

**Centro de Investigación Científica y de Educación
Superior de Ensenada, Baja California**



**Programa de posgrado en ciencias
en Ecología Marina**

**Cambios estequiométricos de las hojas del pasto marino,
Zostera marina, en bahía San Quintín: efectos sobre los
mesoherbívoros**

Tesis

para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
Maestro en Ciencias

Presenta:

Karen Raquel Villegas Manríquez

Ensenada, Baja California, México
2015

Tesis defendida por

Karen Raquel Villegas Manríquez

y aprobada por el siguiente Comité

Dra. Silvia Emilia Ibarra Obando

Dra. Cira Gabriela Montaña Moctezuma

Dr. Saúl Álvarez Borrego

Dr. José Gómez Valdés



Dr. David Alberto Rivas Camargo
Coordinador del Posgrado en Ecología Marina

Dr. Jesús Favela Vara
Director de Estudios de Posgrado

Karen Raquel Villegas Manríquez © 2015

Queda prohibida la reproducción parcial o total de esta obra sin el permiso formal y explícito del autor

Resumen de la tesis que presenta **Karen Raquel Villegas Manríquez** como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina.

Cambios estequiométricos de las hojas del pasto marino, *Zostera marina*, en bahía San Quintín: efectos sobre los mesoherbívoros.

Resumen aprobado por:

Dra. Silvia Emilia Ibarra Obando
Codirector de tesis

Dra. Cira Gabriela Montaña Moctezuma
Codirector de tesis

En este estudio se analizó la razón C:N y la composición isotópica del ^{15}N en las hojas del pasto marino, *Zostera marina*, en sus epífitas, en la combinación de *Zostera* con epífitas y en los mesoherbívoros asociados: crustáceos, poliquetos, gasterópodos, etc., de 500 μm a 2 mm. El objetivo fue conocer si la variación estequiométrica de *Z. marina* se reflejaba en la biomasa de los mesoherbívoros que la consumen, bajo la hipótesis de que durante eventos de surgencia, hay más nitrógeno en la columna de agua que puede ser utilizado por los productores primarios, y que a su vez los mesoherbívoros consumirán el alimento con la mayor cantidad de nitrógeno. Esperábamos que la localidad de la Boca tuviera los valores más ligeros de $\delta^{15}\text{N}$ y una baja razón C:N, lo que se traduciría a una mayor biomasa de mesoherbívoros. El trabajo de campo se realizó durante febrero, abril, y junio de 2014, en tres praderas de *Z. marina*, ubicadas en la Cabeza, Centro, y Boca, dentro de la bahía de San Quintín, Ensenada, Baja California. La Boca presentó los valores más ligeros de $\delta^{15}\text{N}$ ($10.4 \pm 0.3\text{‰}$), y el Centro los más pesados ($12 \pm 0.3\text{‰}$). No hubo diferencias significativas en la razón C:N de las tres localidades y meses de muestreo. Al juntar las tres localidades, encontramos una relación lineal entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *Z. marina* y la lapa *Tectura depicta* ($R^2=0.47$, $n=10$), y crustáceos ($R^2=0.29$, $n=16$). Los caracoles y los crustáceos mostraron una relación lineal con las epífitas ($R^2=0.14$, $n=25$ y $R^2=0.31$, $n=17$, respectivamente). Igualmente, entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *Zostera* con epífitas y *T. depicta* ($R^2=0.59$, $n=11$), y crustáceos ($R^2=0.22$, $n=17$). Estos resultados sugieren que *T. depicta* consume *Z. marina*, los crustáceos se alimentan tanto de *Z. marina* como de sus epífitas y los caracoles consumen únicamente epífitas. Se encontró que en efecto, la mayor biomasa de mesoherbívoros correspondió a la Boca, y que la biomasa de la lapa *T. depicta*, de los caracoles, y de los poliquetos estuvo relacionada con la densidad de *Z. marina*. De igual manera, la biomasa de los crustáceos y de los caracoles estuvo relacionada con la biomasa de *Zostera*. El efecto de enriquecimiento sobre los mesoherbívoros que consumen pastos, *T. depicta* y crustáceos, fue evidente en su biomasa, ya que ambos grupos taxonómicos mostraron altos valores de biomasa en las mismas localidades y meses que *Z. marina*. La biomasa de los caracoles y su asociación con *Z. marina*, sugiere que *Zostera* provee hábitat y refugio a este grupo. Los resultados confirman que, en efecto, los cambios en el contenido de nitrógeno de las hojas de *Zostera*, resultan en cambios en la biomasa de sus consumidores.

Palabras clave: estequiometría, pasto marino, herbivoría, surgencias, trama trófica.

Abstract of the thesis presented by **Karen Raquel Villegas Manríquez** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology.

Stoichiometric changes of the leaves of the seagrass, *Zostera marina*, in San Quintin bay: effects over the mesograzers.

Abstract approved by:

Ph. D. Silvia Emilia Ibarra Obando
Thesis codirector

Ph. D. Cira Gabriela Montaña Moctezuma
Thesis codirector

In this study we analyzed the C:N ratio and the ^{15}N isotopic composition on the seagrass, *Zostera marina*, on its epiphytes, on the combination of *Zostera* with epiphytes, and on the associated mesograzers: crustaceans, polychaetes, gastropods, etc. from 500 μm to 2 mm. The objective was to know if the stoichiometric variation of *Z. marina* reflected in changes of the mesograzers biomass that consume it, under the hypothesis that during upwelling events, there are more nitrogen in the water column that can be used by the primary producers, and at the same time the mesograzers will consume the food with the highest nitrogen quantity. We expected that the Mouth site had the lightest $\delta^{15}\text{N}$ values and a low C:N ratio, which would result in higher mesograzers biomass. The field work took place during february, april, and june, 2014, in three *Z. marina* meadows, located in Head, Center, and Mouth, inside San Quintin bay, Ensenada, Baja California. The Mouth had the lightest $\delta^{15}\text{N}$ values ($10.4 \pm 3\text{‰}$), and the Center the heaviest ($12 \pm 3\text{‰}$). There were no significant differences in the C:N ratio between stations and months. Pulling together the stations, we found a linear relationship between the $\delta^{15}\text{N}$ values of *Z. marina* and *Tectura depicta* ($R^2=.47$, $n=10$), as well between crustaceans ($R^2=.29$, $n=16$). The snails and the crustaceans showed a linear relationship with the epiphytes ($R^2=.14$, $n=25$ and $R^2=.31$, $n=17$, respectively). Equally, there was a linear relationship between the $\delta^{15}\text{N}$ values of *Zostera* with epiphytes and *T. depicta* ($R^2=.59$, $n=11$), and crustaceans ($R^2=.22$, $n=17$). These results suggest that *T. depicta* consume *Z. marina*, the crustaceans consume *Z. marina* and its epiphytes as well, and the snails consume only epiphytes. We found that, indeed, the higher biomass of the mesograzers did belong to the Mouth, and that the biomass of the limpet *T. depicta*, of the snails, and of the polychaetes, was related with the *Z. marina* density. Similarly, the crustaceans and snails biomass was related with the *Z. marina* biomass. The enrichment effect on the mesograzers, *T. depicta* and crustaceans, was evident in their biomass, because these two groups showed high biomass values at the same sites and months as *Z. marina*. The snails biomass and its association with *Z. marina*, suggest that *Zostera* provide habitat and refuge to this group. The results confirm that changes in the N quantity of the *Zostera* leaves, result in changes in the biomass of their grazers.

Keywords: Stoichiometry, eelgrass, grazing, coastal upwelling, food web.

Dedicatoria

A mis papás y a mi familia en general por fomentarme el amor por el estudio.

Agradecimientos

Le agradezco sobremanera a la Dra. Silvia por haberme aceptado como su estudiante. Ha sido para mí una gran mentora y siempre admiraré su sabiduría, sus ganas de trabajar y su fortaleza. No olvidaré sus consejos, tanto los profesionales como los personales.

Quiero agradecer también a la Dra. Gabriela, quien se involucró enormemente en mi trabajo de laboratorio y me brindó todo el material y el equipo para que pudiera trabajar de manera eficiente.

Agradezco al Dr. Saúl y al Dr. José por sus sugerencias, comentarios y aportaciones pertinentes a esta tesis.

Les agradezco a Juan Guerrero y a Ana Salazar por su ayuda y su amabilidad en los muestreos en Bahía Falsa.

Agradezco a Jose Sandoval, a Julieta Hernández y al Dr. Víctor Camacho, su ayuda y orientación en mi primer muestreo.

Le agradezco a la Dra. Sharon por permitirme trabajar en el laboratorio Anexo de isótopos estables y su respectivo material.

Quiero agradecer al Dr. Eugenio Carpizo por permitirme el acceso a su balanza y al laboratorio de biología molecular.

Quiero agradecer a la Dra. Elena y a Luis Ángeles por haberme apoyado con varios análisis estadísticos y dudas al respecto.

Quiero agradecer a los técnicos Víctor Moreno y Olga Flores, ya que me proporcionaron material de laboratorio y ayuda cuando la necesité.

Les agradezco a las secretarías Eli, Lucy, y Karina el haber sido tan pacientes conmigo cuando me faltaban formatos y trámites, y por recibirme siempre con una gran sonrisa.

Quiero agradecer a los estudiantes de la UABC, Brisa, Rogelio, y Pamela, quienes me ayudaron en el trabajo de laboratorio, en especial a Pamela por ser tan trabajadora.

Sobre todo agradezco a mis papás y a mi familia en general por haberme motivado a seguir adelante con mis estudios y a apoyarme económicamente antes, durante, y después de la beca CONACYT.

Quiero agradecer a mi novio Alberto por haberme apoyado en casi todas las etapas de esta tesis, desde las salidas de campo, hasta una parte del análisis de datos. No olvidaré que me haya acompañado en mis desveladas y que haya aguantado mi mal humor debido al estrés.

Quiero agradecerle al dibujante Francisco Ponce, por su ayuda en la edición del mapa del área de estudio.

Quiero agradecerles a Clara y a Pablo por haberme enseñado mucho sobre la ecología de los pastos marinos, y por haber compartido conmigo un poco de su sabiduría.

Por último, les agradezco a mis amigos de la maestría los buenos ratos que pasamos juntos. También agradezco enormemente a mis amigos ensenadenses, especialmente al club del pan, ya que, a pesar de que nunca entendieron mi tema de tesis, siempre me apoyaron moralmente.

Tabla de contenido

	Página
Resumen español	ii
Resumen inglés	iii
Dedicatorias	iv
Agradecimientos	v
Lista de figuras	ix
Lista de tablas	xii
Capítulo 1. Introducción	
1.1. Hipótesis.....	8
1.2. Objetivos.....	8
1.2.1. Objetivo General.....	8
1.2.2. Objetivos específicos.....	8
Capítulo 2. Área de estudio	10
Capítulo 3. Metodología	
3.1. Trabajo de campo.....	12
3.2. Trabajo de laboratorio.....	13
3.2.1. Mesoherbívoros.....	13
3.2.2. <i>Zostera marina</i>	14
3.2.3. Epífitas.....	14
3.2.4 <i>Zostera</i> con epífitas.....	15
3.2.5. Isótopos estables.....	15
3.3. Procesamiento de datos.....	16
3.3.1. Análisis estadístico.....	16
Capítulo 4. Resultados	
4.1. Temperatura del agua.....	18
4.2. Densidad de haces y biomasa de <i>Zostera marina</i>	27
4.3. Biomasa de mesoherbívoros.....	28

4.4. Composición isotópica de los productores primarios y de los mesoherbívoros.....	35
4.5. Razón C:N de los productores primarios y de los mesoherbívoros.....	40
4.6. Relación entre la composición isotópica de los productores primarios y de los mesoherbívoros.....	43
4.7. Relación entre la razón C:N de los productores primarios y de los mesoherbívoros.....	48
4.8. Relación entre la densidad de haces y la biomasa de <i>Zostera marina</i> y la temperatura del agua.....	51
4.9. Relación entre la densidad y la biomasa de <i>Zostera marina</i> y la biomasa de los mesoherbívoros.....	53

Capítulo 5. Discusión

5.1. Temperatura superficial del agua de BF.....	58
5.1.1. Temperatura de BF y densidad y biomasa de <i>Zostera marina</i>	59
5.2. Composición isotópica y razón C:N de los productores primarios.....	64
5.3. Biomasa de los mesoherbívoros.....	68
5.4. Transferencia trófica a través del ¹⁵ N.....	72

Capítulo 6. Conclusión.....76

6.1. Recomendaciones a futuro.....	77
------------------------------------	----

Lista de referencias.....79

Anexos.....86

Lista de figuras

	Página
Figura	
1 Distribución mundial de los pastos marinos. La región templada del Pacífico Norte contiene 14 spp de pastos, donde dominan los géneros <i>Zostera</i> , <i>Ruppia</i> , y <i>Phyllospadix</i> , siendo <i>Zostera</i> el género mejor representado en dicha región.....	2
2 Ubicación geográfica de bahía San Quintín, Ensenada, B.C., México, mostrando los tres subsistemas de la bahía: bahía Falsa, bahía San Quintín y base de la Y. Asimismo, se observan las tres localidades de muestreo: Cabeza (7.8 km de la boca hacia el interior de Bahía Falsa), Centro (6 km de la boca hacia el interior de bahía Falsa), Boca (2.6 km de la boca hacia el interior de bahía Falsa, región más oceánica).....	8
3 Estructura general de un haz de <i>Z. marina</i> , indicando la tercera hoja más joven.....	13
4 Variación de la temperatura del agua en las tres localidades representada por la línea negra: Cabeza, Centro, y Boca durante marzo. Las líneas roja y azul representan las anomalías positivas y negativas respectivamente.....	19
5 Variación de la temperatura del agua en las tres localidades representada por la línea negra: Cabeza, Centro, y Boca durante abril. Las líneas roja y azul representan las anomalías positivas y negativas respectivamente.....	21
6 Variación de la temperatura del agua en las tres localidades representada por la línea negra: Cabeza, Centro, y Boca durante mayo. Las líneas roja y azul representan las anomalías positivas y negativas respectivamente.....	23
7 Variación de la temperatura del agua en las tres localidades representada por la línea negra: Cabeza, Centro, y Boca durante junio. Las líneas roja y azul representan las anomalías positivas y negativas respectivamente.....	25
8 Gráfica circular de la biomasa (g de peso seco por m ²) de los invertebrados en la Cabeza en febrero, abril y junio.....	29
9 Gráfica circular de la biomasa (g de peso seco por m ²) de los invertebrados en el Centro en febrero, abril y junio.....	30

10	Gráfica circular de la biomasa (g de peso seco por m ²) de los invertebrados en la Boca en febrero, abril y junio.....	31
11	Histogramas de la biomasa (g de peso seco por m ²) de <i>Z. marina</i> y de los grupos de mesoherbívoros en cada localidad y mes: febrero a), abril b), junio c).....	34
12	Modelo de regresión lineal entre la temperatura del agua de bahía Falsa y los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de <i>Zostera marina</i> , $R^2=.38$, $p=.0005$, $n=27$	37
13	Modelo de regresión lineal entre la temperatura del agua de bahía Falsa y los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de <i>Zostera</i> con epífitas, $R^2=.46$, $p<.0001$, $n=27$	37
14	Modelo de regresión lineal de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de <i>Z. marina</i> y los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los crustáceos. $R^2=.29$, $p<.05$, $n=16$. Se eliminó un punto extremo y los valores iguales a cero.....	44
15	Modelo de regresión lineal de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de <i>Z. marina</i> contra los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de <i>T. depicta</i> . $R^2=.47$, $p<.05$, $n=10$	44
16	Modelo de regresión lineal de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las epífitas contra los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los caracoles. $R^2=.14$, $p<.05$, $n=25$	45
17	Modelo de regresión lineal de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las epífitas contra los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los crustáceos, $R^2=.41$, $p<.05$, $n=17$	46
18	Modelo de regresión lineal de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de <i>Zostera</i> con epífitas y los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los crustáceos. $R^2=.22$, $p<.05$, $n=17$	47
19	Modelo de regresión lineal de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de <i>Zostera</i> con epífitas y de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de <i>T. depicta</i> , $R^2=.59$, $p<.05$, $n=11$	47
20	Modelo de regresión lineal negativo, entre la razón C:N de <i>Z. marina</i> y la razón C:N de <i>T. depicta</i> . $R^2=.41$, $p<.05$, $n=10$	49
21	Modelo de regresión lineal entre la razón C:N de las epífitas y la razón C:N de los crustáceos. $R^2=.28$, $p<.05$, $n=18$	50
22	Modelo de regresión lineal entre la temperatura del agua de bahía Falsa y la densidad de haces por m ² de <i>Zostera marina</i> . $R^2=.35$, $p=.001$, $n=27$	52
23	Modelo de regresión lineal entre la temperatura del agua de bahía Falsa y la biomasa (g de peso seco) de <i>Zostera marina</i> , $R^2=.22$, $p=.01$,	

n=27.....	53
24 Modelo de regresión lineal entre la densidad de haces de <i>Z. marina</i> y la biomasa de caracoles. $R^2=.24$, $p<.05$, $n=25$. Se eliminaron dos puntos extremos.....	54
25 Modelo de regresión lineal entre la densidad de haces de <i>Z. marina</i> y la biomasa de <i>Tectura depicta</i> . $R^2=.32$, $p<.05$, $n=12$	55
26 Modelo de regresión lineal entre la densidad de haces de <i>Z. marina</i> y la biomasa de poliquetos. $R^2=.24$, $p<.05$, $n=24$	56
27 Modelo de regresión lineal entre la biomasa de <i>Zostera marina</i> y la biomasa de los crustáceos, expresada en g de peso seco por m^2 , $R^2=.18$, $p=.02$, $n=27$	57
28 Modelo de regresión lineal entre la biomasa de <i>Zostera marina</i> y la biomasa de los caracoles, expresada en g de peso seco por m^2 , $R^2=.23$, $p=.03$, $n=25$	57

Lista de tablas

	Página
Tabla	
1 Ejemplos de estudios de herbivoría, por mesoherbívoros, sobre pastos marinos.....	4
2 Promedio de la temperatura superficial del agua entre meses y localidades de muestreo, mostrando \pm error estándar.....	26
3 Promedio de la densidad de haces de <i>Zostera marina</i> en los meses y localidades de muestreo, expresados en densidad de haces por m ² , mostrando \pm error estándar.....	27
4 Promedio de la biomasa de <i>Z. marina</i> en los meses y localidades de muestreo, expresada en g de peso seco por m ² , mostrando \pm error estándar.....	28
5 Promedio de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de <i>Z. marina</i> expresado en ‰, en los meses y localidades de muestreo, mostrando \pm error estándar.....	36
6 Promedio de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las epífitas expresado en ‰, en los meses y localidades de muestreo, mostrando \pm error estándar.....	38
7 Promedio de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de <i>Zostera</i> con epífitas expresado en ‰, en los meses y localidades de muestreo, mostrando \pm error estándar.....	39
8 Valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los grupos de mesoherbívoros en cada localidad y mes de muestreo. Se muestra el \pm error estándar. Los valores que no poseen el \pm error estándar se debe a que sólo tuvieron un dato.....	40
9 Promedio de la razón C:N de <i>Z. marina</i> en los meses y localidades de muestreo, mostrando \pm error estándar.....	41
10 Promedio de la razón C:N de las epífitas en los meses y localidades de muestreo, mostrando \pm error estándar.....	41
11 Promedio de la razón C:N de <i>Zostera</i> con epífitas en los meses y localidades de muestreo, mostrando \pm error estándar.....	42
12 Razón C:N de los grupos de mesoherbívoros en cada localidad y mes de muestreo. Se muestra el \pm error estándar. Los valores que no poseen el \pm error estándar se debe a que tuvieron un dato.....	43

13	Resultados del modelo de regresión lineal entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los mesoherbívoros y los productores primarios. Los valores en rojo son estadísticamente significativos.....	48
14	Resultados del modelo de regresión lineal entre la razón C:N de los mesoherbívoros y la razón C:N de los productores primarios.....	51
15	Comparación de la densidad de haces por m^2 de <i>Z. marina</i> reportados en diferentes estudios en bahía San Quintín.....	61
16	Comparación de la biomasa de <i>Z. marina</i> de diferentes estudios en bahía San Quintín.....	63

Capítulo 1. Introducción

Las praderas de pastos marinos son unos de los ecosistemas costeros más productivos a nivel mundial, estimándose un valor de $\sim 1200 \text{ g C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Fry, 2006). Presentan una amplia distribución a nivel mundial, excepto en los polos (Short *et al.* 2007) (Figura 1). *Zostera marina* es el pasto marino con el mayor rango de distribución a nivel mundial, además de ser la especie dominante en las costas de Norte América (Short y Coles, 2001). Baja California es considerado el límite sur de distribución de esta especie (Den Hartog, 1970). Debido a que estos vegetales forman una estructura tridimensional en la columna de agua, proporcionan hábitat, recursos alimenticios, sustrato, y refugio para una gran cantidad de especies. Los organismos que habitan las praderas de pastos marinos pueden ser residentes permanentes, como las comunidades de invertebrados que contribuyen a mantener la productividad del ecosistema, o temporales, como las especies migratorias de peces (e.g., lenguados), y de aves (e.g., brantas). Además de poseer una alta productividad dentro del ecosistema, las praderas de pastos marinos exportan de manera activa o pasiva (Heck *et al.* 2008) materia orgánica y recursos tróficos a otros ecosistemas vecinos como el mar profundo, arrecifes rocosos, y arrecifes de coral (Stutes *et al.* 2007). Por otro lado, la fauna asociada a las praderas de pastos marinos incluye especies de alta importancia pesquera que representan hasta $\$3500 \text{ dólares ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (Waycott *et al.* 2009). También contiene especies amenazadas, como los sirenios, convirtiendo a las praderas de pastos marinos en uno de los “hot spots” de biodiversidad entre los ecosistemas marinos (Williams y Heck, 2001). Debido a su susceptibilidad y a la serie de servicios ecosistémicos que proveen, los pastos marinos son utilizados como uno de los cinco indicadores sensibles de contaminación en la US National Estuarine Eutrophication Assessment (Bricker *et al.* 2003). Al ser ecosistemas costeros, los impactos antrópicos son inminentes, lo cual es una constante amenaza a la salud de las praderas de pastos marinos.

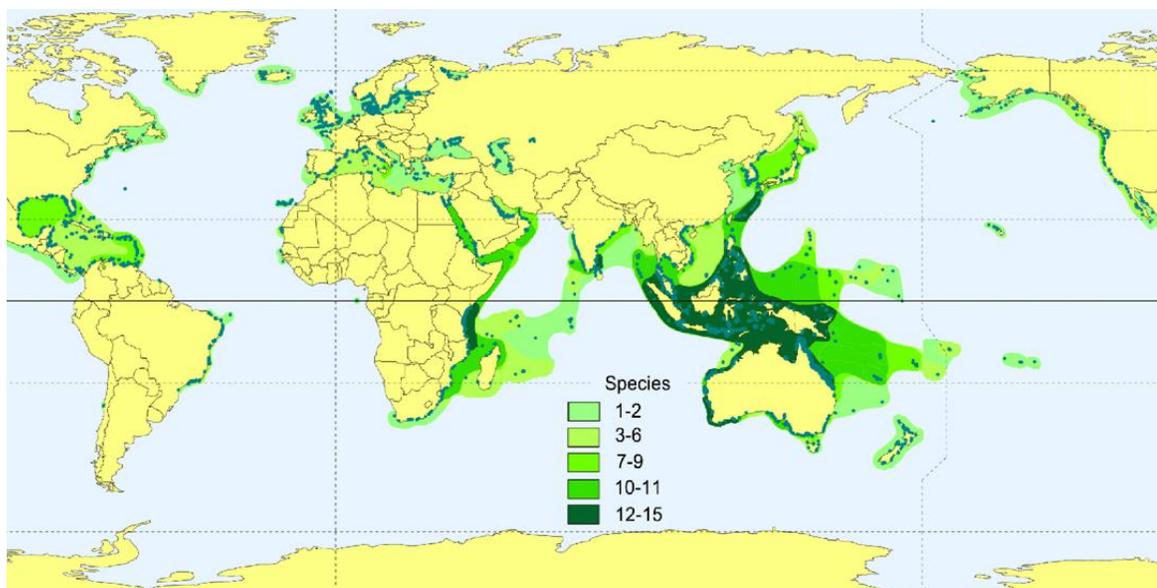


Figura 1. Distribución mundial de los pastos marinos. La región templada del Pacífico Norte contiene 14 spp de pastos, donde dominan los géneros *Zostera*, *Ruppia*, y *Phyllospadix*, siendo *Zostera* el género mejor representado en dicha región (Short et al. 2007).

Antes se pensaba que las hojas de pastos marinos eran de un valor nutricional pobre, y que la mayoría de su producción era transmitida hacia niveles tróficos adyacentes a través del detritus, y no a través del pastoreo (Fry, 2006; Mateo *et al.* 2006); pero evidencias más recientes sugieren que los tejidos de pastos marinos sí son pastoreados no sólo por herbívoros grandes (manatíes, dugongos, tortugas, aves), sino también por mesoherbívoros (Tabla 1). Holzer *et al.* (2011), mencionan que los pastos marinos a pesar de poseer un alto contenido de compuestos fenólicos que los convierten en poco “comestibles” para la mayoría de los mesoherbívoros, en sistemas tanto tropicales como templados, algunos gasterópodos (e.g., *Smaragdia pp.*) asociados a pastos marinos ingieren y digieren preferentemente tejidos de hojas de pasto marino que algas epífitas u otras algas. Es bien sabido que los mesoherbívoros se alimentan preferentemente de hojas de pasto marino con alto contenido de nitrógeno (N), y que al consumirlas, pueden lograr un aumento en su sobrevivencia, un crecimiento más rápido, y niveles más altos de fecundidad (Valentine y Duffy, 2006, y referencias citadas por ellos). Incluso, si los mesoherbívoros son abundantes sólo ocasionalmente, debido a que su abundancia depende de ciertas condiciones ambientales, aun así pueden ejercer efectos fuertes y perdurables en la función del ecosistema (Huntly, 1995). Algunos estudios mencionan que la herbivoría sobre la

producción de pastos es <10% (Mateo *et al.* 2006), debido a que el conocimiento actual revela que las macroalgas oportunistas como *Ulva spp.* son las que representan la fuente de carbono (C) y nitrógeno (N) para los consumidores y no los pastos marinos (Valentine y Heck, 1993). Sin embargo, algunos autores aseveran que las microalgas epífitas asociadas a los pastos, representan el principal recurso trófico de los mesoherbívoros (principalmente gasterópodos y crustáceos), sobre todo bajo condiciones de altos aportes de nutrientes (Bologna y Heck, 1999; Jaschinski y Sommer, 2010). Por otra parte, hay estudios que sugieren que en varios lugares la mitad o más de la mitad de la producción primaria de los pastos marinos es pastoreada (ver Valentine y Duffy, 2006; Valentine y Heck, 1999). Las hojas vivas de los pastos proveen una fuente más rica en nutrientes para los consumidores que el detritus de las hojas senescentes, ya que el tejido vivo de los pastos marinos posee una mayor cantidad de N que el tejido senescente (Klumpp y Van der Walk, 1984).

Valentine y Heck (1999), mencionan que el pastoreo moderado sobre las hojas de pastos marinos estimula la producción o reclutamiento de nuevos brotes en el área pastoreada, por lo que el pastoreo moderado frecuentemente resulta en comunidades vegetales más productivas, mientras que el pastoreo intenso puede resultar en un sistema mucho menos productivo (Huntly, 1995). El pastoreo moderado no solamente promueve una mayor productividad del ecosistema, sino que al estimular el crecimiento de los pastos, aumenta el hábitat potencial que puede servir para que la epifauna sésil se asiente; asimismo, los brotes nuevos pueden utilizarse como sustrato para el desove de especies de invertebrados. Aunque son pocos los estudios que cuantifican la producción primaria de los pastos que se transfiere a través de la trama trófica, se estima que entre ~3 y 100% de la producción primaria neta entra a través del pastoreo (Valentine y Heck, 1999). La herbivoría ejerce un control importante sobre la comunidad y la dinámica de los ecosistemas de pastos marinos (Valentine y Duffy, 2006); de manera directa mediante el pastoreo por los mesoherbívoros sobre el tejido de los pastos marinos, o indirectamente a través del consumo de algas oportunistas que compiten por recursos (luz, sustrato, nutrientes, etc.) con los pastos marinos.

Tabla 1. Ejemplos de estudios de herbivoría, por mesoherbívoros, sobre pastos marinos.

Mesoherbívoros	Especies de pastos marinos que son pastoreados	Sitio de estudio	Autores
<i>Littorina sitkana</i> , <i>Margarites helycinus</i> , <i>Lacuna variegata</i> , <i>Telmessus chieragonus</i> .	<i>Zostera marina</i>	Izembek Lagoon, Alaska.	McConnaughey y McRoy, 1979.
<i>Idotea chelipes</i>	<i>Zostera marina</i>	Lago Grevelingen, Países Bajos.	Nienhuis y Groenendijk, 1986.
<i>Lottia alveus</i>	<i>Zostera marina</i>	Península de Labrador, Canadá, hasta Long Island, E.U.A.	Carlton <i>et al.</i> 1991
<i>Tectura depicta</i>	<i>Zostera marina</i>	Del Monte Beach, Monterey Bay, California, E.U.A.; bahía de San Quintín, B.C., México.	Zimmerman <i>et al.</i> 1996; Jorgensen <i>et al.</i> 2007.
<i>Notoacmea palacea</i>	<i>Phyllospadix spp.</i>	Horseshoe Cove, Bodega Bay, California, E.U.A.	Fishlyn y Phillips, 1980.
<i>Ampithoe spp.</i>	<i>Syringodium</i> <i>Zostera marina</i>	Dravuni Island, Fiji; Chesapeake Bay, E.U.A.	Mukai e Iijima, 1995; Duffy y Harvilicz, 2001.
<i>Smaragdia viridis</i>	<i>Zostera marina</i> <i>Thalassia testudinum</i>	Caleta de Vélez, Málaga, España; Cala de los Cañuelos, España; Bailey's Bay, Bermuda.	Rueda y Salas, 2007; Rueda y Salas, 2008; Rueda <i>et al.</i> 2009; Holzer <i>et al.</i> 2011.
<i>Smaragdia bryanae</i>	<i>Halophila hawaiiiana</i>	Hawaii, E.U.A.	Unabia, 2011.

