



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias del Agua

Diferencias en los rasgos vegetales de *Thalassia testudinum* (Banks ex König, 1805) en un sistema de isla de barrera: los Humedales de Boca Iglesias.

Tesis que presenta

María de Jesús Juárez Ramírez

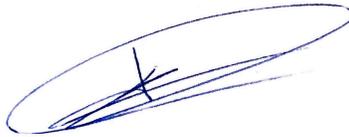
En opción al título de

Maestra en Ciencias del Agua

Cancún, Quintana Roo, México, septiembre de 2024.

DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

Declaro que la información contenida en las secciones de: Materiales y Métodos, Resultados y Discusión de este documento, proviene de las actividades de investigación realizadas durante el período que se me asignó para desarrollar mi trabajo de tesis, en las Unidades y Laboratorios del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y que, a razón de lo anterior, y en contraprestación de los servicios educativos o de apoyo que me fueron brindados, dicha información, en términos de la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley Federal de Protección a la Propiedad Industrial, le pertenece patrimonialmente a dicho Centro de Investigación. Por otra parte, en virtud de lo ya manifestado, reconozco que de igual manera los productos intelectuales o desarrollos tecnológicos que deriven o pudieran derivar de lo correspondiente a dicha información, le pertenecen patrimonialmente al Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y se regirán, en todo caso, por lo dispuesto por la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley Federal de Protección a la Propiedad Industrial, en el tenor de lo expuesto en la presente Declaración.



Firma: _____

Nombre: María de Jesús Juárez Ramírez

CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, A. C.
POSGRADO EN CIENCIAS DEL AGUA



RECONOCIMIENTO

Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis de María de Jesús Juárez Ramírez titulado Diferencias en los rasgos vegetales de *Thalassia testudinum* (Banks ex König, 1805) en un sistema de isla de barrera: los Humedales de Boca Iglesias, fue realizado en la unidad de Ciencias del Agua, en la línea de investigación de Sostenibilidad de los Sistemas Acuáticos, en el laboratorio de Ecosistemas Costeros del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. bajo la dirección del Dr. Antonio Almazán Becerril perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias del Agua de este Centro y la codirección de la Dra. Brigitta Ine Van Tussenbroek Ribbink de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Atentamente



Dr. José Luis Hernández Stefanoni
Director de Docencia

Cancún, Quintana Roo, México, a 20 de agosto del 2024.

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONACYT), por el apoyo económico otorgado para la realización de esta investigación y por contribuir a mi crecimiento académico y profesional facilitando una beca de tiempo completo para mis estudios de maestría dentro del Programa Nacional de Posgrados de Calidad (número de becario).

Al Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY) y, en especial, a la Unidad de Ciencias del Agua (UCIA), por mi formación académica y por el apoyo recibido para la realización de este proyecto de investigación, facilitando todos los recursos materiales y de laboratorio. Agradezco al técnico del laboratorio de Ecosistemas Costeros de la UCIA, el M.C. Benjamín Delgado por su apoyo en campo y facilidades brindadas en el laboratorio.

A mis compañeros del Laboratorio de Pastos Marinos de la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales de la Universidad Autónoma de México (UASA-UNAM) quienes me brindaron un espacio de trabajo agradable, a quienes me compartieron de su conocimiento y a quienes me acompañaron día con día durante el proceso de procesamiento de mis muestras. Agradezco especialmente a la técnica Guadalupe M. Barba Santos, por su conocimiento, retroalimentación y confianza otorgados. A la M.C. Valery Mosqueda por su apoyo y energía puestas en el trabajo en campo.

A mis directores de tesis el Dr. Antonio Almazán y la Dra. Brigitta Van. A. Dr. Antonio, gracias por confiar en esta propuesta, ayudarme a mejorarla y disponer de tus recursos para ejecutarla. A la Dra. Brigitta por su apoyo en campo, las facilidades brindadas para trabajar en su laboratorio, por su experiencia y juicio crítico que contribuyó con creces al desarrollo de esta investigación. A ambos gracias por su tiempo y retroalimentación.

Al Dr. Aramis Olivos del Centro Universitario de Investigaciones Oceanológicas (CUIO-Universidad de Colima) por el apoyo y tiempo brindado para las determinaciones de nutrientes en agua en su laboratorio. Por su juicio crítico al documento y por tener siempre disponibilidad para atender dudas. Gracias doctor.

Al Dr. Adan Caballero por sus aportaciones y comentarios al manuscrito.

A mis compañeros de generación con los que compartí noches de estudio.

A Héctor,

Un hombre del pueblo de Neguá, en la costa de Colombia, pudo subir al alto cielo. A la vuelta, contó.

Dijo que había contemplado, desde allá arriba, la vida humana. Y dijo que somos un mar de fueguitos.

-El mundo es eso -reveló-. Un montón de gente, un mar de fueguitos.

Cada persona brilla con luz propia entre todas las demás. No hay dos fuegos iguales. Hay fuegos grandes y fuegos chicos y fuegos de todos los colores. Hay gente de fuego sereno, que ni se entera del viento, y gente de fuego loco, que llena el aire de chispas. Algunos fuegos, fuegos bobos, no alumbran ni queman; pero otros arden la vida con tantas ganas que no se puede mirarlos sin parpadear, y quien se acerca se enciende

Eduardo Galeano. *El Libro de los abrazos.*

Gracias por recordarme como arder con ganas...

Porque al final ninguna condición es permanente, somos cambiantes; y se fluctúa a lo largo del amplio espectro que conforma nuestra personalidad. Es, entonces, el balance general lo que muestra la resultante del fuego de nuestras vidas. Son las sumas y las restas de nuestras decisiones... acertadas y las no tan acertadas.

A mi madre, Lety, quien constantemente me hace una invitación a la reflexión, al ejercicio de la empatía y la bondad. A ti que siempre quisiste lo mejor para nosotros.

Listado de tablas

1. Rasgos de respuesta de los pastos marinos y su relación con funciones del ecosistema. Tomado de Moreira-Saporiti et al. (2023).....6.
2. Parámetros biológicos y ambientales evaluados en los humedales de Boca Iglesias...26.
3. Escala combinada de Braun-Blanquet. Para una pradera de pastos marinos, un individuo es un haz foliar y un talo para las algas rizofíticas. % de cobertura para análisis (punto medio de la clase).....29.
4. Escala modificada del tamaño del grano de Wentworth (1922). Datos tomados de Eleftheriou (2013).....31.
5. Síntesis de los análisis y métodos utilizados para el análisis de las muestras de calidad del agua intersticial y superficial.....32.
6. Partes vegetales de la biomasa viva de *T. testudinum* en laguna y costa. Se muestra la media \pm el error estándar (n=10 por ambiente).....38.
7. Cobertura/abundancia de grupos taxonómicos encontrados en la laguna y la costa. Se muestra el punto medio del % de cobertura para ambos ambientes (ver tabla 3).....42.

Listado de figuras

1. Dibujo de una plántula del pasto marino *T. testudinum*. Se representa la semilla, rizomas horizontales con ápices, raíces y haces foliares. Las hojas están divididas en una base sin color (vainas) y secciones verdes que emergen arriba del sedimento (hojas). Tomado de Whitfield et al., 2004.....2.
2. Mapa de distribución geográfica de *Thalassia testudinum*. Tomado de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) 2009. Lista Roja de Especies Amenazadas de la UICN. Versión actualizada 2024-1.....3.
3. Localización geográfica de los humedales de Boca Iglesias y principales puntos de referencia.....19.
4. Boca del limbo, norte de Boca Iglesias. Se observa parte de la laguna costera, el canal, la boca, las islas de barrera y al fondo, el Golfo de México.....20.
5. Latitud y longitud de los sitios de muestreo expresados en grados, minutos y segundos. Etiquetas BIL (Boca Iglesias Laguna) y BIM (Boca Iglesias Mar).....24.
6. Imagen satelital infrarroja tomada de Google Earth donde se observan fondos con vegetación acuática sumergida. Laguna costera, sitio BIL-1 ubicado al sur de Boca Iglesias.....25.
7. Haces de crecimiento en estado latente. Categoría 1, brotes inactivos (sin meristemo apical activo); Categoría 2, juveniles; categoría 3, haces foliares; categoría 4, haces reactivados; categoría 5, haces intermedios y, categoría 6, haces inactivos o latentes. Tomada de van Tussenbroek et al., 2000.....28.
8. Haces con crecimiento activo, juveniles y estructuras laterales de crecimiento indefinido, indicados con flecha y recuadro.....28.
9. a) Ancho de la lámina (cm) y, b) longitud de la lámina (cm) de *T. testudinum* en la laguna y costa. Las barras representan el error estándar al 95%, n=10 por ambiente.....34.
10. Área foliar total promedio por haz (cm²/haz) de *T. testudinum* en la laguna y costa. Las barras representan el error estándar al 95%, n=10 por ambiente.....35.
11. a) Longitud media de las vainas y, b) número promedio de hojas por haz en laguna y costa. Las barras representan el error estándar al 95%, n=10 por ambiente.....36.
12. Longitud promedio del rizoma horizontal (cm m⁻²) en la laguna y costa. Las barras representan el error estándar al 95%, n=10 por ambiente.....36.
13. Proporción entre la biomasa aérea (secciones verdes de las hojas)/biomasa total en laguna y costa.....37.

