecto al tiempo. Las barras representan ± 1 error estándar.

El análisis de correlación entre las horas de exposición al aire, por meses, para el intermareal superior en El Sauzal no presentó ninguna correlación significativa con ninguna de las variables biológicas, mientras que en el intermareal inferior, sí se presentaron correlaciones en los meses de muestreo. En octubre, la correlación fue con la densidad; en enero con la biomasa de hojas, y en marzo con casi todas las variables, excepto la biomasa de rizomas horizontales (Tabla IV).

Tabla IV.- Tabla de correlaciones entre las horas de exposición al aire con respecto a las variables biológicas para el intermareal superior e inferior de El Sauzal durante los meses estudiados. (N/A= No Aplica debido a que no hubo exposición al aire). $p \leq 0.05$ alta correlación.

Variables biológicas	Horas de exposición al aire					
	Octubre	Noviembre	Diciembre	Enero	Marzo	Abril
Superior						
Raíces	0.28 (p=0.82)	-0.74 (p=0.25)	0.63 (p=0.25)	0.83 p=0.16	0.87 p=0.12	0.34 p=0.66
Rizoma horizontal	0.29 (p=0.81)	0.89 (p=0.11)	0.72 (p=0.16)	0.61 p=0.38	0.8 p=0.20	0.67 p=0.33
Rizoma vertical	-0.11 (p=0.93)	0.4 (p=0.60)	0.44 (p=0.45)	0.72 p=0.27	0.51 p=0.50	0.7 p=0.30
Hojas	-0.11 (p=0.93)	0.77 (p=0.23)	0.67 (p=0.21)	0.54 p=0.45	0.54 p=0.45	0.63 p=0.36
Densidad	0.48 (p=0.68)	0.5 (p=0.50)	0.44 (p=0.45)	0.84 p=0.15	0.57 p=0.43	0.51 p=0.49
LAI	0.05 (p=0.97)	0.78 (p=0.22)	0.56 (p=0.33)	0.68 p=0.32	0.69 p=0.31	0.58 p=0.42
Biomasa total	-0.06 (p=0.96)	0.79 (p=0.21)	0.73 (p=0.16)	0.64 p=0.35	0.92 p=0.08	0.63 p=0.37
Inferior						
Raíces	0.33 (p=0.22)	N/A	0.24 p=0.43	-0.45 p=0.10	0.85 p=0.00	-0.45 p=0.10
Rizoma horizontal	0.45 (p=0.09)	N/A	0.05 p=0.87	-0.3 p=0.30	0.5 p=0.07	-0.49 p=0.07
Rizoma vertical	0.26 (p=0.35)	N/A	0.28 p=0.36	-0.39 p=0.16	0.57 p=0.03	-0.44 p=0.11
Hojas	0.48 (p=0.07)	N/A	0.17 p=0.60	-0.54 p=0.04	0.54 p=0.04	-0.47 p=0.08
Densidad	0.58 (p=0.02)	N/A	0.36 p=0.22	-0.3 p=0.30	0.63 p=0.01	-0.5 p=0.06
LAI	0.43 (p=0.10)	N/A	-0.39 p=0.18	-0.52 p=0.05	0.58 p=0.03	-0.46 p=0.09
Biomasa total	0.48 (p=0.07)	N/A	0.17 p=0.58	-0.51 p=0.06	0.59 p=0.02	-0.49 p=0.07

En el intermareal superior de Raul's, solo el mes de abril tuvo correlación entre las horas de exposición al aire con la biomasa de raíces. El intermareal inferior la biomasa de hojas durante el mes de abril, y la biomasa de los rizomas

horizontales, en diciembre, fueron las únicas variables que presentaron correlación con las horas de exposición al aire (Tabla V).

Tabla V.- Tabla de correlaciones entre las horas de exposición al aire con respecto a las variables biológicas para el intermareal superior e inferior de Raul's durante los meses estudiados. (N/A= No Aplica debido a que no hubo exposición al aire) $p \leq 0.05$ alta correlación.

Variables biológicas	Horas de Exposición al Aire					
	Octubre	Noviembre	Diciembre	Enero	Marzo	Abril
Superior						
Raíces	N/A	-0.07 $p=0.85$	0.17 $p=0.71$	0.04 $p=0.90$	0.3 $p=0.40$	0.71 $p=0.03$
Rizoma horizontal	N/A	0.46 $p=0.21$	0.15 $p=0.75$	-0.02 $p=0.95$	-0.03 $p=0.93$	0.39 $p=0.30$
Rizoma vertical	N/A	0.57 $p=0.11$	0.34 $p=0.45$	-0.02 $p=0.96$	-0.16 $p=0.65$	0.64 $p=0.06$
Hojas	N/A	0.1 $p=0.80$	0.13 $p=0.78$	0.03 $p=0.92$	-0.19 $p=0.60$	-0.43 $p=0.25$
Densidad	N/A	0.4 $p=0.28$	0.31 $p=0.50$	0.13 $p=0.72$	-0.21 $p=0.57$	0.63 $p=0.07$
LAI	N/A	-0.02 $p=0.95$	0.12 $p=0.80$	0.04 $p=0.90$	-0.23 $p=0.52$	-0.13 $p=0.74$
Biomasa total	N/A	0.25 $p=0.52$	0.15 $p=0.75$	0.01 $p=0.97$	-0.19 $p=0.61$	-0.16 $p=0.67$
Inferior						
Raíces	-0.1 $p=0.81$	N/A	-0.5 $p=0.12$	-0.34 $p=0.40$	N/A	-0.29 $p=0.44$
Rizoma horizontal	0.03 $p=0.94$	N/A	-0.65 $p=0.03$	-0.21 $p=0.62$	N/A	-0.2 $p=0.61$
Rizoma vertical	0.27 $p=0.52$	N/A	-0.5 $p=0.12$	-0.11 $p=0.80$	N/A	-0.26 $p=0.50$
Hojas	0.02 $p=0.95$	N/A	-0.48 $p=0.13$	-0.18 $p=0.67$	N/A	-0.73 $p=0.02$
Densidad	0.02 $p=0.97$	N/A	-0.45 $p=0.16$	-0.22 $p=0.60$	N/A	-0.41 $p=0.26$
LAI	0.14 $p=0.74$	N/A	-0.34 $p=0.31$	-0.15 $p=0.72$	N/A	-0.62 $p=0.07$
Biomasa total	0.03 $p=0.95$	N/A	-0.54 $p=0.08$	-0.19 $p=0.66$	N/A	-0.66 $p=0.05$

III.3.4 Macroalgas

Hubo un total de 47 géneros y 79 especies de macroalgas. La división de las Chlorophyta tuvo 3 géneros y 7 especies, las Phaeophyta presentaron 7 géneros y 7 especies, y por último, la división de las Rhodophyta fue el mejor representado con un total de 37 géneros y 65 especies. En El Sauzal hubo un total de 33 géneros y 48 especies, mientras que Raul's que fue el que presentó un mayor número de especies hubo 41 géneros y 64 especies en total.

El número de especies durante los meses de muestreo fue mayor en octubre para Raul's y en diciembre para El Sauzal, siendo marzo el mes que tuvo el menor número de especies en ambos sitios(Fig. 26).

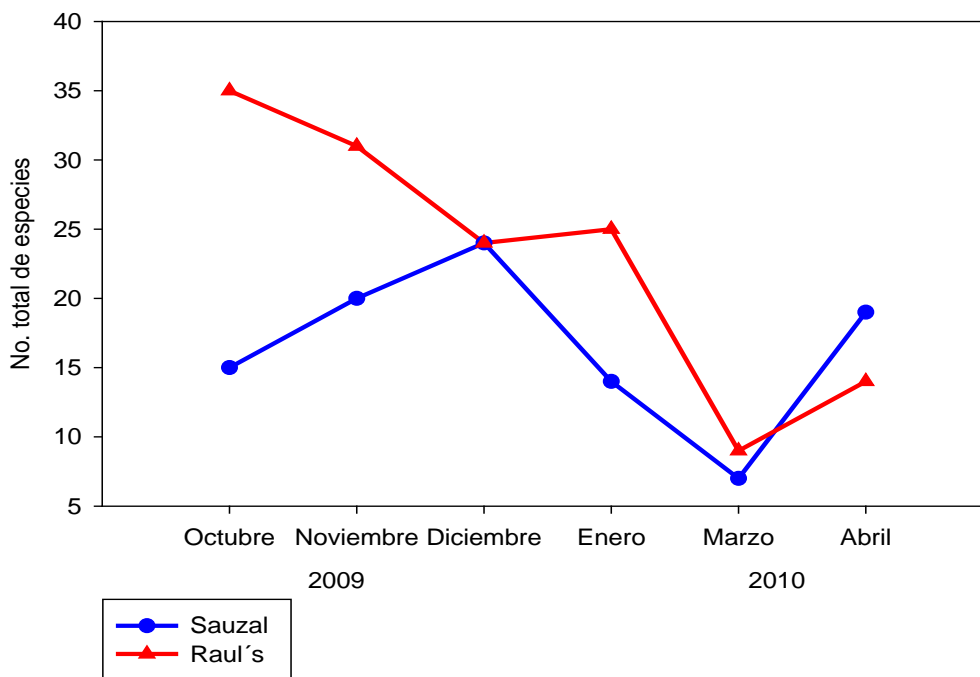


Figura 26.- Número total de especies para el Sauzal y Raul's durante los meses de muestreo.

Comparando los dos sitios de estudio con respecto al índice de diversidad de especies, Raul's presentó los mayores valores durante los meses de octubre y diciembre (Fig 27), mientras que en El Sauzal los meses de noviembre y abril fueron más diversos que Raul's.

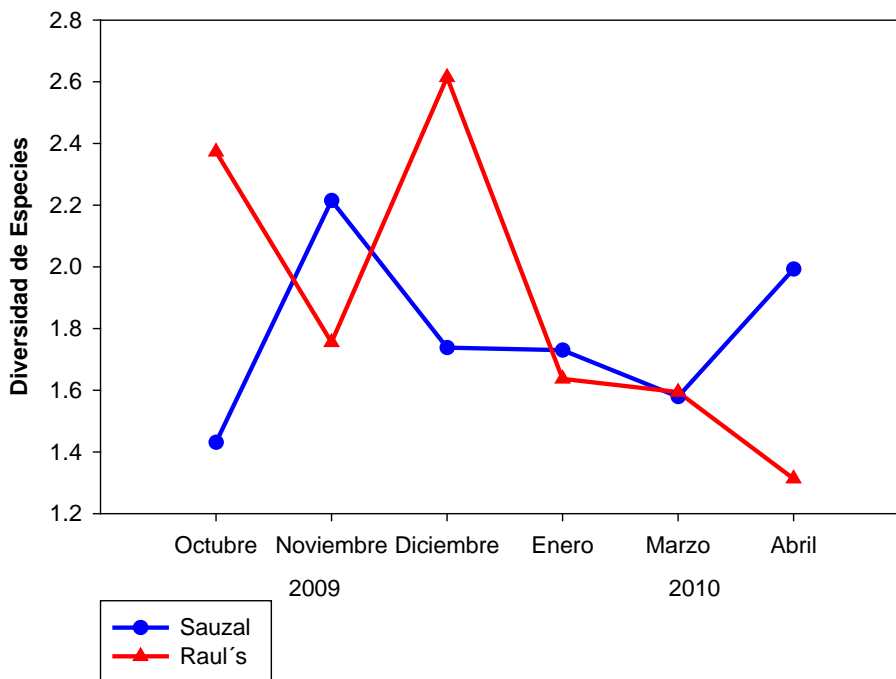


Figura 27.- Índice de diversidad de Shannon en el Sauzal y Raul's.

En cuanto a la riqueza de especies (índice de Margalef), el mes de octubre para Raul's y diciembre para El Sauzal fueron los que presentaron los mayores valores, con una mínima riqueza para el mes de marzo (Fig. 28).

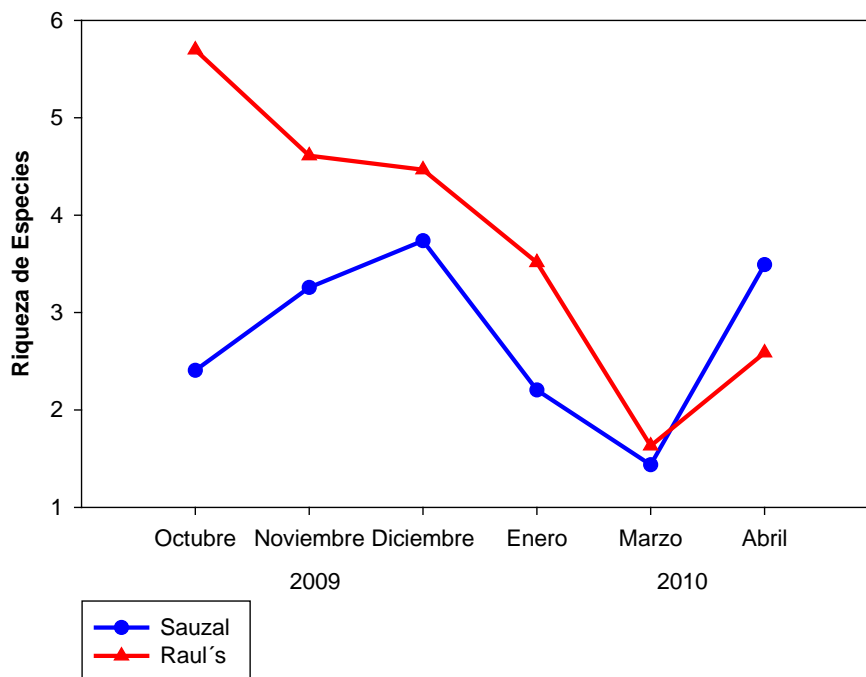


Figura 28.- Índice de Riqueza de especies (índice de Margalef) en el Sauzal y Raul's.

El índice de equitabilidad para El Sauzal nos muestra que en noviembre y marzo, todas las especies presentes contribuyeron a la biomasa medida. En cambio, en octubre y diciembre, la biomasa correspondió únicamente a *Sargassum muticum*. En Raul's los valores bajos se presentaron en noviembre y enero, meses que coinciden con una mayor biomasa aportada por tres especies de Phaeophytas, y abril, mes en el que *Corallina vancouverensis* tuvo una mayor biomasa que el resto de las especies de algas rojas (Fig. 29).