La interacción ecológica entre las algas epífitas, las macrofitas, y el pastoreo de los mesoherbívoros (e.g., isópodos, gasterópodos, anfípodos, etc.) puede ser determinante para la salud y el mantenimiento de una pradera de pastos marinos (Duffy *et al.* 2001). Sin embargo, cambios en los niveles de recursos y en la estructura trófica, los cuales tienen influencia sobre las abundancias de los consumidores y de las plantas, pueden alterar la dinámica de los nutrientes y la productividad del ecosistema (Duffy *et al.* 2001). Conocer los cambios en los niveles de recursos es de suma importancia para entender los cambios en las interacciones planta-herbívoro y cómo dichas interacciones pueden estabilizar al ecosistema y/o atenuar perturbaciones ecológicas, tales como, la eutrofización (control “bottom-up”) y el incremento en la intensidad del pastoreo (control “top-down”), entre otros (Valentine y Duffy, 2006). En específico, los herbívoros

desempeñan un papel clave en distintas redes tróficas, funcionando como el vínculo de los productores primarios hacia niveles tróficos superiores, contribuyendo en el reciclado de nutrientes, así como regulando potencialmente la biomasa de la planta y la composición de la comunidad (Spivak *et al.* 2009).

El comportamiento de los pastoreadores puede variar en cuanto a la intensidad de pastoreo y sus preferencias alimenticias si ocurren cambios en la cantidad y/o calidad de nutrientes aportados a la pradera (e.g., variaciones estacionales), ya que la cantidad de nutrientes disponibles en el ambiente influye en la composición bioquímica de los autótrofos (e.g., la producción de metabolitos secundarios, las proporciones C:N:P), (Hamilton *et al.* 2001; Vrede *et al.* 2004), y por lo tanto, hay un efecto directo en los consumidores. Por ejemplo, autótrofos con altas razones C:P o C:N están asociados con tasas lentas de renovación y sólo un pequeño porcentaje de la producción primaria neta estará disponible para los herbívoros en tales sistemas (Cebrián *et al.* 1998; Cebrián, 1999), ya que un alimento con bajo contenido de N y P no provee la calidad de alimento que requieren los consumidores; por lo tanto, este tipo de alimento no es suficiente para el desarrollo, crecimiento, y en su caso, el desove de los consumidores. Sin embargo, no está claro si los mesoherbívoros responden a la alta calidad nutricional de los pastos (i.e. si las hojas poseen una razón C:N baja), ya que la estequiometría de los mesoherbívoros es menos plástica y de menor variabilidad que la de los productores primarios (Spivak *et al.* 2009, y referencias citadas por ellos). Por ello, los estudios de estequiometría ecológica en las praderas de pastos marinos requieren un mayor esfuerzo, de tal forma que la incertidumbre de dicha transferencia de energía y nutrientes disminuya.

La estequiometría ecológica desempeña un papel importante en la estimación de las interacciones de los productores primarios con organismos de mayor nivel trófico, ya que estudia el balance de las sustancias químicas en los procesos e interacciones ecológicas (Sterner y Elser, 2002). Esta herramienta es útil en estudios de redes alimenticias, flujos de materia y energía, sobre todo si se consideran las diferencias espacio-temporales a nivel ecosistema (Fourqurean *et al.* 2005). Estudiar las restricciones estequiométricas (razón C:N alta o baja) es importante porque estas

regulan el crecimiento y producción de los organismos, el crecimiento y producción de poblaciones de diversas especies, así como el ciclo de nutrientes en las tramas tróficas terrestres y acuáticas (Sterner y Elser, 2002). Los nutrientes N y P son importantes desde el punto de vista estructural y funcional en todos los organismos, ya que a menudo limitan la producción primaria, la producción bacteriana y el crecimiento de los consumidores (Vrede *et al.* 2004).

La razón de Redfield, se refiere a la similitud entre la composición elemental del fitoplancton marino en la superficie del océano y los nutrientes disueltos en el interior del océano, lo cual ayuda a inferir una gran variedad de procesos ecosistémicos, tales como, la productividad del fitoplancton, y las tasas de fijación y pérdida del nitrógeno (Tyrrell, 1999).

La estequiometría de la razón de Redfield (C:106:N:16:P:1) y la señal isotópica de los valores $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ se utilizan con frecuencia para describir el estatus nutricional y el aporte de nutrientes por parte de las comunidades de macrofitas en un ecosistema. Esta razón representa también una forma de reflejar la disponibilidad relativa de los nutrientes, ya que los tejidos de los pastos marinos pueden reflejar los nutrientes disponibles en la columna de agua (Fourqurean *et al.* 2005), aunque puede haber una variación sustancial en los valores de N dentro de un mismo paisaje de pastos (Fourqurean *et al.* 2007). Dichas variaciones pueden tener repercusiones en el balance estequiométrico de la fauna asociada a los pastos, y por lo tanto, repercutir en la trama trófica del ecosistema local. Para pastos marinos, la razón de Redfield es aproximadamente 474:24:1 (C:N:P), en promedio, 1 mol de P es requerido por cada 24 moles de N, y 24 moles de N son requeridos por cada 474 moles de C destinados al crecimiento (Duarte, 1990; Fourqurean *et al.* 2005). En específico, *Zostera marina* es una especie que presenta variaciones muy amplias en cuanto al contenido de N en las hojas (de ~1.0 a 5.5% peso seco) (Duarte, 1990), esta variabilidad se debe a los distintos factores que afectan la estequiometría de los pastos marinos, tales como, temperatura, luz, procesos de la planta a nivel fisiológico, e incluso, herbivoría (Steele y Valentine, 2012).

Existe incertidumbre en la interacción simultánea de la relación planta-herbívoro ante los cambios estequiométricos de los tejidos de la planta y las variaciones espacio-temporales de un ecosistema (Hamilton *et al.* 2001). Además, hay una gran variabilidad en la estequiometría y en la cantidad de nutrientes a nivel interespecífico de pastos marinos (Duarte, 1990). Un ejemplo de lo anterior, es el trabajo de Fourqurean *et al.* (2005), en el cual mencionan que existe una alta variabilidad en la composición elemental del pasto marino *Thalassia testudinum*, estudiado en un área de 10,000 km² durante 8 años; por lo que discuten que existe una variación amplia en la estequiometría de las hojas de esta especie, lo cual, puede ser atribuido a las características fisiológicas de la planta (fotosíntesis, tasa de crecimiento, etc.), y a las variaciones estacionales, sobretodo la disponibilidad de luz y la temperatura del agua. De la misma manera, existen diferencias en el contenido de nutrientes en los tejidos de una misma planta. Por ejemplo, un estudio de Ågren (2004), sobre estequiometría en plantas terrestres, menciona que la razón N:P en la especie *Betula pendula* es considerablemente más alta en las hojas, que en las raíces y tallos.

La relevancia de este estudio consiste en que, estudios sobre la relación que existe entre los productores primarios y los consumidores son escasos en la bahía de San Quintín (pero ver Jorgensen, 2006). Este sitio ha sido estudiado desde hace aproximadamente 40 años, sin embargo, a partir de 1990 aumentó el interés de estudiar la bahía debido a la creciente expansión de cultivos de ostión (*Crassostrea gigas*), sobretodo en bahía Falsa (Aguirre-Muñoz *et al.* 2001). No obstante, es reciente el interés de estudiar el papel que desempeña el nitrógeno en la bahía. Actualmente, se está llevando a cabo el proyecto “Estudio integral del ciclo del nitrógeno en bahía Falsa, Baja California” (no. de registro 154376-F) dirigido por el Dr. Víctor Camacho.

Este estudio busca conocer si las diferencias espacio-temporales en la cantidad de N y valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las hojas de *Z. marina*, tienen un efecto en la biomasa, en la composición isotópica ^{15}N , en la cantidad de N y en la razón C:N de los mesoherbívoros.

1.1. Hipótesis

Se espera que las diferencias espaciales en la temperatura del agua, se vean reflejadas en cambios espaciales en la cantidad de N y razón C:N de las hojas de *Z. marina*, siendo la localidad de la Boca el sitio con la menor razón C:N (mayor cantidad de N), debido a la influencia de las surgencias; por el contrario, se esperaría que en la localidad de la Cabeza la razón C:N (menor cantidad de N) fuera mayor.

Se espera que la localidad de la Boca contenga la mayor biomasa de mesoherbívoros pastoreadores de *Z. marina* al poseer el mayor contenido de N en las hojas de los pastos y la menor razón C:N; asimismo, que la biomasa de los mesoherbívoros disminuya de la localidad de la Boca hacia el interior de la bahía.

Las diferencias espaciales en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las hojas de *Z. marina* reflejarán si los pastos fueron enriquecidos por aguas de surgencia costera u otra fuente de fertilización.

1.2 Objetivos

1.2.1 Objetivo General

Conocer si existe una relación entre la composición estequiométrica de las hojas de *Zostera marina* y la razón C:N de los mesoherbívoros, así como una relación entre la biomasa de *Z. marina* y la biomasa de los mesoherbívoros en el gradiente espacial de bahía Falsa, en función de las variaciones estacionales de la temperatura del agua.

1.2.2 Objetivos específicos

Conocer y comparar la temperatura del agua en las tres localidades de muestreo, con la finalidad de identificar la señal de surgencia en la Boca de bahía Falsa.

Conocer la composición elemental (razón C:N) y la composición isotópica ($\delta^{15}\text{N}$) de las hojas de *Z. marina*, de los mesoherbívoros, de las microalgas epífitas que habitan sobre los pastos, y de las hojas viejas de *Z. marina*, para las tres localidades de muestreo.

Identificar a los mesoherbívoros que consumen pastos marinos y a los que se alimentan de microalgas epífitas y hojas viejas de *Z. marina*, utilizando el isótopo ^{15}N .

Estimar la biomasa de *Z. marina* y de los mesoherbívoros que se alimentan de ella en las tres localidades de muestreo.

Determinar si existe relación entre la razón C:N de *Z. marina* y la razón C:N de los mesoherbívoros.

Determinar si existe relación entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *Z. marina*, y los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los mesoherbívoros.

Determinar si existe relación entre la densidad de haces por m^2 y la biomasa de *Z. marina* con la biomasa de los mesoherbívoros.

Capítulo 2. Área de estudio

La bahía de San Quintín (30°30'N, 116°01'W) se encuentra aproximadamente a 300 km al sur de la frontera con Estados Unidos. Posee un área de 41.6 km², y una profundidad promedio de 2 m, sin embargo, la zona del canal de navegación posee una profundidad máxima de 7 m. La bahía está influenciada por surgencias costeras del Sistema de la Corriente de California, las cuales ocurren a lo largo del año, pero más intensas en primavera y verano (Álvarez-Borrego, 2004), específicamente de abril a agosto. La densidad del agua de la bahía es igual o muy parecida a la del mar abierto, y el movimiento de las aguas de la bahía son causadas principalmente por la marea y el viento (Lara-Lara *et al.* 1980). La bahía de San Quintín está dividida en tres subsistemas: bahía Falsa (BF), que es el brazo más occidental; bahía San Quintín (BSQ), el brazo oriental; y la parte más sureña de la bahía y la más cercana a la boca, que es la base de la Y (BY) (Figura 2). La temperatura y la salinidad aumentan de la boca hacia el interior de la bahía, mientras que los valores de clorofila disminuyen hacia el interior de BSQ (Ribas-Ribas *et al.* 2011). La bahía de San Quintín es una zona con densas praderas de pastos marinos, los cuales crecen en áreas de poca profundidad y sobresalen de la superficie durante las mareas bajas (Ibarra-Obando *et al.* 1997). Existen dos tipos principales de vegetación a lo largo de la bahía: las praderas de pastos marinos, que cubren el 46% del sustrato de la laguna y constituyen el hábitat bentónico más abundante en la bahía; y las plantas de marisma, las cuales cubren el 19% del sustrato de la bahía (Ward *et al.* 2003). El subsistema de BF se caracteriza por albergar 3 km² de racas de ostión, es decir, ≈7% de la superficie de la bahía; el cultivo principal y el más dominante es del ostión japonés *Crassostrea gigas* (Aguirre-Muñoz *et al.* 2001). Debido a que las diferencias espacio-temporales en la cantidad de N y valores $\delta^{15}\text{N}$ pueden tener un efecto en los consumidores, el estudio de Hernández-López (2013), fue utilizado como guía para la elección de las localidades de muestreo de este trabajo: Cabeza (7.8 km de distancia desde la Boca de la bahía hasta la parte más norteña), Centro (a 6 km de distancia de la Boca), y Boca (a 2.6 km de distancia de la boca) (Figura 2).

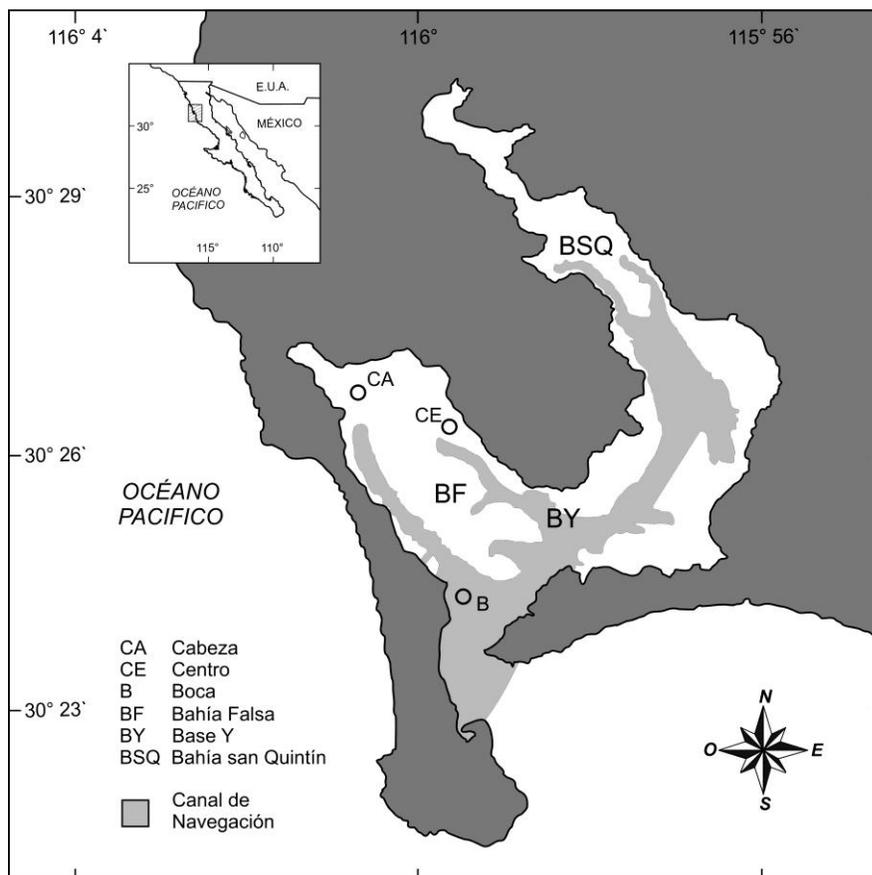


Figura 2. Ubicación geográfica de bahía San Quintín, Ensenada, B.C., México, mostrando los tres subsistemas de la bahía: bahía Falsa, bahía San Quintín, y base de la Y. Asimismo, se observan las tres localidades de muestreo: Cabeza (7.8 km de la boca hacia el interior de bahía Falsa), Centro (6 km de la boca hacia el interior de bahía Falsa), Boca (2.6 km de la boca hacia el interior de bahía Falsa, región más oceánica).

Capítulo 3. Metodología

3.1 Trabajo de Campo

Se realizaron muestreos en las praderas submareales de bahía Falsa durante la marea baja en los meses de febrero, abril, y junio de 2014. En cada localidad de muestreo (ver Figura 2) se colocó un sensor de temperatura HOBO que realizó un registro continuo de esta variable cada hora. Estos sensores se cambiaron en cada muestreo. La rutina de trabajo en los meses y sitios indicados, fue la siguiente:

1) Todos los haces de *Z. marina* que entraban en un cuadrante de 20 cm x 20 cm, se cortaban para separarlos de los haces vecinos, pero externos al cuadrante. Los haces del cuadrante se colocaban dentro de una bolsa de manta con luz de malla fina, de tal manera que no se escaparan los mesoherbívoros asociados a las hojas de los pastos.

2) En tierra, y justo después de haber colectado la muestra, se eligieron tres haces vegetativos al azar y se les cortó la tercera hoja más joven (Figura 3), así como la hoja más externa que representa a las hojas viejas con una mayor cobertura de epífitas. Cada hoja se guardó en una bolsa de plástico con cierre hermético y se etiquetó. Se seleccionó la tercera hoja más joven debido a que es una buena representante del N disponible en la columna de agua, además de que posee una menor concentración de fenoles y sustancias disuasivas en comparación con la primera hoja o la segunda más joven (Papadimitriou *et al.* 2006; Steele y Valentine, 2012). Esta hoja también posee una menor cobertura de microalgas epífitas en comparación con las hojas más viejas y externas (Humm, 1964; Holzer *et al.* 2011; Unabia, 2011).

3) En cada sitio se colectaban tres réplicas al azar, por lo que después de haber colectado las muestras en los tres sitios, se obtenían: 9 bolsas de manta con los haces de *Z. marina*, 9 bolsas de plástico con hojas en la tercera posición, y 9 bolsas de plástico con las hojas más externas posibles. Todo el material se mantenía en hieleras durante su transportación a Ensenada, B.C. Antes del análisis en el laboratorio, todas las muestras se congelaron a -20°C. A partir de la sección 3.2, las hojas en la tercera

posición, serán denominadas como “hojas” y las hojas externas serán denominadas “*Zostera* con epífitas” para hacer notar que las hojas poseen esos dos productores primarios (pp).

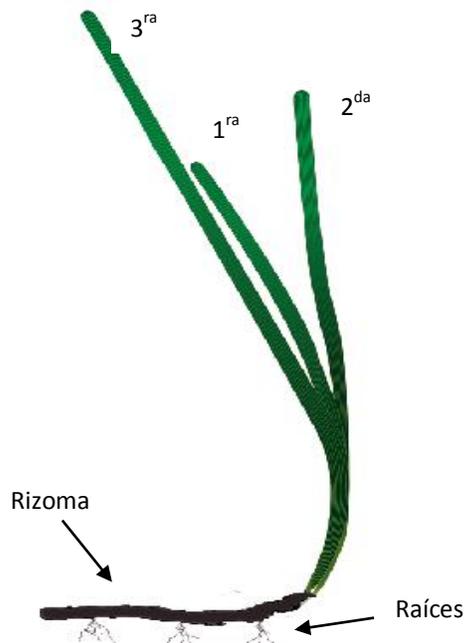


Figura 3. Estructura general de un haz de *Z. marina*, indicando la tercera hoja más joven.

3.2. Trabajo de Laboratorio

3.2.1 Mesoherbívoros

En el laboratorio de Ecología, Conservación y Manejo de Recursos Marinos del Instituto de Investigaciones Oceanológicas, de la UABC, se separaron los mesoherbívoros de los pastos marinos. Para esto, la muestra se enjuagó y se tamizó, usando un tamiz con luz de malla de 500 μm . Los invertebrados se colocaron en frascos, y se mantuvieron en un congelador a -20°C hasta su posterior separación por grupo taxonómico, usando las claves de Barnes (1978), y un microscopio estereoscópico SteREO Discovery.V.8. Los mesoherbívoros se dividieron en los siguientes grupos: crustáceos, moluscos (principalmente gasterópodos), poliquetos, equinodermos (principalmente el ofiúrido *Amphipolis squamata*), y misceláneos, que se les denominó “otros”. Dichos grupos de

invertebrados fueron elegidos debido a que, además de su gran abundancia, son los grupos más representativos que habitan sobre el dosel de los pastos marinos en la bahía de San Quintín (Quiroz-Vázquez *et al.* 2005). Una vez concluida la identificación por grupos taxonómicos, se obtuvo la biomasa en g de peso seco (ver sección 3.2.2 sobre metodología de muestras de pastos) mediante un proceso de secado en horno GCA de convección por gravedad, a 60°C por 72 horas. Con la finalidad de eliminar la mayor cantidad de algas epífitas adheridas a la superficie de los gasterópodos, fueron colocados en una solución de cloro (Cl) al 50% durante 20 minutos.

Para el análisis estequiométrico, se separó 1.25 mg de muestra de los siguientes: crustáceos, gasterópodos, poliquetos, la lapa *Tectura depicta*, y el equinodermo *Amphipolis squamata* (*A. squamata*). De la muestra restante de mesoherbívoros se obtuvo el peso seco libre de cenizas por medio de una mufla Thermolyne (precisión de $\pm 4^\circ\text{C}$) a 550°C por 3 horas (Leuven *et al.* 1985, y referencias citadas por ellos). Los valores obtenidos, se multiplicaron por la densidad de haces dentro del cuadrante, para ser expresados como g peso seco libre de cenizas m².

3.2.2 *Zostera marina*

Una vez tamizados los mesoherbívoros de las muestras de pastos, se calculó la densidad de *Z. marina* midiendo el número de haces de cada réplica por cuadrante y expresándola en m². Posteriormente, se obtuvo la biomasa foliar en peso seco libre de cenizas (g peso seco libre de cenizas m²). Para ello, primero se secaron las hojas a 60°C durante 48 horas (Cabaço *et al.* 2005) en el horno, y posteriormente se introdujeron los pastos en la mufla a 550°C durante 3 horas (Walker *et al.* 2001).

3.2.3 Epífitas

Para obtener las microalgas epífitas, se eligieron al azar tres hojas de *Z. marina* de cada muestra. Las hojas se rasparon cuidadosamente para obtener las epífitas. Posteriormente, las epífitas se colocaron en charolas de aluminio y se secaron a 60°C

durante 72 horas. Se obtuvo una submuestra para el análisis de isótopos estables (ver sección 3.2.5).

3.2.4 *Zostera* con epífitas

Las hojas más externas (más viejas) se rasparon cuidadosamente para remover el exceso de epífitas, pero no completamente, ya que se deseaba obtener una señal isotópica que reflejara los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de ambos pp (ver sección 3.2.5). Posteriormente, las muestras se colocaron en charolas de aluminio y se secaron a 60°C durante 72 horas. Se obtuvo una submuestra para el análisis de isótopos estables.

3.2.5 Isótopos estables

Con la finalidad de conocer a los principales consumidores de los pastos marinos, se realizó un análisis de isótopos estables del tejido de los mesoherbívoros, de los pastos marinos, y de las microalgas epífitas.

Para cada réplica, de cada estación, se realizó el siguiente procedimiento:

La muestra de mesoherbívoros reservada para isótopos, se pulverizó en un mortero de ágata. El polvo se colocó en pequeños viales de vidrio, los cuales se etiquetaron para su posterior procesamiento. En el laboratorio Anexo de isótopos estables del Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada, las muestras pulverizadas se colocaron en cápsulas de estaño y se pesaron en una microbalanza digital (precisión de 0.001 mg) antes y después de agregarles la muestra (≈ 1.25 mg). Las muestras se enviaron al laboratorio de análisis isotópico Stable Isotope Facility de la Universidad de California, Davis (UC-Davis), para la determinación de su composición isotópica (valores de $\delta^{15}\text{N}$ y valores de $\delta^{13}\text{C}$) y razón C:N. El análisis se realizó en un analizador de elementos acoplado a un espectrómetro de masas de flujo continuo. Se siguió el

mismo procedimiento para las hojas de *Z. marina*, para las microalgas epífitas y para *Zostera* con epífitas, sin embargo, para estos productores primarios, se pesaron 4 mg de muestra.

Los resultados de la composición isotópica de las hojas de *Z. marina*, de las microalgas epífitas, de *Zostera* con epífitas, y de los mesoherbívoros se reportan por su abundancia relativa con respecto a estándares universales de N y C, utilizando la fórmula de la razón de razones:

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

Donde la razón de razones es:

$$R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}} = (H_{\text{muestra}}/L_{\text{muestra}}) / (H_{\text{estándar}}/L_{\text{estándar}})$$

H= representa la fracción de isótopos pesados

L= representa la fracción de isótopos ligeros

La razón de razones fue aplicada tanto para el N ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) como para el C ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$).

3.3. Procesamiento de datos

3.3.1 Análisis estadístico

Los datos de temperatura fueron descargados en el software HOBOWare versión 3.7.1. Para conocer si existen diferencias en la temperatura del agua entre las localidades de estudio y entre los cuatro meses analizados, se realizó un ANOVA de dos vías; si había diferencias significativas, se realizaba una prueba post-hoc de Tukey o de Fisher para ubicar las diferencias.

Para determinar las posibles diferencias significativas entre localidades y meses en las variables estimadas: la razón C:N de las hojas de *Z. marina*, los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las

hojas, la densidad de haces y la biomasa foliar de *Z. marina* y de los mesoherbívoros, se realizaron ANOVAs de dos vías, considerando como factores la localidad y los meses de muestreo. En todos los casos, el nivel de significancia fue de 0.05 a un 95% de confianza.

Para determinar la relación entre los valores de la razón C:N de las hojas, con la razón C:N de los mesoherbívoros; los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las microalgas epífitas, con los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los mesoherbívoros, se realizaron regresiones lineales.

Para determinar la relación entre la biomasa de *Z. marina* y la biomasa de los mesoherbívoros que la consumen, se realizaron regresiones lineales. Los datos se estandarizaron y se presentan en g de peso seco por m², y posteriormente se transformaron a logaritmo (log10).

La normalidad de los datos se probó con la prueba Kolmogorov-Smirnov, a través del software Statística 7 (Statsoft). Las pruebas ANOVA se realizaron con el programa Statística 7 (Statsoft) y las regresiones con el programa SigmaPlot versión 10.0.

Capítulo 4. Resultados

4.1. Temperatura del agua

En marzo, la temperatura promedio de la Cabeza fue de 18.27°C, y la del Centro fue de 18.36°C, siendo estos valores significativamente diferentes ($p=.000018$, $n=1469$) a la Boca, que presentó un valor promedio de 15.98°C. Se observa que la anomalía positiva es más alta en la Cabeza, lo que indica valores más cálidos de temperatura con respecto al promedio; mientras que la anomalía negativa de la Boca es considerablemente más fría (Figura 4).

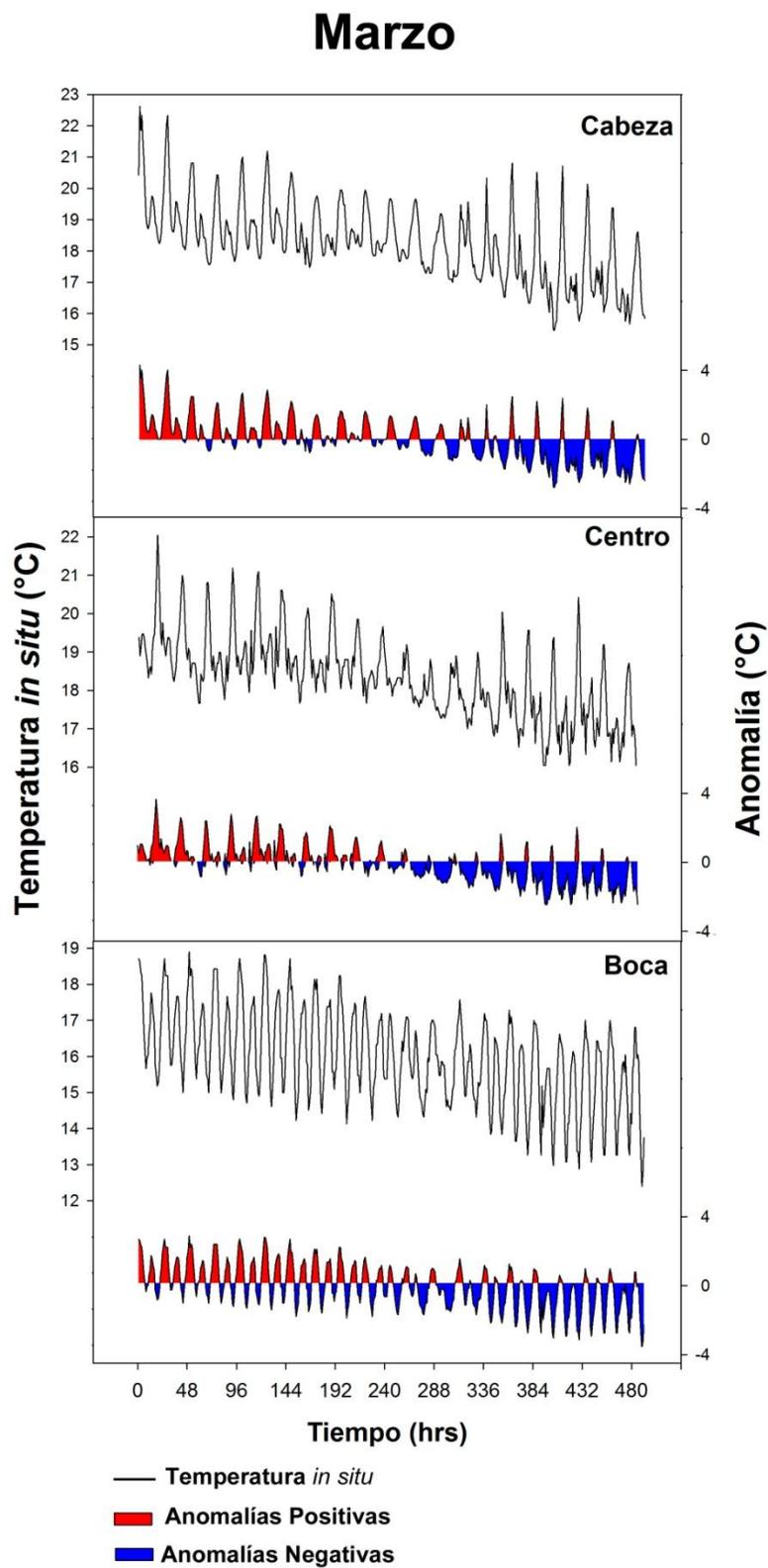


Figura 4. Variación de la temperatura del agua en las tres localidades representada por la línea negra: Cabeza, Centro, y Boca durante marzo. Las líneas roja y azul representan las anomalías positivas y negativas, respectivamente.

En abril, la temperatura promedio de la localidad Cabeza fue de 18.05°C y del Centro fue de 17.98°C, las cuales fueron significativamente diferentes a la temperatura de la Boca ($p=0.000018$, $n=2,159$), que fue de 15.58°C. La anomalía de la Cabeza presenta los valores más cálidos con respecto al promedio; la anomalía del Centro presenta un comportamiento parecido a la Cabeza, también con valores más cálidos con respecto al promedio; mientras que la anomalía negativa de la Boca mostró consistentemente valores más fríos con respecto a las otras localidades (Figura 5).