14. Distribución de la biomasa media (%) de los tejidos que conforman la biomasa viva de <i>T. testudinum</i> en la laguna y la costa.....	38.
15. a) Densidad de haces foliares (no. m ²) en laguna y costa. Las barras representan el error estándar al 95%, n=10 por ambiente.....	39.
16. a) Densidad de haces reactivados y, b) densidad de haces intermedios m ² en laguna (Back barrier lagoon) y costa (Foreshore). Las barras representan el error estándar al 95%, n=10 por ambiente.....	40.
17. a) Ápices de rizoma horizontal y, b) rizomas laterales con ápice latente en laguna y costa. Las barras representan el error estándar al 95%, n=10 por ambiente.....	41.
18. a) Temperatura y, b) salinidad en laguna y costa. Las barras representan el error estándar al 95%, n=10 por ambiente. NS=no significativo. UPS=Unidades prácticas de salinidad.....	43.
19. Nutrientes intersticiales. a) NO ³⁻ nitrato, b) NH ⁴⁺ amonio, c) PO ₄ ³⁻ fosfato y, d) SiO ₂ silicatos. Las barras representan el error estándar al 95%, n=10 por ambiente.....	44.
20. Nutrientes superficiales. a) NO ³⁻ nitrato, b) NH ⁴⁺ amonio, c) PO ₄ ³⁻ fosfato y, d) SiO ₂ silicatos. Las barras representan el error estándar al 95%, n=10 por ambiente.....	45.
21. Nutrientes inorgánicos superficiales totales: a) Nitrógeno total y, b) fósforo total. Las barras representan el error estándar al 95%, n=10 por ambiente.....	46.
22. Porcentaje de materia orgánica en los sedimentos en la laguna y la costa. Las barras representan el error estándar al 95%, n=10 por ambiente.....	46.
23. Diferencias en las fracciones del tamaño medio del grano en los sedimentos en el ambiente lagunar y costa.....	47.
24. Correlación entre el amonio intersticial y las variables de a) biomasa del rizoma horizontal, b) biomasa de la vaina, c) biomasa de las hojas y, d) longitud de la vaina. Círculos negros representan los sitios de la laguna y cuadros los sitios de la costa.....	49.
25. Correlación entre los fosfatos intersticiales y la longitud de la vaina. Círculos negros representan los sitios de la laguna y cuadros los sitios de la costa.....	50.
26. Correlación entre el porcentaje de materia orgánica y de a) biomasa del rizoma vertical, b) longitud de la vaina y, c) densidad hojas. Círculos negros representan los sitios de la laguna y cuadros los sitios de la costa.....	51.

RESUMEN

Las islas de barrera como los Humedales de Boca Iglesias, son fundamentales en la dinámica costera al absorber la energía del oleaje y crear hábitats protegidos. El presente estudio se enfoca en *Thalassia testudinum*, una especie de pasto marino ampliamente distribuida y presente en una gran variedad de hábitats costeros. Esta especie permite estudiar cómo las condiciones ambientales modulan los rasgos y funciones vegetales en una angiosperma marina. Este estudio reveló diferencias significativas en los rasgos morfométricos, de biomasa y densidad de *T. testudinum* en los humedales rodeados de manglar (laguna en adelante) y, la isla de barrera del lado exterior frente a un sistema de playa y dunas (costa en adelante). Las hojas en la laguna fueron más largas (20 cm) pero menos anchas (0.77 cm) que en la costa (13.6 cm y 0.83 cm, respectivamente), con una mayor área foliar total (16.53 cm²/haz en la laguna vs. 11.84 cm²/haz en la costa) y número de hojas por haz (3.2 en la laguna vs. 2.4 en la costa). La biomasa evidenció que en la laguna predominan los rizomas verticales (27.7%) y las hojas (19.9%), mientras que en la costa predominan los rizomas horizontales (40%). La densidad de haces foliares fue similar entre hábitats (1347 y 1086 por m² para laguna y costa, respectivamente); no obstante, la densidad de haces en estado latente (reactivados y latentes) fue superior en la costa (178 y 240 no. m², respectivamente) comparado con la laguna (57 y 99 no. m², respectivamente), y lo mismo ocurrió con la densidad de rizoma lateral con ápices latentes (294 no. m², comparado con 84 no. m² en la laguna). Estas diferencias morfométricas y estructurales reflejan la variabilidad fenotípica de *T. testudinum* en los humedales de Boca Iglesias, lo que demuestra su capacidad adaptativa a las condiciones ambientales específicas de la laguna como altas concentraciones de nutrientes (3.2 μmol/L de amonio y 30 μmol/L de fosfatos) y altos contenidos de materia orgánica y limos (13.7% y 11.6%, respectivamente), a diferencia de la costa, donde la intensa dinámica costera constituye la principal fuerza que modula las variables estructurales y de función en *T. testudinum* (como mayor longitud del rizoma horizontal, densidad de haces en estado latente y ápices de rizoma) sugiriendo una estrategia adaptativa enfocada a la propagación lateral, la colonización rápida del espacio disponible y la estabilización de los haces foliares.

Palabras clave: *Thalassia testudinum*, rasgos vegetales, isla de barrera, manglar, condiciones ambientales.

ABSTRACT

Barrier islands, such as the Boca Iglesias Wetlands, are fundamental to coastal dynamics by absorbing wave energy and creating protected habitats. This study focuses on *Thalassia testudinum*, a widely distributed seagrass species presents in a variety of coastal habitats. This species allows the study of how environmental conditions modulate the traits and functions of a marine angiosperm. This study revealed significant differences in the morphometric traits, biomass, and density of *T. testudinum* in wetlands surrounded by mangroves (from now on referred to as the lagoon) and the barrier island on the outer side facing a beach and dune system (hereafter referred to as the coast). The leaves in the lagoon were longer (20 cm) but narrower (0.77 cm) than those on the coast (13.6 cm and 0.83 cm, respectively), with a greater total leaf area (16.53 cm²/shoot in the lagoon vs. 11.84 cm²/shoot on the coast) and number of leaves per shoot (3.2 in the lagoon vs. 2.4 on the coast). The biomass showed that vertical rhizomes (27.7%) and leaves (19.9%) predominated in the lagoon, while horizontal rhizomes (40%) predominated on the coast. The density of foliar shoots was similar between habitats (1347 and 1086 per m² for lagoon and coast, respectively); however, the density of latent shoots (reactivated and latent) was higher on the coast (178 and 240 per m², respectively) compared to the lagoon (57 and 99 per m², respectively). The same pattern was observed for the density of lateral rhizomes with latent tips (294 per m² on the coast compared to 84 per m² in the lagoon). These morphometric and structural differences reflect the phenotypic variability of *T. testudinum* in the Boca Iglesias wetlands, demonstrating its adaptive capacity to the specific environmental conditions of the lagoon, such as high nutrient concentrations (3.2 μmol/L of ammonium and 30 μmol/L of phosphates) and high organic matter and silt content (13.7% and 11.6%, respectively). In contrast, on the coast, the intense coastal dynamics constitute the main force modulating the structural and functional variables in *T. testudinum* (such as greater horizontal rhizome length, density of latent shoots, and rhizome tips), suggesting an adaptive strategy focused on lateral propagation, rapid colonization of available space, and stabilization of foliar shoots.

Keywords: *Thalassia testudinum*, plant traits, barrier island, mangrove, environmental conditions.