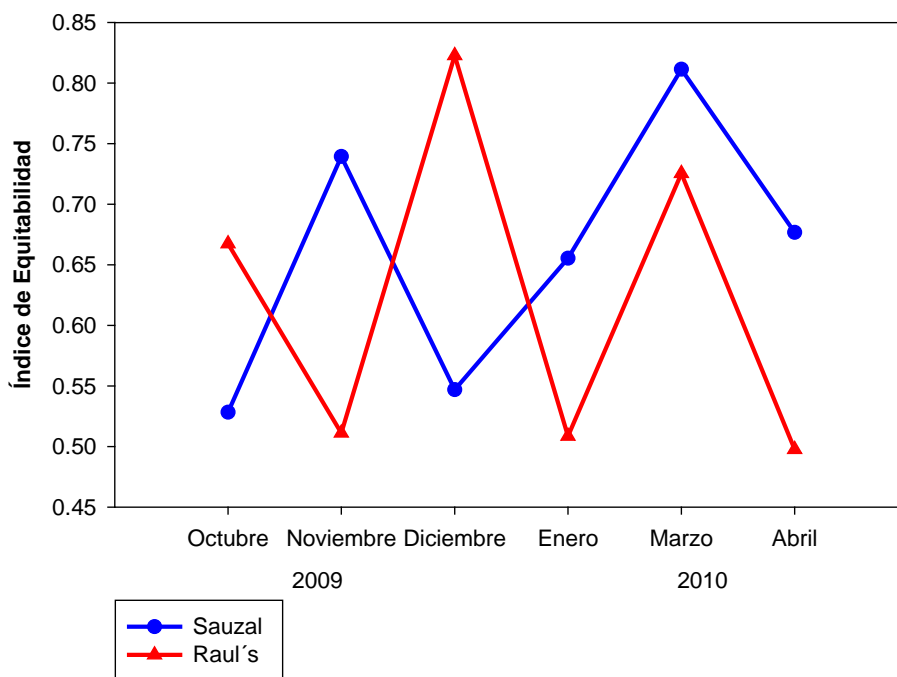


Figura 29.- Índice de Equitabilidad de especies para los dos sitios de estudio durante los meses de muestreo

En El Sauzal, la biomasa promedio por grupos presentó diferencias significativas ($p=0.01$), siendo las divisiones Rhodophyta y Phaeophyta las que presentaron la mayor diferencia en su biomasa. Las Chlorophyta tuvieron un promedio de 0.5 ± 0.3 g PS m^{-2} , las Phaeophyta estuvieron representadas por un solo organismo, *Sargassum muticum*, que aportó 182.4 g PS m^{-2} , y por último las Rhodophyta, que tuvieron un promedio de 15.6 ± 3.2 g PS m^{-2} (Fig. 30).

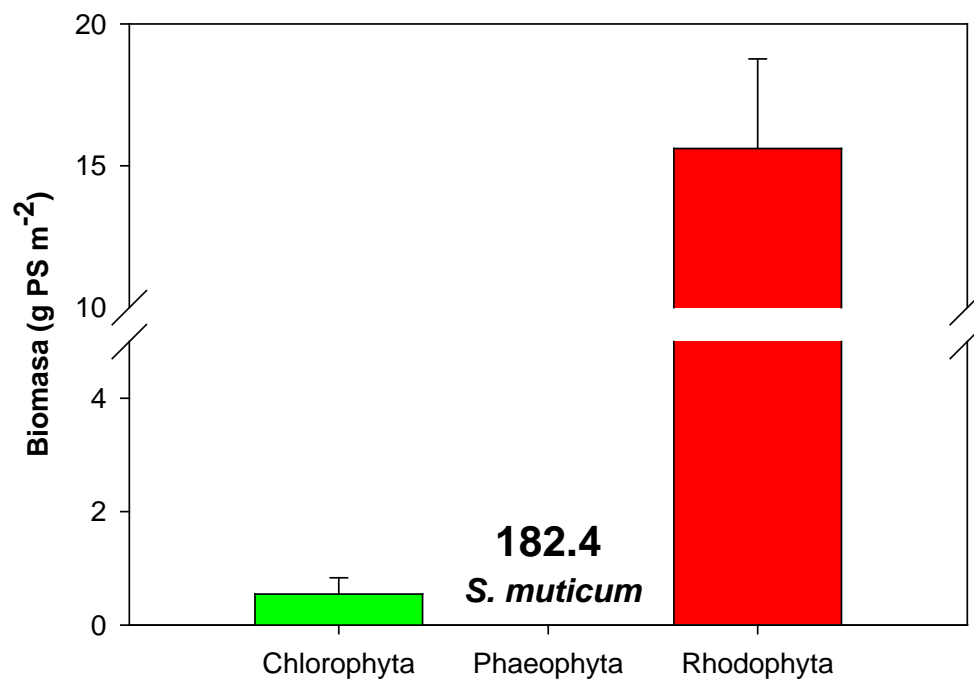


Figura 30.- Biomasa promedio de las macroalgas, por división, para el sitio de El Sauzal. Las barras representan ± 1 error estándar.

Para el sitio de Raúl's, la biomasa de macroalgas por grupos también presentó diferencias significativas ($p=0.0001$), siendo el grupo de las Phaeophyta el que presentó la mayor diferencia con respecto a las Chlorophyta y a las Rhodophyta (Fig. 31). La biomasa promedio de las Chlorophyta fue de 3.2 ± 1.2 g PS m⁻², la mayor biomasa fue para las Phaeophyta con 71.7 ± 57.7 g PS m⁻², y las Rhodophyta con 13.4 ± 1.0 g PS m⁻².

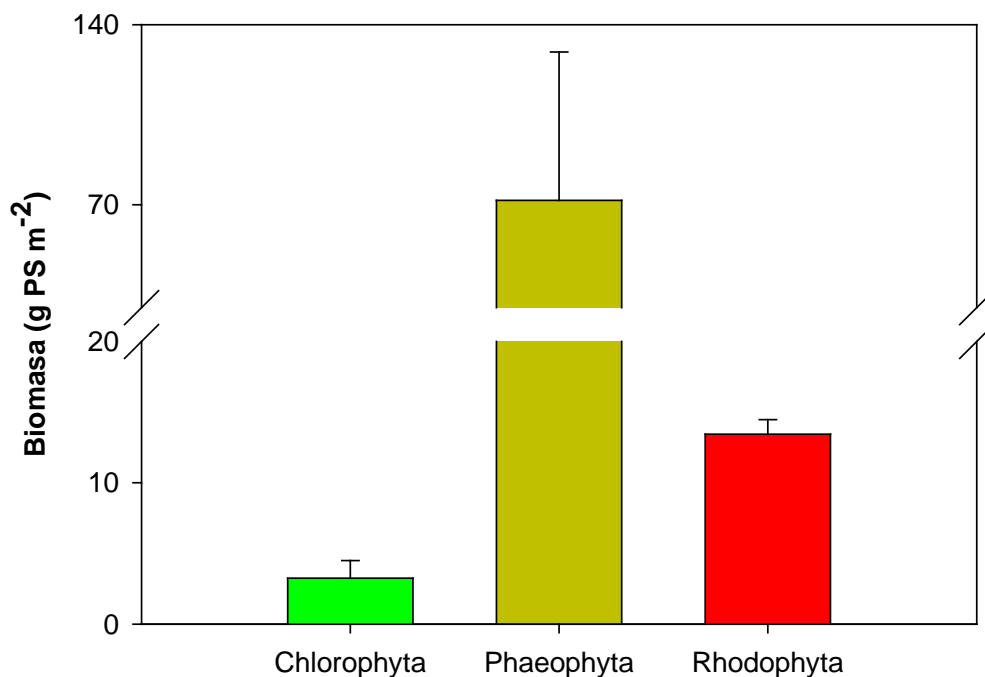


Figura 31.- Biomasa promedio de las macroalgas por división, para el sitio de Raul's. Las barras representan ± 1 error estándar.

III.3.4.1 Biomasa de macroalgas en función de las horas de exposición al aire

La biomasa de macroalgas con respecto a las horas de exposición al aire no tuvo diferencias estadísticamente significativas para ninguno de los dos sitios de estudio: El Sauzal ($p=0.83$), y Raul's ($p=0.9$). La biomasa promedio para El Sauzal fue de 21.5 ± 11.6 g PS m⁻² y para Raul's fue de 29.5 ± 19.5 g PS m⁻². Sin embargo entre sitios si hubo diferencias ($p=0.009$) siendo Raul's el que presentó una mayor biomasa (Fig. 32).

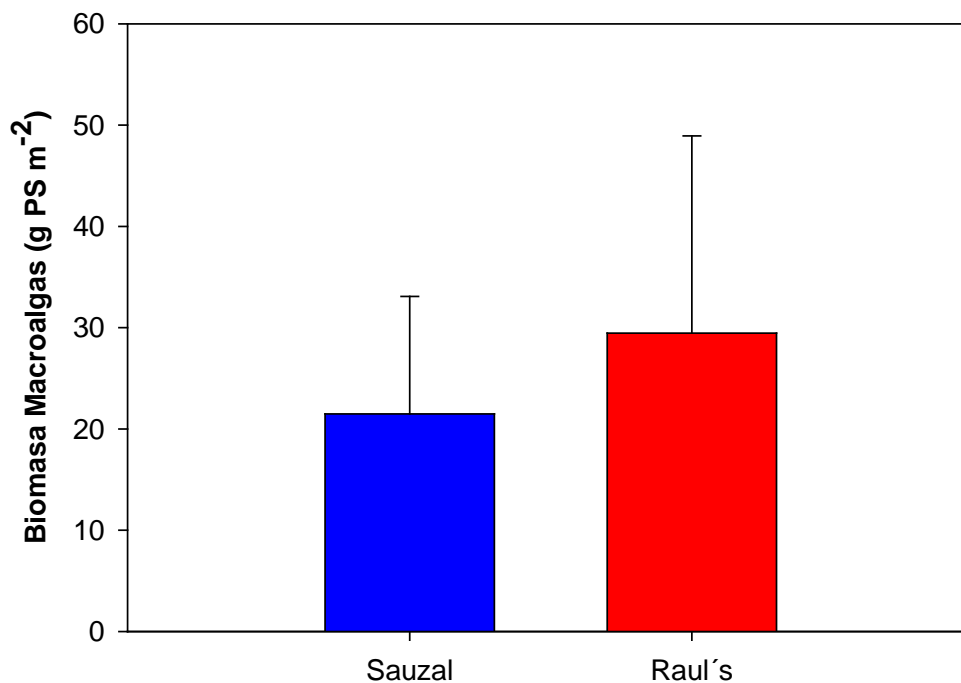


Figura 32.- Biomasa promedio de macroalgas por sitio. Las barras representan ± 1 error estándar.

III.3.4.2 Biomasa de macroalgas en función del tiempo

Para el sitio de El Sauzal la biomasa promedio de macroalgas en función del tiempo mostró diferencias estadísticamente significativas ($p=0.001$), siendo el mes de enero el que más difirió con respecto a octubre, noviembre y diciembre (Fig. 33). Los meses que presentaron una menor biomasa de macroalgas fueron marzo con 7.4 ± 2.8 g PS m⁻² y abril con 9.2 ± 3.1 g PS m⁻², mientras que los valores más altos se presentaron durante el mes de enero con 27 ± 8 g PS m⁻².

El sitio de Raúl's también presentó diferencias significativas en la biomasa de macroalgas a través del tiempo ($p=0.002$), siendo enero el mes que presentó la mayor variación con respecto al mes de octubre y diciembre (Fig. 33).

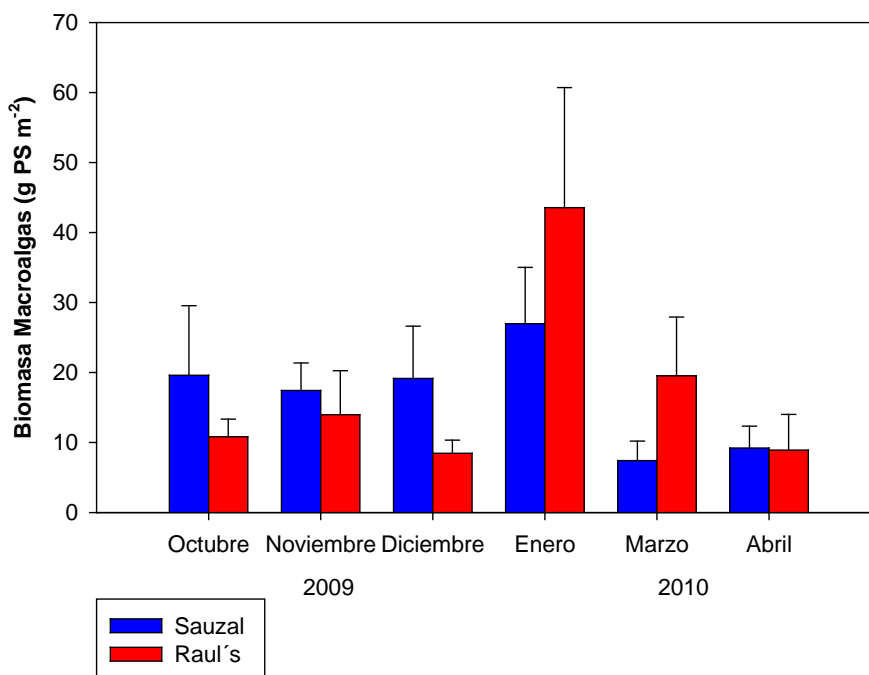


Figura 33.- Biomasa promedio de macroalgas en función del tiempo para el sitio de El Sauzal y Raul's. Las barras representan ± 1 error estándar.

Los meses que presentaron la menor biomasa promedio fueron diciembre con 8.5 ± 1.9 g PS m⁻² y abril con 8.9 ± 5.1 g PS m⁻², mientras que los meses con mayor biomasa promedio fueron enero con 43.5 ± 17.2 g PS m⁻² y marzo con 19.5 ± 8.4 g PS m⁻².

Con base en los datos de biomasa para cada especie durante los meses de muestreo, y a un nivel de 35% de similitud, en el análisis MDS podemos observar que se forman tres grupos, separándose la biomasa de macroalgas de El Sauzal, de la de Raul's (Fig. 34) con un tercer grupo en dónde se encuentran los meses de abril en Raul's y octubre y marzo de El Sauzal. Los meses que conforman el tercer grupo son los que presentaron diferencias en la prueba de Kruskal-Wallis. El nivel de estrés es de 0.13, lo que indica que es una representación adecuada de las diferencias entre sitios.