Abril

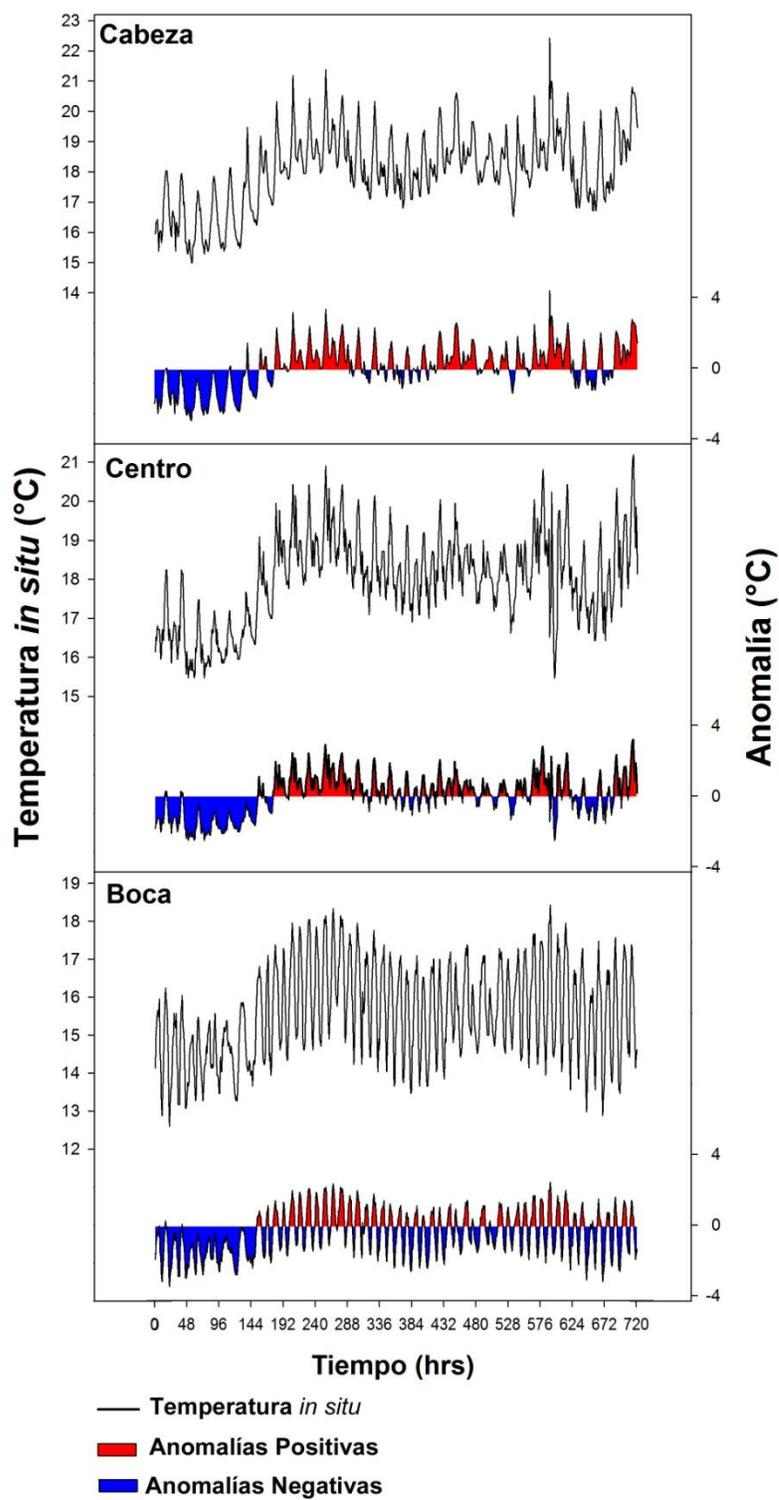


Figura 5. Variación de la temperatura del agua en las tres localidades representada por la línea negra: Cabeza, Centro, y Boca durante abril. Las líneas roja y azul representan las anomalías positivas y negativas, respectivamente.

En el mes de mayo, la temperatura promedio de la Cabeza fue de 20.34°C, el Centro de 19.84°C, y la Boca 16.94°C, dichos valores fueron significativamente diferentes entre sí ($p=0.000018$, $n=2232$) (Figura 6). Las anomalías de la Cabeza y del Centro se observan parecidas entre sí, ambas muestran anomalías más positivas con respecto al promedio y a la Boca, en la cual la anomalía negativa se observa considerablemente más frecuente en contraste con el promedio y las otras localidades.

Mayo

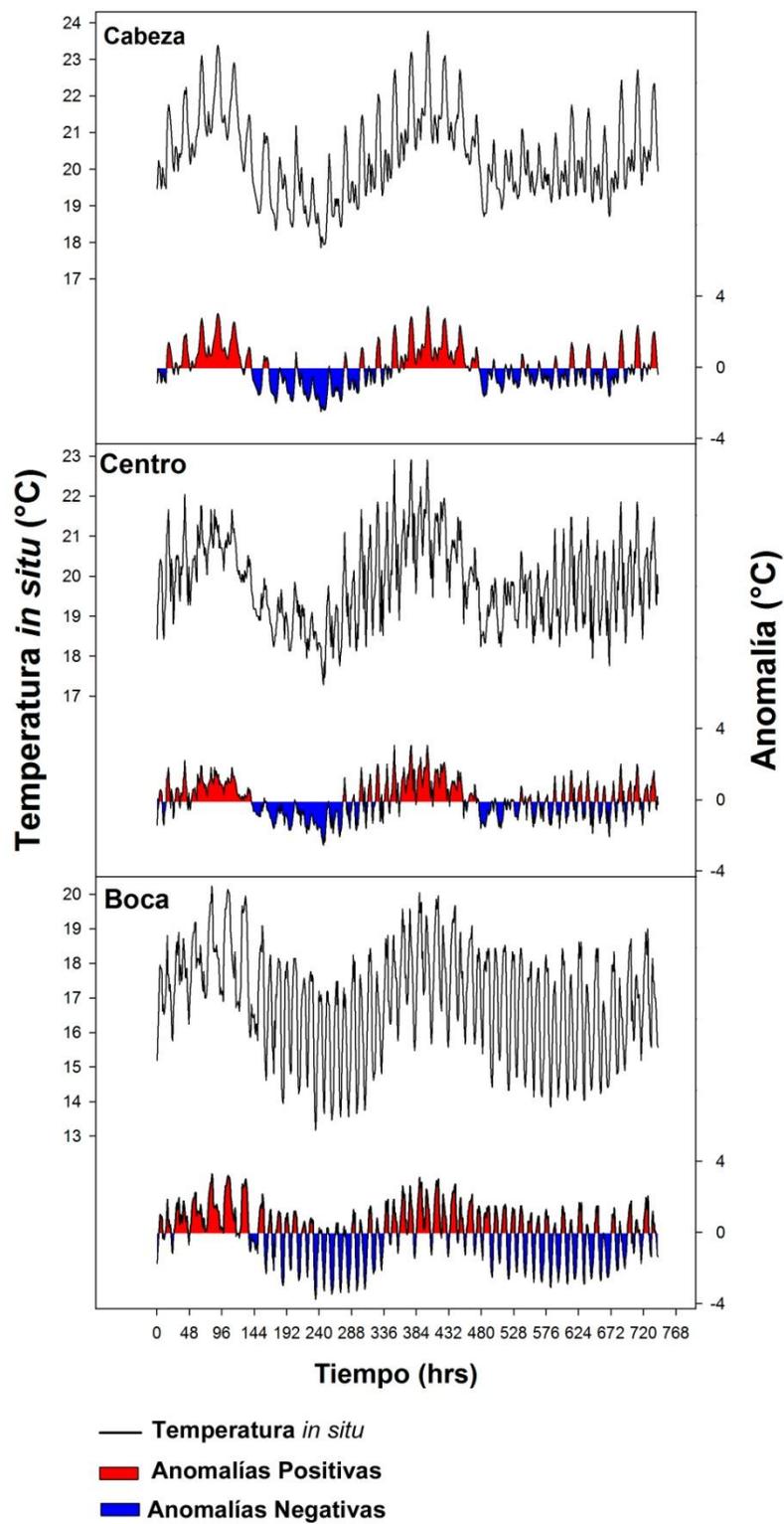


Figura 6. Variación de la temperatura del agua en las tres localidades representada por la línea negra: Cabeza, Centro, y Boca durante mayo. Las líneas roja y azul representan las anomalías positivas y negativas, respectivamente.

En junio, la temperatura de la Cabeza presentó un valor promedio de 20.35°C, el Centro de 19.77°C, y la Boca 16.62°C, siendo estos valores significativamente diferentes ($p=0.000018$, $n=1103$) (Figura 7). La anomalía positiva de la Cabeza presentó valores más altos con respecto al Centro y a la Boca. La Boca sin duda, presenta la anomalía negativa con valores más fríos.

Junio

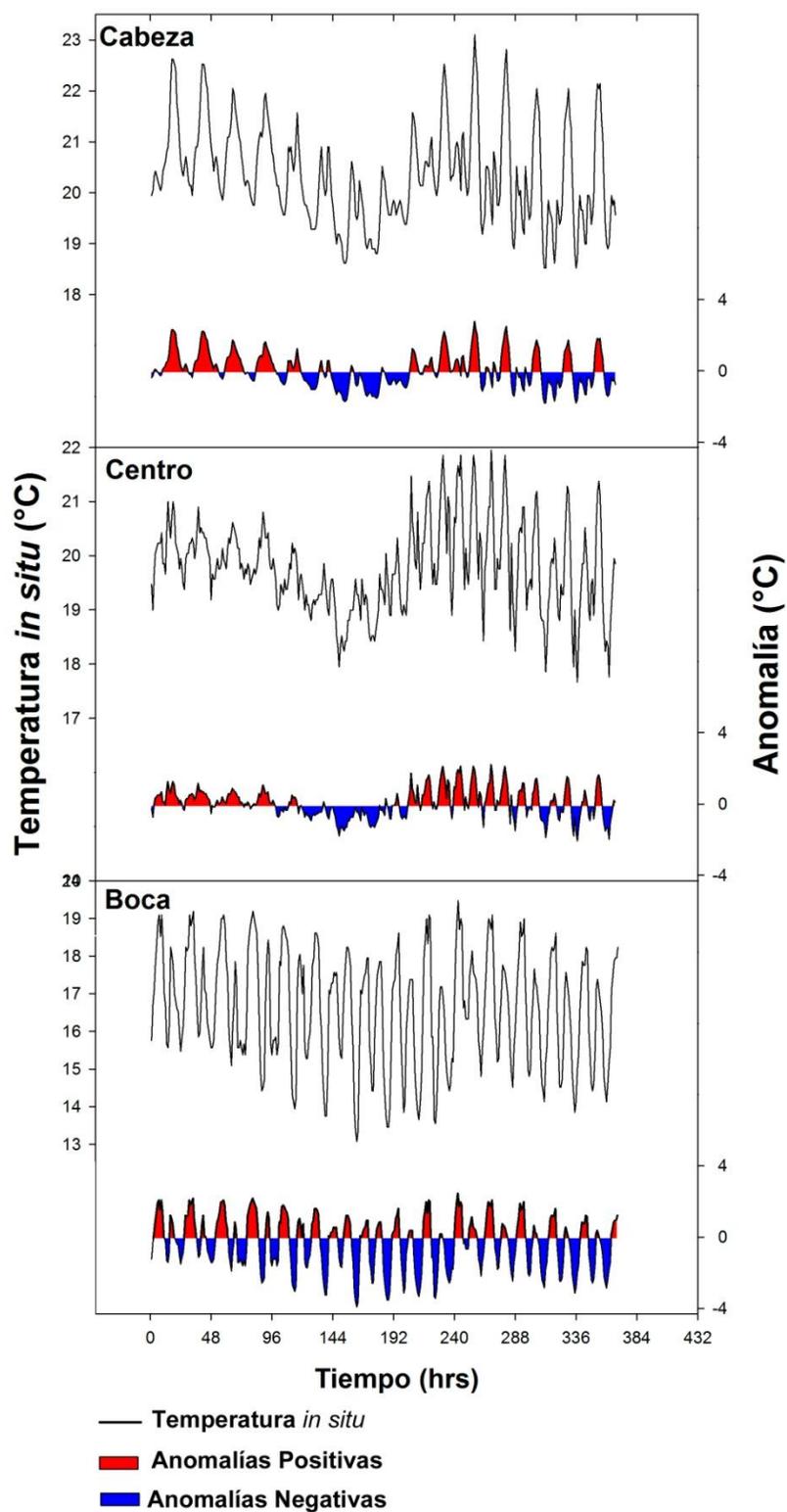


Figura 7. Variación de la temperatura del agua en las tres localidades representada por la línea negra: Cabeza, Centro, y Boca durante junio. Las líneas roja y azul representan las anomalías positivas y negativas, respectivamente.

En promedio, la Cabeza presentó las temperaturas más altas a lo largo de los meses de estudio ($19.19^{\circ}\text{C}\pm.03$). Sin embargo, durante marzo, el Centro presentó el valor más alto ($18.36^{\circ}\text{C}\pm.04$) y la Boca presentó, en promedio, la temperatura más baja en todos los meses analizados ($16.27^{\circ}\text{C}\pm.03$). Lo anterior, muestra un gradiente de temperatura desde la Cabeza hasta la Boca, ésta última influenciada por surgencias costeras; este gradiente de mayor a menor temperatura, es más evidente entre la Cabeza y la Boca, llegando a alcanzar hasta 3.73°C de diferencia entre una y otra localidad en el mes de junio (Tabla 2).

Tabla 2. Promedio de la temperatura superficial del agua entre meses y localidades de muestreo, mostrando \pm error estándar.

Localidad	Meses de muestreo				
	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Promedio por localidad
Cabeza	18.27 \pm .05	18.05 \pm .04	20.34 \pm .04	20.35 \pm .05	19.19 \pm .03
Centro	18.36 \pm .04	17.98 \pm .04	19.84 \pm .03	19.77 \pm .04	18.94 \pm .02
Boca	15.98 \pm .05	15.58 \pm .04	16.94 \pm .05	16.62 \pm .07	16.27 \pm .03
Promedio por mes	17.52 \pm .04	17.21 \pm .03	19.04 \pm .04	18.91 \pm .06	

Entre localidades y entre meses de muestreo, también hubo diferencias significativas ($p<0.05$). El mes de marzo presentó diferencias significativas con respecto a todas las localidades del mes de abril, excepto la Cabeza. El mes de marzo con respecto a mayo y junio, fue estadísticamente diferente en todas las localidades de ambos meses. El mes de abril, presentó diferencias altamente significativas ($p<.001$) con respecto a todas las localidades del mes de mayo y junio. En abril, se observó la temperatura más baja en todas las localidades. Además, entre mayo y junio, hubo diferencias altamente significativas ($p<0.001$), excepto por la Cabeza en mayo con respecto a la Cabeza en junio, y el Centro en mayo con respecto al Centro en junio (Anexo 1).

4.2. Densidad de haces y Biomasa de *Zostera marina*

La densidad de haces por m² presentó el valor mínimo en la Cabeza en febrero, mismo que aumentó en abril y junio. El Centro fue la localidad en donde se encontraron los valores de densidad más bajos, durante todos los meses de estudio. A lo largo de los meses, se observó una tendencia al aumento en la densidad de haces por m², siendo en general el mes de junio, el que presentó la mayor densidad. El promedio de la densidad de haces fue mayor en la Boca (1083±94.64 haces por m²), que fue la localidad con menor temperatura promedio a lo largo de los meses de estudio, 16.27±.03°C; mientras que el centro presentó la menor densidad de haces en promedio, con un valor de 597.22±24.68 haces por m². No obstante a que, la cabeza fue la localidad con las temperaturas más elevadas a lo largo de los meses, la densidad de haces en este sitio fue mayor a la del centro (cabeza, 836.11±218.7) (Tabla 3).

Tabla 3. Promedio de la densidad de haces de *Z. marina* en los meses y localidades de muestreo, expresados en densidad de haces por m², mostrando ± error estándar.

Localidad	Meses de muestreo		
	Febrero	Abril	Junio
Cabeza	400± 43.30	1025±66.14	1083.33±259.94
Centro	550±146.48	608.33±65.08	633.33±66.66
Boca	933.33±202.75	1058.33±130.96	1258.33±44.09

El ANOVA de dos vías de la densidad de haces de *Z. marina* contra localidades y meses, demostró que sólo existían diferencias significativas al comparar entre meses o entre localidades, pero no en la interacción de ambas. El mes de abril no presentó diferencias significativas ($p > .05$, $n=27$) con respecto a los otros meses (Anexo 2).

En el mes de junio, los valores de biomasa de las tres localidades fueron relativamente altos en comparación con los otros meses, excepto en abril en el Centro. La Cabeza presentó los valores de biomasa más bajos, excepto en el mes de febrero, ya que el Centro en febrero presentó el valor mínimo de biomasa. El Centro en abril fue el valor más alto de biomasa, no obstante, en promedio, la Boca obtuvo los valores más elevados. Exceptuando el Centro en abril, los valores de biomasa fueron más elevados

en junio. De igual manera, la Boca presentó los valores más altos de biomasa con respecto a las otras localidades, excepto por el Centro en abril (Tabla 4). Al analizar la biomasa en relación con la temperatura de las localidades, se encuentra un patrón en el que de febrero a junio, la biomasa foliar fue mayor en la Boca, localidad que presentaba los valores más bajos de temperatura. Por su parte, la Cabeza, la cual presentaba los valores más elevados de temperatura del agua, presentó la menor biomasa en todos los meses analizados (Tabla 4). La diferencia en las biomásas de la Boca y la Cabeza son significativas, siendo ≈ 100 g de peso seco por m^2 .

Tabla 4. Promedio de la biomasa de *Z. marina* en los meses y localidades de muestreo, expresada en g de peso seco por m^2 , mostrando \pm error estándar.

Localidad	Meses de muestreo		
	Febrero	Abril	Junio
Cabeza	70.08 \pm 40 g	119.16 \pm 21.17 g	124.91 \pm 21.19 g
Centro	50.91 \pm 10.41 g	269.41 \pm 9.17 g	219.58 \pm 44.95 g
Boca	197.25 \pm 18.96 g	182.58 \pm 40.07 g	227.41 \pm 19.81g

Al hacer el ANOVA de dos vías, entre localidades y meses, se encontraron diferencias significativas en la biomasa de *Z. marina* entre localidades y entre meses de muestreo ($p < .05$, $n = 27$). En la misma localidad, pero distinto mes, se encontraron diferencias en el Centro en febrero y en abril ($p = .0009$, $n = 27$), y en el Centro en febrero y junio ($p = .011$, $n = 27$) (Anexo 3).

4.3. Biomasa de mesoherbívoros

Los poliquetos fueron el grupo representativo de la Cabeza en todos los meses, ya que constituyeron más del 60% de la biomasa total, seguidos por los caracoles, los cuales representaron $\approx 20\%$ de la biomasa total (Figura 8).

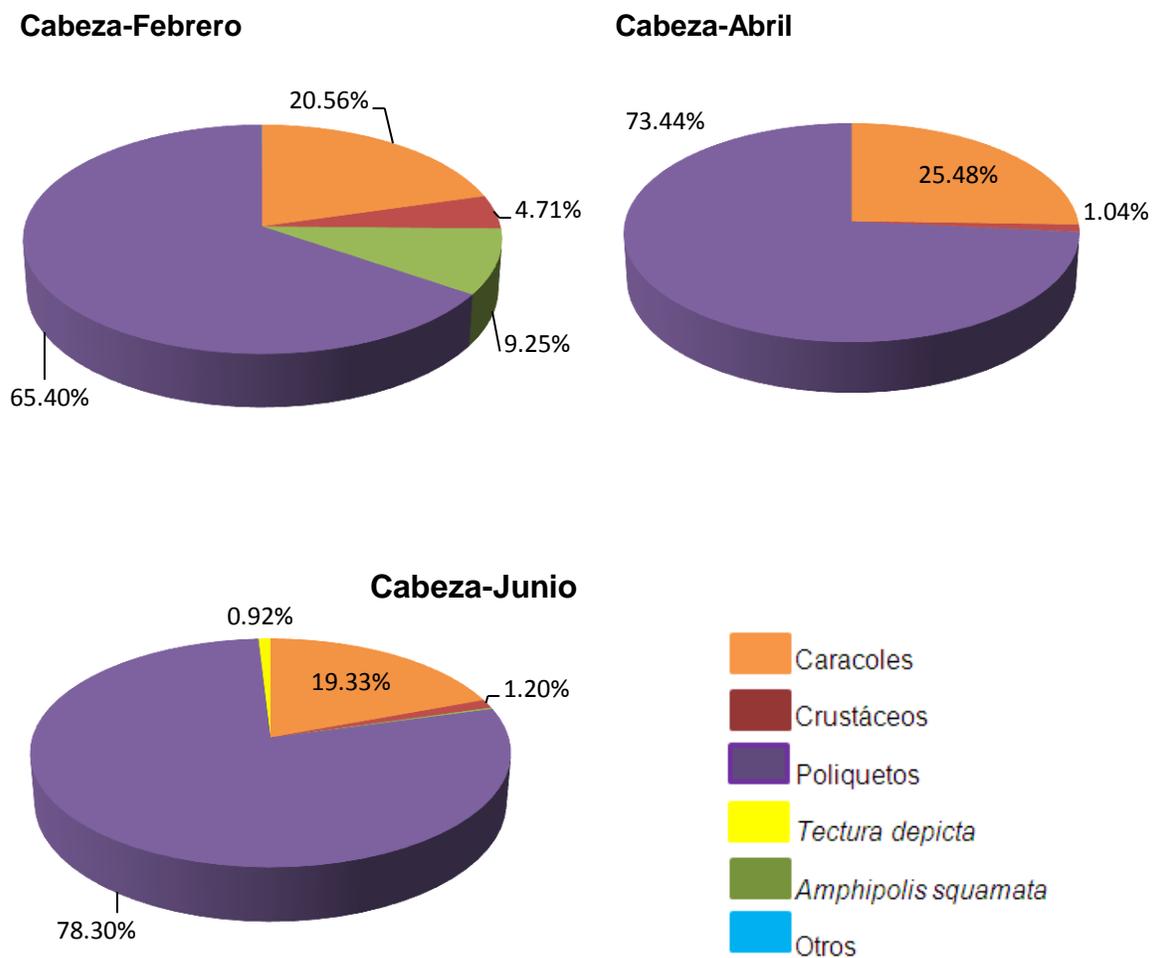


Figura 8. Gráfica circular de la biomasa (g de peso seco por m²) de los invertebrados en la Cabeza en febrero, abril y junio.

En el Centro en todos los meses dominaron los caracoles, ya que representaron entre el 48% en abril hasta el 88.90% de la biomasa total en febrero y junio. Los poliquetos ocuparon el segundo lugar en importancia, siendo su porcentaje en abril (42.6%) muy similar al de los caracoles. Los demás invertebrados sólo representaron el 10% de la biomasa total (Figura 9).

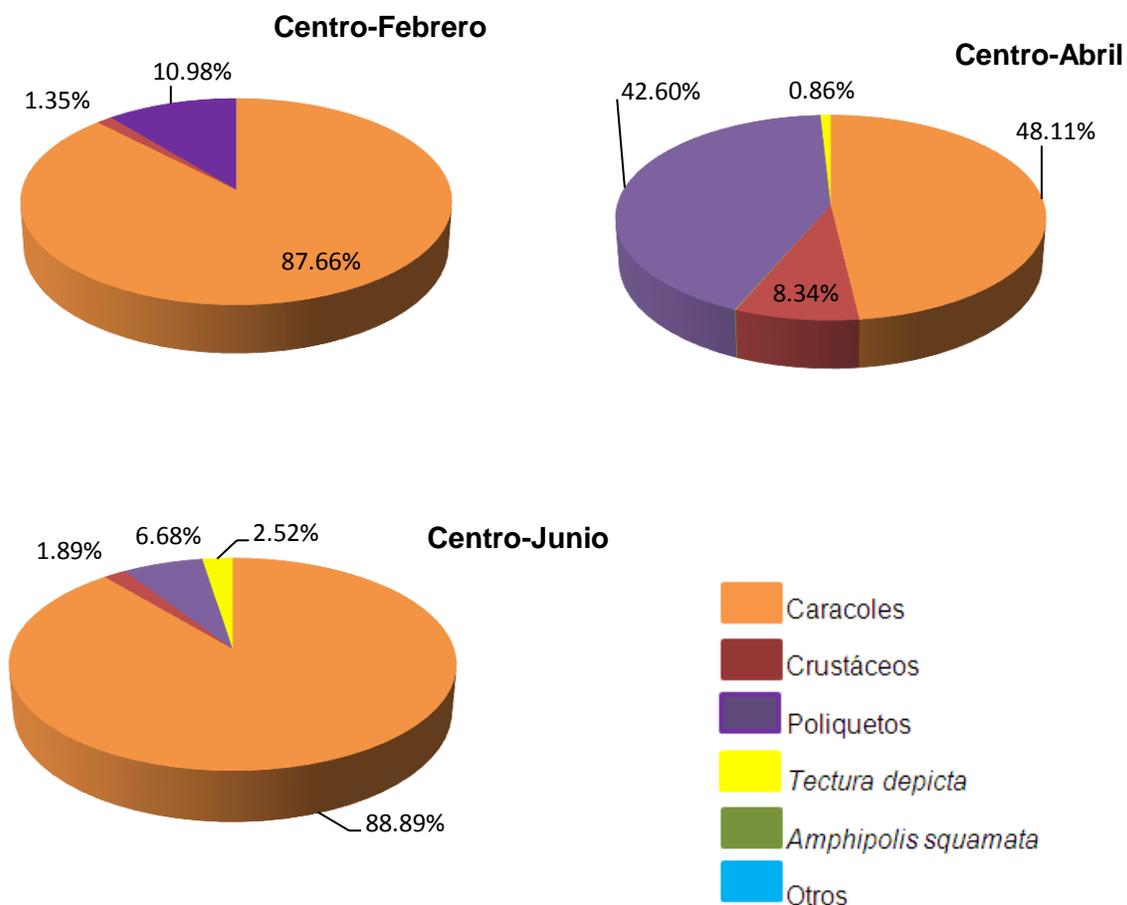


Figura 9. Gráfica circular de la biomasa (g de peso seco por m²) de los invertebrados en el Centro en febrero, abril y junio.

En la Boca, los caracoles representaron la mayor parte de la biomasa total, con casi el 100% de la biomasa en febrero, $\approx 88\%$ en abril, y $\approx 92\%$ en junio. Los poliquetos en abril y junio fueron el segundo grupo con el mayor porcentaje de biomasa con respecto al total (Figura 10).

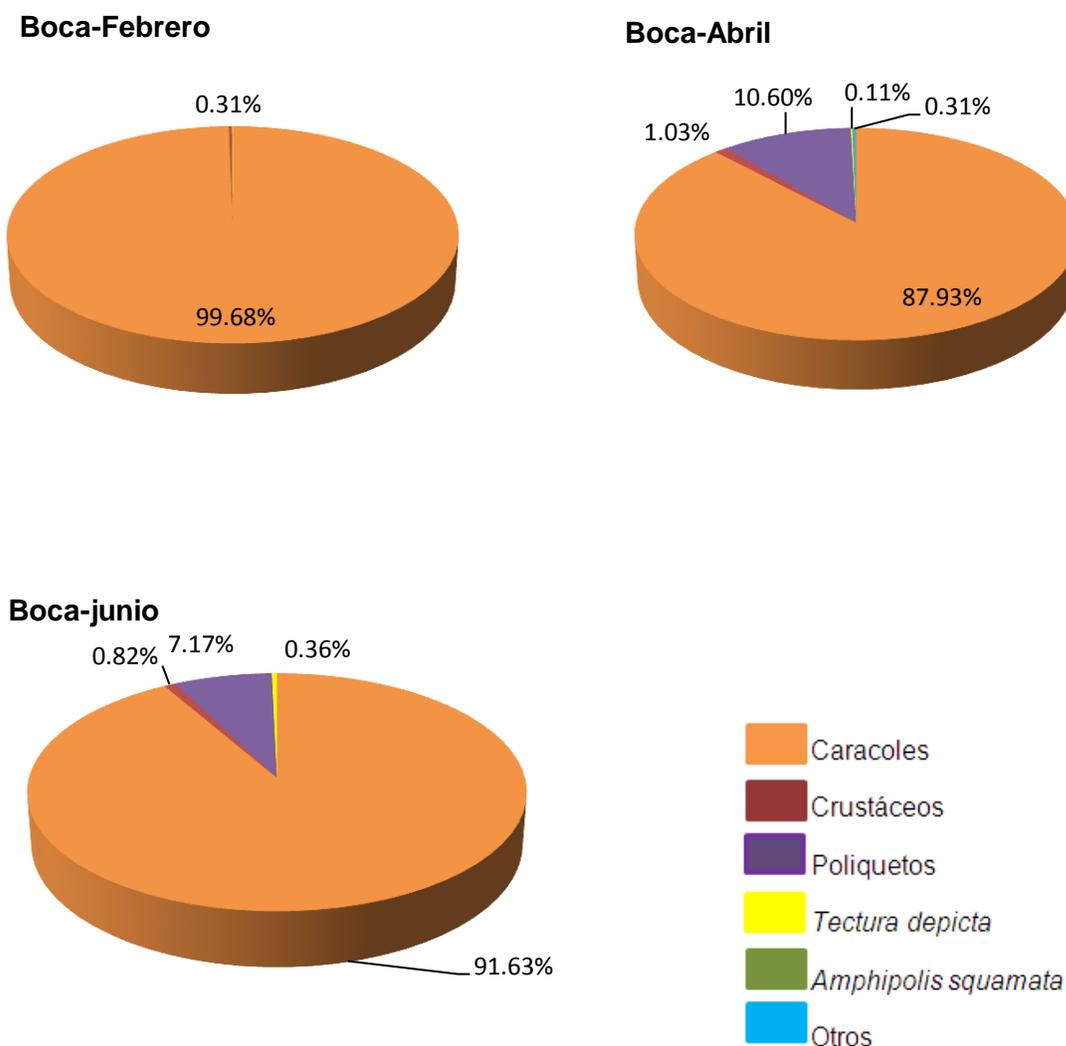


Figura 10. Gráfica circular de la biomasa (g de peso seco por m²) de los invertebrados en la Boca en febrero, abril y junio.

En la Figura 11a) se observa que sin duda, los caracoles fueron el grupo que presentó la mayor biomasa en el Centro y en la Boca, $.84 \pm .22$, y 96 ± 2.83 g de peso seco por m² respectivamente (Anexo 17), y que incluso en la Boca, los caracoles superaron la biomasa de *Z. marina*, la cual era de $7.89 \pm .75$ g de peso seco por m² (Anexo 17). Después de los caracoles, el grupo de los poliquetos presentó biomásas elevadas, sobretodo en la Cabeza, $68 \pm .019$ g de peso seco por m² (Anexo 17). Los crustáceos presentaron la menor biomasa en el Centro, $.043 \pm .004$ g de peso seco por m² (Anexo 17). En febrero, la lapa *Tectura depicta*, sólo estuvo presente en la Boca y presentó

valores bajos de biomasa ($.056 \pm .006$ g de peso seco por m^2), mientras que el ofiúrido *A. squamata*, sólo estuvo presente en la Cabeza y su biomasa fue mayor a la de los crustáceos pero menor a la biomasa de los demás grupos, $.0975 \pm .011$ g de peso seco por m^2 (Anexo 17). Los caracoles, crustáceos y poliquetos estuvieron presentes en las tres localidades durante el mes de febrero.

En la Figura 11b) se observa que después de los poliquetos, los caracoles fueron el siguiente grupo con la mayor biomasa. En la Boca, $28.41 \pm .22$ g de peso seco por m^2 , y $7.76 \pm .46$ g de peso seco por m^2 en la Cabeza (Anexo 17).