INTRODUCCIÓN

El pasto marino conocido comúnmente como hierba de tortuga *Thalassia testudinum* (Banks ex König) destaca entre las especies de pastos marinos por su amplia distribución y dominancia en los fondos sedimentarios de aguas tropicales y subtropicales del Caribe, Golfo de México y el Océano Atlántico Occidental. Su presencia en una variedad de hábitats costeros la convierte en un modelo ideal para estudiar cómo una angiosperma marina se puede adaptar a diferentes condiciones ambientales (May-Ku et al., 2010; Medina-Gómez et al., 2016). En el Caribe mexicano *T. testudinum* crece y se distribuye comúnmente en lagunas arrecifales, estuarios, bahías y en menor proporción, en sistemas de islas de barrera cohabitando con el ecosistema de manglar (Medina-Gómez y Herrera Silveira, 2003). Esta especie demuestra una notable plasticidad y adecuación a perturbaciones temporales y a diferentes condiciones de hábitat, exhibiendo modificaciones morfológicas para optimizar la asignación de recursos y maximizar su desempeño en condiciones ambientales diversas y cambiantes (Barry et al., 2017), lo que le ha permitido persistir y continuar siendo la especie dominante en los hábitats marino costeros de la región (Herrera-Silveira et al., 2010; Bonilla-Heredia et al., 2013; Romero-Sierra et al., 2018; Enríquez et al., 2019; Velázquez-Ochoa y Enríquez, 2023). Los humedales costeros de Boca Iglesias es un sistema de islas de barrera del que se cuenta con poca información sobre los pastos marinos que habitan en este extremo nororiental de la península de Yucatán. Ofrecen un marco valioso para el estudio de conexiones entre praderas marinas y el manglar. El presente estudio tuvo el objetivo de evaluar cómo las condiciones bióticas y abióticas en el interior de las islas de barrera (laguna costera bordeada por manglares; denominada laguna de aquí en adelante) influyen en los rasgos morfológicos de *T. testudinum* y las características estructurales y funcionales de la pradera, contrastando esto con las praderas de esta especie creciendo frente a las islas de barrera al lado del Golfo de México (denominado costa de aquí en adelante). Aún más, se analizan algunos factores ambientales que podrían explicar estas diferencias, centrándose en la influencia del ambiente sedimentario y la concentración de nutrientes. Este estudio proporcionará una línea base de conocimiento para futuras investigaciones y estudios comparativos de interconectividad ecosistémica y de seguimiento, contribuyendo a la gestión y conservación efectiva de esta zona núcleo de uso restringido de la Reserva de la Biosfera Caribe Mexicano (RBCM).

CAPÍTULO 1

ANTECEDENTES

Thalassia testudinum (Banks ex König) es una especie de pasto marino perteneciente a la familia Hydrocharitaceae, división de las angiospermas, lo que significa que produce flores, frutos y semillas para su reproducción sexual. Esta planta modular tiene una estructura repetitiva compuesta por rizomas, raíces y hojas (van Tussenbroek et al., 2011). Las raíces de *T. testudinum* son fibrosas de color blanco a gris, pilosas y están adaptadas para anclarse firmemente en diversos tipos de sedimentos (Kuo y den Hartog, 2006). Los rizomas horizontales son alargados, leñosos, con escamas y terminan en un ápice agudo (figura 1).

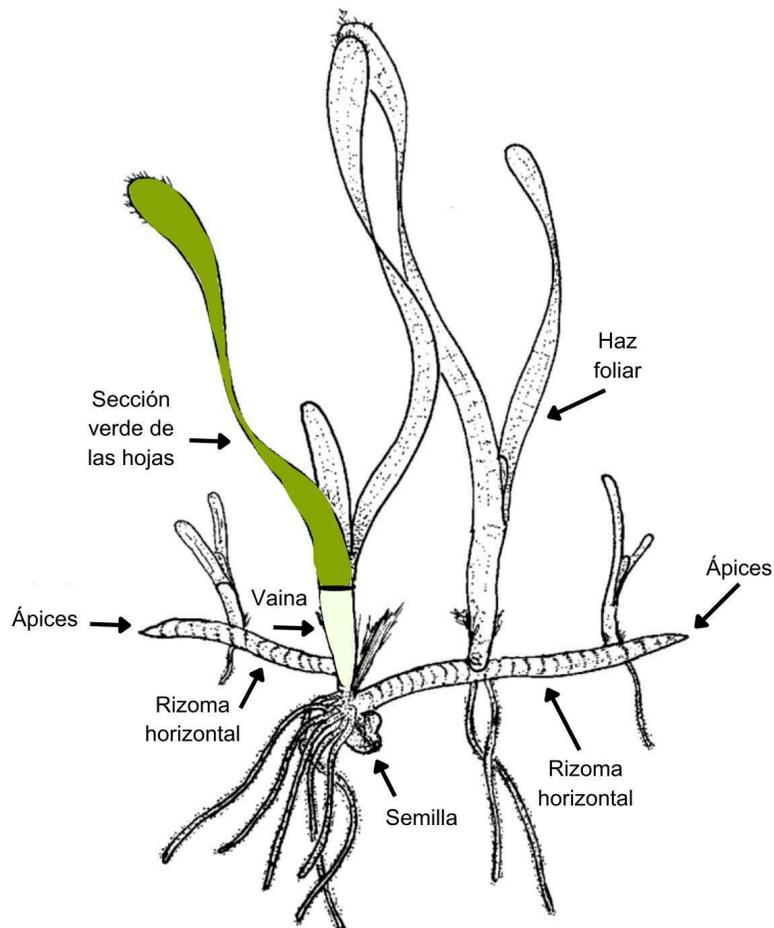


Figura 1. Dibujo de una plántula del pasto marino *T. testudinum*. Se representa la semilla, rizomas horizontales con ápices, raíces y haces foliares. Las hojas están divididas en una base sin color (vaina) y secciones verdes que emergen arriba del sedimento (hojas). Tomado de Whitfield et al., 2004.

Los rizomas permiten a *T. testudinum* extenderse bajo el fondo marino y cuando se fragmentan, generan nuevos clones que son fisiológica y físicamente independientes, con la misma información genética nuclear. Los rizomas también actúan como órganos de almacenamiento de nutrientes esenciales para la planta (Hemminga y Duarte, 2000). Los haces foliares surgen de los rizomas verticales leñosos. En su base, los haces foliares están cubiertos por fibras cafés, que son los restos de las hojas envainantes muertas. Las hojas son planas, alargadas y de color verde claro, con el ápice redondeado y borde serrado cuando maduran. La longitud de las hojas varía entre 10 y 100 cm, y su ancho oscila entre 0.5 y 2 cm (van Tussenbroek et al., 2010). Se encuentra ampliamente distribuida en aguas tropicales y subtropicales del Caribe, el Golfo de México y el Océano Atlántico Occidental (figura 2), a menudo asociada con otros ecosistemas costeros como manglares y arrecifes de coral. Es la especie de pasto marino más robusta a lo largo de las costas del Caribe y el Golfo de México y se le encuentra desde la marca de marea baja, hasta 20 a 30 m de profundidad en aguas muy claras (Short et al., 2010).

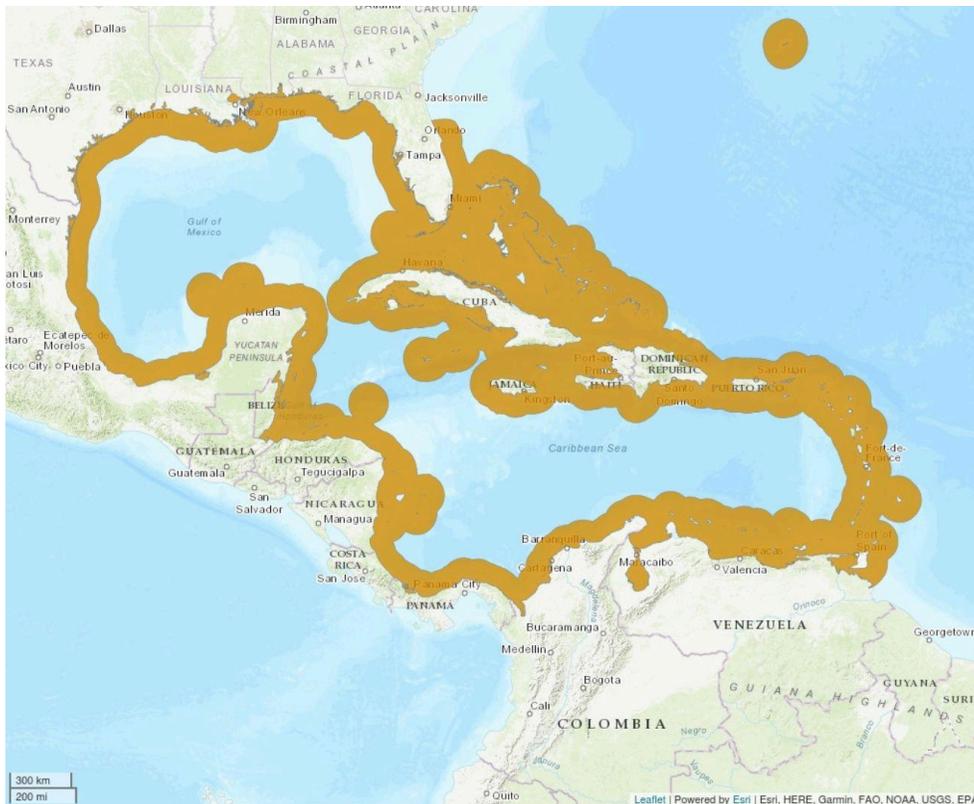


Figura 2. Mapa de distribución geográfica de *Thalassia testudinum*. Tomado de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) 2009. Lista Roja de Especies Amenazadas de la UICN. Versión actualizada 2024-1.