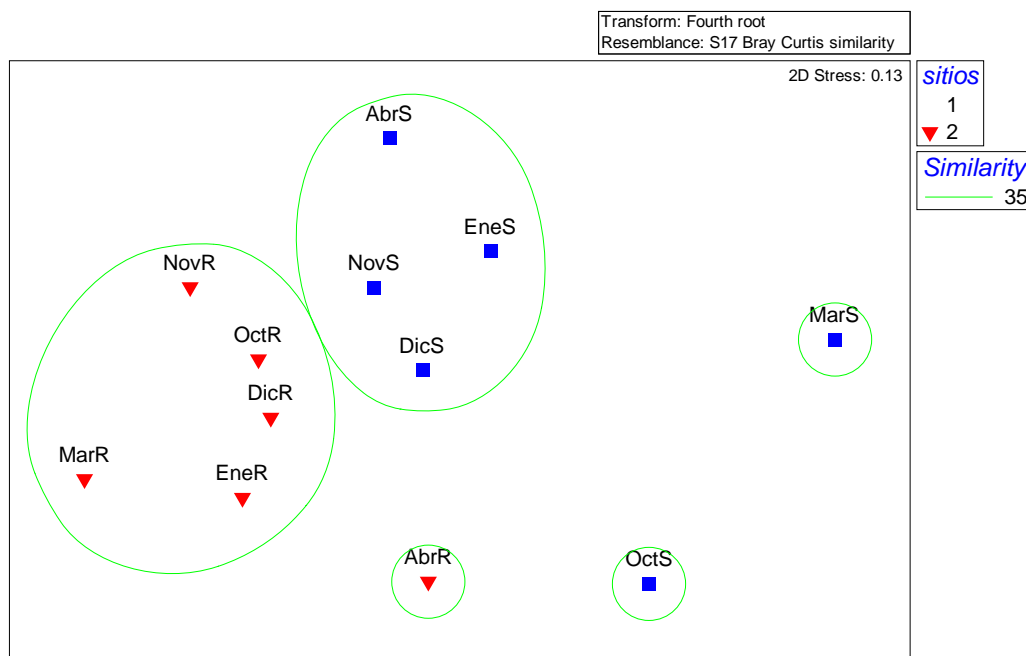


Figura 34.- MDS de la biomasa mensual de macroalgas para cada sitio de muestreo, durante el período de estudio.

III.3.5 Comparación de la biomasa total de *P. torreyi* con la biomasa total de macroalgas

Haciendo una comparación entre la biomasa total de pastos marinos y la de las macroalgas que se encuentran asociadas a dichas praderas, podemos decir que las macroalgas no presentaron diferencias significativas entre estratos ($\chi^2 = 3.2$; alfa 0.05₍₃₎ y $p = 0.36$), pero si entre meses de muestreo ($\chi^2 = 80.9$, alfa 0.05₍₁₁₎ y $p = 0.0000$) (Fig. 35).

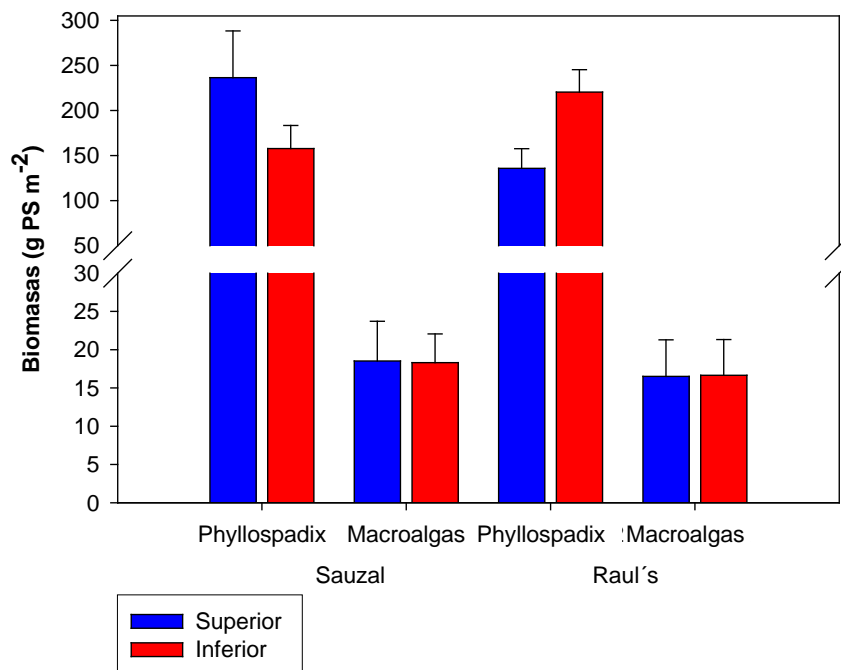


Figura 35.- Biomásas de *Phyllospadix* y macroalgas por estrato, en los dos sitios de muestreo, Sauzal y Raúl's. Las barras representan ± 1 error estándar.

En el intermareal superior El Sauzal tiene un 8% de biomasa de macroalgas y un 92% de pastos marinos y para Raúl's hay un 12% de biomasa de macroalgas con un 88% de pastos marinos, mientras que en el intermareal inferior, la relación es inversa hay un 12% para El Sauzal y 8% de biomasa de macroalgas con respecto a pastos marinos para Raúl's.

Los porcentajes de biomasa *Phyllospadix*-macroalgas, durante los meses de estudio, se muestran en la tabla VI.

Tabla VI.- Porcentajes de biomasa por mes para *Phyllospadix* y macroalgas en los dos sitios de estudio.

	Octubre	Noviembre	Diciembre	Enero	Marzo	Abril
SAUZAL						
<i>Phyllospadix</i>	87%	89%	86%	84%	93%	97%
Macroalgas	13%	11%	14%	16%	7%	3%
RAUL'S						
<i>Phyllospadix</i>	95%	93%	95%	75%	81%	95%
Macroalgas	5%	7%	5%	25%	19%	5%

IV Discusión

IV.1 Cambios de *P. torreyi* en función de las horas de exposición al aire

Ya que el límite superior de distribución de las especies está asociado a su resistencia a la desecación y a la fuerza del oleaje (Ricketts *et al.*, 1968; Connell, 1972; Carefoot, 1977; Dailey *et al.*, 1993b; Bell, 1995), la hipótesis planteaba que habría mayor biomasa en los estratos inferiores de ambos sitios de estudio, puesto que en ellos el nivel de estrés es menor. Sin embargo, esto se observó sólo para Raul's, que es el sitio con la pendiente topográfica más suave. En Raul's las variables que mostraron diferencias estadísticamente significativas entre el intermareal superior e inferior fueron la biomasa de rizomas horizontales, la biomasa de hojas, el LAI y la biomasa total (Tabla II). Con excepción de la biomasa total, los valores máximos se encontraron en el estrato inferior; sin embargo, ninguna de estas variables estuvo correlacionada con las horas de exposición al aire, ya que sólo la densidad de haces en el estrato superior tuvo una relación significativa y positiva con las horas de exposición (Tabla III).

En cambio, en El Sauzal, que tiene una pendiente topográfica más pronunciada, todas las variables biológicas medidas presentaron diferencias estadísticamente significativas en función entre estratos, donde los valores más altos se encontraron en el estrato superior (Tabla II). La biomasa de rizomas horizontales, verticales y la biomasa total, estuvieron correlacionadas significativa y positivamente con las horas de exposición al aire en el estrato superior (Tabla III).

Este resultado inesperado podría explicarse si consideramos la capacidad que tienen los pastos marinos de retener agua entre sus hojas, pues se sabe que la alta densidad de hojas forman trampas de agua, manteniendo la humedad de las

plantas durante la marea baja. Además la topografía de la superficie del sedimento también juega un papel importante, ya que las pequeñas depresiones en el sedimento retienen una cantidad considerable de agua, manteniendo la hidratación durante todo el período de exposición (Silva y Santos, 2003). Aunado a esto, las praderas de pastos marinos tienen la capacidad de reducir la velocidad de las corrientes, lo que permite un mayor tiempo de residencia del agua, reduciéndose así los efectos de la desecación (Homziak *et al.*, 1982; Fonseca y Koehl, 2006). La diferencia entre las horas de exposición al aire del estrato superior de El Sauzal y Raul's es de un orden de magnitud (199 *versus* 21). En cambio, los estratos inferiores en ambos sitios, tuvieron muy pocas horas promedio de exposición al aire: 2 en EL Sauzal y 3 en Raul's (Fig. 10). Los datos muestran que *P. torreyi* está adaptada a esta gran variación en las horas de exposición al aire.

Las plantas del intermareal superior en El Sauzal pudieron haberse beneficiado de la mayor irradiancia que recibieron, lo que permitiría explicar los valores elevados en las variables biológicas analizadas. Se sabe que la disponibilidad de luz determina la distribución, densidad y productividad de las praderas de pastos marinos (Hemminga y Duarte, 2000). La relación irradiancia - productividad es compleja, dadas las interacciones que se establecen entre la columna de agua y la distribución y orientación del dosel, con la luz incidente y su calidad espectral. La densidad de haces interviene cuando el efecto del auto-sombreado es considerado (Zimmerman, 2006).

Los pastos marinos tienen la capacidad de modificar su estructura tridimensional, o arquitectura, en función de los gradientes espaciales y temporales de las variables ambientales que influyen el metabolismo de los haces (Backman, 1991; van Lent y Verschuure, 1994; Enríquez y Pantoja-Reyes, 2005; Lee *et al.*, 2007). Esta capacidad, conocida como plasticidad fenotípica, representa un 32% de la variabilidad morfológica, mientras que la variabilidad genética representa el 14% y la interacción entre ambas el 35% (Backman, 1991). Las principales

variables que promueven cambios morfológicos son: la intensidad luminosa, la temperatura del agua, el hidrodinamismo, las tasas de erosión y sedimentación y los nutrientes. En el caso de la luz, por ejemplo, se sabe que la biomasa foliar tiende a disminuir con la profundidad (Dennison y Alberte, 1986; Lee y Dunton, 1997; Olesen *et al.*, 2002). La reducción en la densidad de haces, la longitud y ancho de las hojas, contenido de clorofila y porcentaje de tejido en biomasa también varían con los cambios en la atenuación de la luz de varias especies de pastos marinos (Williams y Dennison, 1990; Fitzpatrick y Kirkman, 1995; Kaldy y Dunton, 2000; Olesen *et al.*, 2002). El área total de superficie foliar a nivel del dosel y los patrones de asignación de biomasa (biomasa heterotrófica y fototrófica en las diferentes secciones del haz), probablemente también estén controlados por la disponibilidad de luz (Dennison y Alberte, 1986; Zimmerman *et al.*, 1989; Dunton y Tomasko, 1994; Lee y Dunton, 1997; Olesen *et al.*, 2002; Enríquez y Pantoja-Reyes, 2005). La Tabla VII presenta algunos ejemplos que documentan la plasticidad fenotípica en pastos marinos.

En nuestro estudio, las variables que consistentemente variaron en función de las horas de exposición al aire fueron la biomasa del rizoma horizontal, la biomasa de hojas, el LAI y la biomasa total (Tabla II). Enríquez y Pantoja-Reyes (2005), analizaron los efectos de la variación intraespecífica en la morfología del dosel en la magnitud del autosombreado, utilizando nueve praderas de *Thalassia testudinum* en Puerto Morelos. El LAI fue el descriptor morfológico con mayor variabilidad (82%) y encontraron una relación significativa y positiva entre la biomasa de los haces y el área foliar por haz ($\log/\log r = 0.92$, $P < 0.01$). En este mismo estudio, las diferencias entre sitios en función de la profundidad y en los valores del coeficiente de atenuación de la luz (K_d), corresponden a una variación significativa en la disponibilidad de la luz en la porción superior del dosel. De esta manera, el porcentaje de irradiancia superficial tuvo una asociación positiva con el LAI, la biomasa foliar y la densidad de haces.

Tabla VII.- Ejemplos de cambios en la arquitectura de los pastos marinos en respuesta a diferentes variables ambientales.

Autor	Especie trabajada	Variable ambiental	Variable morfológica
Short (1983)	<i>Zostera marina</i>	Concentración de amonio en el sedimento	Densidad, LAI, longitud del rizoma y densidad de flores
Fonseca y Kenworthy (1987)	<i>Thalassia testudinum</i>	Velocidad de la corriente	Altura del dosel
Short et al., (1990)	<i>Syringodium filiforme</i>	Concentración de fósforo en el sedimento	Biomasa foliar
Pérez et al., (1994)	<i>Cymodocea nodosa</i>	Concentración de fósforo en el sedimento	Biomasa, densidad, longitud de las hojas, número de hojas por haz
Van Lent y Verschuure, (1994)	<i>Zostera marina</i>	Salinidad, turbidez y nutrientes	Biomasa y reproducción
Marbá et al., (1994 a,b)	<i>Thalassia testudinum</i> <i>Cymodocea nodosa</i>	Sedimentación	Elongación del rizoma vertical, o expansión del rizoma horizontal
Dunton (1994)	<i>Halodule wrightii</i>	PAR	Biomasa
Williams (1995)	<i>Phyllospadix torreyi</i>	Profundidad (intensidad luminosa)	Fenología reproductiva
Aioi y Komatsu (1996)	<i>Zostera marina</i>	Temperatura del aire	Densidad y biomasa
Fonseca y Bell (1998)	<i>Zostera marina</i> <i>Halodule wrightii</i>	Fuerza del oleaje	Biomasa subterránea
Ramírez-García et al., (1998)	<i>Phyllospadix scouleri</i> <i>P. torreyi</i>	Exposición al aire	Tamaño de los haces y biomasa
Gacia et al., (2003)	<i>Posidonia oceanica</i>	Flujo vertical de sedimentos	LAI
Thom et al., (2003)	<i>Zostera marina</i>	Salinidad y temperatura del agua	Densidad, biomasa, floración
Enriquez y Pantoja-Reyes (2005)	<i>Thalassia testudinum</i>	Coefficiente de atenuación de la luz	Densidad, biomasa foliar y LAI
Miller et al., (2005)	<i>Zostera tasmanica</i>	Material en suspensión, nutrientes	Densidad, longitud de haces, biomasa, número de hojas por haz, longitud del rizoma
Cabaço y Santos (2007)	<i>Zostera noltii</i>	Erosión y sedimentación	Densidad, longitud de hojas y longitud del rizoma
Kowalski et al., (2009)	<i>Halodule wrightii</i>	Intensidad luminosa	Biomasa
Este estudio	<i>Phyllospadix torreyi</i>	Exposición al aire	Densidad, LAI, biomasa total y biomasa parcial

No se pudo medir el ambiente de luz *in situ* por las limitaciones que el oleaje impuso, pero suponemos que los valores elevados de la biomasa foliar, del LAI y de la biomasa total en el estrato inferior de Raul's, pudieran resultar de un valor de K_d reducido, a pesar de la profundidad (Ver Tabla 1 de Enríquez y Pantoja-Reyes, 2005). Encontramos que las correlaciones entre el LAI, la biomasa foliar y la biomasa total fueron significativas en todos los casos, con valores ≥ 0.85 (Tabla X, Anexo 1). Sólo en el intermareal superior en El Sauzal, la densidad de haces estuvo correlacionada con el LAI, 0.87 (Tabla X, Anexo 1).