Así como en febrero, la Boca presentó en abril la mayor biomasa de caracoles, y la Cabeza la mayor biomasa de Poliquetos. En el Centro, la biomasa de caracoles y poliquetos fue muy similar ($2.72 \pm .07$ g de peso seco por m^2 de caracoles, y $2.41 \pm .09$ g de peso seco por m^2 de poliquetos) (Anexo 17). Los crustáceos mantuvieron su biomasa en el Centro ($.47 \pm .011$ g de peso seco por m^2) y en la Boca ($.33 \pm .01$ g de peso seco por m^2), aunque el Centro presentó no por mucho la biomasa más elevada, la biomasa de la Cabeza fue significativamente más baja ($.11 \pm .0003$ g de peso seco por m^2) (Anexo 11a y 11b y Anexo 17). *T. depicta* no estuvo presente en la Cabeza en abril, y su biomasa no fue significativamente diferente en el Centro y en la Boca ($.048 \pm .002$, y $.037 \pm .001$ g de peso seco por m^2) (Anexo 13a y 13b y Anexo 17). De nuevo, *A. squamata* no estuvo presente en la Boca, y sus biomásas fueron las más bajas ($.0025 \pm .0003$ g de peso seco por m^2 en la Cabeza, y $.0038 \pm .0004$ g de peso seco por m^2 en el Centro) (Anexo 14 y 17).

En la Figura 11c se observa que la biomasa de caracoles fue la más elevada en el Centro y en la Boca ($8.47 \pm .59$, y $47.97 \pm .64$ g de peso seco por m^2 , respectivamente) seguida de la biomasa de los poliquetos. Sin embargo, los poliquetos presentaron su mayor biomasa en la Cabeza, $7.19 \pm .10$ g de peso seco por m^2 , seguidos de los caracoles, $1.77 \pm .16$ g de peso seco por m^2 (Anexo 17). Los crustáceos presentaron biomásas parecidas a las de *T. depicta*, siendo los crustáceos mayores en biomasa en la Boca ($.43 \pm .01$ g de peso seco por m^2) y en la Cabeza ($.11 \pm .008$ g de peso seco por m^2).

m²) con respecto a *T. depicta* (.19±.005 g de peso seco por m² en la Boca, y .085±.005 g de peso seco por m² en la Cabeza) (Anexo 17). En junio, *T. depicta* estuvo presente en todas las localidades, mientras que *A. squamata* sólo estuvo presente en la Cabeza, y presentó una biomasa de .020±.002 g de peso seco por m² (Figura 11 c, y Anexo 17).

La biomasa de los crustáceos coincidió con la biomasa de *Z. marina* durante todos los meses, de tal manera que los valores más bajos y más altos de biomasa de ambos grupos coinciden en las mismas localidades. Por ejemplo, en febrero, la biomasa más baja de *Z. marina* se observó en el Centro, al igual que los valores más bajos de biomasa de los crustáceos. En abril y junio, los valores más bajos de biomasa de ambos grupos (crustáceos y *Z. marina*), se observaron en la Cabeza (Figura 11).

La biomasa de *Tectura depicta* también mostró un patrón similar a la biomasa de *Z. marina*, ya que la mayor biomasa de ambos grupos se observó en la Boca (febrero), en el Centro (abril) y en el Centro y Boca en junio. Los valores de biomasa más bajos de ambos grupos, también coinciden en abril y junio (Figura 11).

El ANOVA de dos vías, entre meses y entre localidades, para cada grupo de mesoherbívoros, mostró que existen diferencias significativas para los caracoles únicamente entre la localidad de la Boca en febrero y en abril ($p=.0006$, $n=27$), y la Boca en febrero y en junio ($p=.015$, $n=27$) pero no en la interacción de ambos factores (Anexo 10). La lapa *T. depicta* sólo presentó diferencias significativas en el Centro en febrero y en junio ($p=.0006$, $n=14$), y en el Centro en abril y en junio ($p=.024$, $n=14$); no hubo diferencias entre ambos factores (Anexo 13a y 13b). Los crustáceos sí presentaron diferencias significativas en biomasa entre localidades y meses ($p<.05$, $n=25$) (Anexo 11a y 11b). Para los poliquetos y para *A. squamata* no se encontraron diferencias significativas ni entre meses ni entre localidades ($p<.05$, $n=26$; $p>.05$, $n=6$, respectivamente) (Anexos 12 y 14, respectivamente), pero probablemente se debió al reducido tamaño de muestra.

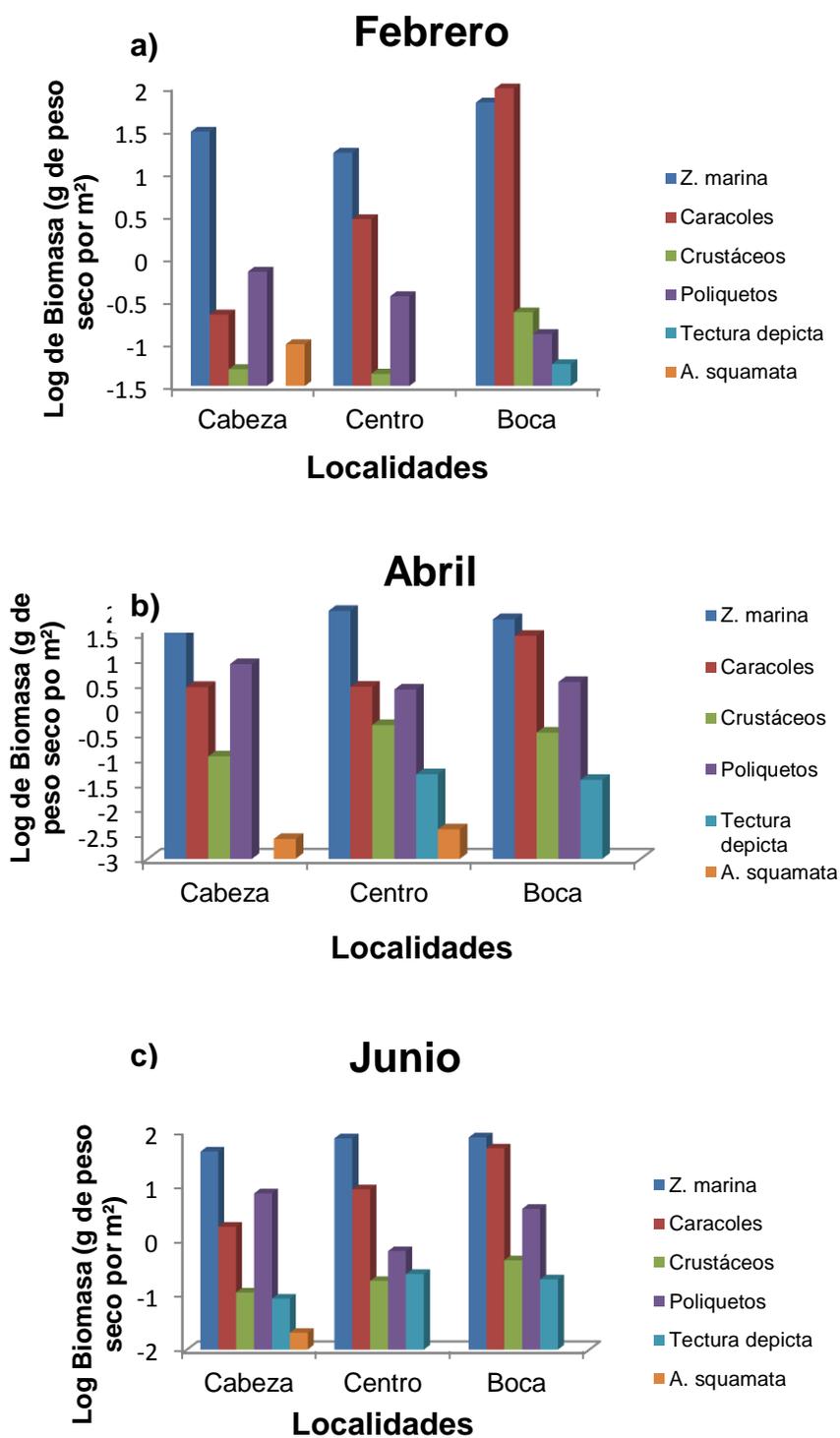


Figura 11. Histogramas de la biomasa (g de peso seco por m²) de *Z. marina* y de los grupos de mesoherbívoros, de cada localidad y mes: febrero a), abril b), junio c).

4.4. Composición isotópica de los productores primarios y de los mesoherbívoros

Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *Z. marina* presentaron una mayor variación entre localidades que entre meses. En febrero, los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de la localidad del Centro fueron significativamente mayores (12.62‰) que los valores en la Cabeza y Boca (ANOVA; $p=.001$). En abril y junio, la Boca presentó los valores de $\delta^{15}\text{N}$ más bajos (10.32‰ y 10.02‰ respectivamente). En la Cabeza, los valores de $\delta^{15}\text{N}$ aumentaron significativamente de febrero (9.96‰) a abril y junio (11.8‰), (ANOVA; $p=.0014$ y $p=.0015$ respectivamente). A pesar de que en el Centro y en la Boca se observó una disminución de febrero a junio, esta no fue significativa (ANOVA; $p>.05$), (Tabla 5 y Anexo 4).

Se observa que la Cabeza en febrero posee el valor de $\delta^{15}\text{N}$ más ligero, con 9.17‰, mientras que el valor más pesado es de 13.25‰, y corresponde al Centro también en febrero. Sin embargo, la Boca presenta en promedio, los valores isotópicos más ligeros ($10.42\pm.17\text{‰}$, $n=9$) al compararlos con la Cabeza ($11.19\pm.33\text{‰}$, $n=9$) y el Centro ($11.95\pm.15\text{‰}$), siendo ésta última localidad, la que presenta los valores isotópicos más pesados. Excepto por la Cabeza, en febrero las localidades mostraron una tendencia a disminuir su composición isotópica a medida que avanzaban los meses. En cuanto a los meses, junio pareció tener una tendencia a disminuir los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de la Cabeza hacia la Boca, mientras que el Centro y la Boca no mostraron tendencia a disminuir o a aumentar (Tabla 5).

Tabla 5. Promedio de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *Z. marina* expresado en ‰, en los meses y localidades de muestreo, mostrando \pm error estándar.

Localidad	Meses de muestreo			Promedio por localidad
	Febrero	Abril	Junio	
Cabeza	9.96 \pm .42‰	11.81 \pm .08‰	11.80 \pm .09‰	11.19 \pm .61‰
Centro	12.62 \pm .31‰	11.86 \pm .24‰	11.63 \pm .13‰	12.03 \pm .29‰
Boca	10.92 \pm .25‰	10.32 \pm .04‰	10.02 \pm .32‰	10.42 \pm .26‰
Promedio por mes	11.16 \pm .77‰	11.33 \pm .50‰	11.15 \pm .56‰	

Al analizar la relación entre la temperatura del agua y los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los productores primarios a lo largo del gradiente de temperatura representado por las tres localidades de muestreo, se encontró que para *Z. marina* había una relación lineal positiva, aunque el coeficiente de correlación no fue muy alto (Figura 12). Para los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las epífitas, no se encontró relación lineal ($p=.84$, $n=27$); y en el caso de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *Zostera* con epífitas, sí se encontró una relación lineal, $R^2=.46$, $p<.0001$, $n=27$ (Figura 13); incluso, este coeficiente de correlación fue el más alto que encontramos.

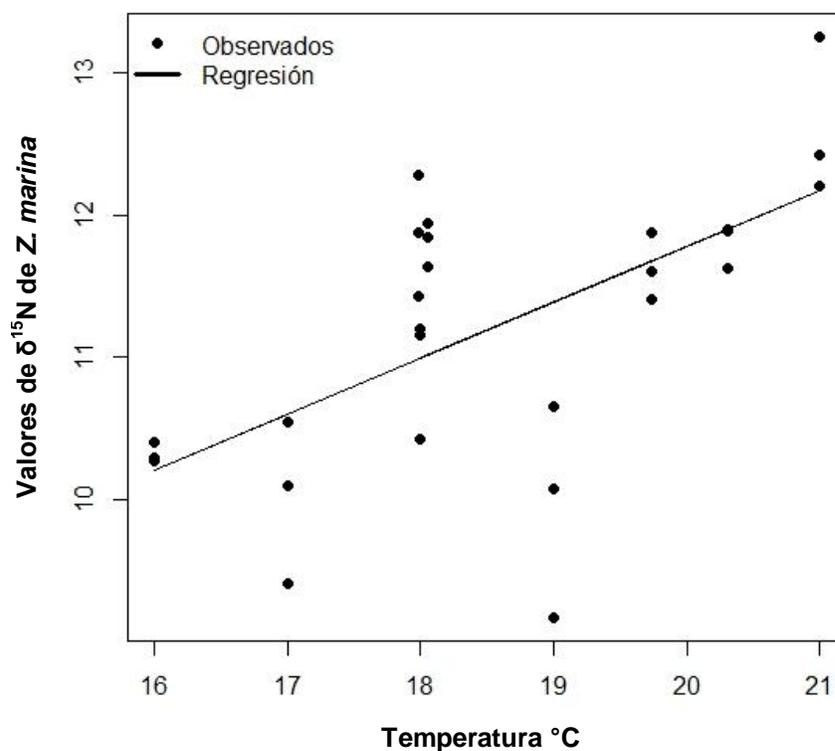


Figura 12. Modelo de regresión lineal entre la temperatura del agua de bahía Falsa y los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *Zostera marina*, $R^2=.38$, $p=.0005$, $n=27$.

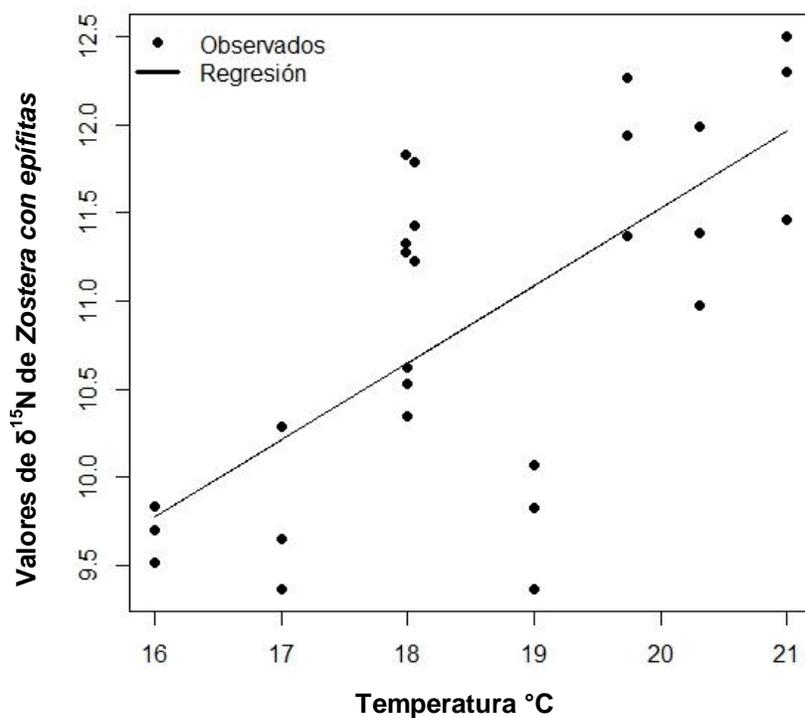


Figura 13. Modelo de regresión lineal entre la temperatura del agua de bahía Falsa y los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *Zostera* con epífitas, $R^2=.46$, $p<.0001$, $n=27$.

En cuanto a las epífitas, se observa que el valor más pesado de $\delta^{15}\text{N}$, lo presentó el Centro en febrero ($13.76 \pm 0.78\text{‰}$), seguido de la Cabeza en abril ($13.02 \pm 0.02\text{‰}$), mientras que el valor más ligero perteneció a la Boca en junio ($10.88 \pm 0.28\text{‰}$). En promedio, el Centro obtuvo la composición isotópica más pesada, mientras que la Boca presentó los valores más ligeros. En cuanto a los meses, en promedio, febrero presentó los valores isotópicos más pesados y junio los más ligeros. Sin embargo, no pareció haber una tendencia ni entre meses, ni entre localidades a un aumento o disminución en el isótopo ^{15}N de las epífitas (Tabla 6).

Tabla 6. Promedio de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las epífitas expresado en ‰, en los meses y localidades de muestreo, mostrando \pm error estándar.

Localidad	Meses de muestreo		
	Febrero	Abril	Junio
Cabeza	$11.28 \pm 0.24\text{‰}$	$13.02 \pm 0.02\text{‰}$	$11.90 \pm 0.68\text{‰}$
Centro	$13.76 \pm 0.78\text{‰}$	$11.86 \pm 0.08\text{‰}$	$12.86 \pm 0.37\text{‰}$
Boca	$12.92 \pm 0.13\text{‰}$	$12.44 \pm 0.32\text{‰}$	$10.88 \pm 0.28\text{‰}$

El ANOVA de dos vías del isótopo ^{15}N de las epífitas entre meses y localidades de muestreo, demostró que sí había diferencias significativas, las cuales se encontraron en la Boca en febrero y en junio ($p=0.048$, $n=27$), y en la Cabeza en febrero y el Centro en febrero ($p=0.010$, $n=27$) (Anexo 5).

En la Boca durante el mes de abril, se encontró el valor de $\delta^{15}\text{N}$ más ligero ($9.69 \pm 0.09\text{‰}$), mientras que el más pesado fue para el Centro en febrero ($12.09 \pm 0.31\text{‰}$). Claramente se observa que, el Centro, presentó la composición isotópica más pesada a lo largo de los meses de estudio, excepto por el mes de abril; mientras que la Boca presentó los valores más ligeros. En cuanto a meses, en promedio, febrero presentó los valores isotópicos más ligeros. No se encontró una tendencia ni entre meses ni entre localidades de muestreo a disminuir o a aumentar la composición isotópica del ^{15}N de *Zostera* con epífitas (Tabla 7).

Tabla 7. Promedio de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *Zostera* con epífitas expresado en ‰, en los meses y localidades de muestreo, mostrando \pm error estándar.

Localidad	Meses de muestreo		
	Febrero	Abril	Junio
Cabeza	9.76 \pm .20‰	11.48 \pm .16‰	11.45 \pm .29‰
Centro	12.09 \pm .31‰	11.48 \pm .17‰	11.86 \pm .26‰
Boca	10.50 \pm .07‰	9.69 \pm .09‰	9.77 \pm .27‰

Al realizar el ANOVA de dos vías para ver diferencias en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *Zostera* con epífitas entre meses y localidades de muestreo, sí se encontraron diferencias significativas (Anexo 6). Al comparar cada localidad en distintos meses, se encontró que eran diferentes la Cabeza en febrero y en abril ($p=.009$, $n=27$), y la Cabeza en febrero y en junio ($p=.0011$, $n=27$).

Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los mesoherbívoros en cada localidad y mes de muestreo se muestran en la Tabla 8. Se observa que el intervalo de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de todos los grupos taxonómicos, varía entre 12-15‰, siendo los caracoles el grupo con la composición isotópica más pesada, en general.

Tabla 8. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los grupos de mesoherbívoros en cada localidad y mes de muestreo. Se muestra el \pm error estándar. Los valores que no poseen el \pm error estándar se debe a que sólo tuvieron un dato.

Caracoles			
	Febrero	Abril	Junio
Cabeza	14.37 \pm 1.6‰	15.7 \pm .18‰	15.24 \pm .41‰
Centro	15.74 \pm .36‰	14.07 \pm 1‰	15.16 \pm .03‰
Boca	14.75 \pm .2‰	15.24 \pm .2‰	14.92 \pm .16‰
Crustáceos			
	Febrero	Abril	Junio
Cabeza	12.9 \pm .46‰	12.09 \pm .32‰	12.65 \pm .88‰
Centro	15.47‰	13.28 \pm .71‰	12.13 \pm .26‰
Boca	3.85‰	11.2‰	10.48 \pm .18‰
Poliquetos			
	Febrero	Abril	Junio
Cabeza	-	14.67‰	-
Centro	13.26 \pm 1.7‰	13.45‰	11.82‰
Boca	12.02 \pm 2.1‰	-	-
<i>Tectura depicta</i>			
	Febrero	Abril	Junio
Cabeza	-	-	13.7 \pm .14‰
Centro	-	13.93 \pm .87‰	13.58 \pm .02‰
Boca	13.14‰	12.44‰	12.44 \pm .12‰
<i>Amphipolis squamata</i>			
	Febrero	Abril	Junio
Cabeza	14.27 \pm .24‰	11.59‰	13.37‰
Centro	-	-	-
Boca	-	12.38‰	-

4.5. Razón C:N de los productores primarios y de los mesoherbívoros

La localidad de la Cabeza, en abril, representa el valor máximo, con una razón C:N de 23.87. De hecho, en promedio, la Cabeza presentó la razón C:N más elevada (15.96 \pm 1.06). El valor más bajo fue de 12.69, perteneciente a la Boca en junio, y también en promedio, la Boca presentó la razón C:N más baja (14.40 \pm .48). Entre meses, la razón C:N fue más elevada en el mes de abril en todas las localidades, mientras que el mes de febrero en todos los meses presentó la razón C:N más baja. En general, la Boca presentó los valores más bajos de razón C:N, excepto en abril. Entre localidades no se observó una tendencia en la razón C:N a aumentar o a disminuir (Tabla 9).

Tabla 9. Promedio de la razón C:N de *Z. marina* en los meses y localidades de muestreo, mostrando \pm error estándar.

Localidad	Meses de muestreo			
	Febrero	Abril	Junio	Promedio por localidades
Cabeza	14.32 \pm 1.04	18.84 \pm 2.51	14.73 \pm .27	15.96 \pm 1.44
Centro	14.69 \pm .91	16.17 \pm 1.57	16.34 \pm .93	15.73 \pm .52
Boca	13.79 \pm .17	15.83 \pm .75	13.59 \pm .83	14.40 \pm .71
Promedio por meses	14.26 \pm .26	16.94 \pm .95	14.88 \pm .79	

El ANOVA de dos vías demostró que había diferencias significativas entre meses pero no entre localidades en la razón C:N de *Z. marina*; posteriormente, se llevó a cabo una prueba post-hoc de Fisher (ya que la prueba de Tukey no mostró la ubicación de las diferencias, a pesar de que el ANOVA resultaba en diferencias significativas entre meses), en la cual sólo se encontró diferencias significativas entre la Cabeza en los meses febrero y abril ($p=.016$, $n=27$), así como entre la Cabeza en abril y junio ($p=.026$, $n=27$) (Anexo 7).

La razón C:N de las epífitas mostró una variabilidad grande. No se encontró una tendencia clara al comparar los valores temporalmente, pero en general, el mes de junio presentó la razón C:N más baja, y abril la más alta. En general, el centro presentó la razón C:N más alta, mientras que la boca la razón C:N más baja (Tabla 10).

Tabla 10. Promedio de la razón C:N de las epífitas en los meses y localidades de muestreo, mostrando \pm error estándar.

Localidad	Meses de muestreo			
	Febrero	Abril	Junio	Promedio por localidades
Cabeza	11.40 \pm .28	12.19 \pm .06	10.06 \pm .01	11.21 \pm .62
Centro	7.18 \pm 1	14.96 \pm 1.2	11.56 \pm 1.5	11.23 \pm 2.2
Boca	13.52 \pm .14	6.83 \pm 1.1	9.9 \pm .08	10.03 \pm 1.9
Promedio por meses	10.7 \pm 1.86	11.32 \pm 2.3	10.50 \pm .52	

El ANOVA de dos vías para la razón C:N de las epífitas entre meses y localidades de muestreo, mostró que sí existían diferencias significativas. También se encontraron diferencias significativas en la misma localidad pero en distinto mes, como fue el caso del Centro en febrero y en abril ($p=.007$, $n=27$), el Centro en febrero y en junio ($p=.040$, $n=27$), y la Boca en febrero y en abril ($p=.0009$, $n=27$) (Anexo 8).

La razón C:N de *Zostera* con epífitas presenta una tendencia a disminuir a lo largo de los meses, excepto en el centro, en donde tiende a aumentar. Entre localidades no se observa una tendencia clara de disminución o aumento, aunque en general, los valores más altos se encontraron en la Cabeza, y los más bajos en la Boca. No se encontraron diferencias significativas ni entre meses ni entre localidades (Tabla 11 y Anexo 9).

Tabla 11. Promedio de la razón C:N de *Zostera* con epífitas en los meses y localidades de muestreo, mostrando \pm error estándar.

Localidad	Meses de muestreo			Promedio por localidades
	Febrero	Abril	Junio	
Cabeza	20.34 \pm 4.2	19.5 \pm 3	16.18 \pm .3	18.67 \pm 1.2
Centro	16.94 \pm 1.5	18.38 \pm .69	20 \pm .71	18.44 \pm .88
Boca	18.3 \pm .59	18.2 \pm .8	16.29 \pm .98	17.59 \pm .65
Promedio por meses	18.52 \pm .98	18.69 \pm .4	17.49 \pm 1.2	

Al analizar la razón C:N de los productores primarios, no se encontró ninguna relación lineal con la temperatura del agua: *Z. marina*, $R^2=.0035$, $p=.76$, $n=27$; epífitas, $R^2=.001$, $p=.84$, $n=27$; y *Zostera* con epífitas, $R^2=.0013$, $p=.85$, $n=27$.

Los valores de la razón C:N de los mesoherbívoros en todas las localidades y meses de muestreo, se muestran en la Tabla 12. La razón C:N no mostró una tendencia clara ni entre localidades ni entre meses para ningún grupo taxonómico, excepto para *Amphipolis squamata*. Sin embargo, el tamaño de muestra de *A. squamata* fue muy pequeño ($n=5$). Los crustáceos presentaron valores más altos de la razón C:N (menor

concentración de nitrógeno), mientras que la razón C:N de los otros grupos de mesoherbívoros fue muy parecida entre sí.

Tabla 12. Razón C:N de los grupos de mesoherbívoros en cada localidad y mes de muestreo. Se muestra el \pm error estándar. Los valores que no poseen el \pm error estándar se debe a que sólo tuvieron un dato.

Caracoles			
	Febrero	Abril	Junio
Cabeza	6.42 \pm 1.1	4.9 \pm .09	5.12 \pm .14
Centro	5.36 \pm .30	5.94 \pm .97	4.95 \pm .02
Boca	4.87 \pm .08	4.82 \pm .01	5.04 \pm .08
Crustáceos			
	Febrero	Abril	Junio
Cabeza	7.56 \pm .52	6.86 \pm .72	7.81 \pm .93
Centro	58.45	6.89 \pm .86	6.29 \pm .82
Boca	26.82	6.11 \pm .14	6.39 \pm .29
Poliquetos			
	Febrero	Abril	Junio
Cabeza	-	4.21	-
Centro	5.11 \pm .47	4.95	3.01
Boca	6.62 \pm 1.49	-	-
<i>Tectura depicta</i>			
	Febrero	Abril	Junio
Cabeza	-	-	4.89
Centro	-	5.04 \pm .19	5.89 \pm .84
Boca	5.32	5.22	5.89 \pm .24
<i>Amphipolis squamata</i>			
	Febrero	Abril	Junio
Cabeza	5.75 \pm 3.15	8.41	11.11
Centro	-	-	-
Boca	-	-	-

4.6. Relación entre la composición isotópica de los productores primarios y de los mesoherbívoros

El análisis de regresión lineal sugirió que sí había una relación positiva con los crustáceos ($R^2=.29$, $p=.02$, $n=16$) (Figura 14), y con la lapa *Tectura depicta* ($R^2=.47$, $p=.01$, $n=10$) (Figura 15). No hubo relación lineal entre los valores de $\delta^{15}N$ de *Z. marina* y los valores de $\delta^{15}N$ de los caracoles ($R^2=.08$, $p=.16$, $n=25$), de los poliquetos ($R^2=.006$, $p=.86$, $n=7$), y del ofiuo *Amphipolis squamata* ($R^2=.42$, $p=.15$, $n=6$).

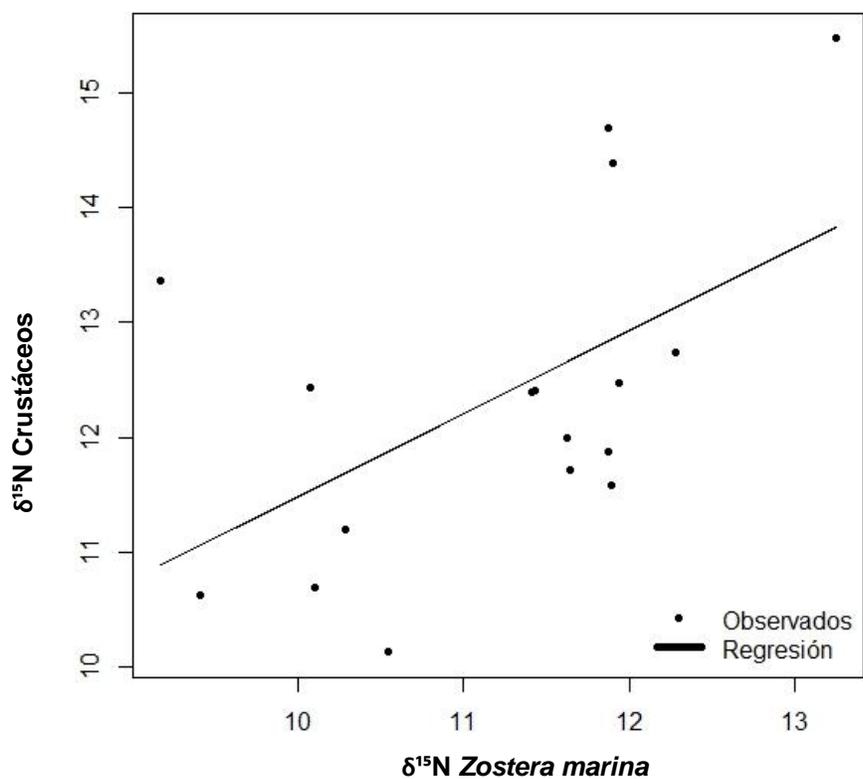


Figura 14. Modelo de regresión lineal entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *Z. marina* y los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los Crustáceos. $R^2=.29$, $p<.05$, $n=16$. Se eliminó un dato extremo y los valores iguales a cero.