Se establece en una amplia variedad de sustratos, incluyendo ambientes fangosos y arena con escombros de coral. El rango de salinidad preferido de la especie es de 25 a 38.5 ppm con un rango de temperatura de 20 a 30° C. Prefiere aguas de alta salinidad y baja turbidez, mostrando poca tolerancia a la exposición prolongada a aguas dulces o salobres y a temperaturas extremas (Zieman, 1975; Johnson et al., 2018). A lo largo de su área de distribución es considerada como la especie clímax de las praderas marinas, aunque a menudo se le encuentra asociada con otras especies de pasto marino como *Halodule wrightii* y *Syringodium filiforme* (Whitfield et al., 2004).

A. Importancia ecológica de *Thalassia testudinum*

T. testudinum desempeña un papel crucial en los ecosistemas costeros al modificar el ambiente físico y químico donde se establece. Los haces foliares atrapan material fino particulado de la columna de agua, facilitan su deposición en el fondo marino y reducen su resuspensión, mejorando significativamente la transparencia del agua (Martínez-Daranas et al., 2013). De esta forma modifican el relieve del fondo marino, lo que promueve la presencia de macro y micro invertebrados contribuyendo a aumentar la complejidad del hábitat (Gillanders, 2006). Las praderas de *T. testudinum* también proporcionan refugio y hábitat para una gran diversidad de especies marinas, incluyendo invertebrados, juveniles de peces y grandes herbívoros como las tortugas marinas (Beck et al., 2001). El crecimiento de epífitas y microalgas bentónicas sobre las hojas y sedimentos propicia la presencia de mesoherbívoros como crustáceos y gasterópodos, que son presas fundamentales para muchas especies de peces, algunos de ellos de importancia ecológica y comercial (Jordan et al., 2012). Esto convierte a las praderas en hábitats esenciales que sostienen indirectamente las pesquerías, al albergar una mayor cantidad de especies e individuos en comparación con otras comunidades marinas, manteniendo altas tasas de productividad secundaria (Heck et al., 1995).

Además, las praderas dominadas por *T. testudinum* juegan un papel crucial en los ciclos biogeoquímicos (Devereux et al., 2011). En el trópico, tanto los ecosistemas de pastos marinos como los de manglares están vinculados fisicoquímicamente a escala espacial y temporal (Misra y Deepak, 2020). El movimiento del agua, incluidos los regímenes de mareas y las corrientes, conectan aún más a estos ecosistemas al facilitar el intercambio de material orgánico, sedimentos, nutrientes y elementos traza entre el manglar y los pastos marinos que luego se exportan al ambiente costero adyacente a través de mareas y flujos hidrológicos superficiales (Earp et al., 2018; Mishra y Kumar, 2020). Estas interacciones son fundamentales para mantener condiciones óptimas dentro de cada uno de estos ecosistemas. En sitios donde

el ecosistema de manglar, pastos marinos y los arrecifes coralinos coexisten, esta interdependencia es aún más fuerte (Gillis et al., 2014). En estos ambientes, los arrecifes de coral amortiguan la energía de las olas y las corrientes, creando ambientes tranquilos propicios para el crecimiento de pastos marinos y manglares, a su vez que éstos últimos estabilizan los sedimentos y atrapan nutrientes, contribuyendo a la oligotrofización de las aguas donde prosperan los arrecifes de coral (Mumby et al., 2011; Saunders et al., 2014). Esta interdependencia implica que la condición de un ecosistema está directamente vinculada a la de los otros, de modo que cualquier cambio en uno puede tener consecuencias profundas para los ecosistemas vecinos. En zonas costeras donde habita *T. testudinum* son afectados por la actividad humana, incluyendo la esorrentía periódica de fertilizantes y la descarga de aguas residuales a las costas (Hernández-Terrones et al., 2015). La adición local y periódica de nutrientes a los ecosistemas costeros tropicales oligotróficos o mesotróficos resultan en un aumento de la productividad primaria (Pérez-Gómez et al., 2020; Vieira et al., 2022). Sin embargo, la adición periódica en exceso de nutrientes conduce a cambios ecológicos que incentivan cambios de fase en el ecosistema, como la proliferación de fitoplancton en la columna de agua, sobre crecimiento de algas epífitas e incremento de otros autótrofos competidores como las macroalgas incluso se generan cambios abióticos como concentraciones excesivas de nitrógeno y fósforo inorgánicos en los sedimentos, incremento en la turbidez y reducción de la cantidad de luz disponible para las praderas marinas (Burkholder et al., 2007).

*B. Plasticidad y adaptación de *Thalassia testudinum* al ambiente*

La adaptación es un atributo natural en todas las especies, incluyendo los pastos marinos. Han evolucionado bajo regímenes de perturbaciones naturales a lo largo de millones de años y han desarrollado una capacidad para resistir y recuperarse de perturbaciones periódicas utilizando la plasticidad fenotípica innata de sus módulos individuales (Hemminga y Duarte, 2002). Considerando que *T. testudinum* es un pasto marino clonal longevo (hasta cientos de años), y que una planta (con el mismo genotipo) se puede extender por kilómetros (van Dijk y van Tussenbroek, 2010), la respuesta de una planta a la variabilidad ambiental local depende en gran medida de su flexibilidad morfológica y fisiológica (Walker et al., 2007; O'Brien et al., 2018), por ende, los rasgos morfológicos de las plantas son flexibles e influyen en la aptitud y el desempeño de la especie (Violle et al., 2007). Los rasgos de respuesta son definidos como cualquier característica morfológica, bioquímica, fisiológica, estructural, fenológica o de comportamiento que se expresan en organismos individuales y en la población (Díaz et al.,

2007). Los rasgos de respuesta son indicadores de la capacidad de la especie para colonizar o prosperar en un hábitat y persistir frente a los cambios ambientales. Los rasgos de respuesta cambian con las influencias ambientales abióticas y bióticas, como son las condiciones locales, la disponibilidad de recursos, el régimen de perturbación, las interacciones biológicas negativas y positivas (Kammann et al., 2022; Moreira-Saporiti et al., 2023). Los rasgos de respuesta de los pastos marinos y su influencia en las funciones del ecosistema se presentan en la tabla 1.

Tabla 1. Rasgos de respuesta de los pastos marinos y su relación con funciones del ecosistema. Tomado de Moreira-Saporiti et al. (2023).

Función ecosistémica	Rasgo de respuesta
Almacenamiento de carbono	<ul style="list-style-type: none"> - Biomasa arriba y abajo del sustrato - Contenido de nitrógeno - Densidad de haces
Producción primaria	<ul style="list-style-type: none"> - Altura y ancho de las hojas - Área específica de la hoja - Longitud media del rizoma - Longitud media de las raíces - Tolerancia (salinidad, olas, luz) - Contenido de nitrógeno en hojas y raíces - Contenido de ¹⁵N y ¹³C en hojas y raíces
Provisión de hábitat	<ul style="list-style-type: none"> - Densidad de haces - Densidad de hojas por haz - Altura del dosel - Altura y ancho de las hojas - Cobertura

Los factores ambientales pueden limitar el establecimiento, distribución y persistencia de individuos cuando el intervalo de tolerancia es rebasado por los factores abióticos (luz, salinidad, temperatura, materia orgánica, nutrientes) y bióticos (competencia por recursos e interacciones bióticas) (Moreira-Saporiti et al., 2023). En los sistemas costeros, los factores abióticos estresantes rara vez ocurren solos y cuando actúan juntos, sus efectos pueden ser sinérgicos, aditivos o antagónicos, aunque es más probable que ocurran efectos sinérgicos cuando estos eventos ocurren simultáneamente (Gunderson et al., 2016). *T. testudinum* depende en gran medida de su capacidad para recolectar luz y de la eficiencia en el uso de la

luz absorbida para apoyar el crecimiento de todas las partes de la planta, incluyendo las estructuras subterráneas (Enríquez, 2005), lo que la hace especialmente susceptible a la adición moderada y sostenida de nutrientes en la columna de agua (Holmer y Larsen, 2002; Lee et al., 2007). Un aumento en la concentración de nutrientes, particularmente nitrógeno y fósforo, intervienen en la penetración de la luz a través de la fertilización y estimulación del crecimiento del fitoplancton, lo que produce un “efecto de sombra” por el aumento en los coeficientes de atenuación de la luz en la columna de agua (Calleja et al., 2006). *T. testudinum* puede responder a la disminución de la luz con un aumento del área foliar y de la biomasa arriba del sustrato y a una disminución de la densidad de haces (Bricker et al., 2011). Por otra parte, el aumento de la biomasa del fitoplancton será seguido por tasas de descomposición más altas al aumentar la carga de materia orgánica en la superficie del sedimento que por consumo bacteriano agota la disponibilidad de oxígeno disuelto y, por lo tanto, se estimula la reducción de sulfato con el potencial de producir aún más sulfuro disuelto en los sedimentos, lo que ocasiona una disminución en la densidad de los haces, la extensión del rizoma y el crecimiento en general en *T. testudinum* (Earp et al., 2018). La temperatura juega un papel aditivo durante este proceso. La descomposición de la materia orgánica en sedimentos enriquecidos está mediada por la actividad bacteriana a través de la reducción disimilatoria de sulfato a sulfuro. Sin la reoxidación de estos sedimentos, los sulfuros se acumulan en el agua intersticial. Aumentos en la temperatura, como ocurre en las temporadas más cálidas en el trópico, puede conducir a fases de anoxia prolongadas o más intensas, debido a que estimula los procesos bacterianos de descomposición del detritus, lo que puede reducir la capacidad de *T. testudinum* para reoxidar el aerénquima, extender la microzona oxidada del sedimento que rodea a las raíces y tener un papel activo en la biogeoquímica de los sedimentos, ocasionando una importante reducción de la biomasa subterránea (Eldridge et al., 2004).