En nuestro estudio la densidad de haces, sólo varió significativamente entre estratos en El Sauzal. Es probable que la pendiente más suave de Raul's y sus consecuencias hidrodinámicas, favorezcan el desarrollo de una densidad similar de los haces de *P. torreyi* en el intermareal superior e inferior (Tabla II). En El Sauzal, la densidad de haces se correlacionó con la biomasa de rizomas verticales: estrato superior, 0.91 (Tabla X, Anexo 1); estrato inferior, 0.80 (Tabla XI, Anexo 1). En el estrato superior de Raul's, la densidad se correlacionó con el tiempo de exposición al aire (Tabla III).

La otra variable morfológica que varió en función de la profundidad fue la biomasa de rizomas horizontales. Hubo una correlación entre la biomasa de rizomas horizontales y verticales en los dos estratos de EL Sauzal, y en el estrato inferior de Raul's, con un valor de 0.85 en todos los casos (Tabla X, XI y XIII Anexo 1). Sólo en el estrato inferior de El Sauzal, se correlacionaron la biomasa de los rizomas horizontales y la biomasa total (Tabla XI, Anexo 1). Como ya se mencionó anteriormente, en el estrato superior de El Sauzal, la biomasa de rizomas horizontales se correlacionó con las horas de exposición (Tabla III). Si se considera que la biomasa subterránea aumenta con un mayor disturbio por las olas, como un crecimiento compensatorio para adaptarse a las condiciones locales desfavorables (Fonseca y Bell, 1998), entonces, la similitud en los valores promedio de biomasa del estrato superior de El Sauzal, con los del estrato inferior de Raul's, estarían indicando condiciones hidrodinámicas

similares (Tabla II). Esta observación estaría en contradicción con los supuestos valores reducidos de K_d en profundidad mencionados antes, que permitirían explicar los máximos en las variables biológicas en el intermareal inferior de Raul's.

Otra variable que ocasiona cambios en la biomasa subterránea es la textura de los sedimentos, con un aumento en áreas con sedimentos gruesos, para favorecer la asimilación de nutrientes (Short, 1983; Onuf, 1996). La falta de información sobre las condiciones locales de irradiancia, oleaje, turbulencia, corrientes, temperatura del agua y textura de los sedimentos, nos impide encontrar una explicación a la aparente similitud de valores en las variables biológicas medidas, entre el intermareal inferior de Raul's y el intermareal superior de El Sauzal (Tabla II). Información indirecta sobre las condiciones hidrodinámicas en los sitios de estudio, se puede obtener de la observación de los patrones de distribución de *P. torreyi*, ya que de acuerdo a Fonseca y Bell (1998), la distribución de los pastos será en parches en áreas de alta energía, y más continua en áreas de baja energía. En nuestros sitios de estudio, la distribución fue más irregular en El Sauzal, ya que había zonas con arena separando manchones de pastos, mientras que en Raul's la distribución era más homogénea. Esta observación apoyaría la suposición de condiciones de calma en Raul's, y mayor hidrodinamismo en El Sauzal.

La literatura sobre la biología y ecología de las dos especies de *Phyllospadix* no es tan abundante como la de las otras especies de pastos marinos (Drysdale y Barbour, 1975), por lo que para un análisis comparativo, sólo contamos con tres referencias, cuyos resultados se resumen en la Tabla VIII. Drysdale y Barbour (1975), colectaron en Bodega Head, California, durante el invierno. Terrados y Williams (1997) analizaron la asimilación de nitrógeno por las raíces y hojas de *P. torreyi* en San Diego, California, pero proporcionan datos de biomasa para el mes de octubre. Estudios descriptivos de la estructura de las praderas de *Phyllospadix* son el de Ramírez-García *et al.*, (1998), y el nuestro, en el que se

reportan cambios en la biomasa de *P. torreyi* en función de la profundidad y por ende, de las horas de exposición. Ramírez-García *et al.*, (1998) colectaron en un área geográfica muy cercana a la nuestra (32° 10' N; 116° 50' W), durante los mismos meses, pero sus colectas estaban referidas al Nivel de Bajamar Media (25 cms más arriba que nuestro nivel de referencia). Comparando sus datos con los nuestros, se observa que sus valores de densidad, biomasa foliar y subterránea, son muy superiores a nuestro promedio global para cada variable. De esta manera, sus valores de densidad son aproximadamente 6 veces superiores, los de biomasa foliar como 4.3 veces superiores y los de biomasa subterránea, aproximadamente 24 veces mayores a los nuestros. Los valores de biomasa subterránea reportados en nuestro estudio son comparables a los de Terrados y Williams (1997), la biomasa foliar es más del doble y la densidad es como 5.5 veces menor que la encontrada en San Diego (Tabla VIII).

Tabla VIII.- Principales variables reportadas para *P. torreyi* en la región del Southern California Bight. La densidad está expresada como (haces m⁻²) y las biomásas como (g PS m⁻²).

Variable	Drysdal y Barbour (1975)	Terrados y Williams (1997) (Octubre)	Ramírez-García <i>et al.</i> , (1998)	Este estudio
Densidad	No evaluada	6,232	6,760	1,130
Biomasa Foliar	300	59	586	135
B. subterránea	No evaluada	18	486	20
B. subterránea/B. foliar	No evaluada	0.30	0.82	0.15

Esta comparación pone también en evidencia el contraste entre la asignación de recursos a la biomasa subterránea y a la biomasa foliar en cada caso. El mayor contraste entre estos dos compartimentos proviene de nuestros datos, con un valor de 0.15 para la relación biomasa subterránea/biomasa foliar, ya que la biomasa foliar fue 6.7 veces mayor que la subterránea. Terrados y Williams (1997) presentan un valor intermedio y Ramírez-García *et al.*, (1998) presenta un valor cercano a la unidad, indicando que hay muy poca diferencia entre la biomasa subterránea y la foliar (Tabla VII).

La hipótesis del crecimiento balanceado señala que la planta asignará biomasa, preferentemente al órgano que colecta el recurso que limita el crecimiento. Debido a que las hojas capturan carbono, mientras que las raíces capturan agua y nutrientes, la asignación de recursos favorecerá a las hojas si la luz es más limitante y favorecerá a las raíces, si los nutrientes son los limitantes (Hunt, 1975; Garnier, 1991). Shipley y Meziane (2002), consideran que debido a que en la naturaleza las plantas no crecen bajo un equilibrio dinámico, es más correcto decir que las plantas asignan biomasa a las diferentes partes, para reducir cualquier desbalance que exista entre la fijación de carbono por las hojas y la adquisición de recursos del sedimento por las raíces.

Se sabe que los pastos marinos asimilan nutrientes por las raíces, pero también por las hojas (Short y McRoy, 1984; Hemminga *et al.*, 1991; Pedersen y Borum, 1992; 1993). Terrados y Williams (1997) demostraron que debido a que *P. torreyi* crece sobre las rocas, la asimilación de nutrientes por las hojas es más importante que la asimilación por las raíces. Entonces, la razón biomasa subterránea/biomasa foliar en nuestro estudio, estaría reflejando que la producción de una mayor biomasa foliar representa el mecanismo que permitiría compensar la baja adquisición de recursos por las raíces. Con un corto experimento de enriquecimiento realizado en Bahía Tortugas, Ramírez-García *et al.*, (2002) encontraron que *P. torreyi* parece tener mayor requerimiento de nutrientes o experimenta mayor limitación de nutrientes que *P. scouleri*.

Consideramos que es necesario describir mejor las condiciones físico-químicas del substrato y de la columna de agua en las que crece *P. torreyi*, antes de poder interpretar los cambios en la asignación de recursos a la biomasa foliar y a la biomasa subterránea que hemos notado.

IV.2 Cambios de *P. torreyi* en función del tiempo

Se ha descrito que el crecimiento estacional de los pastos marinos tiene dos componentes: (1) de gran escala, asociado con el ciclo solar y derivado de la coherencia en la estacionalidad de la temperatura y la luz a través de la mesoescala (~100 km), y (2) de escala local, derivado de la interacción entre los factores locales y el crecimiento de los pastos marinos (Sand-Jensen, 1975; Pérez y Romero, 1992; van Lent y Verschuure, 1994). Alcoverro *et al.*, (1995), encontraron que la estacionalidad a gran escala explicaba entre 43 y 46% de la variabilidad en la talla y crecimiento de *Posidonia oceánica* en el Mediterráneo. Las fuentes locales de estacionalidad que resultan en las diferencias en tiempo, en la talla y crecimiento entre praderas, explicaban entre un 9 y 12% de la variabilidad. Los factores locales pueden desempeñar un papel importante en ambientes someros, donde la disponibilidad de luz es alta, mientras que pueden tener una pequeña contribución a los patrones de crecimiento estacionales de plantas limitadas por la luz o en aquellas que crecen en ambientes ricos en nutrientes.

De los efectos de gran escala antes mencionados, esperábamos que las praderas estudiadas mostraran el patrón descrito para la región conocida como Southern California Bight, con valores bajos en otoño e invierno y valores más elevados en primavera, ya que los máximos de luz y temperatura se alcanzan en verano (Littler, 1980a; 1980b; Littler *et al.*, 1991), lo que no sucedió del todo. En El Sauzal, *P. torreyi* no mostró variaciones estacionales en ninguna variable, ni en ninguna profundidad. En Raúl's, la biomasa de raíces, rizomas horizontales y la biomasa total, presentaron sus valores mínimos en marzo y los máximos en

octubre-noviembre. La biomasa de hojas presentó su mínimo en enero y su máximo en octubre, uno o dos meses antes que las variables antes mencionadas (Tabla IX). Tal parece que las variables que mostraron variación estacional, alcanzan sus valores máximos en otoño, en lugar de verano.

La ausencia de un marcado patrón estacional, coincide con lo reportado por Littler *et al.*, (1979), quienes de octubre de 1976 a junio de 1977, midieron el porcentaje de cobertura y la producción primaria de 13 especies, incluyendo Cyanophyta, macroalgas, un alga coralina, y *P. torreyi*, en la Isla de San Clemente, en California. Littler *et al.*, (1979) encontraron que *P. torreyi* presentaba poca o nula estacionalidad en su porcentaje de cobertura, una medida indirecta de su biomasa foliar. Estos autores reconocen que cada una de las 13 especies estudiadas, tiene un ciclo estacional diferente, ya que están reguladas por diferentes factores bióticos y abióticos. También es necesario considerar los de ciclos metabólicos endógenos, que se han reportado en algunas macroalgas (Oohusa *et al.*, 1977 a y b) y en pastos marinos. Así por ejemplo, *P. oceánica* puede mantener sus tasas de crecimiento en invierno, utilizando el almidón acumulado en sus rizomas durante el verano y el otoño (Pirc, 1985). Además de la acumulación, esta especie es muy efectiva reciclando los nutrientes, lo que explica su rápido crecimiento en primavera, cuando los recursos del sedimento se han agotado (Alcoverro *et al.*, 1995).

Ramírez-García *et al.*, (1998) se enfocaron en la variabilidad local para explicar las variaciones espacio – temporales en la estructura de las praderas de *Phyllospadix*, al norte de Ensenada. Para ello, utilizaron las horas de exposición al aire, con lo que reportaron la biomasa mínima en abril y la máxima en octubre –diciembre, coincidente con el máximo y mínimo de horas de exposición al aire, respectivamente. La densidad, en cambio, presentó su mínimo en diciembre y su máximo en abril, mostrando un patrón opuesto al de la biomasa. Nuestros datos de biomasa total en Raul's muestran un patrón similar al que encontraron Ramírez-García *et al.*, (1998), excepto que en nuestro casos, los

valores mínimos se presentaron un mes antes, en marzo, y los máximos fueron también un poco antes, en octubre-noviembre (Tabla IX).

Tabla IX.- Variaciones de *P. torreyi* en función del tiempo, en los dos sitios de estudio (X =Ausencia de diferencias).

Variable	Estrato	El Sauzal	Raul's
Raíces	Superior	X	Min – Marzo
	Inferior	X	Max - Noviembre
Rizoma horizontal	Superior	X	Min –Marzo Max -Noviembre
	Inferior	X	X
Rizoma vertical	Superior	X	Min – Marzo
	Inferior	X	Max - Enero
Hojas	Superior	X	Min – Enero Max - Octubre
	Inferior	X	X
Densidad	Superior	X	X
	Inferior	X	X
LAI	Superior	X	Min – Enero Max - Abril
	Inferior	X	X
Biomasa total	Superior	X	Min – Marzo Max - Noviembre
	Inferior	X	X

Durante el periodo de estudio encontramos que sólo durante marzo, en el estrato inferior de El Sauzal, las horas de exposición al aire influyeron en las variables medidas (Tabla IV). Si se analiza la tabla que muestra el número promedio de horas de exposición al aire por mes, por sitio y estrato (Tabla I), se notará que es justamente ese estrato, el que menos horas de exposición tuvo durante nuestro periodo de estudio, así que parecería que lo que influyó, fue la falta de horas de exposición al aire, para poder encontrar valores elevados como los medidos en los meses anteriores.

El hecho de que los patrones de biomasa total que encontramos en este estudio sean similares a los encontrados por Ramírez-García *et al.*, (1998), pero que no estén correlacionados estrechamente con las horas de exposición al aire, indica que hay otra u otras variables ambientales que no medimos y que pudieran desempeñar un papel más importante en la estructura y funcionamiento de las praderas de *P. torreyi*.

IV.3 Análisis de la comunidad de macroalgas

Al igual que los pastos marinos, las macroalgas cambian el límite superior de su distribución vertical en función de su tolerancia a la desecación, la temperatura del aire y a la radiación solar. Así, sitios humedecidos por las olas o el rocío, o sitios en donde el agua de mar dreña lentamente, permiten que las especies amplíen su distribución vertical (Connell, 1972).