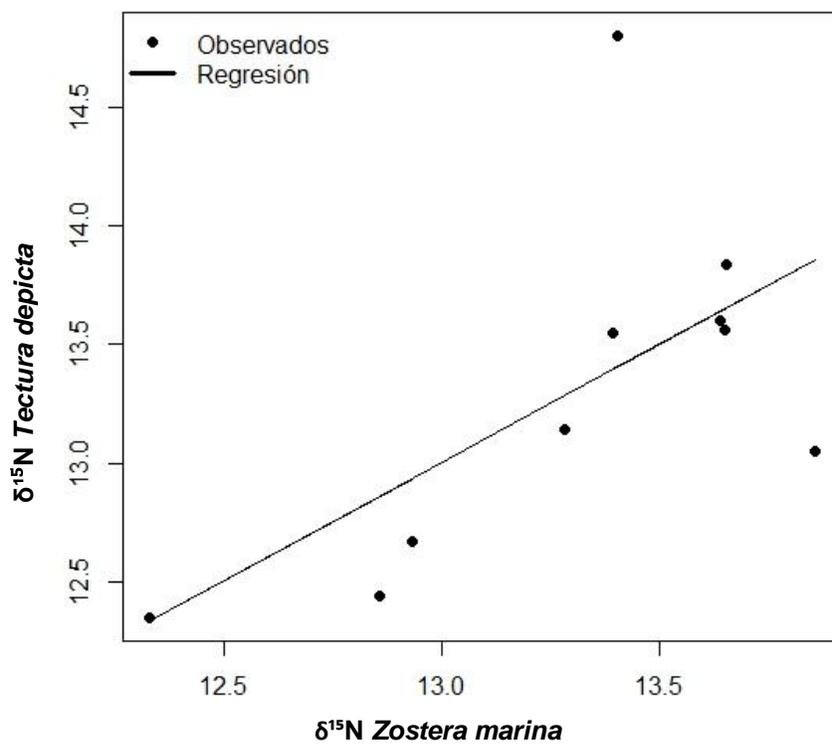


Figura 15. Modelo de regresión lineal entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *Z. marina* y los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *T. depicta*. $R^2=.47$, $p<.05$, $n=10$. Se eliminó un dato extremo.

Se encontró una relación lineal positiva entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las epífitas y los caracoles, $R^2=.14$, $p=.05$, $n=25$, así como con los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los crustáceos ($R^2=.31$, $p<.05$, $n=17$) (Figuras 16 y 17). No se encontró relación con *Tectura depicta* ($R^2=.03$, $p=.56$, $n=10$), ni con los poliquetos ($R^2=.10$, $p=.48$, $n=7$), y ofiuros ($R^2=.56$, $p=.08$, $n=6$).

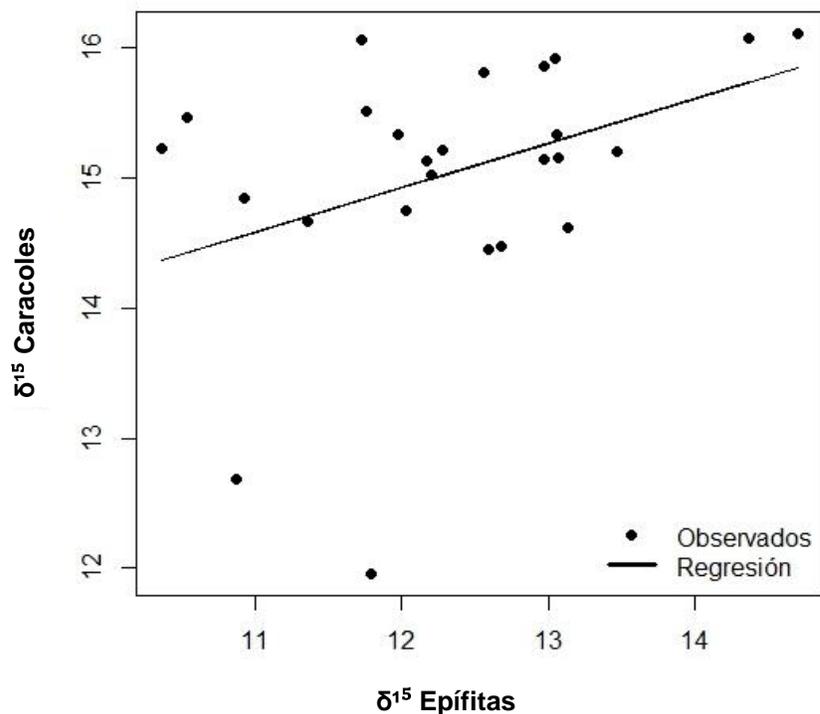


Figura 16. Modelo de regresión lineal entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las epífitas y los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los caracoles. $R^2=.14$, $p<.05$, $n=25$.

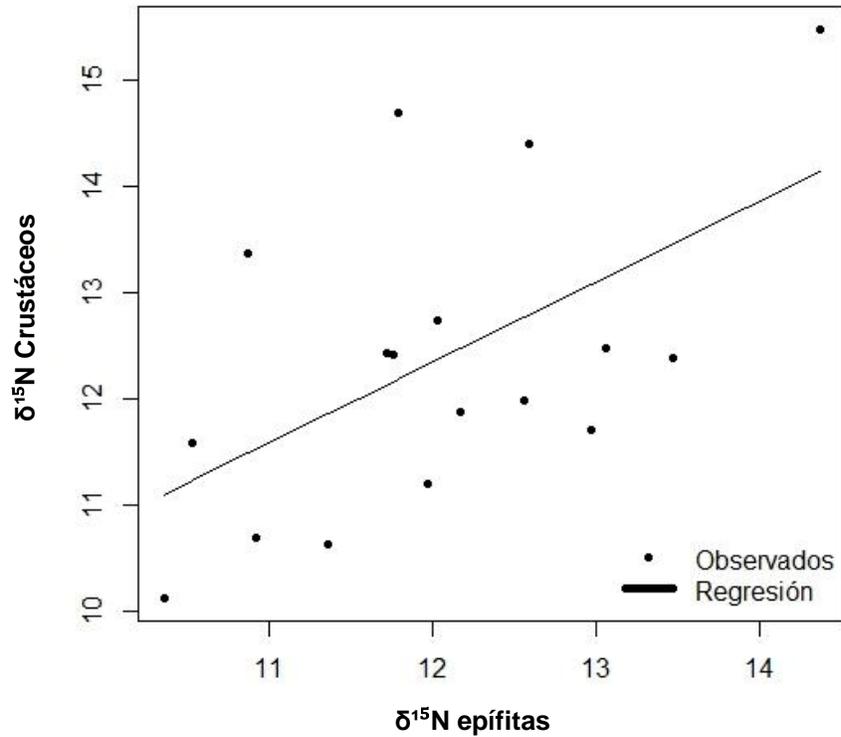


Figura 17. Modelo de regresión lineal entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las epífitas y los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los crustáceos. $R^2=.31$, $p<.05$, $n=17$.

Se encontró una relación lineal positiva entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *Zostera* con epífitas y los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los crustáceos ($R^2=.22$, $p=.05$, $n=17$) y de *T. depicta* ($R^2=.59$, $p=.005$, $n=11$) (Figuras 18 y 19). No se encontró relación con los caracoles ($R^2=.03$, $p=.34$, $n=25$), poliquetos ($R^2=.002$, $p=.92$, $n=7$) y ofiuos ($R^2=.23$, $p=.32$, $n=6$) (Tabla 13).

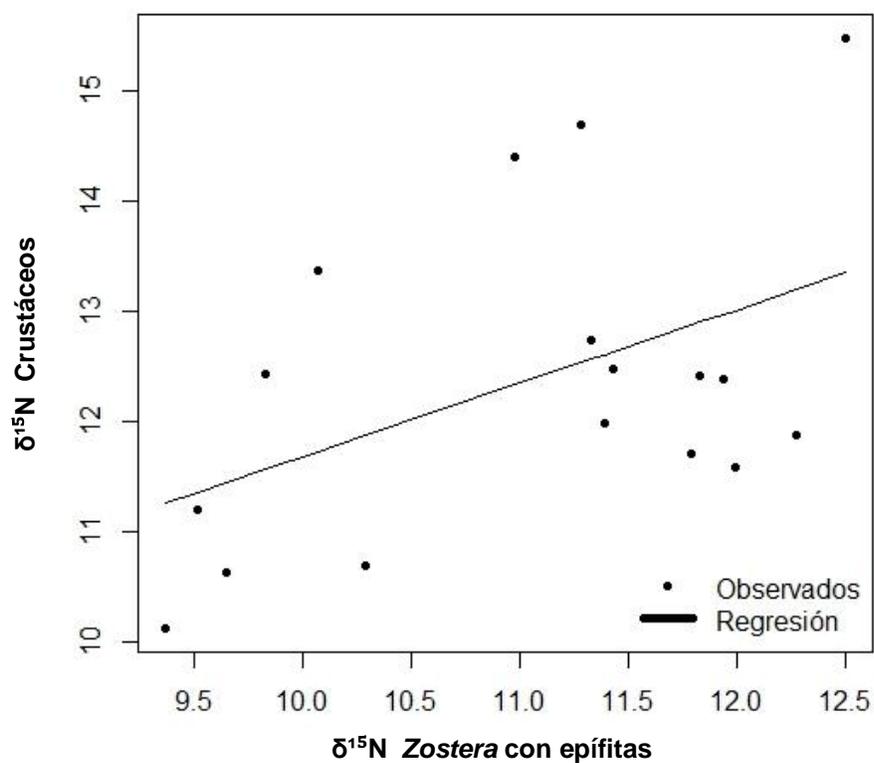


Figura 18. Modelo de regresión lineal entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *Zostera* con epífitas y de los crustáceos. $R^2=0.22$, $p<0.05$, $n=17$. Se eliminó un punto extremo.

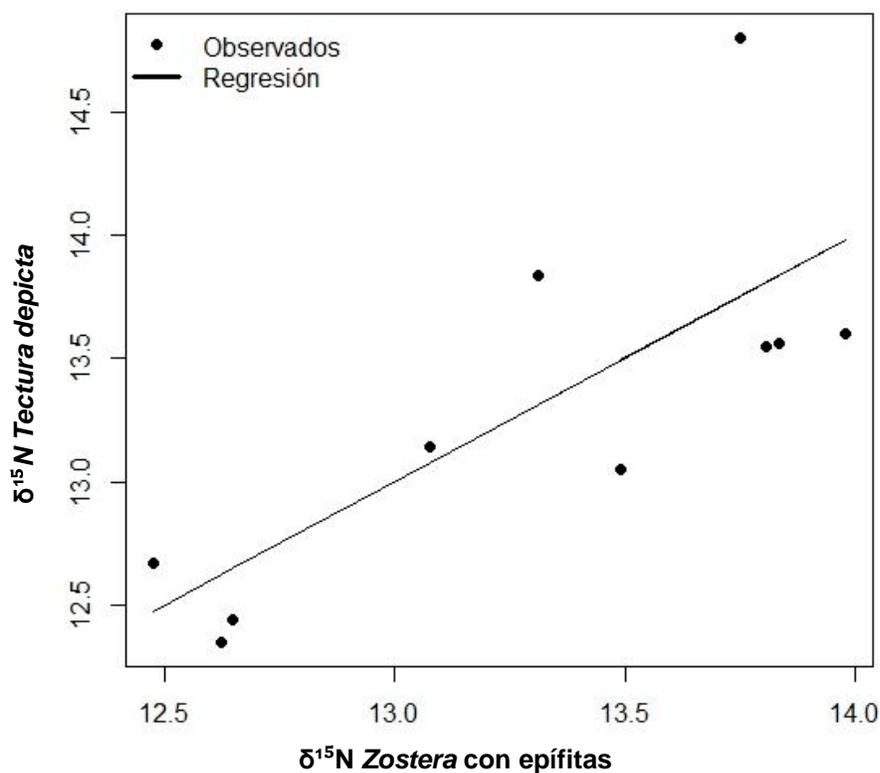


Figura 19. Modelo de regresión lineal entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *Zostera* con epífitas y los de *T. depicta*. $R^2=0.59$, $p<0.05$, $n=11$. Se eliminaron los valores cero y un punto extremo.

Tabla 13. Resultados del modelo de regresión lineal entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los mesoherbívoros y los productores primarios. Los valores en rojo son estadísticamente significativos.

Grupo taxonómico o especie	Productor Primario	Coefficiente de Correlación (R^2)	Valor de P	Número de individuos
Caracoles	<i>Z. marina</i>	.08	.16	25
	Epífitas	.14	.05	25
	<i>Zostera</i> con epífitas	.039	.34	25
Crustáceos	<i>Z. marina</i>	.29	.02	16
	Epífitas	.31	.02	17
	<i>Zostera</i> con epífitas	.22	.05	17
Poliquetos	<i>Z. marina</i>	.006	.86	7
	Epífitas	.10	.48	7
	<i>Zostera</i> con epífitas	.0022	.92	7
<i>Tectura depicta</i>	<i>Z. marina</i>	.47	.01	10
	Epífitas	.03	.56	11
	<i>Zostera</i> con epífitas	.59	.005	11
<i>Amphipolis squamata</i>	<i>Z. marina</i>	.42	.15	6
	Epífitas	.56	.08	6
	<i>Zostera</i> con epífitas	.23	.32	6

4.7. Relación entre la razón C:N de los productores primarios y de los mesoherbívoros

Para comparar la razón C:N de *Z. marina* como variable independiente, y de cada grupo de mesoherbívoros como la variable dependiente, se ajustaron modelos de regresión lineal. Al ajustar la regresión lineal de la razón C:N de *Z. marina* con *Tectura depicta*, se encontró una relación lineal negativa ($p < .05$, $n =$), con una $R^2 = .41$ (Figura 20). No hubo ninguna relación lineal entre la razón C:N de ningún los grupos taxonómicos y la razón C:N de *Z. marina* (Tabla 14).

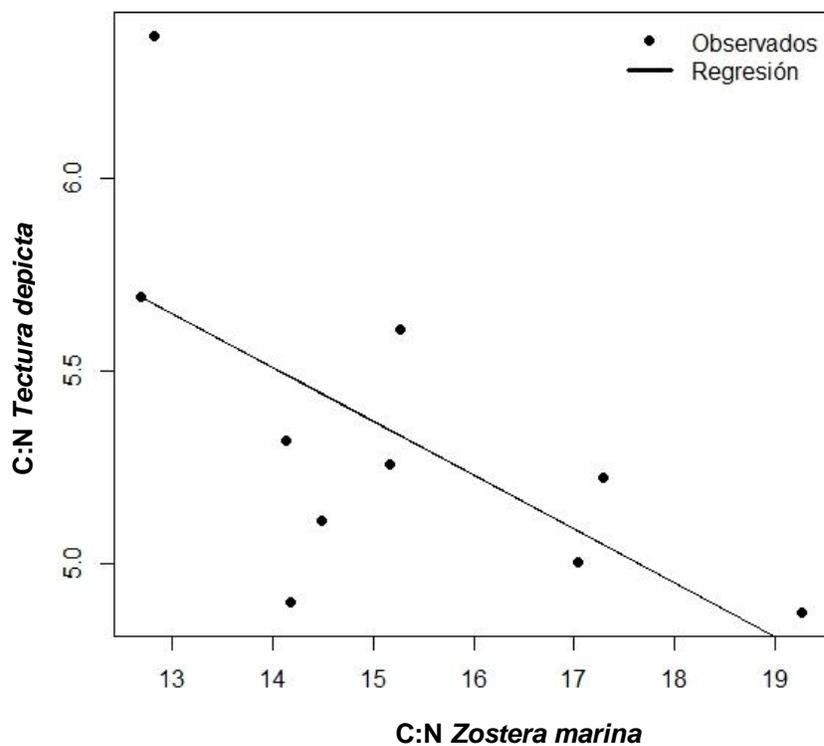


Figura 20. Modelo de regresión lineal negativo entre la razón C:N de *Z. marina* y la razón C:N de *T. depicta*. $R^2=.41$, $p<.05$ $n=10$.

Se ajustaron modelos de regresión lineal para la razón C:N de epífitas y mesoherbívoros. Sin embargo, sólo se encontró una relación lineal con los crustáceos ($p<.05$), con una $R^2=.28$ (Figura 21 y Tabla 14).

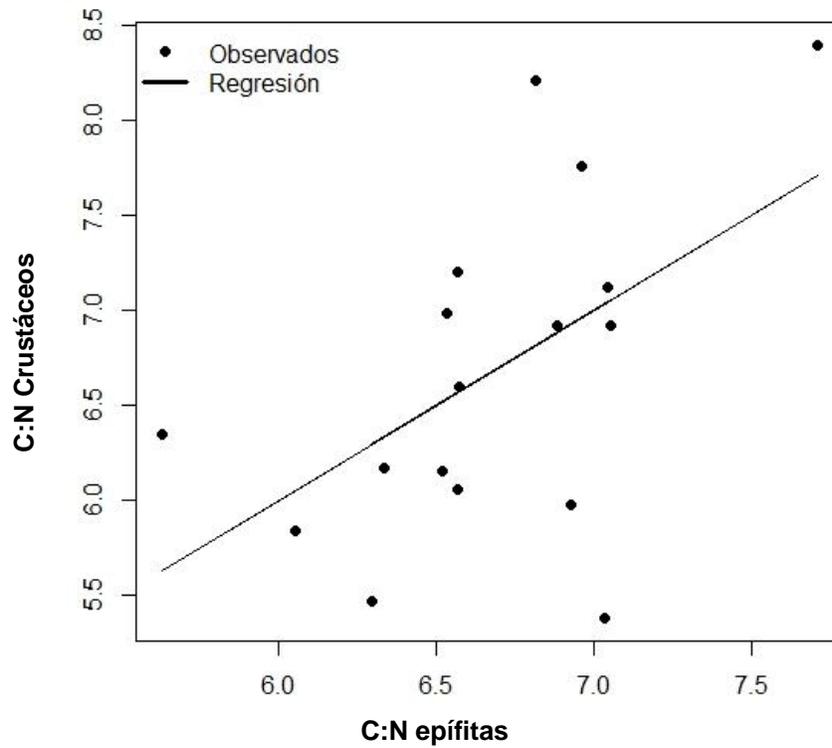


Figura 21. Modelo de regresión lineal entre la razón C:N de las epífitas y la razón C:N de los crustáceos. $R^2=0.28$, $p<0.05$, $n=18$. Se eliminaron los valores cero y un dato extremo.

Se ajustaron varios modelos de regresión lineal entre la razón C:N de *Zostera* con epífitas y los mesoherbívoros. Sin embargo, no se encontró ninguna relación lineal con los grupo taxonómicos ($p>0.05$) (Tabla 14).

Tabla 14. Resultados del modelo de regresión lineal entre la razón C:N de los mesoherbívoros y la razón C:N de los productores primarios.

Grupo taxonómico o especie	Productor Primario	Coficiente de Correlación (R ²)	Valor de P	Número de individuos
Caracoles	<i>Z. marina</i>	.041	.32	25
	Epífitas	.009	.64	25
	<i>Zostera</i> con epífitas	.079	.17	25
Crustáceos	<i>Z. marina</i>	.021	.56	18
	Epífitas	.28	.02	17
	<i>Zostera</i> con epífitas	.000061	.97	18
Poliquetos	<i>Z. marina</i>	.25	.24	7
	Epífitas	.015	.79	7
	<i>Zostera</i> con epífitas	.037	.67	7
<i>Tectura depicta</i>	<i>Z. marina</i>	.41	.04	10
	Epífitas	.0165	.70	11
	<i>Zostera</i> con epífitas	.067	.43	11
<i>Amphipolis squamata</i>	<i>Z. marina</i>	.26	.37	5
	Epífitas	.18	.46	5
	<i>Zostera</i> con epífitas	.44	.21	5

4.8. Relación entre la densidad y la biomasa de *Zostera marina* y la temperatura del agua

Se encontró una relación negativa entre la temperatura del agua y, la densidad y la biomasa de *Z. marina*. Aunque los valores de R² no fueron muy altos (Figura 22 para la densidad de haces, y Figura 23 para la biomasa), estos resultados son comprensibles, ya que la temperatura es sólo uno de los múltiples factores que influyen en la estructura

de las praderas de pastos marinos los pastos marinos (ver sección 5.2); así que el hecho de que la temperatura explique un 20-35% de la biomasa, es razonable.

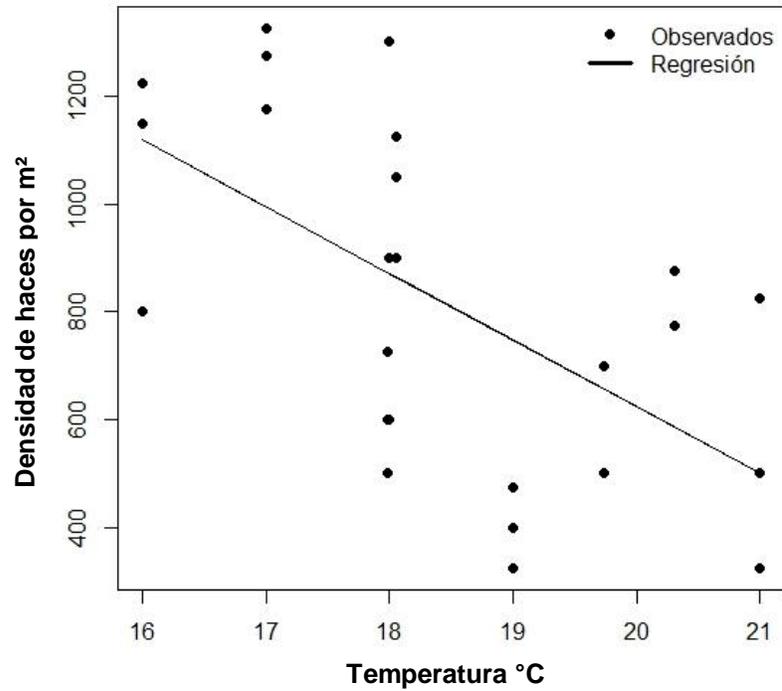


Figura 22. Modelo de regresión lineal entre la temperatura del agua de bahía Falsa y la densidad de haces por m² de *Zostera marina*, $R^2=.35$, $p=.001$, $n=27$.

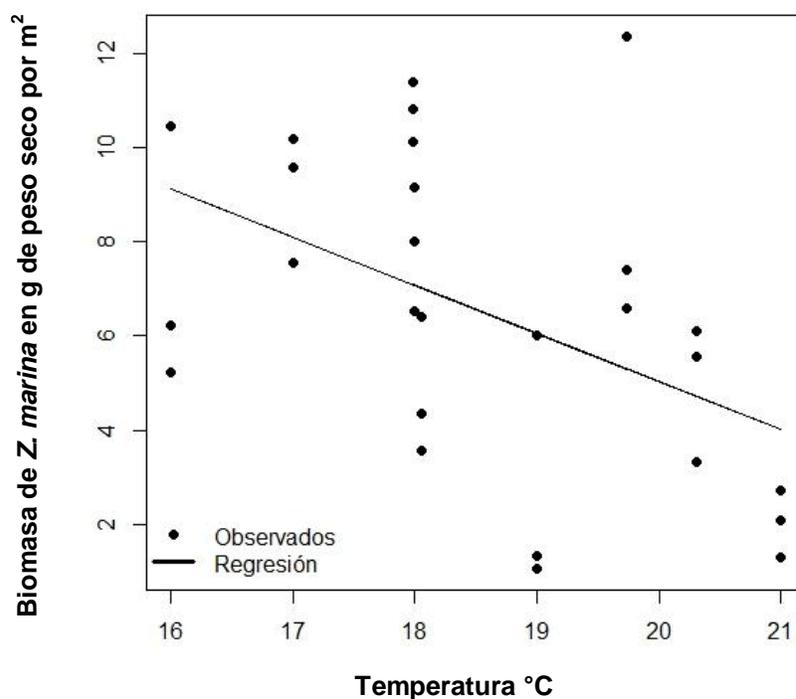


Figura 23. Modelo de regresión lineal entre la temperatura del agua de bahía Falsa y la biomasa (g de peso seco) de *Zostera marina*, $R^2=.22$, $p=.01$, $n=27$.

4.9. Relación entre la densidad y la biomasa de *Zostera marina* y la biomasa de los mesoherbívoros

Se ajustó un modelo de regresión lineal para la densidad de haces de *Z. marina* por m² como la variable independiente, y la biomasa de los caracoles como la variable dependiente, y se encontró que sí había una relación lineal ($p<.05$), con una pendiente de .03, y una $R^2=.2416$, $n=25$ (Figura 24).

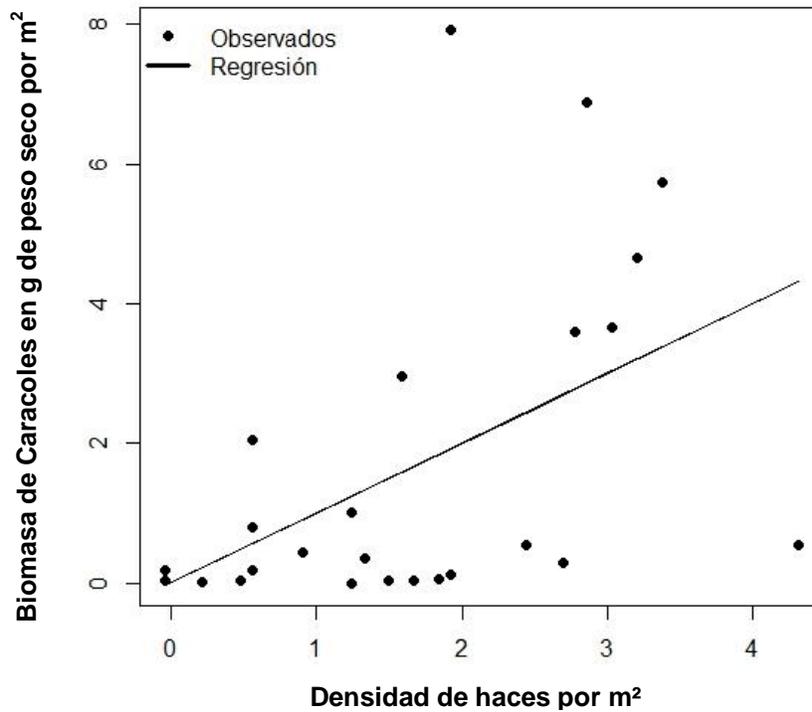


Figura 24. Modelo de regresión lineal entre la densidad de haces de *Z. marina*, y la biomasa de caracoles. $R^2=.24$, $p<.05$, $n=25$. Se eliminaron dos puntos extremos.

También se ajustó un modelo de regresión lineal para la densidad de haces de *Z. marina* como la variable independiente, y la biomasa de *Tectura depicta* como la variable dependiente, y sí se encontró una relación lineal ($p<.05$), con una pendiente de .05, y una $R^2=.32$, $n=12$ (Figura 25).

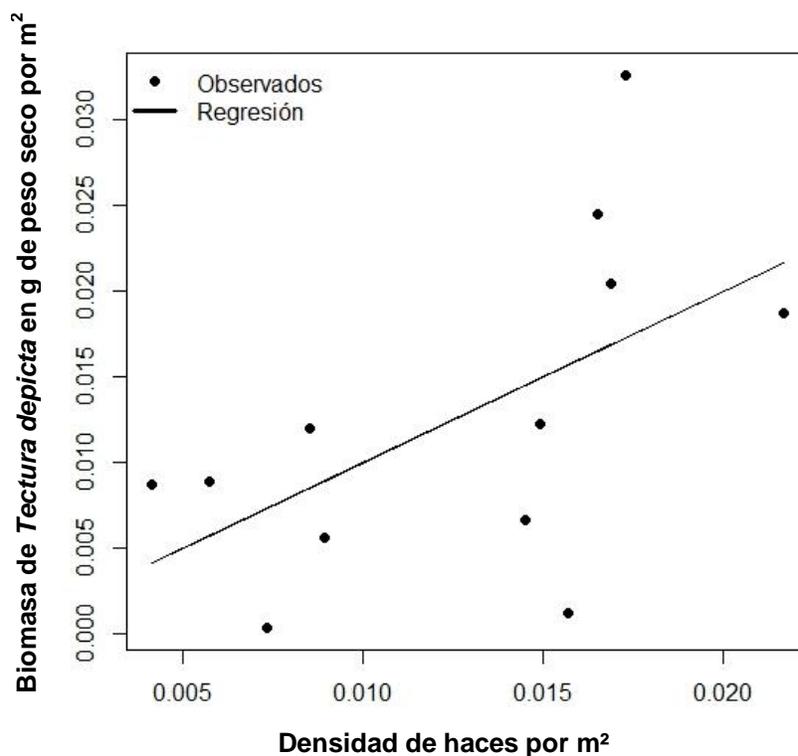


Figura 25. Modelo de regresión lineal entre la densidad de haces de *Z. marina* y la biomasa de *Tectura depicta*. $R^2=.32$, $p<.05$, $n=12$. Se eliminaron dos puntos extremos y los valores cero.

Para poliquetos, también se ajustó un modelo de regresión lineal, y sí hubo una relación entre la densidad de haces de *Z. marina* y la biomasa de poliquetos ($p<.05$), con una pendiente de .01, y una $R^2=.24$, $n=24$ (Figura 26).

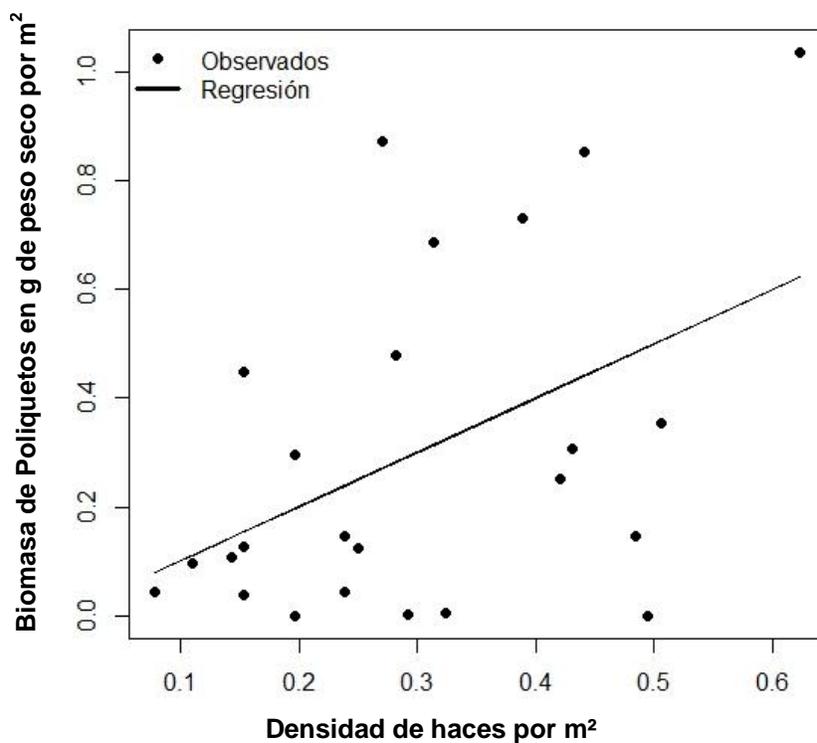


Figura 26. Modelo de regresión lineal entre la densidad de haces de *Z. marina* y la biomasa de poliquetos. $R^2=.24$, $p<.05$, $n=24$. Se eliminaron dos puntos extremos.

Las regresiones lineales de la biomasa de *Z. marina* como la variable dependiente, y la biomasa de los mesoherbívoros como la independiente demostraron que sólo hubo una relación lineal con los crustáceos y con los caracoles (Figuras 27 y 28).