Una estrategia adaptativa que han desarrollado todas las especies de pasto marino, entre ellas *T. testudinum*, para contrarrestar estos estresores ambientales y disminuir la toxicidad del sulfuro en los tejidos, es transportando el oxígeno desde las hojas hacia las raíces, oxigenando de esta forma los sedimentos. Sin embargo, la producción de oxígeno depende en gran medida de la disponibilidad de luz y las tasas fotosintéticas, por lo que, si la luz en la columna de agua disminuye, las raíces del pasto marino liberan menos oxígeno, lo que resulta en estrés fisiológico, exposición crónica a los tejidos subterráneos y, en última instancia asfixia (Koch et al., 2007; Leoni et al., 2008). Por otro lado, poca luz desencadena una serie de efectos sinérgicos y antagónicos que están íntimamente relacionados con lo que ocurre en la geoquímica de los sedimentos y la columna de agua (Calleja et al., 2006). El tamaño del grano,

el origen de los sedimentos y las interacciones bioquímicas con otros elementos determinan las tasas de difusión y disponibilidad de nutrientes en el agua intersticial y en la columna de agua (Rattanachot y Prathep, 2015; Macreadie et al., 2017). Además, la química del agua intersticial también se ve afectada por tasas de intercambio con el agua de la superficie, que depende de los flujos de agua en condiciones de agua estancadas o con poco flujo, como es el caso de las lagunas costeras, los niveles de estos nutrientes pueden incrementarse en los sedimentos, mientras que en zonas con corrientes o con mayor flujo del agua, las concentraciones tenderán a ser más bajas (Van Tussenbroek et al., 2007). Los nutrientes, particularmente el nitrógeno y el fósforo, son esenciales para su crecimiento, aunque los micronutrientes como el hierro también desempeñan un papel importante a nivel local, moderando la productividad de *T. testudinum* (Duarte et al., 1995). En el caso específico de *T. testudinum*, esta especie ajusta el crecimiento de las hojas, el tamaño de los haces y las hojas, la estrategia reproductiva y la asignación de carbono a las estructuras aéreas y subterráneas en respuesta al régimen de luz, nutrientes y la estabilidad del ambiente (van Tussenbroek et al., 2006).

Se ha demostrado que a medida que aumentan las concentraciones de fósforo y nitrógeno en los sedimentos, también aumentan los componentes aéreos y la densidad de *T. testudinum*. Esto tiene un efecto directo en la hidrodinámica, aumentando la capacidad de captura de material y, en consecuencia, la retención de sedimentos y carbono. Hojas más largas, mayor densidad y cobertura incrementan la capacidad fotosintética de *T. testudinum*, lo que a su vez mejora su capacidad para oxigenar los sedimentos y atrapar hojas senescentes con alto contenido de nitrógeno, ya sean de los propios pastos o de otras fuentes, como los manglares (Barry et al., 2017). La biomasa subterránea en relación con el área foliar fotosintética define la demanda respiratoria, en conjunto con la temperatura (Herza y Dunton, 1997), que es especialmente relevante durante las horas de día sin luz y en aguas cálidas. *T. testudinum* absorbe nitrógeno y fósforo de su entorno a través de sus hojas y raíces, contribuyendo ambas a la adquisición total de nutrientes. La absorción de nutrientes a través de las raíces está controlada en gran medida por los parámetros fisicoquímicos del sedimento y las tasas de difusión de estos nutrientes. En cambio, la absorción de nutrientes de la columna de agua depende más de la capacidad de absorción de las hojas (Touchette y Burkholder, 2000). El nitrato, por ejemplo, es incorporado principalmente a través de la absorción foliar desde la columna de agua (Lee y Dunton, 2000). El amonio es la fuente de nitrógeno preferida. Este ion se adsorbe en sedimentos y partículas detríticas, por lo que su incorporación se realiza principalmente a través de las raíces. La concentración de amonio en el agua intersticial de las praderas de *T. testudinum* puede variar. En concentraciones altas pueden inhibir su crecimiento, especialmente en temporadas cálidas.

Van Katwijk et al. (2011) encontraron inhibición del crecimiento en la especie gemela de *Thalassia testudinum* del Atlántico en el Indo Pacífico: *Thalassia hemprichii*. Detectaron que concentraciones superiores a $>200 \mu\text{M}$ de amonio en el agua intersticial provocan toxicidad en los tejidos subterráneos. La absorción del exceso de amonio por parte de la planta altera el equilibrio de los compuestos nitrogenados internos, lo que puede ser perjudicial para las funciones celulares. Un incremento en la temperatura exacerba los efectos de la toxicidad del amonio. Estos autores explicaron que el proceso microbiano consume oxígeno, lo que lleva a condiciones temporales de bajo nivel de oxígeno, particularmente en la interfaz sedimento-agua durante la noche, cuando cesa la fotosíntesis. Las condiciones temporales de bajo oxígeno (hipóxicas) en la interfaz sedimento-agua durante las horas nocturnas son particularmente estresantes para las praderas marinas. Las condiciones hipóxicas en la interfaz sedimento-agua estresan las raíces de las praderas marinas, lo que afecta su capacidad para absorber nutrientes. La combinación de toxicidad por amonio, aumento de la temperatura del agua, mayor actividad microbiana e hipoxia crea un ambiente muy estresante para *Thalassia hemprichii*. Esta combinación de factores se comprobó que inhibe el crecimiento en esta especie y provoca una disminución en su crecimiento y la cobertura de las praderas marinas.

El fósforo es otro elemento indispensable para el crecimiento de *T. testudinum*. La deficiencia de fósforo afecta múltiples procesos de manera general en los pastos marinos, como la transferencia de energía, la fotosíntesis, la respiración, la regulación enzimática y la síntesis de ácidos nucleicos y membranas (Raghothama, 1999). En las zonas costeras tropicales donde predominan las arenas de carbonato de calcio, las concentraciones inorgánicas disueltas de fósforo en la columna de agua son generalmente bajas ($<1.5 \mu\text{M}$). Esto se debe a que el fósforo es altamente insoluble y forma compuestos como oxihidróxidos de hierro y fosfato de calcio, por lo que apenas entra al sistema, éste es rápidamente secuestrado y/o absorbido por las micro/macroalgas y microheterótrofos en la interfase agua-sedimento (Touchette y Burkholder, 2000; Suzumura et al., 2002; Macreadie et al., 2017). Debido a que la mayor carga de fósforo es adsorbida en los sedimentos, *T. testudinum* ha desarrollado un mecanismo adaptativo que le permite solubilizar el fósforo secuestrado en los sedimentos. La movilización de este fósforo alrededor de las raíces ocurre por la disolución del fosfato de calcio, la reducción de los oxihidróxidos de hierro inducida por los sulfuros de los sedimentos y la reducción microbiana del hierro, lo que conduce a una disminución del pH y, consecuentemente, a la liberación del fosfato y del hierro (Brodersen et al., 2017). El crecimiento lateral, fundamental para garantizar su dominancia y permanencia, es un mecanismo adaptativo y funcional que le permite a *T. testudinum* aprovechar los nutrientes en los sedimentos. Esta logra responder a cambios

repentinos en el incremento de nutrientes mediante la reactivación de brotes en estado latente (van Tussenbroek et al., 2000). Esta estrategia es relevante para *T. testudinum*, puesto que la tasa de elongación de los rizomas es relativamente baja (Gallegos et al., 1993). Un ejemplo de esto es el estudio publicado por Pérez y Galindo (2000), donde reportaron la presencia de brotes inactivos después de un evento masivo de defoliación en *T. testudinum* (aproximadamente 320 km²) tras varias semanas de hipo salinidad causadas por lluvias torrenciales en Venezuela en el año de 1996. Observaron que, tras este evento natural, *T. testudinum* respondió aumentando la productividad foliar y la tasa de recambio foliar. La densidad de tallos activos se recuperó posiblemente a través de la reactivación meristemática de brotes en estado latente. Los resultados de este estudio sugieren que los brotes inactivos o latentes podrían jugar un papel importante en la regulación de la densidad en praderas de *T. testudinum*.