El análisis de la comunidad de macroalgas, mostró que Raul's, se caracterizó por tener una mayor diversidad de especies (H'), riqueza de especies (S), y biomasa total (Fig. 27, 28 y 30), probablemente debido a que Raul's presentan una pendiente más suave que la de El Sauzal y por lo tanto tenga más hábitats para los organismos. Aguilar-Rosas y Pacheco-Ruíz, (1986) mencionan que sitios con pendiente suave poseen una gran variedad de hábitats, por lo que se puede atribuir que el número de especies de esas localidades sea mayor.

El análisis de los efectos del oleaje sobre la vegetación acuática ha sido estudiado básicamente de dos maneras: (1) considerando la exposición al oleaje como un disturbio (Turner, 1985; Riis y Hawes, 2003; Menge *et al.*, 2005); o (2) considerando el estado promedio del ambiente generado por las olas (Nishihara y Terada, 2010).

En la primera aproximación, aquella que considera al oleaje como un agente de disturbio, se ha reportado que la diversidad de especies aumenta conforme aumenta el grado de exposición al oleaje (Menge *et al.*, 2005); pero también, que ésta disminuye conforme aumenta el disturbio (Riis y Hawes, 2003). El que en este estudio hayamos encontrado una mayor riqueza de especies en Raul's, estaría de acuerdo con Menge *et al.*, (2005), quienes realizaron su estudio, de 1985 a 1991, en Bogart Bay, Oregon, con *P. scouleri*. En cambio, Riis y Hawes (2003) analizaron el efecto de la exposición al oleaje por olas generadas por el viento, en 41 lagos en Nueva Zelanda y encontraron que la riqueza de especies, la cobertura y el límite inferior de distribución de la vegetación, disminuían conforme aumentaba el disturbio. Más recientemente, Nishihara y Terada (2010) examinaron el efecto de las olas sobre la vegetación, usando un índice conocido como el número de similitud del oleaje (ξ) (Svendsen, 2006), que representa una medida relativa de la energía de las olas costeras y provee un gradiente continuo para describir la exposición al aire.

Menge *et al.*, (2005) señalaron que sólo el alga café del grupo de las Laminariales (kelps), *Lessionopsis littoralis*, estaba siempre presente en el mismo gradiente de exposición al oleaje que *Phyllospadix*, ya que es una competidora por espacio equivalente a este pasto marino. Por otra parte, el estudio de Nishihara y Terada (2010) realizado en las islas de la porción este del Mar de China, encontró que las clorofitas y rodófitas reducían su riqueza de especies conforme el número de similitud del oleaje (ξ) aumentaba y que sólo en las feofita, la riqueza de especies aumentaba con el aumento en ξ . Al clasificar a las macroalgas en grupos funcionales, encontraron también una disminución en

la riqueza de especies conforme aumentaba ξ para el caso de las algas que parecen hojas, las filamentosas, las de ramificaciones gruesas y los grupos calcáreos articulados. Sólo aumentaba la diversidad de especies al aumentar ξ para las formas con talos gruesos que parecen piel y las formas incrustantes (Nishihara y Terada, 2010). Debido a que la talla y en cierto grado la morfología, pueden afectar la capacidad de las macrofitas para sobrevivir en regiones de alta exposición al oleaje (Stewart, 2004; D'Amours y Scheibling, 2007; Stewart *et al.*, 2009), se considera que los patrones en la riqueza de especies y ξ pueden reflejar la importancia de la forma funcional y las fuerzas hidrodinámicas inducidas por las olas (Nishihara y Terada, 2010). En función de los resultados de Nishihara y Terada (2010), es posible que se pudiera obtener más información sobre las variables físicas que están influyendo en las praderas analizadas, si correlacionamos nuestras variables biológicas con ξ en lugar de utilizar las horas de exposición al oleaje.

Con respecto a la dominancia espacial del género *Phyllospadix*, Turner y Lucas (1985) analizaron el papel que desempeñan en la comunidad de la zona intermareal, las tres especies de *Phyllospadix* que crecen en las costas de Oregon: *serrulatus*, *scouleri* y *torreyi*. Cada especie tenía una comunidad diferente asociada a ella, pero se caracterizaban porque las tres especies tenían una cobertura superior al 80%. La vegetación que crecía bajo el dosel era nula en *P. serrulatus*, 11% en *P. scouleri* y 13% en *P. torreyi*, respectivamente. Esta dominancia espacial fue demostrada experimentalmente por Menge *et al.*, (2005), quienes encontraron que si bien *P. scouleri* era la competidora dominante, la tasa de desplazamiento de los competidores variaba con la exposición al oleaje, siendo mayor conforme aumentaba la intensidad del oleaje. En nuestros sitios de estudio, *P. torreyi* también fue la especie dominante ya que su biomasa varió entre un 75 y un 97%. Las macroalgas representaron entre un 5 y un 25% (Tabla VI).

Los resultados muestran que no fue posible identificar un claro patrón estacional en la biomasa de las macroalgas, ya que aunque la literatura indica que existe una tendencia general a aumentar la biomasa conforme aumenta la temperatura y las horas de luz (McCourt, 1984; Lüning y Kadel, 1993; Stimson *et al.*, 1996; Díaz-Pulido y Garzón-Ferreira, 2002), cada grupo algal responde de una manera diferente. Así por ejemplo, en la isla de San Clemente, California, Littler *et al.*, (1979), encontraron algas que presentaban su cobertura máxima en verano y la mínima en invierno; otro grupo tenía sus máximos en otoño y mínimos en verano; un tercer grupo presentaba su cobertura máxima en primavera; una especie tuvo su máximo en invierno y, finalmente, hubo un grupo de macroalgas que no mostraba variaciones estacionales. Nuestros datos muestran biomاسas máximas en enero, para El Sauzal y Raúl's, cuando en otros sitios se han descrito los mínimos para este periodo del año (Fig. 31). La naturaleza de la variabilidad temporal en la estructura de las asociaciones algales no ha sido resuelta (Wernberg y Goldberg, 2008).

Más que tratar de explicar las variaciones estacionales en la biomasa de las macroalgas como si fueran un componente aislado, necesitamos visualizarlas como parte de las praderas de *P. torreyi*, y buscar entender la dinámica que en ellas prevalece. Esta perspectiva fue la que siguieron Wernberg y Goldberg (2008), al analizar la dinámica temporal, a corto plazo, de las algas submareales de un arrecife dominado por la laminaria *Ecklonia radiata*, cerca de Perth, Australia. Estos autores encontraron que si bien la biomasa de *E. radiata* estaba correlacionada positivamente con los cambios en la temperatura superficial del mar y la luz, y correlacionada de manera negativa con la altura de las olas, la riqueza de especies de las macroalgas asociadas, su estructura y su tasa de renovación, estaban más relacionadas con los cambios estacionales en la biomasa de *E. radiata*, que con las variables ambientales *per se*. Existía una relación negativa, entre la riqueza de especies y la estructura de la asociación algal, con la biomasa del dosel de la laminarial. De la misma manera, las

pérdidas y ganancias de especies a través del tiempo, coincidían con la recuperación y declinación de *E. radiata* (Wernberg y Goldberg, 2008). Algo similar se ha reportado para *Macrocystis pyrifera* y para *P. scouleri*. Para *M. pyrifera*, se ha visto que el reclutamiento de las especies que crecen bajo el dosel es mayor en invierno, cuando la cobertura de *M. pyrifera* es mínima (Breda y Foster, 1985). Para las praderas de *P. scouleri*, Menge *et al.*, (2005), reportaron que los patrones de colonización y sucesión de las macroalgas, variaban en función de la época del año en que la vegetación era removida, con diferentes especies de algas como colonizadoras y dominantes en primavera que en otoño (Turner, 1983; 1985). Esto es debido a que los ciclos de vida de las macroalgas juegan un papel importante en el mantenimiento de la estructura de los mosaicos de vegetación, al menos en los sitios expuestos al oleaje (Menge *et al.*, 1993). De todas maneras, Kennelly (1987), sugiere que no hay una relación lineal entre la cantidad de recursos liberados (espacio, luz) y la respuesta de la asociación algal. Esto es debido a que hay un intervalo muy amplio de respuestas individuales de las algas que crecen bajo el dosel, a los cambios estacionales en las variables ambientales, y la presencia de un dosel dificulta el tratar de encontrar factores específicos, o valores de umbral, que controlen los patrones estacionales en la riqueza de especies (Wernberg *et al.*, 2005).

V Conclusiones

Aunque la mayoría de las variables que definen la estructura de las praderas de *P. torreyi* variaron en función de las horas de exposición al aire (estratos), no hubo un patrón definido. Con base en esta observación concluimos que no hubo una clara correlación entre las horas de exposición al aire y la estructura de las praderas de *P. torreyi*.

P. torreyi mostró poco o ningún cambio en su estructura (biomasa de raíces, biomasa de rizomas horizontales y verticales, biomasa foliar, biomasa total, densidad y LAI) a través del tiempo.

Los dos sitios de estudio fueron diferentes en sus características físicas (pendiente y horas de exposición al aire) y biológicas (biomasa y LAI de *P. torreyi*, riqueza de especies, diversidad y biomasa de las macroalgas).

La biomasa de las macroalgas asociadas a *P. torreyi* no varió en función de las horas de exposición al aire (estratos).

La biomasa de las macroalgas no mostró un claro patrón estacional.

Las Phaeophyta tuvieron la mayor biomasa en los dos sitios de estudio, aunque sólo estuvieron representadas por siete especies.

Para estudios futuros es necesario incluir el efecto del oleaje, en el análisis de las variables físicas que influyen en la estructura de las praderas de *P. torreyi*.

VI. Literatura Citada

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

Aguilar-Rosas, R. y L. Aguilar-Rosas. 2003. El género *Porphyra* (Bangiaceae, Rhodophyta) en la costa Pacífico de México. I. *Porphyra suborbiculata* Kjellman. *Hidrobiológica* 13:51-56.

Aguilar-Rosas, R., L. Aguilar-Rosas y O. González-Yajimovich. 1999. Nuevos registros y algunas notas para la flora algal marina de la costa occidental del estado de Baja California, México. *Polibotánica* 10: 111-121.

Aioi, K. y T. Komatsu. 1996. A preliminary report on the recovery process of *Zostera marina* in Otsuchi Bay, northern Japan after disturbance by large atmospheric depressions. In: Kuo, J., R. C. Phillips, D. I. Walker, H. Kirkman (eds) *Seagrass Biology: Proceedings of an International Workshop*, 319-322p.

Alcoverro, T., C. Duarte y J. Romero. 1995. Annual growth dynamics of *Posidonia oceanica*: contribution of large-scale versus local factors to seasonality. *Marine Ecology Progress Series* 120: 203-210.

Álvarez-Sánchez, L., R. Hernández-Walls y R. Durazo-Arvizu. 1988. Patrones de deriva de trazadores lagrangeanos en la Bahía de Todos Santos. *Ciencias Marinas* 14: 135-162.

Argote, M., F. Medina y A. A. Buenrostro. 1991. Wind-induced circulation in Todos Santos bay, B. C., Mexico. *Atmósfera* 4: 101-115.

Backman, T. 1991. Genotypic and phenotypic variability of *Zostera marina* on the west coast of North America. *Canadian Journal of Botany* 69(6): 1361-1371.

Bell, E. C. 1995. Environmental and morphological influences on thallus temperature and desiccation of the intertidal alga *Mastocarpus papillatus* Kützing. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 191(1): 29-55.

Blanchette, C. A., S. E. Worcester, D. Reed, S.J. Holbrook 1999. Algal morphology, flow, and spatially variable recruitment of surfgrass *Phyllospadix torreyi*. Marine Ecology Progress Series 184: 119-128.

Boese, B. L., B. D. Robbins y G. Thursby. 2005. Desiccation is a limiting factor for eelgrass (*Zostera marina* L.) distribution in the intertidal zone of a northeastern Pacific (USA) estuary. Botanica Marina 48(4): 274-283.

Branch, G. M. 1984. Competition Between Marine Organisms: Ecological and Evolutionary Implications. In: Barnes, M., H. Barnes (eds) Oceanography and Marine Biology, An Annual Review. 4a edición. Vol. 22. Routledge Taylor and Francis. 590 pp.

Breda, V. A. y M. S. Foster. 1985. Composition, abundance, and phenology of foliose red algae associated with two central California kelp forests. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 94(1-3): 115-130.

Bulthuis, D. A. 1983. Effects of in situ light reduction on density and growth of the seagrass *Heterozostera tasmanica* (Martens ex Aschers.) den Hartog in Western Port, Victoria, Australia. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 67(1): 91-103.

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

Burd, B. J., P. A. G. Barnes, C. A. Wright y R. E. Thomson. 2008. A review of subtidal benthic habitats and invertebrate biota of the Strait of Georgia, British Columbia. Marine Environmental Research 66(Supplement 1): S3-S38.

Cabaço, S. y R. Santos. 2007. Effects of burial and erosion on the seagrass *Zostera noltii*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 340(2): 204-212.

Carefoot, T. 1977. Pacific seashores: a guide to intertidal ecology. University of Washington Press. Seattle. 208 pp.

Clarke, K. y R. M. Warwick. 1994. Changes in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Plymouth Marine Laboratory, Plymouth 144pp.

Collier, C. J., P. S. Lavery, P. J. Ralph y R. J. Masini. 2009. Shade-induced response and recovery of the seagrass *Posidonia sinuosa*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 370: 89-103.

Connell, J. H. 1961a. Effects of Competition, Predation by *Thais lapillus*, and Other Factors on Natural Populations of the Barnacle *Balanus balanoides*. *Ecological Monographs* 31(1): 61-104.

Connell, J. H. 1961b. The Influence of Interspecific Competition and Other Factors on the Distribution of the Barnacle *Chthamalus Stellatus*. *Ecology* 42(4): 710-723.

Connell, J. H. 1972. Community Interactions on Marine Rocky Intertidal Shores. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3:169-192.

Cooper, L. W. y C. P. McRoy. 1988. Anatomical adaptations to rocky substrates and surf exposure by the seagrass genus *Phyllospadix*. *Aquatic Botany* 32(4): 365-381.

Cowper, S. W. 1978. The drift algae community of seagrass beds in Redfish Bay, Texas. *Contributions in marine science* 21: 125-132.

D'Amours, O. y R. E. Scheibling. 2007. Effect of wave exposure on morphology, attachment strength and survival of the invasive green alga *Codium fragile* ssp. *tomentosoides*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 351(1-2): 129-142.