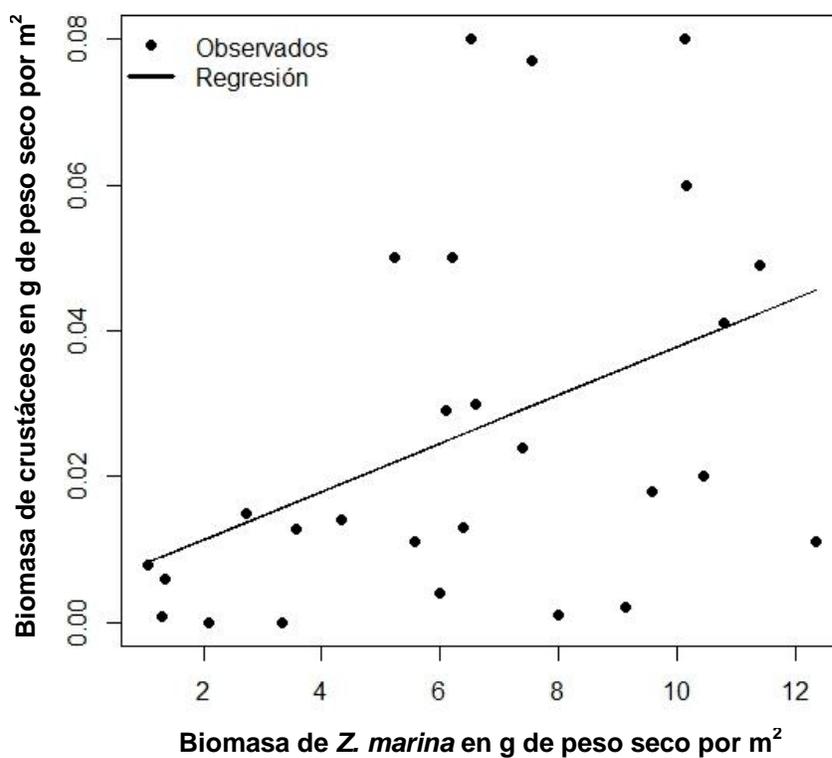


Figura 27. Modelo de regresión lineal entre la biomasa de *Z. marina* y la biomasa de los crustáceos, expresada en g de peso seco por m², $R^2=.18$, $p=.02$, $n=27$.

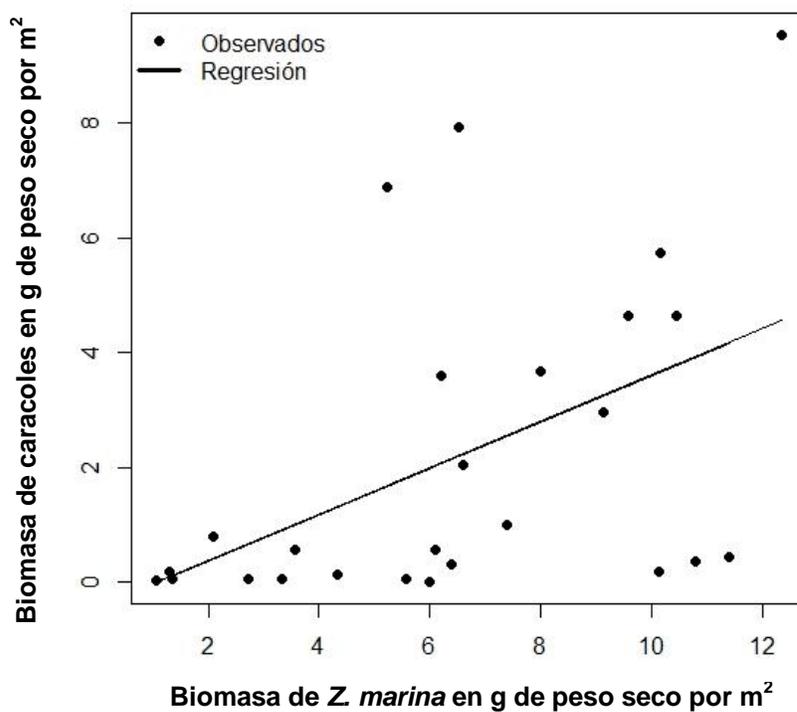


Figura 28. Modelo de regresión lineal entre la biomasa de *Z. marina* y la biomasa de los caracoles, expresada en g de peso seco por m², $R^2=.23$, $p=.03$, $n=25$.

Capítulo 5. Discusión

5.1. Temperatura superficial del agua de BF

La localidad de la Boca, que se encuentra a 2.6 km de distancia del océano hacia el interior de la bahía, presentó las temperaturas más bajas a lo largo de los meses de muestreo (marzo a junio); lo cual, puede deberse a que las aguas superficiales, <150 m, frías, saladas, densas y con poco contenido de oxígeno, provenientes del Sistema de la Corriente de California (SCC), inciden en BF y son transportadas hacia el interior de la bahía por medio de las corrientes de marea (Gómez-Valdés, 1983). Este comportamiento se asocia con el balance geostrofico del SCC y la ocurrencia de surgencias cerca de la costa (Gómez-Valdés, 1983). Según el índice de Bakun (1973), los índices máximos de surgencias costeras ocurren de marzo a junio, lo cual coincide con el menor valor de temperatura registrado en la Boca, que fue de 12.4°C en marzo, lo cual nos indica que monitoreamos un evento de surgencias. Este valor es mayor al registrado por Lara-Lara *et al.* (1980), quienes encuentran en BF durante un muestreo de 18 días en verano, un valor mínimo de $\approx 11^\circ\text{C}$, en julio, época de surgencias.

La Cabeza, ubicada a 7.8 km de distancia de la Boca, presenta las temperaturas más altas en todos los meses de muestreo, lo que concuerda con Álvarez-Borrego y Álvarez-Borrego (1982), quienes describen que la temperatura del agua aumenta de la Boca hacia el interior de la bahía. Además, cuando baja la marea, una gran parte de la Cabeza queda al descubierto y se ve expuesta a una mayor penetración de la radiación solar. Este proceso explica el incremento de la temperatura superficial del agua en esta localidad.

Se sabe que la irradiancia y la influencia de las mareas diurnas y semidiurnas rigen la temperatura del agua superficial durante el periodo de relajación de las surgencias (Lara-Lara *et al.* 1980, y referencias citadas por ellos). El tiempo de residencia del agua también es importante, ya que es mayor al interior de la bahía y menor en las

localidades más cercanas a la Boca, y siendo la Cabeza la localidad más interna, el intercambio de agua con el océano adyacente es menos frecuente (≈ 6 días) con respecto al centro y la boca (≈ 1 día) (Camacho-Ibar *et al.* 2003). Por ello, las temperaturas superficiales fueron mayores en la Cabeza, y menores en la Boca.

Cabe mencionar, que el tiempo en el que se llevaron a cabo los muestreos, coincidió con un evento El Niño débil, ya que a través del Índice Oceánico El Niño (Oceanic Niño Index, ONI por sus siglas en inglés), la NOAA (2015) registró anomalías positivas de $.5^{\circ}\text{C}$ a $.9^{\circ}\text{C}$ de la temperatura superficial del mar. Aunque las anomalías positivas a lo largo del 2014, demuestran que hubo presencia de un evento El Niño débil, éste no pareció tener efectos en la ocurrencia de las surgencias, ya que en abril se observó un evento de surgencia fuerte, lo que concuerda con lo reportado por Gómez-Valdés (1983) para esa zona.

5.1.1. Temperatura de BF y densidad y biomasa de *Zostera marina*

La relación negativa encontrada entre la temperatura del agua y la densidad y la biomasa de *Z. marina* fue evidente en la localidad de la Boca, en donde la densidad y biomasa promedio de haces fue mayor y la temperatura durante todo el estudio fue menor. Esta relación también se cumple para la biomasa en la localidad de la Cabeza, en donde la temperatura fue mayor y la biomasa menor. El patrón no es tan claro para la densidad, ya que los valores más bajos se encontraron en el Centro, localidad que presentó valores de temperatura intermedios.

La temperatura óptima para el crecimiento de *Z. marina* en bahía de San Quintín, es entre 17.6°C y 19.8°C (Ibarra-Obando y Huerta-Tamayo, 1987), y durante este estudio, las tres localidades se mantuvieron dentro de dicho intervalo (Cabeza, $19.19 \pm 0.03^{\circ}\text{C}$, y Centro, $18.94 \pm 0.02^{\circ}\text{C}$) excepto la Boca, la cual presentó una temperatura promedio de $16.27 \pm 0.03^{\circ}\text{C}$. Sin embargo, la biomasa de *Z. marina* en la localidad de la Boca fue la más elevada (ver resultados).

El hecho de que la densidad de haces haya sido menor en el Centro y la biomasa menor en la Cabeza, apoya el paradigma de que la densidad y la biomasa foliar no presentan una relación lineal. Es decir, la densidad de haces es independiente de la biomasa, ya que la mayoría de las especies de pastos aumentan la biomasa de las hojas manteniendo estable la densidad de haces como estrategia de crecimiento (Olesen y Sand-Jensen, 1994; Poumián-Tapia e Ibarra-Obando, 1999; Solana-Arellano, 2001). Otra explicación de que la Cabeza tuviera la menor biomasa pero no la menor densidad de haces, y que el Centro tuviera la menor densidad de haces pero no la menor biomasa, es que las hojas de *Z. marina* en el Centro eran más largas y anchas pero menos numerosas que las de la Cabeza, las cuales eran más numerosas pero más cortas y delgadas (observación personal).

Los valores máximos de densidad de haces en la bahía de San Quintín, presentan un valor estacional menos marcado que los máximos de la biomasa foliar reportados en otros sitios (Tabla 15 y 16, y Anexo 2 y 3). Sin embargo, los valores máximos de densidad encontrados en este estudio, coinciden con otros trabajos, los cuales también reportan densidades máximas en junio para la bahía de San Quintín (Meling-López, 2001; Cabello-Pasini *et al.* 2003). Por otro lado, Jorgensen *et al.* (2007), y Sandoval-Gil *et al.* (2015), reportan densidades máximas en invierno en bahía San Quintín, lo cual se atribuye a que muestrearon praderas tanto del submareal como del intermareal inferior, (las praderas de pastos del intermareal inferior presentan variaciones estacionales diferentes a las del submareal).

Tabla 15. Comparación de la densidad de haces por m² de *Z. marina* reportados en diferentes estudios en bahía San Quintín.

Autor	Sitio de muestreo	Profundidad	Promedio (±error estándar)	Densidad máxima y mínima
Poumián-Tapia e Ibarra-Obando, 1999	Bahía Falsa	-10 m	42±13.42	Máx. ≈85 (Septiembre) Mín. ≈20 (Febrero y Abril)
Meling-López, 2001	Bahía Falsa		595.66±41	Máx. ≈615 (Junio) Mín. 473 (Marzo)
Cabello-Pasini et al. 2003	Bahía San Quintín	En bajamar medio inferior	695±54	Máx. 1352±403 (Junio) Mín. 501±77 (De Octubre a Febrero)
Jorgensen et al. 2007	Bahía Falsa	-2 m a -5 m	382±76.7	Máx. 476±57 (Invierno) Mín. 288±47 (Verano)
Sandoval-Gil et al. 2015	Interior de bahía Falsa	-1 m a .20 m	530.2±82.46	Máx. 631.2±23.3 (Febrero) Mín. 429.2±33.5 (Junio)
	Boca de la bahía	-1 m	39.38±	Máx. 406.2±13.1 (Junio) Mín. 376.56±19.6 (Febrero)
Este estudio	Cabeza (Bahía Falsa)	-1m	836±218.6	Máx. 1083.33±259.9 (Junio) Mín. 400.4±43.3 (Febrero)
	Centro (Bahía Falsa)	-.20 m	597±24.5	Máx. 633.3±66.6 (Junio) Mín. 550±146.4 (Abril)
	Boca (Bahía Falsa)	-1.15 m	1083±94.6	Máx. 1258.33±44 (Junio) Mín. 933.33±202.2 (Febrero)

La biomasa de *Z. marina* presenta una variabilidad estacional marcada, ya que sigue un patrón general en el que los valores máximos se encuentran en verano y los mínimos en invierno (Tabla 16 y Anexo 3). No obstante, Poumián-Tapia e Ibarra-Obando (1999) en bahía de San Quintín, también encuentran los mínimos de biomasa en abril, mientras que los máximos los encuentran en septiembre y octubre. Sin embargo, dicho estudio se llevó a cabo en el periodo de 1997-98, el cual corresponde a un evento El Niño muy fuerte ($\geq 2.0^{\circ}\text{C}$) (http://www.cpc.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ensoyears.shtml); por ello, el desfase de los valores de biomasa (comúnmente en verano los máximos y en invierno los mínimos) se podría explicar con base en los cambios de las condiciones ambientales de la bahía ante un evento El Niño.

Tabla 16. Comparación de la biomasa de *Z. marina* de diferentes estudios en bahía San Quintín.

Autor	Sitio de muestreo	Profundidad	Promedio (\pm error estándar)	Biomasa máximo y mínima (expresada en g de peso seco por m ²)
Poumián-Tapia e Ibarra-Obando, 1999	Bahía Falsa	-1.10 m	42 \pm 13.42	Máx. \approx 85 (Septiembre) Mín. \approx 20 (Febrero y Abril)
Meling-López, 2001	Bahía Falsa		321.38 \pm 22.40	Máx. 455 (Agosto) Mín. \approx 190 (Marzo)
Cabello-Pasini, 2003	Bahía San Quintín	Ajustada al nivel de bajamar medio inferior	40 \pm 1.6	Máx. 236 \pm 68 (Junio) Mín. 3 \pm 8 (Marzo)
Jorgensen <i>et al.</i> 2007	Bahía Falsa	-2 m a -5 m	79.5 \pm 5.3	Máx. 86 \pm 20 (Verano) Mín. 73 \pm 11 (Invierno)
Sandoval-Gil <i>et al.</i> 2015	Interior de bahía Falsa	-1m a .20 m	108.85 \pm 19.7	Máx. 133 \pm 9.7 (Junio) Mín. 84.7 \pm 18.8 (Febrero)
	Boca de la bahía	-1 m	280 \pm 107.6	Máx. 412 \pm 9.1 (Junio) Mín. 148.4 \pm 32.5 (Febrero)
Este estudio	Cabeza (Bahía Falsa)	-1 m	104.48 \pm 17.2	Máx. 124.91 \pm 21.1 (Junio) Mín. 70.08 \pm 40 (Febrero)
	Centro (Bahía Falsa)	-.20m	153.63 \pm 52.9	Máx. 269.41 \pm 9.1 (Abril) Mín. 50.91 \pm 10.4 (Febrero)
	Boca (Bahía Falsa)	-1.15 m	202.41 \pm 13.1	Máx. 227.41 \pm 19.8 (Junio) Mín. 182.58 \pm 40 (Abril)

En general, las praderas de *Z. marina* de las tres localidades y en los tres meses de muestreo, entraron en el intervalo de temperatura óptima para las especies de pastos marinos de la zona templada, 11.5°C a 26°C (Lee *et al.* 2007). También, su estructura mostró un patrón estacional, ya que hubo un incremento de invierno a primavera, siendo primavera, en específico junio, la época con la mayor densidad de haces, y la

mayor biomasa en primavera y verano. Se ha sugerido que este patrón estacional se debe a la influencia de la combinación de la irradiancia y la temperatura. Sin embargo, debido a que la irradiancia en el agua puede resultar en variaciones amplias sin mostrar un patrón definido, hay más evidencias que apoyan a la temperatura del agua como el factor principal que controla el crecimiento estacional de los pastos marinos (Lee y Dunton, 1996). Para este estudio y durante este periodo se observó que a finales de primavera, representada por junio, se encuentra la mayor densidad de haces y la mayor biomasa en comparación con el invierno, representado por febrero, y con la primavera, representada por abril. Sin embargo, se reconoce que para el ciclo anual de la forma perenne de *Z. marina*, los máximos de densidad se han reportado desde mayo hasta agosto para la densidad, pero no se restringe a ese periodo, ya que puede variar mucho más que la biomasa foliar (Tabla 15 y Tabla 16). Los máximos de biomasa se han reportado de junio a agosto (Kentula y McIntire, 1986; Orth y Moore, 1986; Olesen y Sand-Jensen, 1994; Poumián-Tapia e Ibarra-Obando, 1999; Cabello-Pasini *et al.* 2003).

5.2. Composición isotópica y razón C:N de los productores primarios

La relación positiva encontrada en este estudio entre la temperatura del agua y los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los productores primarios, coincide con lo reportado por Carriquiry *et al.* (2015) y Sandoval-Gil *et al.* (2015), quienes encuentran que efectivamente, la composición isotópica de *Z. marina* se hace más pesada al interior de las localidades (≈ 1.5 a 2‰), en donde la temperatura también es menos fría.

Por el contrario, en este estudio, no se encontró ninguna relación entre la temperatura superficial del mar y la razón C:N de los productores primarios. A pesar de que la temperatura y la disponibilidad de nitrógeno varían desde la Boca hasta la Cabeza de BF, esta disponibilidad no se vió reflejada de manera clara en la razón C:N. Fourqurean *et al.* (1997), tampoco encontraron una relación entre la distancia de la boca de Tomales Bay (California, E.U.A.) y la razón C:N de *Z. marina*. Sin embargo, encuentran

que el contenido de nitrógeno en las hojas de *Z. marina* sí presentaba diferencias dentro de la bahía, mientras que, el carbono no presentó relación alguna con la distancia de la boca. En el presente estudio, la razón C:N más alta, se encontró en general en el mes de abril para los tres productores primarios; la más baja se encontró en febrero para *Z. marina*, y en junio para las epífitas y para *Zostera* con epífitas. Además, espacialmente, para los tres productores primarios, la razón C:N más baja en general se encontró en la Boca (Tablas 9, 10, 11). Esto coincide con Fourqurean *et al.* (1997), quienes encuentran que en Tomales Bay, la razón C:N de *Z. marina* cerca de la boca era de ≈ 15 , mientras que al interior de la bahía era de ≈ 25 . En nuestro estudio los valores de C:N fueron parecidos a los reportados por Fourqurean *et al.* (1997), ya que en la Boca los valores de C:N para *Z. marina* fueron de 14.40 ± 7.1 . A pesar de que la razón C:N de las epífitas y de *Zostera* con epífitas no pueden ser directamente comparables con lo encontrado por Fourqurean *et al.* (1997) para *Z. marina*, ya que las epífitas son productores primarios de diferentes grupos taxonómicos, también presentaron la tendencia de valores de C:N más bajos en la Boca y más altos al interior de la bahía.

Johnson *et al.* (2006), explican que la variación en la razón C:N de las epífitas a lo largo del tiempo, puede ser en parte explicada por los cambios en la composición de las especies de epífitas que se adhieren a las hojas de los pastos. Asimismo, los cambios en la composición de las especies de epífitas, no sólo pueden ocurrir a través del tiempo, sino que la concentración de nutrientes en el ambiente también puede determinar la composición de la comunidad de epífitas (Balata *et al.* 2008). Por ello, se puede inferir que como la razón C:N de las epífitas entre localidades de muestreo fue estadísticamente diferente, la composición de la comunidad de epífitas también pudo haber sido distinta en cada localidad.

Los valores isotópicos de *Z. marina* reportados en el presente estudio, muestran que en promedio, los valores más pesados de $\delta^{15}\text{N}$ se encontraron en el Centro y los más ligeros en la Boca. Al comparar a lo largo de los meses, los valores promedio fueron muy parecidos, mostrando una ligera tendencia a disminuir a través del tiempo, con una

variación de $<1\text{‰}$. En el trabajo de Carriquiry *et al.* (2015), reportan un valor promedio de $\delta^{15}\text{N}$ de *Z. marina* de $9.52\pm.18\text{‰}$ en BF; el cual es más ligero a los reportados en este estudio para los pastos de la Cabeza y del Centro ($11.19\pm.61\text{‰}$, y $12.03\pm.29\text{‰}$ respectivamente). Sin embargo, en sus sitios de muestreos no se incluye un sitio cercano a la Boca, y en este estudio, los pastos de la localidad de la Boca presentaron una composición isotópica de $10.42\pm.26\text{‰}$, el valor más parecido a lo encontrado por Carriquiry *et al.* (2015) en BF, con una diferencia de $\approx 1\text{‰}$. Hernández-Sánchez (2014), sí reporta valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *Z. marina* en la localidad de la Boca, y encuentra que fue la localidad con la composición isotópica más ligera, 8.58‰ , mientras que a 5.9 km de distancia de la Boca, la cual es muy cercana a la localidad del Centro en este estudio (6 km de distancia de la Boca), encontraron los valores de $\delta^{15}\text{N}$ más pesados, $\approx 12.5\text{‰}$, al igual que en el presente estudio. Los valores isotópicos de ^{15}N en dichos estudios entran en el rango de variación reportado para pastos marinos. Al interior de la bahía la señal correspondería a valores de ≈ 12 a 14‰ , y cerca de la Boca ≈ 9 a 11‰ (Carriquiry *et al.* 2015, y referencias citadas por ellos).

A pesar de que no se encontraron diferencias significativas en la razón C:N de las hojas de *Z. marina* entre localidades, ni entre meses, en general, se observaron los mayores valores de la razón C:N en la Cabeza, indicando una menor concentración de nitrógeno en esta localidad, en donde la temperatura fue mayor, caracterizada por presentar la mayor temperatura superficial del agua. Por el contrario, en la Boca durante el mes de junio, se presentó la mayor concentración de nitrógeno en las hojas de *Z. marina* (menor razón C:N).

Carriquiry *et al.* (2015) encontraron que la razón C:N de *Z. marina* en BF, fue de $15.54\pm.36$, valor similar al encontrado en este trabajo para los pastos marinos de la Cabeza, 15.96 ± 1.44 y para los del Centro, $15.73\pm.52$. La razón C:N que encontramos en la Boca, $14.40\pm.71$, fue menor a la reportada por Carriquiry *et al.* (2015) para BF, lo que podría deberse a que la Boca está alejada de sus sitios de muestreo. El hecho de que la razón C:N no muestre un patrón muy marcado ni espacial ni temporalmente como en el caso de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *Z. marina*, podría deberse a que el rango de variación

del carbono es muy estrecho. Es decir, la concentración de carbono es relativamente estable en comparación con el contenido de nitrógeno (Carriquiry *et al.* 2015). Otra posible explicación, es que los cambios en la razón C:N no sólo representan cambios de la disponibilidad relativa de nutrientes, sino también reflejan cambios en la asignación de nutrientes en toda la planta (Johnson *et al.* 2006).

Como ya se ha mencionado, la Boca es la localidad más cercana al océano abierto y la más influenciada por las surgencias costeras, así que la mayor concentración de N en las hojas de la Boca en junio y su valor de $\delta^{15}\text{N}$, podrían explicarse por su cercanía al océano abierto y la aportación de nitrógeno inorgánico disuelto (NID), principalmente NO_3 (nitrato) proveniente de las aguas de surgencias; ya que los nitratos son máximos en la Boca, pero disminuyen hacia los extremos internos de la bahía pasando del periodo de intensificación de surgencia al periodo de relajamiento de la misma. Millán-Núñez *et al.* (1982), encontraron valores de hasta $12 \mu\text{M}$ en la boca y valores de $2.5\text{-}4.5 \mu\text{M}$ en los extremos internos durante una surgencia intensa. Contrario a los nitratos, el amonio aumenta en las localidades más internas de BF (Camacho-Ibar *et al.* 2003; Carriquiry *et al.* 2015).

De acuerdo con Camacho-Ibar *et al.* (2003), Carriquiry *et al.* (2015), y Sandoval-Gil *et al.* (2015), la localidad de la Cabeza y del Centro tienen como fuente de NID el amonio, proveniente de la fijación del nitrógeno de los sedimentos, además del nitrógeno reciclado, producto principalmente de la denitrificación. El proceso de denitrificación va incrementando hacia el interior de la bahía y es por ello que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *Z. marina* son más pesados en la Cabeza y en el Centro con respecto a la Boca. Aunado a esto, el tiempo de residencia del agua en la Cabeza es mayor que en la Boca (≈ 6 días vs ≈ 1 día), por lo tanto, el nitrógeno no se renueva tan rápidamente como en la Boca, por lo que se acumulan los productos de la asimilación y de la denitrificación por parte de otros productores primarios. El amonio también puede provenir del agua intersticial y puede ser incorporado al tejido de *Z. marina* a través de las raíces, aunque también es abundante en la columna de agua y es absorbido a través de las hojas (McRoy y Goering, 1974; Thursby y Harlin, 1982). De hecho, Sandoval-Gil *et al.* (2015) en la

bahía de San Quintín, afirman que las hojas de *Z. marina* asimilan una mayor concentración de amonio que de nitrato, y que al interior de BF, la asimilación del amonio incrementa debido a que su concentración en la columna de agua también aumenta.

El hecho de que los pastos marinos asimilen preferentemente el amonio, está relacionado con los elevados costos metabólicos asociados con la asimilación de nitratos. Otra explicación alterna al hecho de que la localidad del Centro presente la composición isotópica más pesada, es que los pastos de esa localidad se colectaron en los alrededores de las racas de los cultivos de ostión (*Crassostrea gigas*). Hernández-Sánchez (2014), menciona que los ostiones excretan amonio hacia la columna de agua, que posteriormente terminará en los sedimentos; el amonio posee una composición isotópica más pesada que los nitratos, ya que es producto del metabolismo de los ostiones y esto ocasiona un enriquecimiento en el isótopo pesado ^{15}N (Hernández-Sánchez, 2014; Sandoval-Gil *et al.* 2015, y referencias citadas por ellos). Sandoval-Gil *et al.* (2015), demuestran que los pastos cercanos a las racas de ostión exhiben altas capacidades fisiológicas para secuestrar el amonio de la columna de agua, por lo que, concluyen que los pastos de esa zona, explotan de manera más eficiente la fuente de amonio añadido a la columna de agua por los ostiones a través de la excreción directa de éstos, o indirectamente, por la remineralización del N biodepositado en los sedimentos.

5.3. Biomasa de los mesoherbívoros

Con base en la hipótesis de trabajo, esperábamos que la biomasa total de los mesoherbívoros presentara un patrón de incremento a lo largo de los meses, como sucedió, junio fue el mes en que se alcanzó la biomasa máxima para todos los mesoherbívoros (excepto poliquetos y el ofiúrido *Amphipolis squamata*) (Figura 8-11).

Es probable que las condiciones físico-químicas de cada localidad muestreada hayan jugado un papel determinante en la biomasa de mesoherbívoros encontrada, ya que como se mencionó antes, cada localidad de muestreo presentó diferentes temperaturas promedio, densidad y biomasa de *Z. marina*, así como diferentes valores de $\delta^{15}\text{N}$ en las hojas. A continuación se resume e integran los resultados por localidad de estudio.

Cabeza. En esta localidad los poliquetos representaban >70% de la biomasa total de los mesoherbívoros, y se observó que su contribución fue incrementando a través del tiempo (Figura 8). La relación encontrada entre la densidad de *Z. marina* y la biomasa de los poliquetos, así como la falta de relación entre la biomasa de este grupo (poliquetos) y la biomasa de *Z. marina*, coincide con lo encontrado por Talley e Ibarra-Obando (2000), para la bahía de San Quintín, quienes mencionan que la presencia de *Z. marina* se correlaciona con algunas taxa de la macrofauna, siempre y cuando se incluyan las propiedades del sedimento (tamaño de grano y cantidad de materia orgánica). De hecho, tanto los poliquetos como el ofiúrido *Amphipolis squamata* se encontraron más asociados al rizoma y a las raíces de *Zostera*, que a las hojas de *Z. marina* (observación personal). Otros factores como la concentración de oxígeno en el agua y en los sedimentos, pueden determinar la composición de especies de mesoherbívoros, ya que si los niveles de oxígeno son muy bajos, algunas especies de poliquetos sensibles no podrían tolerar esas condiciones (Díaz-Castañeda *et al.* 2005). Cabe mencionar que, de la localidad de la Boca a la Cabeza disminuye la amplitud de la corriente de marea, lo cual modifica la hidrodinámica de cada localidad, reduciendo la energía y el lavado de sedimento, lo que puede desempeñar un papel importante en la distribución de la comunidad de la macrofauna (Talley e Ibarra-Obando, 2000). La importancia del tamaño de grano y las condiciones ambientales en la composición de las poblaciones de poliquetos, quedó de manifiesto en el trabajo de Rodríguez-Villanueva *et al.* (2000) para bahía de Todos Santos. Estos autores encontraron que en la localidad más oceánica, que poseía el tamaño de grano más grueso y el menor porcentaje de materia orgánica, se presentó la menor abundancia de poliquetos, por lo que determinaron que aunque ese ambiente era favorable, presentaba condiciones de estrés elevadas. En este estudio, la localidad de la Cabeza al estar constituida en su mayoría por limo y arena, además de poseer un mayor porcentaje de materia orgánica

(3.27%), en comparación con la Boca (1.3%) (Díaz-Castañeda *et al.* 2005), presentó el ambiente idóneo para que los poliquetos pudieran alcanzar una biomasa elevada.

Centro. Se vio un aumento de caracoles y de crustáceos con respecto a la localidad de la Cabeza. Sin embargo, es un sitio rodeado por racas de cultivo de ostión (*C.gigas*), lo cual puede impactar negativamente la comunidad de invertebrados debido al exceso de materia orgánica en los sedimentos (Díaz-Castañeda *et al.* 2005). Lo anterior, podría explicar la disminución de la biomasa de poliquetos y de *A. squamata*, los cuales se encuentran más asociadas al sedimento, como se mencionó antes. Cabe mencionar, que la biomasa de poliquetos en esta localidad, aumentó de 10.98% a 42.6% entre febrero y abril, disminuyendo en junio a 6.68%. Los poliquetos representaron el segundo grupo más abundante después de los caracoles, los cuales aumentaron de febrero a junio hasta constituir el 88.8% de la biomasa total de mesoherbívoros en junio. La tendencia general de los poliquetos en esta localidad fue a disminuir, ya que, exceptuando la biomasa en abril, la biomasa en junio fue la menor encontrada en todas las localidades y meses. Además de la abundancia de los desechos provenientes de los cultivos de ostión en esta zona (Díaz-Castañeda *et al.* 2005), otro factor que pudo haber contribuido a la disminución de la biomasa de los poliquetos, fue la elevada temperatura del agua, ya que puede propiciar la descomposición de la materia orgánica depositada en los sedimentos (Hobbie, 1996; Westrich y Berner, 1988). Los crustáceos aumentaron sustancialmente de febrero a abril y disminuyeron en junio, siendo el mes de abril y esta localidad donde se encontró la mayor biomasa de crustáceos de todo el muestreo. La disminución de los crustáceos en junio, podría deberse a un aumento en la depredación del pez pipa, que se ha reportado aumenta en verano (Jorgensen *et al.* 2007).