En resumen, *T. testudinum* es una especie de pasto marino que responde a las condiciones ambientales ajustando su metabolismo (contenido y balance de carbohidratos, pigmentos, entre otros), su fisiología (tasas fotosintéticas y respiratorias), la morfología (tamaño y peso de brotes foliares y subterráneos, hojas). Estos mecanismos adaptativos ocurren gracias a la respuesta individual de los módulos (unidades de planta con independencia potencial, para *T. testudinum* un módulo corresponde con un haz foliar con rizoma) y a la dominancia apical propia de esta especie y de otras especies de pastos marinos.

C. Praderas marinas asociadas a manglar en sistemas tropicales de islas de barrera

En los trópicos, los manglares y pastos marinos dominan frecuentemente los sistemas de islas de barrera (Reeves et al., 2020). Su presencia modula significativamente la dinámica de los sedimentos. Los pastos marinos, como ingenieros ecológicos, controlan procesos físicos y químicos que influyen en los paisajes marinos costeros (Gillis et al., 2017). Los manglares capturan y acumulan sedimentos orgánicos e inorgánicos ricos en minerales, carbono y nutrientes, proporcionando nutrientes esenciales para el desarrollo de los pastos marinos y creando ambientes más luminosos favorables para el crecimiento de las praderas marinas adyacentes (Saavedra-Hortua et al., 2023). La asociación entre manglares y pastos marinos mejora la densidad, biomasa, tasas de reclutamiento y longevidad de estos últimos. Los manglares protegen a las praderas del estrés hidrodinámico y facilitan el acceso a nutrientes, aumentando la densidad de brotes, hojas, flores, frutos, semillas y biomasa (Misra y Apte, 2020; Kammann et al., 2022). Misra y Deepak (2020) registraron que la presencia de manglares tiene

un impacto positivo significativo en la densidad, biomasa, productividad y crecimiento horizontal en *Thalassia hemprichii* en las islas Andaman y Nicobar, India. Las praderas de *T. hemprichii* en sitios con manglares (*Rhizophora apiculata*) superan mejor el estrés abiótico debido a la protección contra las olas y el suministro de nutrientes. En estos sitios, las praderas muestran mayor densidad de haces foliares y biomasa gracias a las condiciones favorables proporcionadas por los manglares, como sedimentos suaves y comunidades microbianas epífitas que ayudan en el ciclo de nutrientes. La producción de rizomas verticales y horizontales es considerablemente mayor en estos sitios, y la tasa de crecimiento de la población es positiva en la mayoría de los casos. En contraste, las praderas en sitios sin manglares enfrentan más estrés físico y térmico, resultando en menor densidad y biomasa, aunque muestran adaptaciones como mayor crecimiento vertical de las hojas. En algunos sitios, las praderas con manglares muestran un mayor crecimiento y supervivencia de las plantas, con más plantas jóvenes, comparado con sitios sin manglares. Estos hallazgos indican una respuesta positiva en la dinámica de la población de pastos marinos asociada a manglares, y sugieren que la conectividad ecológica entre pastos marinos y manglares puede aumentar la resiliencia de estos paisajes costeros frente a disturbios naturales, antropogénicos y escenarios de cambio climático.

D. Investigación de los rasgos vegetales de T. testudinum en la península de Yucatán

Estudios en el Caribe mexicano y Golfo de México han encontrado diferencias en los rasgos vegetales de *T. testudinum* en respuesta a gradientes ambientales de luz, temperatura, salinidad, la hidrodinámica, el hidropériodo, la perturbación antropogénica y natural, e incluso se han reportado diferencias en la expresión de estos rasgos en ambientes costeros interconectados e islas de barrera (Herrera-Silveira et al., 2010; May-Kú et al., 2010; Arellano-Méndez et al. 2011; Medina-Gómez et al., 2016; Cuevas et al., 2021). En el Caribe mexicano Gallegos et al. (1993) estudiaron la biomasa, contenido de carbono, nitrógeno y fósforo de las hojas y la dinámica de crecimiento de tres poblaciones de *T. testudinum*, con énfasis en los rizomas, tanto verticales como horizontales, para establecer la estructura de edad y la dinámica de población en estas poblaciones. Seleccionaron una población de barrera arrecifal en buena condición (Cancún), una población de laguna arrecifal (Puerto Morelos) y una población de laguna posterior a barra de arena (Laguna Bojórquez, Cancún), con el objetivo de mostrar una variedad de condiciones ambientales. Los autores reportaron que las tres poblaciones se encontraban limitadas por fósforo, además, las praderas muestreadas en la laguna presentaron los valores más altos de nitrógeno comparado con las de la laguna y

barrera arrecifal. Otro hallazgo interesante fue que las praderas de la condición lagunar presentaron una mayor biomasa y densidad de haces que sus contrapartes marinas, aunque desarrollaban haces con un número promedio de hojas más bajo, además de producir hojas más cortas. De igual forma, la biomasa del rizoma fue superior en la laguna.

Van Tussenbroek (1995), publicó un estudio sobre la variabilidad estacional relacionada a los cambios de la temperatura del agua, la cantidad de horas luz y sus efectos en el crecimiento de las hojas y la productividad primaria de *T. testudinum*. En el estudio se evaluaron tres sitios cubiertos de pastos marinos en el Parque Nacional Arrecifes de Puerto Morelos, México (franja cercana a la costa con influencia de descargas de agua de manglares, intermedio o laguna arrecifal y posterior a la franja arrecifal). Se midió la densidad de haces, crecimiento de hojas, iniciación, biomasa, producción primaria y se encontró que el crecimiento foliar, la biomasa y la producción primaria fueron más altos en la estación cercana a la costa con influencia de descargas de agua de manglares, intermedios en la laguna arrecifal y más bajos en la estación posterior al arrecife. La densidad, biomasa y la productividad primaria fueron mínimos en invierno y máximos en verano. El crecimiento de las hojas y la producción primaria se correlacionaron significativamente con la temperatura del agua y las horas de luz. Estos resultados sugieren que *T. testudinum*, en este lugar del trópico, adopta patrones de crecimiento en función de los recursos naturales que prevalecen con los cambios de estación; por lo que a inicios de año cuando aumenta la temperatura del agua y las horas de luz, el área fotosintética de las plantas aumenta principalmente debido a la producción de hojas nuevas. Durante mayo o junio, cuando se han formado suficientes hojas, la energía y los productos fotosintéticos se dirigen a aumentar la superficie de las hojas existentes.

Van Tussenbroek et al. (1996), estudiaron la biomasa, el crecimiento, morfología y contenido nutricional de la hoja de *T. testudinum* en la cuenca norte del sistema lagunar Nichupté, en Cancún, Quintana Roo, en relación con la transformación del paisaje y contaminación asociado al desarrollo turístico de la zona. Seleccionaron dos sitios para el estudio, laguna Bojórquez con cuatro estaciones de colecta y laguna Nichupté, con dos estaciones de colecta. El primero representa a sitios con influencia por descargas de aguas residuales y el segundo, sitios menos impactados. Este sistema lagunar de características oligotróficas en la década de 1970, comenzó a mostrar evidencias de deterioro para mediados de la década de 1980, entre las que destacan cambios en el estado trófico y el reemplazo de la especie dominante: *T. testudinum*. Los autores buscaban una posible asociación entre el aporte de nutrientes nuevos derivados de la actividad turística y cambios en la biomasa, la morfología, crecimiento y contenido nutricional de las hojas. Los resultados presentados fueron que las hojas de *T. testudinum* del interior de la

laguna Bojórquez, tenían un mayor contenido de fósforo, razón por la que se correlacionó positivamente con el crecimiento de las hojas. Por otro lado, la biomasa y la densidad fueron considerablemente más altos en la laguna Nichupté comparados con Bojórquez. Esto pudo deberse a condiciones subóptimas de luz que resultó en una menor densidad. Aunque las hojas mostraron un mayor crecimiento y alcanzaron una mayor biomasa por haz, en sitios con más nutrientes (nitrógeno y fósforo), las densidades más bajas en estos sitios dieron como resultado una biomasa de hojas más baja y una producción de hojas similar a las de las estaciones con condiciones más oligotróficas.