Dailey, M. D., J. W. Anderson, D. J. Reish y D. S. Gorsline. 1993a. The Southern California Bight: background and setting. In: Dailey, M. D., D. J. Reish, J. W. Anderson (eds) *Ecology of the Southern California Bight: a synthesis and interpretation*. University of California Press, Los Angeles, California, pág. 1-18.

Dailey, M. D., D. J. Reish y J. W. Anderson. 1993b. *Ecology of the Southern California Bight: a synthesis and interpretation*, University of California Press.

Dawes, C. J. 1998. *Marine botany*. 2a edición. John Wiley and sons editores. Nueva York, Estados Unidos de América. 480 pp.

Dawson, E. Y., M. Neushul y R. D. Wildman. 1960. New records of sublittoral marine plants from Pacific Baja California. *Pacific Naturalist* 1: 3-30.

de Boer, W. 2007. Seagrass–sediment interactions, positive feedbacks and critical thresholds for occurrence: a review. *Hydrobiologia* 591(1): 5-24.

den Hartog, C. 1970. *The Seagrasses of the world*. editorial North-Holland Publishing Company. Amsterdam, Holanda. 276 pp.

Dennison, W. C. y R. S. Alberte. 1985. Role of daily light period in the depth distribution of *Zostera marina* (eelgrass). *Marine Ecology Progress Series* 25: 51-61.

Dennison, W. C. y R. S. Alberte. 1986. Photoadaptation and growth of *Zostera marina* L.(eelgrass) transplants along a depth gradient. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 98(3): 265-282.

Díaz-Pulido, G. y J. Garzón-Ferreira. 2002. Seasonality in algal assemblages on upwelling-influenced coral reefs in the Colombian Caribbean. *Botanica Marina* 45(3): 284-292.

Doty, M. S. 1957. Rocky Intertidal Surfaces. In: Hedgpeth, J. W., H. S. Ladd (eds) *Treatise on marine ecology and paleoecology*, Vol 1 Ecology. *Memoir* 67 (1). Geological Society of America, p 535-585.

Drysdale, F. R. y M. G. Barbour. 1975. Response of the marine angiosperm *Phyllospadix torreyi* to certain environmental variables: A preliminary study. *Aquatic Botany* 1: 97-106.

Dudley, W. R. 1893. The Genus *Phyllospadix*. *Wilder quarter-century book (The): a collection of original papers dedicated to BG Wilder at the close of his twenty-fifth year of service in Cornell University*, 403.

Dunton, K. H. y D. A. Tomasko. 1994. In situ photosynthesis in the seagrass *Halodule wrightii* in a hypersaline subtropical lagoon. *Marine Ecology Progress Series* 107: 281-281.

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

Espinosa-Carreón, T. L. 1996. Productividad primaria y su relación con algunas variables bio-ópticas en la Bahía de Todos Santos, Baja California, México. Tesis para obtener el grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California.

Espinosa-Carreón, T. L., G. Gaxiola-Castro, J. M. Robles-Pacheco y S. Nájera-Martínez. 2001. Temperatura, salinidad, nutrientes y clorofila *a* en aguas costeras de la ensenada del sur de California. *Ciencias Marinas* 27(3): 397-422.

Fisher, R. y M. J. Sheaves. 2003. Community structure and spatial variability of marine nematodes in tropical Australian pioneer seagrass meadows. *Hydrobiologia* 495(1): 143-158.

Fitzpatrick, J. y H. Kirkman. 1995. Effects of prolonged shading stress on growth and survival of seagrass *Posidonia australis* in Jervis Bay, New South Wales, Australia. *Marine Ecology Progress Series* 127: 279-289.

Fonseca, M. S. y S. S. Bell. 1998. Influence of physical setting on seagrass landscapes near Beaufort, North Carolina, USA. *Marine Ecology Progress Series* 171: 109-121.

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

Fonseca, M. S. y M. A. R. Koehl. 2006. Flow in seagrass canopies: The influence of patch width. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 67: 1-9.

Fourqurean, J. W. y J. C. Zieman. 1991. Photosynthesis, respiration and whole plant carbon budget of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Ecology Progress Series* 69: 161-170.

Furukawa, K., E. Wolanski y H. Mueller. 1997. Currents and sediment transport in mangrove forests. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44(3): 301-310.

Gacia, E. y C. Duarte. 2001. Elucidating sediment retention by seagrasses: sediment deposition and resuspension in a Mediterranean (*Posidonia oceanica*) meadow. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 52: 505-514.

Gacia, E., C. Duarte, N. Marb , J. Terrados, H. Kennedy, M. Fortes y N. Tri. 2003. Sediment deposition and production in SE-Asia seagrass meadows. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 56(5-6): 909-919.

Gacia, E., T. C. Granata y C. M. Duarte. 1999. An approach to measurement of particle flux and sediment retention within seagrass (*Posidonia oceanica*) meadows. *Aquatic Botany* 65(1-4): 255-268.

Gaines, S. D. y J. Lubchenco. 1982. A unified approach to marine plant-herbivore interactions. II. Biogeography. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 111-138.

Garnier, E. 1991. Resource capture, biomass allocation and growth in herbaceous plants. *Trends in Ecology & Evolution* 6(4): 126-131.

Garrity, S. D. 1984. Some Adaptations of Gastropods to Physical Stress on a Tropical Rocky Shore. *Ecology* 65(2): 559-574.

Gil, S., S. Larios, R. Blanco y O. Delgado. 1991. Rapidez y dirección del viento en la Bahía de Todos Santos, BC. Reporte de datos, Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Universidad Autónoma de Baja California (UABC). Ensenada, México.

Harlin, M. M., B. Thorne-Miller y J. C. Boothroyd. 1982. Seagrass-sediment dynamics of a flood-tidal delta in Rhode Island (U.S.A.). *Aquatic Botany* 14: 127-138.

Hawkins, S. y R. Hartnoll. 1985. Factors determining the upper limits of intertidal canopy-forming algae. *Marine ecology progress series Oldendorf* 20(32): 265-271.

Hawkins, S. J. y R. G. Hartnoll. 1983. Changes in a rocky shore community: An evaluation of monitoring. *Marine Environmental Research* 9(3): 131-181.

Healey, D. y K. A. Hovel. 2004. Seagrass bed patchiness: effects on epifaunal communities in San Diego Bay, USA. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 313(1): 155-174.

Heck, K. y J. Valentine. 2007. The primacy of top-down effects in shallow benthic ecosystems. *Estuaries and Coasts* 30(3): 371-381.

Hemminga, M., P. Harrison y F. Van Lent. 1991. The balance of nutrient losses and gains in seagrass meadows. *Marine Ecology Progress Series*: 71: 85-96.

Hemminga, M. A. y C. M. Duarte. 2000. *Seagrass ecology*. Cambridge University Press. Cambridge, Estados Unidos de América. 298 pp.

Homziak, J., M. S. Fonseca y W. J. Kenworthy. 1982. Macrobenthic community structure in a transplanted eelgrass (*Zostera marina*) meadow. *Marine Ecology Progress Series* 9(3): 211-221.

Hunt, R. 1975. Further Observations on Root—Shoot Equilibria in Perennial Ryegrass (*Lolium perenne* L.). *Annals of Botany* 39(4): 745-755.

Ibarra-Obando, S. E., C. F. Boudouresque y M. Roux. 1997. Leaf dynamics and production of a *Zostera marina* bed near its southern distributional limit. *Aquatic Botany* 58(2): 99-112.

Jones, C. G., J. H. Lawton y M. Shachak. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78(7): 1946-1957.

Kaldy, J. E. y K. H. Dunton. 2000. Above-and below-ground production, biomass and reproductive ecology of *Thalassia testudinum* (turtle grass) in a subtropical coastal lagoon. *Marine Ecology Progress Series* 193: 271-283.

Karleskint, G., R. Turner y J. Small. 2009. *Introduction to Marine Biology*, 3a edición, editorial Brooks/Cole, Belmont Canada, 581 pp.

Kemp, W. M. 2000. Seagrass Ecology and Management: An introduction. In: Bortone, S. A. (ed) *Seagrasses: monitoring, ecology, physiology, and management*. editorial CRC Press, Florida, Estados Unidos de América, p 1-6.

Kennelly, S. 1987. Physical disturbances in an Australian kelp. *Marine Ecology Progress Series* 40: 145-153.

Koch, E. W. 1999. Sediment resuspension in a shallow *Thalassia testudinum* banks ex König bed. *Aquatic Botany* 65(1-4): 269-280.

Koch, E. W. y G. Gust. 1999. Water flow in tide- and wave-dominated beds of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Ecology Progress Series* 184: 63-72.

Kowalski, J., H. DeYoe y T. Allison. 2009. Seasonal Production and Biomass of the Seagrass, *Halodule wrightii*, Aschers. (Shoal Grass), in a Subtropical Texas Lagoon. *Estuaries and Coasts* 32(3): 467-482.

Lapedes, D. N. 1978. *Dictionary of scientific and technical terms*, 2a edición, editorial McGraw-Hill, New York Estados Unidos de América, 1771 pp.

Lee, K.-S. y K. H. Dunton. 1997. Effects of in situ light reduction on the maintenance, growth and partitioning of carbon resources in *Thalassia testudinum* Banks ex Kijnig. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 210: 53-73.

Lee, K.-S., S. R. Park y Y. K. Kim. 2007. Effects of irradiance, temperature, and nutrients on growth dynamics of seagrasses: A review. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 350(1-2): 144-175.

Lewis, J. R. 1964. *The ecology of rocky shores*, English Universities Press, Londres Inglaterra, 323 pp.

Little, C. y J. A. Kitching. 1996. *The biology of rocky shores*, editorial Oxford University Press, Oxford Estados Unidos de América, 240 pp.

Littler, M. M. (1980a). Overview of the rocky intertidal systems of southern California. Santa Barbara, California; Santa Barbara Museum of Natural History, pág 256-306.

Littler, M. M. 1980b. Southern California rocky intertidal ecosystems: methods, community structure and variability. In: J. H. Price , D. E., G. Irvine, W. F. Farnham (eds) The shore environment, Vol 2 *Ecosystems*. Academic Press, Londres Inglaterra, pág 565-608.

Littler, M. M. y D. S. Littler. 1984. Relationships between macroalgal functional form groups and substrata stability in a subtropical rocky-intertidal system. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 74(1): 13-34.

Littler, M. M., D. S. Littler, S. N. Murray y R. R. Seapy. 1991. Southern California rocky intertidal ecosystems. In: Nienhuis, P. H., A. C. Mathieson (eds) *Intertidal and littoral ecosystems of the World*, Vol 24. Elsevier, Amsterdam Holanda, pág 273-296.

Littler, M. M., S. N. Murray y K. E. Arnold. 1979. Seasonal variations in net photosynthetic performance and cover of intertidal macrophytes. *Aquatic Botany* 7: 35-46.

Longstaff, B. J. y W. C. Dennison. 1999. Seagrass survival during pulsed turbidity events: the effects of light deprivation on the seagrasses *Halodule pinifolia* and *Halophila ovalis*. *Aquatic Botany* 65: 105-121.

Lubchenco, J. 1978. Plant Species Diversity in a Marine Intertidal Community: Importance of Herbivore Food Preference and Algal Competitive Abilities. *The American Naturalist* 112(983): 23-39.

Lubchenco, J. 1980. Algal Zonation in the New England Rocky Intertidal Community: An Experimental Analysis. *Ecology* 61(2): 333-344.

Lubchenco, J. y S. D. Gaines. 1981. A unified approach to marine plant-herbivore interactions. I. Populations and communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 405-437.

Lüning, K. y P. Kadel. 1993. Daylength range for circannual rhythmicity in *Pterygophora californica* (Alariaceae, Phaeophyta) and synchronization of seasonal growth by daylength cycles in several other brown algae. *Phycologia* 32(5): 379-387.

Madsen, J., P. Chambers, W. James, E. Koch y D. Westlake. 2001. The interaction between water movement, sediment dynamics and submersed macrophytes. *Hydrobiologia* 444(1): 71-84.

Marbà, N., J. Cebrián, S. Enríquez y C. M. Duarte. 1994. Migration of large-scale subaqueous bedforms measured with seagrasses (*Cymodocea nodosa*) as tracers. *Limnology and Oceanography* 39(1): 126-133.

Marbà, N., M. E. Gallegos, M. Merino y C. M. Duarte. 1994. Vertical growth of *Thalassia testudinum*: seasonal and interannual variability. *Aquatic Botany* 47(1): 1-11.

McCourt, R. M. 1984. Seasonal patterns of abundance, distributions, and phenology in relation to growth strategies of three Sargassum species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 74(2): 141-156.

McMillan, C. 1984. The distribution of tropical seagrasses with relation to their tolerance of high temperatures. *Aquatic Botany* 19(3-4): 369-379.

Menge, B. A., G. W. Allison, C. A. Blanchette, T. M. Farrell, A. M. Olson, T. A. Turner y P. van Tamelen. 2005. Stasis or kinesis? Hidden dynamics of a rocky intertidal macrophyte mosaic revealed by a spatially explicit approach. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 314(1): 3-39.

Menge, B. A. y G. M. Branch. 2001. Rocky intertidal communities. Capítulo 9 In: Bertness, M. D., S. D. Gaines, M. E. Hay (eds) *Marine community ecology*. Sunderland; Sinauer Associates, pág 221-251.

Menge, B. A., T. M. Farrell, A. M. Olson, P. van Tamelen y T. Turner. 1993. Algal recruitment and the maintenance of a plant mosaic in the low intertidal region on the Oregon coast. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 170(1): 91-116.

Miller, C. J., S. J. Campbell y S. Scudds. 2005. Spatial variation of *Zostera tasmanica* morphology and structure across an environmental gradient. *Marine Ecology Progress Series* 304: 45-53.

Minchinton, T. E. y M. D. Bertness. 2003. Disturbance-mediated competition and the spread of *Phragmites australis* in a coastal marsh. *Ecological Applications* 13(5): 1400-1416.

Morales-Zúñiga, C. 1977. Variaciones estacionales de la temperatura en la Bahía de Todos Santos, BC. *Ciencias Marinas* 4(1): 23-33.

Moriarty, D. y P. Boon. 1989. Interactions of seagrasses with sediment and water. pág 500–535. In: A. W. D. Larkum, A. J. McComb, S. A. Shepherd (eds) *Biology of seagrasses: a treatise on the biology of seagrasses with special reference to the Australian region*. Elsevier, California Estados Unidos de América, 841 pp.