Boca. Estuvo dominada por la biomasa de los caracoles, los cuales constituyeron $\approx 90\%$ de la biomasa total de los mesoherbívoros. En esta localidad se encontró la mayor densidad de haces de *Z. marina*, lo cual explica la relación positiva entre la densidad de haces y la biomasa de caracoles. Estos resultados, coinciden con Quiroz-Vázquez *et al.* (2005), quienes encuentran que los gasterópodos, principalmente la especie *Assimineia dubiosa*, representan más del 72% del porcentaje total de la epifauna de *Z. marina* de la

bahía de San Quintín. La relación positiva entre la biomasa de caracoles y la densidad de haces de *Zostera*, también se observó a escala temporal, ya que ambas variables aumentaron de febrero a junio. Hay evidencias de que la densidad de haces de y no la biomasa, se relaciona con la biomasa y abundancia de los mesoherbívoros (e.g., Quiroz-Vázquez et al. 2005), ya que la densidad proporciona complejidad de hábitat (Boström y Bonsdorff, 2000). Ya sea que la epifauna se alimente, o no, de las hojas de la fanerógama marina, una mayor densidad de haces provee una mayor cobertura y por lo tanto, mayor refugio para la sobrevivencia de la epifauna. La densidad de haces vegetativos también propicia el asentamiento de microalgas epífitas que pueden proporcionar recursos tróficos para los mesoherbívoros que no se alimentan de *Zostera*; aunque también dependerá del largo y ancho de las hojas. A menudo, una mayor densidad de haces se asocia con una mayor diversidad de especies, y mayores abundancias de la epifauna (Boström y Bonsdorff, 2000), lo cual, corresponde con lo observado en este estudio, ya que a pesar de que no se contó el número de mesoherbívoros, su biomasa se utilizó como proxy de esta variable.

En esta localidad el sedimento está compuesto por arenas finas, con poco porcentaje de materia orgánica, 1.3% (Díaz-Castañeda *et al.* 2005), lo que explica la baja densidad de poliquetos en la Boca. Sin embargo, estas condiciones no parecen afectar de manera directa a la biomasa de los caracoles, ya que se observaron adheridos a las hojas de *Z. marina*.

El análisis de las tres localidades, en conjunto, muestra una baja relación entre la estructura de *Z. marina* y los mesoherbívoros. Estos resultados coinciden con lo reportado por Boström y Bonsdorff (2000) en el mar báltico, quienes encontraron que el poliqueto sésil formador de tubos *Pygospio elegans*, mostraba bajas abundancias al incrementar la complejidad del hábitat (densidad de haces), mientras que una especie de nematodo aumentaba su colonización en los parches con la mayor complejidad de hábitat. Esta diversidad de estrategias también puede verse reflejada en lo encontrado con los crustáceos, los cuales no mostraron relación con la densidad de haces de *Zostera*. Otros estudios también han encontrado resultados similares, y concluyen que

la fenología de la fanerógama marina explica muy poco las abundancias de decápodos y peces asociados a los pastos marinos *Zostera capricorni* y *Posidonia australis*, ya que la abundancia de la epifauna puede estar controlada por el aporte de larvas a la pradera de pastos (Worthington *et al.* 1992). Por otro lado, Schneider y Mann (1991), encontraron que la variación en el arreglo de la epifauna, puede ser atribuida a las variaciones en la cantidad de algas a la deriva, las cuales pueden servir como fuente de alimento o como espacio y refugio para algunas especies de la epifauna.

Daoulatli *et al.* (2014) en la bahía de La Goulette (Túnez) tampoco encuentran una relación entre la fenología del pasto marino *Cymodocea nodosa* y la abundancia, riqueza de especies, y dominancia de la epifauna. Ellos explican que hay un desfase entre los máximos de la densidad de haces vegetativos (marzo-junio) y los máximos en las abundancias de la epifauna (octubre-febrero). En el presente trabajo, el desfase no puede verse tan claramente, ya que sólo se muestrearon tres meses (febrero, abril, y junio). La biomasa máxima anual de los mesoherbívoros pudo haber ocurrido después del último muestreo, ya que nuestros muestreos terminaron cuando empezaba el verano. Quiroz-Vázquez *et al.* (2005), encontraron que en bahía San Quintín, los poliquetos y los anfípodos presentaron su abundancia máxima en agosto, periodo en el cual también *Z. marina* alcanzó su biomasa foliar máxima.

5.4. Transferencia trófica a través del ^{15}N

Mediante la utilización del isótopo ^{15}N , fue posible conocer qué productor primario constituyó la fuente principal de alimento de cada grupo de mesoherbívoros.

El ajuste de la regresión lineal para cada grupo taxonómico, mostró que, únicamente algunos de los grupos de los mesoherbívoros presentaron relación con los productores primarios. En particular, no se encontró relación con los poliquetos, ni con el ofiúrido *Amphipolis squamata*.

La relación positiva encontrada entre *Z. marina* y la lapa *T. depicta*, sugiere que esta especie se alimenta de las hojas jóvenes de *Z. marina*, lo cual concuerda con lo encontrado para la bahía de San Quintín por Jorgensen (2006). Sin embargo, el trabajo de Jorgensen (2006) reporta una señal isotópica de 9.79‰ para *Tectura* en verano, mientras que en este estudio, la señal fue de 13.73 ± 0.22 ‰, valor que representa el promedio de invierno y primavera. Dichas diferencias pueden deberse a que Jorgensen (2006), analizó la composición isotópica de individuos de *Tectura* de los tres subsistemas de la bahía de San Quintín en conjunto (bahía Falsa, brazo de San Quintín, y base de la "Y"), durante verano. En este trabajo en cambio, se analizaron muestras en invierno y primavera y sólo en Bahía Falsa.

La herbivoría, es de suma importancia ecológica en las praderas de pastos marinos, ya que Jorgensen (2006) encuentra que densidades de 400 individuos por m² de *Tectura*, pueden reducir hasta un $\approx 50\%$ el crecimiento de *Z. marina* en bahía de San Quintín, lo cual puede representar un importante control top-down. De igual manera, Zimmerman *et al.* (2001) aseveran que el pastoreo de *Tectura depicta* en densidades altas es el proceso responsable de la disminución de *Z. marina* en Del Monte Beach, California. Además, Zimmerman *et al.* (1996), aseveran que aunque el pastoreo por parte de *T. depicta* es sólo de $<10\%$, este porcentaje pastoreado se realiza en la porción de la epidermis rica en cloroplastos, que puede representar hasta $>90\%$ de la clorofila y la proteína foliar. Por lo anterior, el efecto del pastoreo de *Tectura*, repercute en la salud del pasto marino, ya que el pastoreo sobre esa zona de la epidermis induce la limitación de carbono del pasto, y altera el control de la formación y movilización de sucrosa y otras sustancias de la planta (Zimmerman *et al.* 1996, y referencias citadas por ellos). Valentine *et al.* (1997), reportan que el erizo *Lytechinus variegatus* puede llegar a consumir entre el 50 y 90% de la producción anual del pasto marino *Thalassia testudinum* en el Golfo de México. Sin embargo, encuentran que este patrón de herbivoría es más destructivo en otoño e invierno, mientras que en verano, cuando se encuentra la mayor producción foliar, la herbivoría estimula la producción de haces vegetativos cortos de *T. testudinum*.

Los resultados de las relaciones encontradas entre los caracoles y las epífitas y la no relación de éstos con *Z. marina* y *Zostera* con epífitas, sugiere que en la época muestreada (febrero a junio), los caracoles se alimentan únicamente de epífitas. La dieta de los caracoles puede variar según la disponibilidad de alimento (Jernakoff y Nielsen, 1997; Jorgensen, 2006). El grupo de los caracoles estuvo representado principalmente por *Mitrella* sp., que según Jorgensen (2006), se alimenta sólo de epífitas.

En el caso de los crustáceos, las relaciones encontradas sugieren que este grupo se alimenta de los tres productores primarios estudiados (*Z. marina*, epífitas, y *Zostera* con epífitas). Esto puede deberse a la variedad de organismos que incluye este grupo (anfípodos, isópodos, mísidos, etc.), ya que existe en la literatura evidencia de que el isópodo *Paracerceis sculpta* en bahía de San Quintín consume tejido vivo de *Z. marina* así como microalgas epífitas, dependiendo de la disponibilidad del alimento (Jorgensen, 2006). Además, los anfípodos *Erichtonius brasiliensis*, el cual se destaca por ser detritívoro, y el herbívoro *Hyale nigra* constituyen $\approx 80\%$ de la abundancia de todos los anfípodos que habitan sobre *Z. marina*, (Jorgensen, 2006). También, Spivak *et al.* (2009), reportan que la especie *Ampithoe valida* pertenece a una familia de anfípodos pastoreadores de macroalgas y pastos marinos. Para San Quintín, se reconocen tres especies del género *Ampithoe* (Barnard, 1964), por lo que, es evidente que la señal isotópica de los crustáceos representa la mezcla de los distintos tipos de dieta de las especies de crustáceos dominantes. Además, como en el caso de los caracoles, la dieta de los crustáceos también puede variar según la época del año, la cual determina la disponibilidad de alimento (Duffy y Harvilicz, 2001).

En cuanto a la razón C:N, sólo se encontró relación entre los valores de *Z. marina* y los de *Tectura depicta*, y entre los valores de las epífitas y los de los crustáceos. La relación negativa entre los valores de *Z. marina* y los de *T. depicta* sugieren que a medida que la concentración de N disminuye en *Z. marina*, los valores de N en *Tectura depicta* aumentan. Estos resultados concuerdan con Spivak *et al.* (2009), quienes reportan que no está bien definida la respuesta de los mesoherbívoros ante cambios en la razón C:N de *Z. marina*, ya que a pesar de haber encontrado diferencias en la calidad de alimento (menor razón C:N), en su experimento, la razón C:N de los mesoherbívoros

no varió. Asimismo, Mukai e Iijima (1995), tras llevar a cabo un experimento de laboratorio, encuentran que el anfípodo *Ampithoe* sp., no mostró preferencias consistentes por el alimento con la razón C:N más baja. Por ello, Spivak *et al.* (2009) aseveran que la razón C:N de los mesoherbívoros puede estar restringida a retener nutrientes con el fin de mantener un balance estequiométrico óptimo.

Finalmente, se exploró si el enriquecimiento de los productores primarios medido como un aumento en su biomasa, se reflejaba en la biomasa de sus consumidores. Los valores más altos en la biomasa de *Tectura depicta* en las diferentes localidades y en las diferentes épocas de muestreo, coincidieron con los valores también altos de biomasa de *Z. marina*, que según los resultados de su composición isotópica, sugieren fue su único alimento. Por ejemplo, en febrero, los valores de biomasa más altos de *Z. marina* se encontraron en la Boca, lo cual coincide con los valores más altos de biomasa de *T. depicta* en la misma localidad. Del mismo modo, en abril y junio los valores más altos de biomasa de ambas especies se encontraron en la localidad del Centro. Sin embargo, este comportamiento no se observó en la regresión lineal, ya que no hubo relación entre la biomasa de *Z. marina* y la biomasa de *T. depicta* ($p > .05$). Por otro lado, entre la biomasa de *Z. marina* y la biomasa de los crustáceos, la relación fue evidente entre meses y localidades. Stoner (1980a), encuentra que tres especies de anfípodos asociadas a diferentes especies de pastos marinos, eran más abundantes cuando la biomasa de la planta era mayor, y que cuando les proporcionaba pastos con la misma biomasa, los anfípodos eran más abundantes en pastos marinos con la mayor área de superficie; lo cual coincide con lo que encontramos en nuestro estudio, ya que los crustáceos (constituidos en gran parte por anfípodos) estuvieron estrechamente relacionados tanto con la arquitectura como con la biomasa de *Z. marina*. La relación lineal entre la biomasa de *Z. marina* y la biomasa de caracoles sugiere que este grupo de mesoherbívoros se encuentra asociado a *Zostera marina*, pero su relación podría estar más asociada a los atributos de hábitat y refugio que provee la planta.

Capítulo 6. Conclusión

De acuerdo con lo esperado, la localidad de la Boca mostró la señal de las surgencias, ya que durante todos los meses estudiados, la temperatura fue menor; sin embargo, la señal del enriquecimiento de nutrientes que aportan las surgencias no se reflejó en la razón C:N de los productores primarios, ya que únicamente se observaron valores de C:N menores no significativos en *Z. marina*.

La densidad y biomasa de *Z. marina* fueron mejores indicadores de la señal de la surgencia, ya que ambos atributos presentaron valores altos en la Boca, durante todos los meses de muestreo.

La mayor biomasa de *Z. marina* se reflejó en una mayor biomasa de los mesoherbívoros que la consumen (*T. depicta* y crustáceos), y los que la utilizan como hábitat (caracoles).

La biomasa de la lapa *Tectura depicta*, de los caracoles, y de los poliquetos se encontró relacionada con la densidad de haces vegetativos de *Zostera*, la cual provee un hábitat a estas especies.

Los valores más pesados de $\delta^{15}\text{N}$ de *Z. marina* se encontraron en la localidad del Centro, donde se ha reportado que el amonio es la principal fuente de NID, y ocurren procesos que discriminan a favor del isótopo pesado (denitrificación y asimilación por parte de otros productores primarios). Los valores más ligeros de $\delta^{15}\text{N}$ de *Z. marina* correspondieron a la Boca, la cual es una zona con aporte constante de nitrógeno nuevo, y la más expuesta a las surgencias costeras.

Contrario a lo que se podría pensar, los cultivos de ostión en Bahía Falsa no parecen tener un impacto negativo sobre el crecimiento y persistencia de las praderas de *Z. marina*. Existe evidencia de que, más bien, afectan negativamente la distribución de los poliquetos al alterar las condiciones del sedimento, como han sugerido otros autores.

6.1. Recomendaciones a futuro

La transferencia trófica de los nutrientes de la bahía hacia los productores primarios, y a su vez, a los consumidores, no fue evidente para todos los grupos de mesoherbívoros. Sí lo fue, para la lapa *T. depicta* y para los crustáceos. *T. depicta* fue poco abundante, por lo que no fue posible obtener una buena muestra para el análisis de estequiometría. Sería recomendable realizar muestreos durante los meses de mayor abundancia de esta especie, para poder obtener una mejor resolución en la razón C:N.

La mayoría de los estudios de epifauna (como fue nuestro caso), sólo realizan muestreos durante el día. Sin embargo, se ha encontrado que la mayor riqueza de especies y la mayor abundancia de la epifauna del pasto marino *Cymodocea nodosa* se presenta durante la noche, lo cual no se ha investigado para *Z. marina* en la bahía de San Quintín. Por tal motivo, se sugiere que para tener una mayor resolución de la composición de la comunidad de mesoherbívoros, se complemente muestreando tanto de día como de noche.

Para tener una mayor certeza acerca de los factores que afectan la comunidad de mesoherbívoros, también se recomienda tomar en cuenta otras variables ambientales, tales como: la irradiancia, las corrientes, el estrés del viento, y otras causas de disturbios naturales y antropogénicos. De la misma manera, es necesario incluir las variables biológicas: densidad de mesoherbívoros, reproducción, y depredación.

Por último, para poder describir adecuadamente las variaciones estacionales, es recomendable muestrear el ciclo anual de las praderas perennes de *Z. marina*, ya que así podremos relacionar de forma más directa los procesos oceanográficos y biológicos (e.g., surgencias costeras, fenología de *Z. marina*) con respecto a la comunidad de mesoherbívoros.

Lista de referencias bibliográficas

- Ågren, G.I. (2004). The C:N:P stoichiometry of autotrophs- theory and observations. *Ecology Letters*, 7(3), 185-191.
- Aguirre-Muñoz, A., Buddemeier, R.W., Camacho-Ibar, V., Carriquiry, J.D., Ibarra-Obando, S.E., Massey, B.W., Smith, S.V., Wulff, F. (2001). Sustainability of Coastal Resource Use in San Quintin, Mexico. *Ambio*, 30(3), 142-149.
- Álvarez-Borrego, J., y Álvarez-Borrego, S. (1982). Temporal and spatial variability of temperature in two coastal lagoons. *CalCOFI Rep XXIII*, 188-197.
- Álvarez-Borrego, S. (2004). Nutrient and phytoplankton dynamics in a coastal lagoon strongly affected by coastal upwelling. *Ciencias Marinas* 30 (1A), 1-19.
- Bakun, A. (1973). Coastal upwelling indices, west coast of North America, 1964-71. *NOAA Technical Report NMFS SSRF-671*, 103 pp.
- Balata, D., Bertocci, I., Piazzini, L., y Nesti, U. (2008). Comparison between epiphyte assemblages of leaves and rhizomes of the seagrass *Posidonia oceanica* subjected to different levels of anthropogenic eutrophication. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 79(3), 533-540.
- Barnard, J. L. (1964). Marine amphipoda of Bahia San Quintin, Baja California. *Pacific Naturalist*, 4(3), 58-77.
- Barnes, R.D. (1978). *Zoología de los Invertebrados* (3^{ra} ed.) México, D.F.: Interamericana.
- Bologna, P.A.X., y Heck, Jr. K.L. (1999). Macrofaunal associations with seagrass epiphytes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 242, 21-39.
- Boström, C., y Bonsdorff, E. (2000). Zoobenthic community establishment and habitat complexity-the importance of seagrass shoot-density, morphology and physical disturbance for faunal recruitment. *Marine Ecology Progress Series*, 205, 123-138.
- Bricker, S.B., Ferreira, J.G., y Simas, T. 2003. An integrated methodology for assessment of estuarine trophic status. *Ecological Modelling*, 169, 39-60.
- Cabaço, S., Alexandre, A., y Santos, R. (2005). Population-level effects of clam harvesting on the seagrass *Zostera noltii*. *Marine Ecology Progress Series*, 289, 123-129.
- Cabello-Pasini, A., Muñiz-Salazar, R., y Ward, D.H. (2003). Annual variations of biomass and photosynthesis in *Zostera marina* at its southern end of distribution in

- the North Pacific. *Aquatic Botany*, 76(1), 31-47.
- Carlton, J.T., Vermeij, G.J., Lindberg, D.R., Carlton, D.A., Dudley, E.C. (1991). The first historical extinction of a marine invertebrate in an ocean basin: the demise of the eelgrass limpet *Lottia alveus*. *Biology Bulletin*, 180, 72-80.
- Carriquiry, J.D., Jorgensen, P., Villaescusa, J. A., e Ibarra-Obando, S.E. (2015). Isotopic and elemental composition of marine macrophytes as biotracers of nutrient recycling within a coastal lagoon in Baja California, Mexico. *Estuaries and Coasts*, Recuperado de: 10.1007/s12237-015-9992-9.
- Cebrián, J. (1999). Patterns in the fate of production in plant communities. *The American naturalist*, 154(4), 449-468.
- Cebrián, J., Williams, M., McCelland, J., Valiela, I. (1998). The dependence of heterotrophic consumption and C accumulation on autotrophic nutrient content in ecosystems. *Ecology letters*, 1, 165-170.
- Daoulati, A., Antit, M., Azzouna, A., y García-Raso, J.E. (2014). Seasonal and diel changes in the structure of a crustacean decapod assemblage associated to a shallow *Cymodocea nodosa* meadow in northern Tunisia (Mediterranean Sea). An overview of Mediterranean decapod taxocoenoses. *Mediterranean Marine Science*, 15(1), 59-71.
- Den Hartog, C. (1970). *The Seagrass of the World*. North Holland Publishing Company, Amsterdam.
- Díaz-Castañeda, V., De León-González, A., y Solana-Arellano, E. (2005). Structure and composition of the polychaete community from Bahia San Quintin, Pacific coast of Baja California, Mexico. *Bulletin, Southern California Academy of Sciences*, 104(2), 75-99.
- Duarte, C.M. (1990). Seagrass nutrient content. *Marine Ecology Progress Series*, 67, 201-207.
- Duffy, E.J., y Harvilicz, A.M. (2001). Species-specific impacts of grazing amphipods in an eelgrass-bed community. *Marine Ecology Progress Series*, 223, 201-211.
- Duffy, E.J., Macdonald, K.S., Rhode, J.M., Parker, J.D. (2001). Grazer diversity, functional redundancy, and productivity in seagrass beds: an experimental test. *Ecology*, 82(9), 2417-2434.
- Fishlyn, D.A., y Phillips, D.W. (1980). Chemical camouflaging and behavioral defenses against a predatory seastar by three species of gastropods from the surfgrass *Phyllospadix* community. *Biological Bulletin*, 158, 34-48.
- Fourqurean, J.W., Escorcia, S.P., Anderson, W.T., y Zieman, J.C. (2005). Spatial and

- seasonal variability in elemental content, $\delta^{13}\text{C}$, and $\delta^{15}\text{N}$ of *Thalassia testudinum* from South Florida and its implications for ecosystem studies. *Estuaries*, 28, 447-461.
- Fourqurean, J.W., Marbà, N., Duarte, C.M., Díaz-Almela, E., Ruíz-Halpern, S. (2007). Spatial and temporal variation in the elemental stable isotopic content of the seagrasses *Posidonia oceanica* and *Cymodocea nodosa* from the Illes Balears, Spain. *Marine Biology*, 151, 219-232.
- Fourqurean, J.W., Moore, T. O., Fry, B., y Hollibaugh, J.T. (1997). Spatial and temporal variation in C:N:P ratios, $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ of eelgrass *Zostera marina* as indicators of ecosystem processes. *Marine Ecology Progress Series*, 157, 147-157.
- Fry, B. (2006). *Stable Isotope Ecology*. Nueva York, NY, E.U.A: Springer.
- Gómez-Valdéz, J. (1983). Estructura hidrográfica promedio frente a Baja California. *Ciencias Marinas* 9(2), 75-86.
- Hamilton, J.G., Zangerl, A.R., DeLucia, E.H., y Berenbaum, M.R. (2001). The carbon-nutrient balance hypothesis: its rise and fall. *Ecology Letters* 4, 86-95.
- Heck, Jr., K. L., Carruthers, T. J. B., Duarte, C.M., Hughes, A. R, Kendrick, G., Orth, R. J., y Williams, W. (2008). Trophic transfers from seagrass meadows subsidize diverse marine and terrestrial consumers. *Ecosystems* 11, 1198-1210.
- Hernández-López, J., Camacho-Ibar, V.F., y Herzka, S.Z. (2013, en proceso). $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in *Zostera marina* leaves from San Quintin Bay, an upwelling-influenced coastal lagoon. Poster presentado en el 22nd biennial conference Coastal and Estuarine Research Federation, San Diego, California, E.U.A.
- Hernández-Sánchez, O.G. (2014). *Identificación de las fuentes de nitrógeno para pastos marinos y macroalgas en bahía de San Quintín bajo condiciones de surgencias y no surgencia mediante análisis de isótopos estables de nitrógeno*. Tesis de maestría en ciencias. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. 89 p.
- Hobbie, S.E. (1996). Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaskan tundra. *Ecological Monographs*, 66(4), 503-522.
- Holzer, K.K., Rueda, J.L., y McGlathery, K.J. (2011). Differences in the feeding ecology of two seagrass-associated snails. *Estuaries and Coasts* 34, 1140-1149.
- Humm, H.J. (1964). Epiphytes of the Seagrass, *Thalassia testudinum*, in Florida. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and the Caribbean*, 14(2), 306-341.
- Huntly, N. (1995). How important are consumer species to ecosystem functioning?. En: C.G, Jones, y J.H., Lawton, (Eds.). *Linking species & ecosystems* (pp. 72-82),

Nueva York, E.U.A: Chapman & Hall.

- Ibarra-Obando, S.E., Boudouresque, Ch.F., y Roux, M. (1997). Leaf dynamics and production of a *Zostera marina* bed near its southern distribution limit. *Aquatic Botany*, 58(2), 99-112.
- Ibarra-Obando, S.E., y Huerta-Tamayo, R. (1987). Blade production of *Zostera marina* L. during the summer-autumn period on the Pacific coast of Mexico. *Aquatic Botany*, 28, 301-315.
- Jaschinski, S., y Sommer, U. (2010). How do nutrient conditions and species identity influence the impact of mesograzers in eelgrass-epiphyte systems?, *Marine Biology*, 158, 193-203.
- Jernakoff, P., y Nielsen, J. (1997). The relative influence of amphipod and gastropod grazers in *Posidonia sinuosa* meadows. *Aquatic Botany*, 56, 183-202.
- Johnson, M.W., Heck, K.L., y Fourqurean, J.W. (2006). Nutrient content of seagrasses and epiphytes in the northern Gulf of Mexico: Evidence of phosphorus and nitrogen limitation. *Aquatic Botany*, 85(2), 103-111.
- Jorgensen, P. (2006). *Control de Zostera marina por consumidores y recursos en praderas bajo diferentes regímenes de fertilización natural*. Tesis de doctorado en ciencias. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. 190 p.
- Jorgensen, P., Ibarra-Obando, S.E., y Carriquiry, J.D. (2007). Top-down and bottom-up stabilizing mechanisms in eelgrass meadows differentially affected by coastal upwelling. *Marine Ecology Progress Series*, 333, 81-93.
- Kentula, M.E., y DeWitt, T.H. (2003). Abundance of seagrass (*Zostera marina* L.) and macroalgae in relation to the salinity-temperature gradient in Yaquina Bay, Oregon, USA. *Estuaries*, 26(4), 1130-1141.
- Kentula, M. E., y McIntire, D.C. (1986). The Autoecology and production dynamics of eelgrass (*Zostera marina* L.) in Netarts Bay, Oregon. *Estuaries*, 9(3), 188-199.
- Klumpp, D.W., y Van der Walk, A. (1984). Nutritional quality of seagrass *Posidonia oceanica* and *Heterozostera tasmanica*: comparisons between species and stages of decomposition. *Marine Biology Letters* 5, 67-83.
- Lara-Lara, J.R., Álvarez-Borrego, S., Small, L.F. (1980). Variability and Tidal Exchange of Ecological Properties in a Coastal Lagoon, *Estuarine and Coastal Marine Science*, 11(6), 613-637.
- Lee, K. S., y Dunton, K. H. (1996). Production and carbon reserve dynamics of the seagrass *Thalassia testudinum* in Corpus Christy Bay, Texas, USA. *Marine Ecology*

Progress Series, 143, 201-210.

- Lee, K. S., Park, S. R., y Kim, Y. K. (2007). Effects of irradiance, temperature, and nutrients on growth dynamics of seagrasses: A review. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 350, 144-175.
- Leuven, R. S. E. W., Brock, T. C. M., van Druten, H. A. M. (1985). Effects of preservation on dry-and ash-free dry weight biomass of some common aquatic macro-invertebrates. *Hydrobiologia*, 127, 151-159.
- Mateo, M.A., Cebrián, J., Dunton, K., Mutchler, T. (2006). Carbon flux in seagrass ecosystems, En: A.W.D., Larkum, R.J., Orth, R.J., y C.M., Duarte (Eds.). *Seagrasses: biology, ecology and conservation*, (pp. 159-192), Dordrecht, The Netherlands: Springer.
- McConnaughey, T. y McRoy, C.P. (1979). ¹³C label identifies eelgrass (*Zostera marina*) carbon in an Alaskan estuarine food web. *Marine Biology*, 53, 263-269.
- McRoy, P.C., y Goering, J.J. (1974). Nutrient transfer between the seagrass *Zostera marina* and its epiphytes. *Nature*, 248, 173-174.
- Meling-López, A.E. (2001). *Estrategias adaptativas de Zostera marina L en el noroeste de México: Contraste entre ambientes*. Tesis de doctorado en ciencias. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. 125 p.
- Millán-Núñez, R., Nelson, D.M., y Álvarez-Borrego, S. (1982). Effects of physical phenomena on the distribution of nutrients and phytoplankton productivity in a coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 15, 317-335.
- Mukai, H., e Iijima, A. (1995). Grazing effects of a gammaridean Amphipoda, *Ampithoe sp.*, on the seagrass, *Syringodium isoetifolium*, and epiphytes in a tropical seagrass bed of Fiji. *Ecological Research*, 10(3), 243-257.
- Nienhuis, P.H., y Groenendijk, A.M. 1986. Consumption of eelgrass (*Zostera marina*) by birds and invertebrates: an annual budget. *Marine Ecology Progress Series*, 29, 29-35.
- NOAA (9 de junio 2015). *National Weather Service, Climate Prediction Center*, Recuperado el 26 de mayo de 2015 de: http://www.cpc.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ensoyears.shtml
- Olesen, B., y Sand-Jensen, K. (1994). Biomass-density patterns in the temperate seagrass *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series*, 109(2-3), 283-292.
- Orth, R.J., y Moore, K.A. (1986). Seasonal and year-to-year variations in the growth of *Zostera marina* L. (eelgrass) in the lower Chesapeake Bay. *Aquatic Botany*, 24(4), 335-341.

- Papadimitriou, S., Kennedy, H., Rodrigues, R.M.N.V., Kennedy, D.P., Heaton, T.H.E. (2006). Using variation in the chemical and stable isotopic composition of *Zostera noltii* to assess nutrient dynamics in a temperate seagrass meadow. *Organic Geochemistry*, 37, 1343-1358.
- Poumián-Tapia, M., e Ibarra-Obando, S.E. (1999). Demography and biomass of the seagrass *Zostera marina* in a Mexican coastal lagoon. *Estuaries*, 22(4), 879-889.
- Ribas-Ribas, M., Hernández-Ayón, J.M., Camacho-Ibar, V.F., Cabello-Pasini, A., Mejía-Trejo, A., Durazo, R., Galindo-Bect, S., Souza, A.J., Forja, J.M., Siqueiros-Valencia, A. (2011). Effects of upwelling, tides and biological processes on the inorganic carbon system of a coastal lagoon in Baja California, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 95(4), 367-376.
- Rodríguez-Villanueva, V., Martínez-Lara, R., y Díaz-Castañeda, V. (2000). Structure and composition of the benthic polychaete families in Bahía de Todos Santos. *Bulletin of Marine Science*, 67(1), 113-126.
- Rueda, J.L., y Salas, C. (2007). Trophic dependence of the emerald neritid *Smaragdia viridis* (Linnaeus, 1758) on two seagrasses from European coasts. *Journal of Molluscan Studies*, 73, 211-214.
- Rueda, J.L., y Salas, C. (2008). Molluscs associated with a subtidal *Zostera marina* L. bed in southern Spain: linking seasonal changes of fauna and environmental variables. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 79, 157-167.
- Rueda, J.L., Salas, C., Urra, J., y Marina, P. (2009). Herbivory on *Zostera marina* by the gastropod *Smaragdia viridis*. *Aquatic Botany*, 90, 253-260.
- Sandoval-Gil, J. M., Camacho-Ibar, V. F., Del Carmen Ávila-López, M., Hernández-López, J., Zertuche-González, J.A., y Cabello-Pasini, A. (2015). Dissolved inorganic nitrogen uptake kinetics and $\delta^{15}\text{N}$ of *Zostera marina* L. (eelgrass) in a coastal lagoon with oyster aquaculture and upwelling influence, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 472, 1-13.
- Schneider, F.I., y Mann, K. H. (1991). Species specific relationships of invertebrates to vegetation in a seagrass bed. I. Correlational Studies. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 145(1), 101-117.
- Short, F.T., Carruthers, T., Dennison, W., y Waycott, M. (2007). Global Seagrass distribution and diversity: A bioregional model. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 350, 3-20.
- Short, F.T, y Coles, R.G. (2001). Global seagrass research methods, Elsevier, Amsterdam.