May-Kú et al. (2010), examinaron las diferencias morfológicas de *T. testudinum* en dos ambientes costeros: una zona sublitoral expuesta y una laguna costera protegida y con manglares en el norte de Quintana Roo. Estudiaron la biomasa total, la densidad de haces, la longitud y ancho de las hojas de junio 2001 a mayo 2002, con el objetivo de incluir la variación estacional y describir los cambios entre estaciones. Los principales hallazgos fueron que en la zona sublitoral expuesta, *T. testudinum* desarrolló una menor biomasa total y densidad de haces, pero las hojas eran más largas y anchas; a diferencia de la laguna costera, donde desarrolló una mayor biomasa total y densidad de haces, aunque las hojas fueron más cortas y estrechas. Encontraron además que *T. testudinum* respondió a los cambios estacionales, produciendo mayores valores de biomasa total, densidad, y ancho de las hojas en ambos ambientes durante las estaciones de lluvia y secas, a diferencia de la estación de nortes, donde el único valor que incrementó fue la longitud de las hojas. Los autores destacan que *T. testudinum* adapta su morfología a diferentes condiciones derivadas de la hidrodinámica y corrobora hallazgos previos que indican cómo ésta juega un papel significativo en la influencia de la morfología de los pastos marinos. Además de la hidrodinámica, la salinidad y la temperatura probablemente contribuyeron a las diferencias morfológicas observadas entre la laguna y la costa. La baja biomasa, densidad, longitud de las hojas y ancho de las hojas en los sitios de costa podrían interpretarse como adaptaciones a los esfuerzos mecánicos impuestos por las olas y corrientes, lo que resalta la importancia de la variación a escala local en la expresión de rasgos morfométricos, sugiriendo que las condiciones ambientales locales afectan significativamente las características físicas de *Thalassia testudinum*.

Herrera-Silveira et al. (2010), estudiaron el impacto negativo del turismo ecológico en praderas compuestas por *T. testudinum* en el Área Natural Protegida Costa Occidental de Isla Mujeres, Punta Cancún y Punta Nizuc, donde la actividad preponderante es el snorkeling. El estudio eligió dos sitios, uno fuertemente perturbado y otro, muy cercano a este, sin actividad turística. Ambos sitios compartieron características físicas e hidrológicas similares, como temperatura,

salinidad, oxígeno disuelto, exposición a las olas y tormentas, y profundidad (3 m). Midieron densidad, largo y ancho de las hojas para estimar el área específica de las hojas y, por último, crecimiento de hojas y rizomas. Se encontraron diferencias entre las variables. En el sitio turístico, los haces foliares fueron más escasos y pesaron menos y su densidad fue menor en el sitio no visitado. Sin embargo, el número de hojas por haz y el área específica de la hoja no mostraron diferencias entre los tipos de sitios, a diferencia de la tasa de crecimiento de la hoja, siendo las praderas del sitio turístico las que presentaron menor tasa de crecimiento. Es probable que múltiples mecanismos directos o indirectos pudiesen estar operando para que *T. testudinum* presente estas diferencias entre sitios, como el daño mecánico y la resuspensión de los sedimentos provocados por las actividades de esnórquel.

Van Tussenbroek (2011), describió la dinámica comunitaria de los pastos marinos y sus macroalgas asociadas en la laguna arrecifal de Puerto Morelos, Quintana Roo. Las lagunas arrecifales presentan condiciones ambientales distintas a las lagunas y bahías costeras. En las lagunas arrecifales no existe una estación seca o de lluvia claramente definida y los pastos marinos se encuentran expuestos a condiciones de mucha luz, concentraciones de nutrientes generalmente bajas en la columna y patrones estacionales impulsados por el ciclo solar anual. Además, los sedimentos carbonatados donde crecen suelen tener una menor concentración de nutrientes en el agua intersticial debido a las interacciones biogeoquímicas con otros elementos. *T. testudinum* es la especie dominante en términos de influencia y abundancia en esta laguna arrecifal, no obstante, en los sistemas arrecifales oligotróficos, la coexistencia de otras especies de pastos marinos y algas enraizadas es común. Este estudio mostró que la densidad de haces foliares y la biomasa aérea no presentaron cambios estacionales asociados al ciclo solar, aunque tanto la densidad de haces como la biomasa aérea de *T. testudinum* sí cambiaron con el tiempo. Las praderas mostraron un cambio gradual hacia una mayor inversión de biomasa en los tejidos foliares, consistente con la creciente entrada de nutrientes de origen antropogénico a la laguna arrecifal. El periodo reproductivo presentó un patrón estacional bien establecido, con la floración de *T. testudinum* ocurriendo de marzo a mayo, y la producción de frutos apareciendo de junio a septiembre. *T. testudinum* produce nuevos brotes foliares en el orden de meses a diferencia de las algas rizofíticas u otros pastos marinos de rápido crecimiento que producen sus módulos en el orden de semanas. Las fluctuaciones locales en la temperatura del agua, el régimen de luz (intensidad o fotoperiodo) y la entrada de nuevos nutrientes, son los principales factores que inducen cambios en las praderas y en los ciclos reproductivos en *T. testudinum* en la laguna arrecifal de Puerto Morelos.

Arellano-Méndez et al. (2011), investigaron la plasticidad fenotípica de *T. testudinum* en respuesta a las condiciones hidroquímicas mapeadas por regiones en la Bahía de la Ascensión y el impacto de eventos meteorológicos pasados. Uno de los principales hallazgos fue la identificación de cinco regiones hidrogeoquímicas caracterizadas por condiciones físico químicas distintas, como la temperatura, salinidad, nutrientes inorgánicos disueltos y clorofila-*a*. Se observaron diferencias en los rasgos morfométricos (largo y ancho de la hoja e índice de área foliar), densidad de haces y biomasa de *T. testudinum* entre estas regiones, indicando una fuerte plasticidad en respuesta a las condiciones ambientales preponderantes de cada región. Variables como la densidad y área foliar tuvieron una mejor respuesta en sitios con una alta transparencia del agua, una salinidad de entre 25 y 35 UPS y una alta concentración de nutrientes. Las praderas marinas de *T. testudinum* en la Bahía de Ascensión muestran una mayor resiliencia, debido a la variabilidad natural y gradientes de salinidad amplios presentes dentro de la bahía. Este estudio señala la importancia de entender la relación entre los rasgos vegetales de *T. testudinum* y las condiciones hidroquímicas locales, puesto que, al identificar las variables ambientales más fuertemente relacionadas con la expresión de rasgos, es posible generar predicciones y estrategias precisas para mitigar el efecto sinérgico de la contribución antropogénica y la ocurrencia periódicas de importantes perturbaciones ocasionadas por huracanes y tormentas tropicales en los ecosistemas costeros como los de la Bahía de la Ascensión.

Medina-Gómez et al. (2016) encontraron diferencias en la biomasa, morfometría y densidad de haces foliares en *T. testudinum* en respuesta a la distribución espacial y temporal de la salinidad, temperatura y concentración de nutrientes en la columna de agua en la Bahía de la Ascensión, en Quintana Roo, durante los años 2006 y 2007. Bahía de la Ascensión recibe volúmenes importantes de agua dulce subterránea durante todo el año, aunque este aporte es especialmente intenso durante la temporada de lluvias, lo que conduce a cambios en la salinidad, temperatura y a un incremento en la entrada de nutrientes al sistema. *T. testudinum*, la especie dominante en toda la bahía exhibió una menor biomasa aérea durante la temporada de lluvias, en comparación con la temporada de secas. Las praderas adyacentes a la zona marina mostraron mayor biomasa aérea y las de la cuenca central, las más bajas en ambas temporadas. La biomasa subterránea presentó un patrón similar a la biomasa aérea, aunque en los sitios ubicados a sotavento del cayo de manglares, registraron la biomasa subterránea más alta y no respondieron a los cambios estacionales. La longitud y ancho de la hoja presentaron una variación estacional, desarrollando hojas más cortas durante la estación de lluvias a lo largo de toda la bahía. Las praderas cercanas a los cayos con manglares presentaron las hojas más

largas y anchas. La densidad de haces aumentó durante la temporada de lluvias en todos los sitios, sin embargo, fue menor en los sitios de los márgenes continentales de la bahía. La capacidad de la especie para ajustar su morfología y estrategias de vida en función de las condiciones de luz, salinidad, temperatura y nutrientes demuestra la importancia de los gradientes ambientales para comprender la capacidad de aclimatación y tolerancia de las praderas marinas de *T. testudinum*. En la Bahía de Ascensión, esta especie se desarrolla en una amplia gama de niveles de salinidad, desde condiciones marinas hasta mesohalinas (<16‰). La respuesta exhibida por *T. testudinum* en la bahía, particularmente las praderas ubicadas en los márgenes continentales de la bahía demuestran una mayor resiliencia a los cambios en las características fisicoquímicas de la cuenca en relación con las praderas en ambientes más amortiguados por la zona marina. Los rasgos exhibidos por estas praderas proporcionan información relevante sobre la capacidad de adaptación de esta especie en entornos ambientales cada vez más variables.