Murray, S. N. y R. N. Bray. 1993. Benthic Macrophytes. Capítulo 7, pág 304-368. In: Dailey, M. D., D. J. Reish, J. W. Anderson (eds) *Ecology of the Southern California Bight: a synthesis and interpretation*. University of California Press, Los Angeles California, Estados Unidos de América, 926 pp.

Murray, S. N. y M. M. Littler. 1981. Biogeographical analysis of intertidal macrophyte floras of southern California. *Journal of Biogeography* 8(5): 339-351.

Murray, S. N. y M. M. Littler. 1984. Analysis of seaweed communities in a disturbed rocky intertidal environment near Whites Point, Los Angeles, Calif., USA. *Hydrobiologia* 116(1): 374-382.

Nishihara, G. N. y R. Terada. 2010. Species richness of marine macrophytes is correlated to a wave exposure gradient. *Phycological Research* 58(4): 280-292.

Norton, T., A. Mathieson y M. Neushul. 1981. Morphology and environment. Capítulo 12, pág 421-454. In: Christopher S. Lobban, M. J. Wynne (eds) *The biology of seaweeds*, Vol 421-. Blackwell Scientific Publications, Berkeley California, Estados Unidos de América, 786 pp.

Norton, T., A. Mathieson y M. Neushul. 1982. A review of some aspects of form and function in seaweeds. *Botanica Marina* 25(11): 501-510.

Olesen, B., S. Enríquez, C. M. Duarte y K. Sand-Jensen. 2002. Depth-acclimation of photosynthesis, morphology and demography of *Posidonia oceanica* and *Cymodocea nodosa* in the Spanish Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series* 236: 89-97.

Onuf, C. P. 1996. Biomass patterns in seagrass meadows of the Laguna Madre, Texas. *Bulletin of Marine Science* 58(2): 404-420.

Oohusa, T., S. Araki, T. Sakurai y M. Saitoh. 1977a. Physiological studies on diurnal biological rhythms of *Porphyra*. I. The cell size, the physiological activity and the content of photosynthetic pigments in the thallus cultured in the laboratory. *Bulletin of the Japanese Society for the Science of Fish* 43: 245–249.

Oohusa, T., S. Araki, T. Sakurai y M. Saitoh. 1977b. Physiological studies on diurnal biological rhythms of *Porphyra*. II. The growth and the contents of free

and total nitrogen and carbohydrate in the thallus cultured in the laboratory. *Bulletin of the Japanese Society for the Science of Fish* 43: 251-254.

Pacheco-Ruíz, I. y L. E. Aguilar-Rosas. 1984. Distribución estacional de Rhodophyta en el Noroeste de Baja California, México. *Ciencias Marinas* 10(3): 67-80.

Paine, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist* 100(910): 65-75.

Pedersen, M. F. y J. Borum. 1992. Nitrogen dynamics of eelgrass *Zostera marina* during low nutrient availability. *Marine Ecology Progress Series* 80: 65-73.

Pedersen, M. F. y J. Borum. 1993. An annual nitrogen budget for a seagrass *Zostera marina* population. *Marine Ecology Progress Series* (101): 169-177.

Perez, M., C. M. Duarte, J. Romero, K. Sand-Jensen y T. Alcoverro. 1994. Growth plasticity in *Cymodocea nodosa* stands: the importance of nutrient supply. *Aquatic Botany* 47(3-4): 249-264.

Pérez, M. y J. Romero. 1992. Photosynthetic response to light and temperature of the seagrass *Cymodocea nodosa* and the prediction of its seasonality. *Aquatic Botany* 43(1): 51-62.

Phillips, R. C. 1979. Ecological notes on *Phyllospadix* (potamogetonaceae) in the Northeast Pacific. *Aquatic Botany* 6: 159-170.

Phillips, R. C. 1985. The ecology of eelgrass meadows in the Pacific Northwest: a community profile, The Team, California, Estados Unidos de América, 85 pp.

Phillips, R. C., C. McMillan y K. W. Bridges. 1983. Phenology of eelgrass, *Zostera marina* L., along latitudinal gradients in North America. *Aquatic Botany* 15(2): 145-156.

Phillips, R. C. y C. P. McRoy. 1980. Handbook of seagrass biology: an ecosystem perspective, Garland STPM Press, California Estados Unidos de América. 353 pp.

Pirc, H. 1985. Growth dynamics in *Posidonia oceanica* (L.) Delile. *Marine Ecology* 6(2): 141-165.

Ramírez-García, P., A. Lot, C. M. Duarte, J. Terrados y N. S. R. Agawin. 1998. Bathymetric distribution, biomass and growth dynamics of intertidal *Phyllospadix*

scouleri and *Phyllospadix torreyi* in Baja California (Mexico). *Marine Ecology Progress Series* 173: 13-23.

Ramírez-García, P., J. Terrados, F. Ramos, A. Lot, D. Ocaña y C. M. Duarte. 2002. Distribution and nutrient limitation of surfgrass, *Phyllospadix scouleri* and *Phyllospadix torreyi*, along the Pacific coast of Baja California (México). *Aquatic Botany* 74(2): 121-131.

Reyes, S., F. Miranda y J. García. 1990. Climatología de la región noroeste de México (Baja California, Baja California Sur, Sonora y Sinaloa). Parte I. Precipitación: Series de tiempo del valor total mensual y estadísticas del año meteorológico. Publicación EBA No. 3, Reporte Técnico CIOFIT9001. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, CICESE Ensenada BC, México: 170 pp.

Ricketts, E. F., J. Calvin y J. W. Hedgpeth. 1968. *Between Pacific Tides* Edward F. Ricketts and Jack Calvin. Rev. by Joel W. Hedgpeth, 4a edición, Stanford Univ. Press, . 614 pp.

Ricketts, E. F., J. Calvin, J. W. Hedgpeth y D. W. Phillips. 1992. *Between Pacific Tides: 5a Edition*, Stanford University Press, California, Estados Unidos de América, 680 pp.

Riis, T. y I. A. N. Hawes. 2003. Effect of wave exposure on vegetation abundance, richness and depth distribution of shallow water plants in a New Zealand lake. *Freshwater Biology* 48(1): 75-87.

Rosenfeld, A. W. y R. T. Paine. 2002. *The intertidal wilderness: a photographic journey through Pacific Coast tidepools*, University of California Press, California Estados Unidos de América. 174 pp.

Ruíz, J. M. y J. Romero. 2001. Effects of in situ experimental shading on the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Marine Ecology Progress Series* 215: 107-120.

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

Seapy, R. R. y M. M. Littler. 1978. The distribution, abundance, community structure, and primary productivity of macroorganisms from two central California rocky intertidal habitats. *Pacific Science* 32(3): 293-314.

Seapy, R. R. y M. M. Littler. 1982. Population and species diversity fluctuations in a rocky intertidal community relative to severe aerial exposure and sediment burial. *Marine Biology* 71(1): 87-96.

Secretaría de Marina. 1974. Estudio Geográfico de la Región de Ensenada, B.C. Secretaria de Marina, Dirección General de Oceanografía y Señalamiento Marítimo. 465 pp.

Secretaría de Marina. 2002. Tablas numéricas de predicción de mareas. Océano Pacífico. Secretaria de Marina, Dirección General Adjunta de Hidrografía y Cartografía: 266 pp.

Shipley, B. y D. Meziane. 2002. The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation. *Functional Ecology* 16(3): 326-331.

Short, F., W. Dennison y D. Capone. 1990. Phosphorus-limited growth of the tropical seagrass *Syringodium filiforme* in carbonate sediments. *Marine Ecology Progress Series* 62(1): 169-174.

Short, F. y C. McRoy. 1984. Nitrogen uptake by leaves and roots of the seagrass *Zostera marina* L. *Botanica Marina* 27(12): 547-556.

Short, F. T. 1983. The seagrass, *Zostera marina* L.: Plant morphology and bed structure in relation to sediment ammonium in izembek lagoon, Alaska. *Aquatic Botany* 16(2): 149-161.

Short, F. T., L. J. McKenzie, R. G. Coles, K. P. Vidler y J. L. Gaeckle. 2008. SeagrassNet Manual for Scientific Monitoring of Seagrass Habitat. Spanish edition, University of New Hampshire Publication 75 pp.

Silva, J. y R. Santos. 2003. Daily variation patterns in seagrass photosynthesis along a vertical gradient. *Marine Ecology Progress Series* 257: 37-44.

Smith, S. V., S. E. Ibarra-Obando, V. Díaz-Castañeda, F. J. Aranda-Manteca, J. D. Carriquiry, B. N. Popp y O. Gonzalez-Yajimovich. 2008. Sediment Organic Carbon in Todos Santos Bay, Baja California, Mexico. *Estuaries and Coasts* 31(4): 719-727.

Sousa, W. P. 1979. Disturbance in marine intertidal boulder fields: the nonequilibrium maintenance of species diversity. *Ecology* 60(6): 1225-1239.

Spalding, M. D., H. E. Fox, G. R. Allen, N. Davidson, Z. A. Ferdana, M. Finlayson, B. S. Halpern, M. A. Jorge, A. Lombana y S. A. Lourie. 2007. Marine

ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *BioScience* 57(7): 573-583.

Stephenson, T. A. y A. Stephenson. 1972. Life between tidemarks on rocky shores, W. H. Freeman, 425 pp.

Stewart, H. L. 2004. Hydrodynamic consequences of maintaining an upright posture by different magnitudes of stiffness and buoyancy in the tropical alga *Turbinaria ornata*. *Journal of Marine Systems* 49(1-4): 157-167.

Stewart, H. L., J. Fram, D. Reed, S. Williams, M. Brzezinski, S. MacIntyre y B. Gaylord. 2009. Differences in growth, morphology and tissue carbon and nitrogen of *Macrocystis pyrifera* within and at the outer edge of a giant kelp forest in California, USA. *Marine Ecology Progress Series* 375: 101-112.

Stewart, J. G. 1989. Maintenance of a balanced, shifting boundary between the seagrass *Phyllospadix* and algal turf. *Aquatic Botany* 33(3-4): 223-241.

Stewart, J. G. 1991. Marine Algae and Seagrasses of San Diego County: By Joan G. Stewart, California Sea Grant College. 197 pp

Stimson, J., S. Larned y K. McDermid. 1996. Seasonal growth of the coral reef macroalga *Dictyosphaeria cavernosa* (Forskål) Børgesen and the effects of nutrient availability, temperature and herbivory on growth rate. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 196(1-2): 53-77.

Svendsen, I. A. 2006. Introduction to nearshore hydrodynamics, Vol 24. World Scientific Pub Co Inc., Singapur, 722 pp.

Terrados, J. y S. L. Williams. 1997. Leaf versus root nitrogen uptake by the surfgrass *Phyllospadix torreyi*. *Marine Ecology Progress Series* 149: 267-277.

Thom, R. M., A. B. Borde, S. Rumrill, D. L. Woodruff, G. D. Williams, J. A. Southard y S. L. Sargeant. 2003. Factors influencing spatial and annual variability in eelgrass (*Zostera marina* L.) meadows in Willapa Bay, Washington, and Coos Bay, Oregon, estuaries. *Estuaries and Coasts* 26(4): 1117-1129.

Tomlinson, P. B. 1982. Anatomy of the monocotyledons. VII. Helobiae (Alismatidae), Oxford University Press, New York, 522 pp.

Turner, T. 1983. Facilitation as a Successional Mechanism in a Rocky Intertidal Community. *The American Naturalist* 121(5): 729-738.

- Turner, T. 1985. Stability of Rocky Intertidal Surfgrass Beds: Persistence, Preemption, and Recovery. *Ecology* 66(1): 83-92.
- van Lent, F. y J. M. Verschuure. 1994. Intraspecific variability of *Zostera marina* L. (eelgrass) in the estuaries and lagoons of the southwestern Netherlands. II. Relation with environmental factors. *Aquatic Botany* 48(1): 59-75.
- Walton, W. R. 1955. Ecology of Living Benthonic Foraminifera, Todos Santos Bay, Baja California. *Journal of Paleontology* 29(6): 952-1018.
- Ward, L. G., W. Michael Kemp y W. R. Boynton. 1984. The influence of waves and seagrass communities on suspended particulates in an estuarine embayment. *Marine Geology* 59(1-4): 85-103.
- Wernberg, T. y N. Goldberg. 2008. Short-term temporal dynamics of algal species in a subtidal kelp bed in relation to changes in environmental conditions and canopy biomass. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 76(2): 265-272.
- Wernberg, T., G. A. Kendrick y B. D. Toohey. 2005. Modification of the physical environment by an *Ecklonia radiata* (Laminariales) canopy and implications for associated foliose algae. *Aquatic Ecology* 39(4): 419-430.
- Williams, S. L. 1995. Surfgrass (*Phyllospadix Torreyi*) Reproduction: Reproductive Phenology, Resource Allocation, and Male Rarity. *Ecology* 76(6): 1953-1970.
- Williams, S. L. y W. C. Dennison. 1990. Light availability and diurnal growth of a green macroalga (*Caulerpa cupressoides*) and a seagrass (*Halophila decipiens*). *Marine Biology* 106(3): 437-443.
- Wolanski, E. 1992. Hydrodynamics of mangrove swamps and their coastal waters. *Hydrobiologia* 247(1): 141-161.
- Yabe, T., I. Ikusima y T. Tsuchiya. 1996. Production and population ecology of *Phyllospadix iwatensis* Makino. II. Comparative studies on leaf characteristics, foliage structure and biomass change in an intertidal and subtidal zone. *Ecological Research* 11(3): 291-297.
- Zar, J. H. 1996. Biostatistical analysis, 3ª edición, Prentice-Hall Inc., New Jersey Estados Unidos de América, 662 pp.
- Zedler, J. 1982. Salt marsh algal mat composition: Spatial and temporal comparisons. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 81(1): 41-50.

Zieman, J., R. Iverson y J. Ogden. 1984. Herbivory effects on *Thalassia testudinum* leaf growth and nitrogen content. Marine Ecology Progress Series 15(1): 151-158.

Zieman, J. C. 1968. A Study of the Growth and Decomposition of the Sea-grass: *Thalassia Testudinum*. University of Miami, 50 pp.

Zimmerman, R. C. 2006. Light and Photosynthesis p 303-321. In: Seagrass Meadows. In: Larkum, A. W. D., Robert J. Orth, C. M. Duarte (eds) Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation, Dordrecht Holanda, 691 pp.

Zimmerman, R. C., R. D. Smith y R. S. Alberte. 1989. Thermal acclimation and whole-plant carbon balance in *Zostera marina* L. (eelgrass). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 130(2): 93-109.