- Solana-Arellano, E. (2001). Utilización de métodos cuantitativos para el estudio de la dinámica de los pastos marinos: Una revisión crítica. *Biología Marina y Oceanografía*, 36(2), 165-180
- Spivak, A.C., Canuel, E.A., Duffy, E.J., y Richardson, J.P. (2009). Nutrient enrichment and food web composition affect ecosystem metabolism in an experimental seagrass habitat. *PLoS ONE*, 4(10), e7473.
- Steele, L., y Valentine, J.F. (2012). Idiosyncratic responses of seagrasses phenolic production following sea urchin grazing. *Marine Ecology Progress Series*, 466, 81-92.
- Sterner, R.W. y Elser, J.J. (2002). *Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton: Princeton University Press.
- Stoner, A.W. (1980). Abundance, reproductive seasonality and habitat preferences of amphipod crustaceans in seagrass meadows of Apalache Bay, Florida. *Contributions in Marine Science*, 23, 63-77.
- Stutes, J., Cebrian, J., Stutes, A.L., Hunter, A., y Corcoran, A.A. (2007). Benthic metabolism across a gradient of anthropogenic impact in three shallow coastal lagoons in NW Florida. *Marine Ecology Progress Series*, 348, 55-70.
- Talley, T.S., e Ibarra-Obando, S.E. (2000). Tidal flat macrofaunal communities and their associated environments in estuaries of Southern California and Northern Baja California, Mexico. *Estuaries*, 23(1), 97-114.
- Thursby, G.B., y Harlin, M.M. (1982). Leaf-root interaction in the uptake of ammonia by *Zostera marina*. *Marine Biology*, 72(2), 109-112.
- Tyrrell, T. (1999). The relative influences of nitrogen and phosphorus on oceanic primary production. *Nature*, 400 (6744), 525-531.
- Unabia, C.R.C. (2011). The snail *Smaragdia bryanae* (Neritopsina, Neritidae) is a specialist herbivore of the seagrass *Halophila hawaiiiana* (Alismatidae, Hydrocharitaceae). *Invertebrate Biology*, 130(2), 100-114.
- Valentine, J.F., y Duffy, E.J. (2006). The central role of grazing. En: A.W.D., Larkum, R.J., Orth, y C.M., Duarte (Eds.). *Seagrasses: biology, ecology and conservation*, (pp, 463-501), Dordrecht, The Netherlands: Springer.
- Valentine, J.F., y Heck, Jr. K.L. (1993). Mussels in seagrass meadows: their influence on macroinvertebrate abundance and secondary production in the northern Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series*, 96, 63-74.
- Valentine, J.F., y Heck, Jr. K.L. (1999). Seagrass herbivory: evidence for the continued grazing of marine grasses. *Marine Ecological Progress Series*, 176, 291-302.

- Valentine, J. F., Heck, Jr. K.L., Busby, J., y Webb, D. (1997). Experimental evidence that herbivory increases shoot density and productivity in a subtropical turtlegrass (*Thalassia testudinum*) meadow. *Oecologia*, 112(2), 193-200.
- Vrede, T., Dobberfuhl, D.R., Kooijman, S.A.L.M., Elser, J.J. (2004). Fundamental connections among organism C:N:P stoichiometry, macromolecular composition, and growth. *Ecology*, 85(5), 1217-1229.
- Walker, D.I., Pergent, G., y Fazi, S. (2001). Seagrass decomposition. En: F.T., Short, F.T. y R.G., Coles (Eds.). *Global Seagrass Research Methods*, (pp, 313-324), Elsevier Science B.V.
- Ward D.H., Morton, A. Tibbitts, T.L., Douglas, D.C., Carrera-González, E. (2003). Long-term change in eelgrass distribution at bahia San Quintin, Baja California, Mexico, using satellite imagery, *Estuaries*, 26, 1529-1539.
- Waycott, M., Duarte, C.M., Carruthers, Tim, J.B., Orth, R.J., Dennison, W.C., Olyarnik S., Calladine, A., Fourqurean, J.W., Heck, Jr. K.L., Hughes, A.R., Kendrick, G.A., Kenworthy, W. J., Short, F.T. , y Williams, S.L. (2009). Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 1-5.
- Westrich, J.T., y Berner, R.A. (1988). The effect of temperature on rates of sulfate reduction in marine sediments. *Geomicrobiology Journal*, 6(2), 99-117.
- Williams, S.L., y Heck, Jr., K.L. (2001). Seagrass Community Ecology. En: M.D., Bertness, S.D., Gaines, y M.E., Hay (Eds.). *Marine Community Ecology* (pp. 317-337): Sunderland, MA, U.S.A: Sinauer Associates.
- Worthington, D.G., Ferrell, D.J., McNeill, S.E., y Bell, J.D. (1992). Effects of shoot density of seagrass on fish and decapods: are correlation evident over larger spatial scales? *Marine Biology*, 112, 139-146.
- Zimmerman, R.C., Kohrs, D.G., Alberte, R.S. (1996). Top-down impact through a bottom-up mechanism: the effect of limpet grazing on growth, productivity and carbon allocation of *Zostera marina* L. (eelgrass). *Oecologia*, 107, 560-567.
- Zimmerman, R.C., Steller, D.L., Kohrs, D.G., y Alberte, R.S. (2001). Top-down impact through a bottom-up mechanism. In situ effects of limpet grazing on growth, light requirements and survival of the eelgrass *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series*, 218, 127-140.

ANEXOS

Anexo 1a). ANOVA de dos vías para determinar las diferencias en la temperatura del agua de bahía Falsa, entre localidades y meses.

Fuente	GL	SS	F	P
Intercepto	1	2115716	1459825	0.00000
Localidad	3	4919	1131	0.00000
Mes	2	11545	3983	0.00000

Anexo 1b). Prueba post-hoc de Tukey, para determinar las diferencias en la temperatura del agua de bahía Falsa, entre localidades y meses.

Comparación entre localidades				
Marzo	GL	SS	F	P
Cabeza/Centro	6	382	44	.999
Cabeza/Boca	6	382	44	.00001
Centro/Boca	6	382	44	.00001
Abril				
Cabeza/Centro	6	382	44	.995
Cabeza/Boca	6	382	44	.00001
Centro/Boca	6	382	44	.00001
Mayo				
Cabeza/Centro	6	382	44	.00001
Cabeza/Boca	6	382	44	.00001
Centro/Boca	6	382	44	.00001
Junio				
Cabeza/Centro	6	382	44	.00001
Cabeza/Boca	6	382	44	.00001
Centro/Boca	6	382	44	.00001

Anexo 2a). ANOVA de dos vías para determinar las diferencias en la densidad de haces por m² de *Zostera marina*, entre localidades y meses.

Fuente	GL	SS	F	P
Intercepto	1	19000833	347.22	0.000000
Localidad	2	1063472	9.7170	0.001
Mes	2	641806	5.8642	0.010

Anexo 2b). Prueba post-hoc de Tukey, para determinar las diferencias en la densidad de haces por m² de *Zostera marina*, entre localidades y meses.

Comparación entre localidades				
Febrero	GL	SS	F	P
Cabeza/Centro	4	391389	1.7881	.99
Cabeza/Boca	4	391389	1.7881	.18
Centro/Boca	4	391389	1.7881	.55
Abril				
Cabeza/Centro	4	391389	1.7881	.45
Cabeza/Boca	4	391389	1.7881	1
Centro/Boca	4	391389	1.7881	.36
Junio				
Cabeza/Centro	4	391389	1.7881	.36
Cabeza/Boca	4	391389	1.7881	.98
Centro/Boca	4	391389	1.7881	.07

Anexo 3a). ANOVA de dos vías para determinar las diferencias en la biomasa de *Zostera marina*, entre localidades y meses.

Fuente	GL	SS	F	P
Intercepto	1	1138.931	302.04	0.000000
Localidad	2	75.41	9.99	0.001
Mes	2	68.43	9.07	0.001

Anexo 3b). Prueba post-hoc de Tukey, para determinar las diferencias en la biomasa de *Zostera marina*, entre localidades y meses.

Comparación entre localidades				
Febrero	GL	SS	F	P
Cabeza/Centro	4	71.179	4.7192	.99
Cabeza/Boca	4	71.179	4.7192	.08
Centro/Boca	4	71.179	4.7192	.03
Abril				
Cabeza/Centro	4	71.179	4.7192	.02
Cabeza/Boca	4	71.179	4.7192	.79
Centro/Boca	4	71.179	4.7192	.45
Junio				
Cabeza/Centro	4	71.179	4.7192	.34
Cabeza/Boca	4	71.179	4.7192	.25
Centro/Boca	4	71.179	4.7192	1

Anexo 4a). ANOVA de dos vías para determinar las diferencias en los valores de $\delta^{15}N$ de *Zostera marina*, entre localidades y meses.

Fuente	GL	SS	F	P
Intercepto	1	3396.81	18450.86	.000000
Localidad	2	11.806	5.903	.000001
Mes	2	.173	.087	.632

Anexo 4b). Prueba post-hoc de Tukey, para determinar las diferencias en los valores de $\delta^{15}N$ de *Zostera marina*, entre localidades y meses.

Comparación entre localidades				
Febrero	GL	SS	F	P
Cabeza/Centro	4	9.499	12.90	.0001
Cabeza/Boca	4	9.499	12.90	.203
Centro/Boca	4	9.499	12.90	.0003
Abril				
Cabeza/Centro	4	9.499	12.90	1
Cabeza/Boca	4	9.499	12.90	.0111
Centro/Boca	4	9.499	12.90	.0008
Junio				
Cabeza/Centro	4	9.499	12.90	.999
Cabeza/Boca	4	9.499	12.90	.002
Centro/Boca	4	9.499	12.90	.005

Anexo 5a). ANOVA de dos vías para determinar las diferencias en los valores de $\delta^{15}N$ de las epífitas, entre localidades y meses.

Fuente	GL	SS	F	P
Intercepto	1	4101.89	8159.542	.000000
Localidad	2	3.405	3.387	.056
Mes	2	2.886	2.871	.082

Anexo 5b). Prueba post-hoc de Tukey, para determinar las diferencias en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las epífitas, entre localidades y meses.

Comparación entre localidades				
Febrero	GL	SS	F	P
Cabeza/Centro	4	14.018	6.971	.010
Cabeza/Boca	4	14.018	6.971	.171
Centro/Boca	4	14.018	6.971	.865
Abril				
Cabeza/Centro	4	14.018	6.971	.559
Cabeza/Boca	4	14.018	6.971	.98
Centro/Boca	4	14.018	6.971	.98
Junio				
Cabeza/Centro	4	14.018	6.971	.757
Cabeza/Boca	4	14.018	6.971	.711
Centro/Boca	4	14.018	6.971	.059

Anexo 6a). ANOVA de dos vías para determinar las diferencias en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *Zostera* con epífitas, entre localidades y meses.

Fuente	GL	SS	F	P
Intercepto	1	3205.959	21655.54	.000000
Localidad	2	15.002	7.501	.000000
Mes	2	.272	.92	.417071

Anexo 6b). Prueba post-hoc de Tukey, para determinar las diferencias en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *Zostera* con epífitas, entre localidades y meses.

Comparación entre localidades				
Febrero	GL	SS	F	P
Cabeza/Centro	4	7.353	12.42	.00019
Cabeza/Boca	4	7.353	12.42	.362
Centro/Boca	4	7.353	12.42	.002
Abril				
Cabeza/Centro	4	7.353	12.42	1
Cabeza/Boca	4	7.353	12.42	.0006
Centro/Boca	4	7.353	12.42	.0006
Junio				
Cabeza/Centro	4	7.353	12.42	.922
Cabeza/Boca	4	7.353	12.42	.0012
Centro/Boca	4	7.353	12.42	.0002

Anexo 7a). ANOVA de dos vías para determinar las diferencias en la razón C:N de *Zostera marina*, entre localidades y meses.

Fuente	GL	SS	F	P
Intercepto	1	6379.598	1471.159	.000000
Localidad	2	12.742	1.469	.2564
Mes	2	35.369	4.078	.034616

Anexo 7b). Prueba post-hoc de Fisher, para determinar las diferencias en la razón C:N de *Zostera marina*, entre localidades y meses.

Comparación entre localidades				
Febrero	GL	SS	F	P
Cabeza/Centro	4	16.219	.935	.834
Cabeza/Boca	4	16.219	.935	.758
Centro/Boca	4	16.219	.935	.51
Abril				
Cabeza/Centro	4	16.219	.935	.133
Cabeza/Boca	4	16.219	.935	.093
Centro/Boca	4	16.219	.935	.842
Junio				
Cabeza/Centro	4	16.219	.935	.355
Cabeza/Boca	4	16.219	.935	.512
Centro/Boca	4	16.219	.935	.123

Anexo 8a). ANOVA de dos vías para determinar las diferencias en la razón C:N de las epífitas, entre localidades y meses.

Fuente	GL	SS	F	P
Intercepto	1	3119.514	1415.265	.000000
Localidad	2	6.303	1.430	.2652
Mes	2	1.256	.285	.7553

Anexo 8b). Prueba post-hoc de Fisher, para determinar las diferencias en la razón C:N de las epífitas, entre localidades y meses.

Comparación entre localidades				
Febrero	GL	SS	F	P
Cabeza/Centro	4	145.932	16.552	.052
Cabeza/Boca	4	145.932	16.552	.712
Centro/Boca	4	145.932	16.552	.0015
Abril				
Cabeza/Centro	4	145.932	16.552	.822
Cabeza/Boca	4	145.932	16.552	.007
Centro/Boca	4	145.932	16.552	.0004
Junio				
Cabeza/Centro	4	145.932	16.552	.937
Cabeza/Boca	4	145.932	16.552	1
Centro/Boca	4	145.932	16.552	.894

Anexo 9a). ANOVA de dos vías para determinar las diferencias en la razón C:N de *Zostera* con epífitas, entre localidades y meses.

Fuente	GL	SS	F	P
Intercepto	1	9001.328	819.8936	.000000
Localidad	2	5.512	.2510	.780687
Mes	2	7.586	.3455	.712463

Anexo 9b). Prueba post-hoc de Tukey, para determinar las diferencias en la razón C:N de *Zostera* con epifitas, entre localidades y meses.

Comparación entre localidades				
Febrero	GL	SS	F	P
Cabeza/Centro	4	44.194	1.0064	.931
Cabeza/Boca	4	44.194	1.0064	.996
Centro/Boca	4	44.194	1.0064	.999
Abril				
Cabeza/Centro	4	44.194	1.0064	.999
Cabeza/Boca	4	44.194	1.0064	.999
Centro/Boca	4	44.194	1.0064	1
Junio				
Cabeza/Centro	4	44.194	1.0064	.996
Cabeza/Boca	4	44.194	1.0064	1
Centro/Boca	4	44.194	1.0064	.884

Anexo 10a). ANOVA de dos vías para determinar las diferencias en la biomasa de los caracoles, entre localidades y meses.

Fuente	GL	SS	F	P
Intercepto	1	175.46	58.44	0.000000
Localidad	2	256.02	42.63	0.000000
Mes	2	31.36	5.22	0.0162

Anexo 10b). Prueba post-hoc de Tukey, para determinar las diferencias en la biomasa de los caracoles, entre localidades y meses.

Comparación entre localidades				
Febrero	GL	SS	F	P
Cabeza/Centro	4	74.47	6.201	1
Cabeza/Boca	4	74.47	6.201	.0001
Centro/Boca	4	74.47	6.201	.0001
Abril				
Cabeza/Centro	4	74.47	6.201	1
Cabeza/Boca	4	74.47	6.201	.455
Centro/Boca	4	74.47	6.201	.456
Junio				
Cabeza/Centro	4	74.47	6.201	.999
Cabeza/Boca	4	74.47	6.201	.021
Centro/Boca	4	74.47	6.201	.067

Anexo 10c). ANOVA de dos vías para determinar las diferencias en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los caracoles, entre localidades y meses.

Fuente	GL	SS	F	P
Intercepto	1	5483.764	5813.861	.000000
Localidad	2	.089	.047	.954273
Mes	2	.096	.048	.950763

Anexo 10d). ANOVA de dos vías para determinar las diferencias en la razón C:N de los caracoles, entre localidades y meses.

Fuente	GL	SS	F	P
Intercepto	1	675.9854	1054.45	.000000
Localidad	2	1.6381	1.278	.305659
Mes	2	1.0506	.819	.458347

Anexo 11a). ANOVA de dos vías para determinar las diferencias en la biomasa de los crustáceos, entre localidades y meses.

Fuente	GL	SS	F	P
Intercepto	1	.018	40.72	0.000005
Localidad	2	.003	4.18	0.032
Mes	2	.002	2.88	.081

Anexo 11b). Prueba post-hoc de Tukey, para determinar las diferencias en la biomasa de los crustáceos, entre localidades y meses.

Comparación entre localidades				
Febrero	GL	SS	F	P
Cabeza/Centro	4	.0024	1.36	.96
Cabeza/Boca	4	.0024	1.36	.22
Centro/Boca	4	.0024	1.36	.21
Abril				
Cabeza/Centro	4	.0024	1.36	.022
Cabeza/Boca	4	.0024	1.36	.14
Centro/Boca	4	.0024	1.36	.35
Junio				
Cabeza/Centro	4	.0024	1.36	.63
Cabeza/Boca	4	.0024	1.36	.04
Centro/Boca	4	.0024	1.36	.10

Anexo 11c). ANOVA de dos vías para determinar las diferencias en los valores de $\delta^{15}N$ de los crustáceos, entre localidades y meses.

Fuente	GL	SS	F	P
Intercepto	1	1969.044	2036.428	.000000
Localidad	2	61.766	31.940	.000082
Mes	2	4.512	2.333	.152625

Anexo 11d). Prueba post-hoc de Tukey, para determinar las diferencias en los valores de $\delta^{15}N$ de los crustáceos, entre localidades y meses.

Comparación entre localidades				
Febrero	GL	SS	F	P
Cabeza/Centro	4	43.521	11.253	.504
Cabeza/Boca	4	43.521	11.253	.0008
Centro/Boca	4	43.521	11.253	.0004
Abril				
Cabeza/Centro	4	43.521	11.253	.90
Cabeza/Boca	4	43.521	11.253	.996
Centro/Boca	4	43.521	11.253	.666
Junio				
Cabeza/Centro	4	43.521	11.253	.0006
Cabeza/Boca	4	43.521	11.253	.266
Centro/Boca	4	43.521	11.253	.664

Anexo 11e). ANOVA de dos vías para determinar las diferencias en la razón C:N de los crustáceos, entre localidades y meses.

Fuente	GL	SS	F	P
Intercepto	1	4096.919	3465.414	.000000
Localidad	2	777.809	388.904	.000000
Mes	2	2043.077	864.077	.000000

Anexo 11f). Prueba post-hoc de Tukey, para determinar las diferencias en la razón C:N de los crustáceos, entre localidades y meses.

Comparación entre localidades				
Febrero	GL	SS	F	P
Cabeza/Centro	4	1398.658	295.767	.0001
Cabeza/Boca	4	1398.658	295.767	.0001
Centro/Boca	4	1398.658	295.767	.0001
Abril				
Cabeza/Centro	4	1398.658	295.767	1
Cabeza/Boca	4	1398.658	295.767	.996
Centro/Boca	4	1398.658	295.767	.99
Junio				
Cabeza/Centro	4	1398.658	295.767	.82
Cabeza/Boca	4	1398.658	295.767	.789
Centro/Boca	4	1398.658	295.767	1

Anexo 12a). ANOVA de dos vías para determinar las diferencias en la biomasa de los poliquetos, entre localidades y meses.

Fuente	GL	SS	F	P
Intercepto	1	3.30	35.14	.00001
Localidad	2	1.13	6.01	.0099
Mes	2	1.30	6.94	.005

Anexo 12b). Prueba post-hoc de Tukey, para determinar las diferencias en la biomasa de los poliquetos, entre localidades y meses.

Comparación entre localidades				
Febrero	GL	SS	F	P
Cabeza/Centro	4	.506811	1.34	1
Cabeza/Boca	4	.506811	1.34	.85
Centro/Boca	4	.506811	1.34	1
Abril				
Cabeza/Centro	4	.506811	1.34	.26
Cabeza/Boca	4	.506811	1.34	.51
Centro/Boca	4	.506811	1.34	.99
Junio				
Cabeza/Centro	4	.506811	1.34	.09
Cabeza/Boca	4	.506811	1.34	.76
Centro/Boca	4	.506811	1.34	.84

Anexo 13a). ANOVA de dos vías para determinar las diferencias en la biomasa de *Tectura depicta*, entre localidades y meses.

Fuente	GL	SS	F	P
Intercepto	1	.002103	16.03040	.0008
Localidad	2	.000396	1.50859	.247
Mes	2	.001924	7.33195	.004

Anexo 13b). Prueba post-hoc de Tukey, para determinar las diferencias en la biomasa de *Tectura depicta*, entre localidades y meses.

Comparación entre localidades				
Febrero	GL	SS	F	P
Cabeza/Centro	4	.000301	.57268	1
Cabeza/Boca	4	.000301	.57268	.47
Centro/Boca	4	.000301	.57268	.47
Abril				
Cabeza/Centro	4	.000301	.57268	.53
Cabeza/Boca	4	.000301	.57268	.63
Centro/Boca	4	.000301	.57268	.88
Junio				
Cabeza/Centro	4	.000301	.57268	.06
Cabeza/Boca	4	.000301	.57268	.18
Centro/Boca	4	.000301	.57268	.54

Anexo 13c). Prueba post-hoc de Tukey, para determinar las diferencias en los valores de $\delta^{15}N$ de *Tectura depicta*, entre localidades y meses. Los espacios en blanco indican que la muestra de *Tectura depicta* no fue suficiente para llevar a cabo el análisis para esas localidades/meses.

Comparación entre localidades				
Febrero	GL	SS	F	P
Cabeza/Centro	4	.302255	1.688376	-
Cabeza/Boca	4	.302255	1.688376	-
Centro/Boca	4	.302255	1.688376	-
Abril				
Cabeza/Centro	4	.302255	1.688376	.674
Cabeza/Boca	4	.302255	1.688376	.030
Centro/Boca	4	.302255	1.688376	.002
Junio				
Cabeza/Centro	4	.302255	1.688376	.999
Cabeza/Boca	4	.302255	1.688376	.03
Centro/Boca	4	.302255	1.688376	.054

Anexo 13d). Prueba post-hoc de Tukey, para determinar las diferencias en la razón C:N de *Tectura depicta*, entre localidades y meses. Los espacios en blanco indican que la muestra de *Tectura depicta* no fue suficiente para llevar a cabo el análisis para esas localidades/meses.

Comparación entre localidades				
Febrero	GL	SS	F	P
Cabeza/Centro	4	.016499	.031789	-
Cabeza/Boca	4	.016499	.031789	-
Centro/Boca	4	.016499	.031789	-
Abril				
Cabeza/Centro	4	.016499	.031789	-
Cabeza/Boca	4	.016499	.031789	-
Centro/Boca	4	.016499	.031789	-
Junio				
Cabeza/Centro	4	.016499	.031789	.984
Cabeza/Boca	4	.016499	.031789	.571
Centro/Boca	4	.016499	.031789	.1

Anexo 14. ANOVA de dos vías para determinar las diferencias en la biomasa de *Amphipolis squamata*, entre localidades y meses.

Fuente	GL	SS	F	P
Intercepto	1	.000074	1.746456	.20
Localidad	2	.000135	1.587602	.23
Mes	2	.0000069	.817163	.45

Anexo 15. Comparación de la densidad de haces por m² de *Z. marina* a lo largo de la costa del Pacífico de E.U.A y Baja California, México.

Autor	Sitio de estudio	Profundidad	Promedio (±error estándar)	Densidad máxima y mínima
Kentula y McIntire, 1986	Netarts Bay, Oregon.	+1.1 m	2100±20.6	Máx. ≈3,800 (Abril) Mín. ≈1000 (Septiembre)
		+1.2 m	1012±5.46	Máx. ≈1,500 (Julio) Mín. ≈900 (Febrero)
		+1.4 m	900±197.33	Máx. ≈1,600 (Mayo) Mín. ≈500 (Septiembre)
Poumián-Tapia e Ibarra-Obando, 1999	Bahía San Quintín, Ensenada, B.C.	-1.10 m	≈500	Máx.≈1,100 (Julio) Mín.≈400 (Diciembre)
		+0.20 m	≈900	Máx. ≈1000 (Septiembre) Mín. ≈550 (Diciembre)
Meling-López, 2001	Bahía San Quintín, Ensenada, B.C.		595.66±41	Máx. ≈615 (Junio) Mín. 473 (Marzo)
Cabello-Pasini et al. 2003	Bahía San Quintín, Ensenada, B.C.	En bajamar medio inferior	695±54	Máx. 1352±403 (Junio) Mín. 501±77 (De Octubre a Febrero)
Kentula y DeWitt, 2003	Yaquina Bay, Oregon			
	Zona I	En bajamar medio inferior	153.75±5	Máx. ≈240 (Julio) Mín. ≈100 (Septiembre)

	Zona II	En bajamar medio inferior	66.25±3.52	Máx. ≈100 (Junio) Mín. ≈50 (Septiembre)
	Zona II	En bajamar medio inferior	39.33±.66	Máx. ≈40 (Junio y Agosto) Mín. ≈30 (Julio)
Jorgensen <i>et al.</i> 2007	Bahía San Quintín, Ensenada, B.C.	-.2 m a -.5 m	382±76.7	Máx. 476±57 (Invierno) Mín. 288±47 (Verano)
Sandoval-Gil <i>et al.</i> 2015	Bahía San Quintín, Ensenada, B.C.			
	i-BF	-1m a .20 m	530.2±82.46	Máx. 631.2±23.3 (Febrero) Mín. 429.2±33.5
	BM	-1 m	39.38±	Máx. 406.2±13.1 (Junio) Mín. 376.56±19.6 (Febrero)
Este estudio	Bahía San Quintín, Ensenada, B.C.			
	Cabeza	-1m	836±218.6	Máx. 1083.33±259.9 (Junio) Mín. 400.4±43.3 (Febrero)
	Centro	-.20 m	597±24.5	Máx. 633.3±66.6 (Junio) Mín. 550±146.4 (Abril)
	Boca	-1.15 m	1083±94.6	Máx. 1258.33±44 (Junio) Mín. 933.33±202.2 (Febrero)

Anexo 16. Comparación de la biomasa expresada en g de peso seco por m² de *Z. marina* a lo largo de la costa del Pacífico de E.U.A y Baja California, México.

Autor	Sitio de estudio	Profundidad	Promedio (±error estándar)	Biomasa máximo y mínima
Kentula y McIntire, 1986	Netarts Bay, Oregon	+1.1 m	155.9±34.68	Máx. 256 (Julio) Mín. 57.6 (Febrero)
		+1.2 m	109.42±4.74	Máx. 166 (Septiembre) Mín. ≈40 (Abril)
		+1.4 m	34.76±4	Máx. 84.4 (Mayo) Mín. 7.3 (Abril)
Poumián-Tapia e Ibarra-Obando, 1999	Bahía San Quintín, Ensenada, B.C.	-1.0 m	42±13.42	Máx. ≈85 (Septiembre) Mín. ≈20 (Febrero y Abril)
		+0.20 m	35.21±13.5	Máx. ≈90 (Octubre) Mín. ≈10 (Enero y Febrero)
Meling-López, 2001	Bahía San Quintín, Ensenada, B.C.		321.38±22.40	Máx. 455 (Agosto) Mín. ≈190 (Marzo)
Cabello-Pasini, 2003	Bahía San Quintín, Ensenada, B.C.	Ajustada al nivel de bajamar medio inferior	40±1.6	Máx. 236±68 (Junio) Mín. 3±8 (Marzo)
Kentula y DeWitt, 2003	Yaquina Bay, Oregon			
	Zona I	En bajamar medio inferior	106.3±2	Máx. 108.8±37 (Agosto) Mín. 103.8±29.2 (Julio)
	Zona II	En bajamar medio inferior	30.25±.85	Máx. 31.3±28.3 (Julio) Mín. 29.2±21.3 (Agosto)
	Zona III	En bajamar medio inferior	20.9±.73	Máx. 21.8±36.6 (Julio) Mín. 20±12.1 (Agosto)
Jorgensen <i>et al.</i> , 2007	Bahía San Quintín, Ensenada, B.C.	-2 m a -5 m	79.5±5.3	Máx. 86±20 (Verano) Mín. 73±11 (Invierno)
Sandoval-Gil <i>et al.</i> , 2015	Bahía San Quintín, Ensenada, B.C.			

	i-BF	-1m a .20 m	108.85±19.7	Máx. 133±9.7 (Junio) Mín. 84.7±18.8 (Febrero)
	BM	-1 m	280±107.6	Máx. 412±9.1 (Junio) Mín. 148.4±32.5 (Febrero)
Este estudio	Bahía San Quintín, Ensenada, B.C.			
	Cabeza	-1 m	104.48±17.2	Máx. 124.91± 21.1 (Junio) Mín. 70.08±40 (Febrero)
	Centro	-.20m	153.63±52.9	Máx. 269.41±9.1 (Abril) Mín. 50.91±10.4 (Febrero)
	Boca	-1.15 m	202.41±13.1	Máx. 227.41±19.8 (Junio) Mín. 182.58±40 (Abril)

Anexo 17. Promedio de la biomasa de cada grupo de mesoherbívoros en las localidades y meses de muestreo, mostrando \pm error estándar.

Caracoles (g de peso seco por m²)			
	Febrero	Abril	Junio
Cabeza	0.21 \pm .008	2.69 \pm .12	1.77 \pm .16
Centro	2.84 \pm .22	2.72 \pm .076	8.47 \pm .59
Boca	96 \pm 2.84	28.4 \pm .22	47.9 \pm .64
Crustáceos (g de peso seco por m²)			
	Febrero	Abril	Junio
Cabeza	.49 \pm .001	.11 \pm .0003	.11 \pm .008
Centro	.04 \pm .004	.47 \pm .011	.18 \pm .005
Boca	.23 \pm .02	.33 \pm .01	.43 \pm .017
Poliquetos (g de peso seco por m²)			
	Febrero	Abril	Junio
Cabeza	.68 \pm .019	7.76 \pm .46	7.19 \pm .10
Centro	.35 \pm .04	2.41 \pm .09	.63 \pm .034
Boca	.12 \pm .04	3.42 \pm .05	3.75 \pm .20
<i>Tectura depicta</i> (g de peso seco por m²)			
	Febrero	Abril	Junio
Cabeza	0	0	.08 \pm .005
Centro	0	.04 \pm .002	.24.016
Boca	.05 \pm .006	.037 \pm .001	.19 \pm .005
<i>Amphipolis squamata</i> (g de peso seco por m²)			
	Febrero	Abril	Junio
Cabeza	.09 \pm .011	.002 \pm .0003	.02 \pm .002
Centro	0	.003 \pm .0004	0
Boca	0	0	0