VII. Anexo 1

Tabla X.- Tabla de correlaciones entre las variables biológicas en el intermareal superior de El Sauzal. $p \leq 0.05$ alta correlación.

Variable N=24	Raíces	Rizoma horizontal	Rizoma vertical	Hojas	Densidad	LAI	Biomasa total
Raíces	1.00	0.72 (p=.000)	0.68 (p=.000)	0.65 (p=.001)	0.71 (p=.000)	0.72 (p=.000)	0.75 (p=.000)
Rizoma horizontal	0.72 (p=.000)	1.00	0.85 (p=.000)	0.60 (p=.002)	0.76 (p=.000)	0.75 (p=.000)	0.75 (p=.000)
Rizoma vertical	0.68 (p=.000)	0.85 (p=.000)	1.00	0.64 (p=.001)	0.91 (p=.000)	0.85 (p=.000)	0.77 (p=.000)
Hojas	0.65 (p=.001)	0.60 (p=.002)	0.64 (p=.001)	1.00	0.60 (p=.002)	0.87 (p=.000)	0.98 (p=.000)
Densidad	0.71 (p=.000)	0.76 (p=.000)	0.91 (p=.000)	0.60 (p=.002)	1.00	0.87 (p=.000)	0.72 (p=.000)
LAI	0.72 (p=.000)	0.75 (p=.000)	0.85 (p=.000)	0.87 (p=.000)	0.87 (p=.000)	1.00	0.92 (p=.000)
Biomasa total	0.75 (p=.000)	0.75 (p=.000)	0.77 (p=.000)	0.98 (p=.000)	0.72 (p=.000)	0.92 (p=.000)	1.00

Tabla XI.- Tabla de correlaciones entre las variables biológicas en el intermareal inferior de El Sauzal. $p \leq 0.05$ alta correlación.

Variable N=84	Raíces	Rizoma horizontal	Rizoma vertical	Hojas	Densidad	LAI	Biomasa total
Raíces	1.00	0.81 ($p=0.00$)	0.88 ($p=0.00$)	0.83 ($p=0.00$)	0.73 ($p=0.00$)	0.74 ($p=0.00$)	0.89 ($p=0.00$)
Rizoma horizontal	0.81 ($p=0.00$)	1.00	0.85 ($p=0.00$)	0.73 ($p=0.00$)	0.77 ($p=0.00$)	0.70 ($p=0.00$)	0.83 ($p=0.00$)
Rizoma vertical	0.88 ($p=0.00$)	0.85 ($p=0.00$)	1.00	0.77 ($p=0.00$)	0.80 ($p=0.00$)	0.69 ($p=0.00$)	0.85 ($p=0.00$)
Hojas	0.83 ($p=0.00$)	0.73 ($p=0.00$)	0.77 ($p=0.00$)	1.00	0.72 ($p=0.00$)	0.87 ($p=0.00$)	0.98 ($p=0.00$)
Densidad	0.73 ($p=0.00$)	0.77 ($p=0.00$)	0.80 ($p=0.00$)	0.72 ($p=0.00$)	1.00	0.65 ($p=0.00$)	0.78 ($p=0.00$)
LAI	0.74 ($p=0.00$)	0.70 ($p=0.00$)	0.69 ($p=0.00$)	0.87 ($p=0.00$)	0.65 ($p=0.00$)	1.00	0.87 ($p=0.00$)
Biomasa total	0.89 ($p=0.00$)	0.83 ($p=0.00$)	0.85 ($p=0.00$)	0.98 ($p=0.00$)	0.78 ($p=0.00$)	0.87 ($p=0.00$)	1.00

Tabla XII.- Tabla de correlaciones entre las variables biológicas en el intermareal superior de Raul's. $p \leq 0.05$ alta correlación.

Variables N=56	Raíces	Rizoma Horizontal	Rizoma Vertical	Hojas	Densidad	LAI	Biomasa Total
Raíces	1.00	0.59 ($p=0.00$)	0.64 ($p=0.00$)	0.68 ($p=0.00$)	0.52 ($p=0.00$)	0.62 ($p=0.00$)	0.78 ($p=0.00$)
Rizoma horizontal	0.59 ($p=0.00$)	1.00	0.78 ($p=0.00$)	0.41 ($p=0.004$)	0.46 ($p=0.003$)	0.41 ($p=0.00$)	0.60 ($p=0.00$)
Rizoma vertical	0.64 ($p=0.00$)	0.78 ($p=0.00$)	1.00	0.44 ($p=0.002$)	0.63 ($p=0.00$)	0.47 ($p=0.00$)	0.61 ($p=0.00$)
Hojas	0.68 ($p=0.00$)	0.41 ($p=0.004$)	0.44 ($p=0.02$)	1.00	0.46 ($p=0.00$)	0.93 ($p=0.00$)	0.97 ($p=0.00$)
Densidad	0.52 ($p=0.00$)	0.46 ($p=0.00$)	0.63 ($p=0.00$)	0.46 ($p=0.00$)	1.00	0.64 ($p=0.00$)	0.54 ($p=0.00$)
LAI	0.62 ($p=0.00$)	0.41 ($p=0.03$)	0.47 ($p=0.00$)	0.93 ($p=0.00$)	0.64 ($p=0.00$)	1.00	0.91 ($p=0.00$)
Biomasa total	0.78 ($p=0.00$)	0.60 ($p=0.00$)	0.61 ($p=0.00$)	0.97 ($p=0.00$)	0.54 ($p=0.00$)	0.91 ($p=0.00$)	1.00

Tabla XIII.- Tabla de correlaciones entre las variables biológicas en el intermareal inferior de Raul's. $p \leq 0.05$ alta correlación.

Variables N=53	Raíces	Rizoma Horizontal	Rizoma Vertical	Hojas	Densidad	LAI	Biomasa Total
Raíces	1.00	0.68 ($p=0.00$)	0.70 ($p=0.00$)	0.50 ($p=0.00$)	0.58 ($p=0.00$)	0.63 ($p=0.00$)	0.65 ($p=0.00$)
Rizoma horizontal	0.68 ($p=0.00$)	1.00	0.85 ($p=0.00$)	0.60 ($p=0.00$)	0.59 ($p=0.00$)	0.67 ($p=0.00$)	0.77 ($p=0.00$)
Rizoma vertical	0.70 ($p=0.00$)	0.85 ($p=0.00$)	1.00	0.61 ($p=0.00$)	0.76 ($p=0.00$)	0.70 ($p=0.00$)	0.77 ($p=0.00$)
Hojas	0.50 ($p=0.00$)	0.60 ($p=0.00$)	0.61 ($p=0.00$)	1.00	0.67 ($p=0.00$)	0.91 ($p=0.00$)	0.97 ($p=0.00$)
Densidad	0.58 ($p=0.00$)	0.59 ($p=0.00$)	0.76 ($p=0.00$)	0.67 ($p=0.00$)	1.00	0.74 ($p=0.00$)	0.74 ($p=0.00$)
LAI	0.63 ($p=0.00$)	0.67 ($p=0.00$)	0.70 ($p=0.00$)	0.91 ($p=0.00$)	0.74 ($p=0.00$)	1.00	0.93 ($p=0.00$)
Biomasa total	0.65 ($p=0.00$)	0.77 ($p=0.00$)	0.77 ($p=0.00$)	0.97 ($p=0.00$)	0.74 ($p=0.00$)	0.93 ($p=0.00$)	1.00

VII. Anexo 2

Tabla XIV.- Listado de especies presentes en cada sitio de muestreo.

Phylum	Familia	Especie	Sauzal	Raul's	
Chlorophyta	Cladophoraceae	<i>Chaetomorpha linum</i> (O.F.Müller) Kützing	X	X	
		<i>Cladophora microcladioides</i> F.S.Collins		X	
	Ulvaceae	<i>Ulva dactylifera</i> Setchell & N.L.Gardner	X	X	
		<i>Ulva linza</i> Linnaeus	X	X	
		<i>Ulva nematoidea</i> Bory de Saint-Vincent	X	X	
		<i>Ulva pertusa</i> Kjellman		X	
		<i>Ulva rigida</i> C.Agardh	X		
Phaeophyta	Dictyotaceae	<i>Dictyota flabellata</i> (F.S.Collins) Setchell & N.L.Gardner	X		
		<i>Taonia lennebackerae</i> Farlow ex J.Agardh		X	
		<i>Zonaria farlowii</i> Setchell & N.L.Gardner		X	
	Ectocarpaceae	<i>Ectocarpus commensalis</i> Setchell & N.L.Gardner		X	
	Laminariaceae	<i>Macrocystis pyrifera</i> (Linnaeus) C.Agardh		X	
	Sargassaceae	<i>Sargassum muticum</i> (Yendo) Fensholt	X	X	
	Scytosiphonaceae	<i>Scytosiphon lomentaria</i> (Lyngbye) Link		X	
	Rhodophyta	Acrochaetiaceae	<i>Acrochaetium amphiroae</i> (K.M.Drew) Papenfuss		X
		Areschougiaceae	<i>Agardhiella subulata</i> (C.Agardh) Kraft & M.J.Wynne	X	
		Ceramiaceae	<i>Centroceras clavulatum</i> (C.Agardh) Montagne	X	X
<i>Ceramium zacaе</i> Setchell & N.L.Gardner			X		
<i>Tiffaniella snyderiae</i> (Farlow) I. A. Abbott				X	
Champiaceae		<i>Gastroclonium parvum</i> (Hollenberg) C.F.Chang & B.M.Xia	X	X	
		<i>Neogastroclonium subarticulatum</i> (Turner) L.Le Gall, Dalen & G.W.Saunders		X	
Corallinaceae		<i>Bossiella orbigniana</i> (Decaisne) P.C.Silva	X	X	
		<i>Corallina officinalis</i> Linnaeus		X	
		<i>Corallina pinnatifolia</i> (Manza) Dawson	X		
		<i>Corallina vancouveriensis</i> Yendo	X	X	
		<i>Jania crassa</i> J.V.Lamouroux	X	X	

	<i>Jania rosea</i> (Lamarck) Decaisne	X	X
	<i>Lithothrix aspergillum</i> J.E.Gray	X	X
Cystocloniaceae	<i>Hypnea johnstonii</i> Setchell & Gardner	X	
	<i>Hypnea valentiae</i> (Turner) Montagne	X	X
Delesseriaceae	<i>Acrosorium uncinatum</i> (Turner) Kylin		X
	<i>Anisocladella pacifica</i> Kylin	X	X
	<i>Cryptopleura corallinara</i> (Nott) N.L. Gardner	X	
	<i>Cryptopleura crispa</i> Kylin	X	X
	<i>Cryptopleura peltata</i> (Montagne) M.J.Wynne		X
	<i>Cryptopleura ramosa</i> (Hudson) L.Newton	X	X
	<i>Nienburgia andersoniana</i> (J.Agardh) Kylin	X	
Dumontiaceae	<i>Leptocladia binghamiae</i> J.Agardh		X
Erythrotrichiaceae	<i>Smithora naiadum</i> (C.L.Anderson) Hollenberg	X	
Gelidiaceae	<i>Gelidium robustum</i> (N.L.Gardner) Hollenberg & I.A.Abbott	X	X
	<i>Pterocladella capillacea</i> (S.G.Gmelin) Santelices & Hommersand	X	X
	<i>Pterocladella media</i> Dawson		X
Gigartinaceae	<i>Chondracanthus canaliculatus</i> (Harvey) Guiry in Hommersand, Guiry, Fredericq & Leister	X	X
	<i>Chondracanthus exasperatus</i> (Harvey & J.W.Bailey) J.R.Hughey		X
	<i>Chondracanthus harveyanus</i> (Kützing) Guiry		X
	<i>Chondracanthus spinosus</i> (Kützing) Guiry		X
	<i>Iridaea cordata</i> (Turner) Bory de Saint-Vincent		X
	<i>Mazzaella affinis</i> (Harvey) Fredericq		X
	<i>Mazzaella leptorhynchus</i> (J.Agardh) Leister	X	X
Gracilariaceae	<i>Gracilaria andersonii</i> (Grunow) Kylin	X	X
	<i>Gracilaria veleroae</i> E.Y.Dawson	X	
	<i>Gracilariopsis andersonii</i> (Grunow) E.Y.Dawson	X	X
Halymeniaceae	<i>Prionitis cornea</i> (Okamura) E.Y.Dawson	X	
Phylloporaceae	<i>Ahnfeltiopsis gigartinoides</i> (J.Agardh) P.C.Silva & DeCew		X
	<i>Ahnfeltiopsis leptophylla</i> (J.Agardh) P.C.Silva & DeCew		X
	<i>Gymnogongrus leptophyllus</i> J.Agardh	X	
	<i>Gymnogongrus platyphyllus</i> N.L.Gardner		X
	<i>Ozophora clevelandii</i> (Farlow) I.A.Abbott	X	
	<i>Petroglossum parvum</i> Hollenberg	X	

Plocamiaceae	<i>Plocamium cartilagineum</i> (Linnaeus) P.S.Dixon	X	X
Rhodomelaceae	<i>Chondria acrorhizophora</i> Setchell & N.L.Gardner		X
	<i>Chondria arcuata</i> Hollenberg		X
	<i>Chondria californica</i> (Collins) Kylin	X	X
	<i>Chondria dasyphylla</i> (Woodward) C.Agardh		X
	<i>Chondria decipiens</i> Kylin	X	
	<i>Chondria nidifica</i> Harvey	X	X
	<i>Laurencia lajolla</i> E.Y.Dawson	X	X
	<i>Laurencia pacifica</i> Kylin	X	X
	<i>Laurencia subopposita</i> (J.Agardh) Setchell		X
	<i>Osmundea spectabilis</i> (Postels & Ruprecht) K.W.Nam in Nam, Maggs & Garbary		X
	<i>Polysiphonia pacifica</i> Hollenberg	X	
	<i>Polysiphonia scopulorum</i> Harvey	X	X
	<i>Pterosiphonia baileyi</i> Harvey) Falkenberg	X	X
	<i>Pterosiphonia dendroidea</i> (Montagne) Falkenberg	X	X
	<i>Pterosiphonia pennata</i> (C.Agardh) Sauvageau	X	X
	Rhodymeniaceae	<i>Rhodymenia arborescens</i> E.Y.Dawson	
<i>Rhodymenia californica</i> Kylin		X	
Spyridiaceae	<i>Spyridia filamentosa</i> (Wulfen) Harvey in Hooker		X