En el Golfo de México, la investigación de Cuevas et al. (2021) en la Laguna de Términos reveló una significativa variabilidad en los rasgos morfológicos y de pradera en tres especies de pastos marinos, entre ellas *T. testudinum*, en respuesta al estrés debido a actividades antrópicas alrededor y dentro de la laguna ocurrido a lo largo de una década. Las praderas de *T. testudinum* que se desarrollaban a sotavento de la Isla del Carmen presentaron mayor densidad de haces (≈ 500 haces m^2), hojas más largas y un mayor índice de área foliar. De igual forma, la proporción biomasa aérea/biomasa subterránea fue mayor en la zona central y áreas adyacentes, donde se encuentran protegidas de las corrientes superficiales, presentan una salinidad promedio de 34.5‰, un índice bajo de atenuación de la luz, menor resuspensión de sedimentos y se encuentran bien preservadas con canales que comunican con los manglares del interior. La respuesta de *T. testudinum* a lo largo del gradiente de exposición temporal y espacial presentado en este estudio manifiesta que esta especie se adapta para su supervivencia en entornos dinámicos y cambiantes, permitiendo ajustar su morfología y estrategias de vida según las condiciones ambientales. Esta plasticidad es esencial para la resiliencia de la especie frente a amenazas ambientales y degradación costera como las que enfrenta en la Laguna de Términos.

HIPÓTESIS

Las condiciones bióticas y abióticas en los hábitats de barrera frontal (costa) y laguna posterior de Boca Iglesias, caracterizados por frente de playa y manglar respectivamente, influirán en los rasgos vegetales de *Thalassia testudinum* y determinarán su estructura. Se plantea que la protección contra la acción de las olas y corrientes dentro de la laguna costera, además de la presencia extendida de manglar, favorecerá la depositación de sedimentos finos, la remineralización de materia orgánica y la disponibilidad de nutrientes, permitiendo a *Thalassia testudinum* desarrollar hojas más largas, con mayor área foliar y mantener mayor biomasa, densidad y cobertura en comparación con su contraparte marina.

OBJETIVO GENERAL

Determinar las diferencias en los rasgos vegetales en praderas compuestas por *Thalassia testudinum* en dos ambientes costeros interconectados (laguna y costa), en un sistema de islas de barrera en Boca Iglesias, Quintana Roo, durante la temporada de secas de 2023.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Determinar la longitud y ancho de la hoja verde, área foliar por haz, longitud de la vaina y número de hojas por haz foliar de *Thalassia testudinum* en los hábitats de barrera frontal y laguna posterior de Boca Iglesias.
2. Determinar la biomasa total, densidad de haces foliares, densidad de ápices, longitud del rizoma horizontal y cobertura foliar de *T. testudinum* en los hábitats de barrera frontal y laguna posterior de Boca Iglesias.
3. Investigar la influencia de la salinidad del agua, temperatura, concentración de nutrientes (superficial e intersticial), contenido de materia orgánica y tamaño del grano de los sedimentos en los hábitats de barrera frontal y laguna posterior de Boca Iglesias.
4. Determinar la cobertura/abundancia de grupos taxonómicos en las praderas de *T. testudinum* en los hábitats de barrera frontal y laguna posterior de Boca Iglesias.
5. Establecer si existen relaciones entre las variables ambientales y las variables de respuesta de *T. testudinum* en los hábitats de barrera frontal y laguna posterior de Boca Iglesias.

CAPÍTULO 2 MATERIALES Y MÉTODOS

I. Descripción general del área de estudio

Los humedales de Boca Iglesias, situados en la costa nororiental de la península de Yucatán, al norte de Quintana Roo, están ubicados en un área costera libre de desarrollo, tanto en el litoral costero como en su parte continental. Este territorio está geográficamente vinculado al municipio de Isla Mujeres y se encuentra aproximadamente a unos 50 km lineales de la ciudad de Cancún, municipio de Benito Juárez (figura 3). En el año 2016, estos humedales costeros fueron declarados zona núcleo de uso restringido en el diario oficial de la federación y pasaron a formar parte de la Reserva de la Biosfera Caribe Mexicano (DOF, 30/11/2018). Comprende una superficie de 3,407.79 hectáreas, conformada por un polígono ubicado al norte del Área Natural Protegida que abarca la mayor parte de la laguna de Boca Iglesias, sitios susceptibles de inundación y manglares que bordean la laguna. Esta superficie se encuentra libre de infraestructura y actividades humanas.

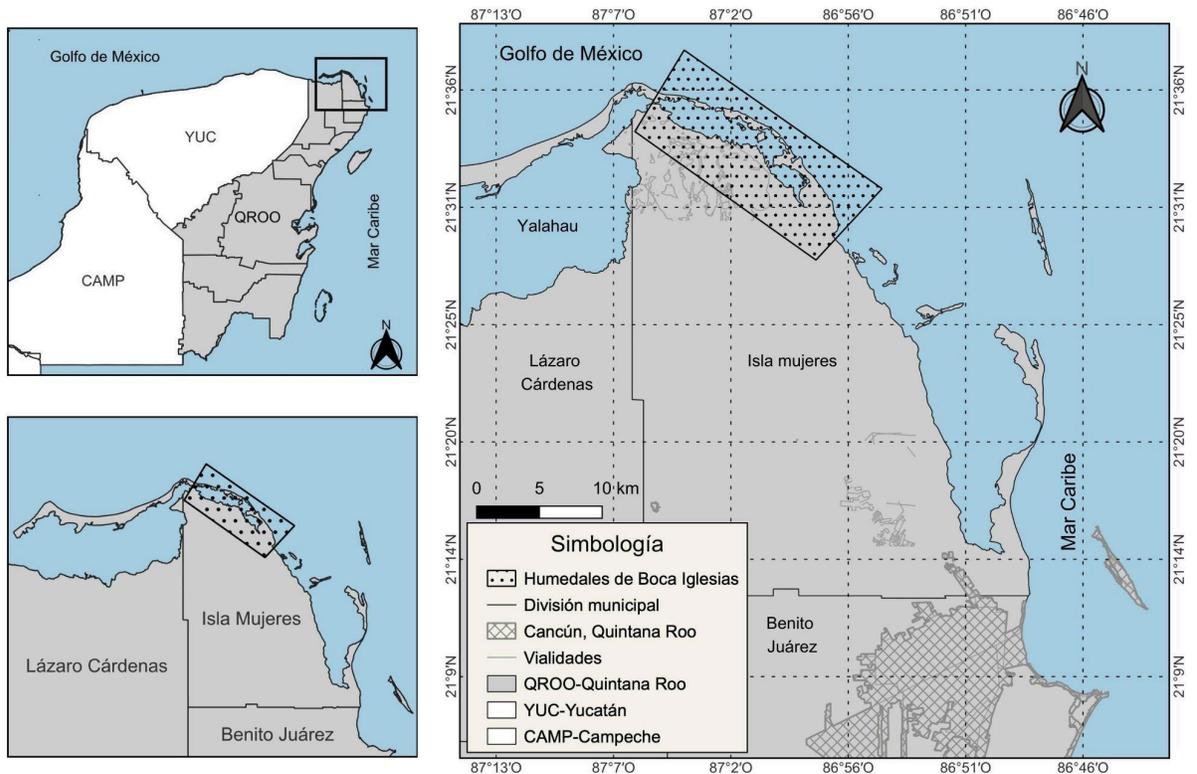


Figura 3. Localización geográfica de los humedales de Boca Iglesias y principales puntos de referencia.

Desde una perspectiva transversal a la línea de costa, los humedales de Boca iglesias lo componen: 1) una zona continental, cuya vegetación dominante es selva baja, siendo el mangle negro (*Avicennia germinans*) el dominante, 2) una laguna costera con manglar de cuenca cuya vegetación dominante es el manglar rojo (*Rhizophora mangle*), 3) canales y bocas de comunicación que facilitan el intercambio de agua entre la laguna y el océano adyacente, 4) islas de barrera constituidas por dunas y manglares de franja y, 5) una extensa plataforma de barrera sumergida que se extiende desde la pendiente costera en la línea de playa, hasta cientos de metros sobre la costa (figura 4).



Figura 4. Boca del limbo, norte de Boca Iglesias. Se observa parte de la laguna costera, el canal, la boca, las islas de barrera y al fondo, el Golfo de México.

La biogeoquímica de la laguna y la zona costera somera está intrínsecamente ligada a los procesos físicos que acontecen en la zona continental y en la zona marina adyacente. Estos procesos incluyen los flujos y descargas submarinas de aguas subterráneas que fluyen en dirección preferencial hacia el mar, el transporte de sedimentos y el afloramiento de aguas profundas durante la primavera y el verano frente a la costa de Cabo Catoche (Merino-Ibarra, 1997; Mateos-Jasso, 2009). Estos eventos de surgencia transportan aguas oceánicas profundas, frías (16°C - 22.5°C) y ricas en nutrientes hacia la superficie, emergiendo sobre la

Plataforma de Yucatán, plataforma marina que se extiende a lo largo de litoral costero de la zona de estudio (Reyes-Mendoza et al., 2015). La intensa dinámica oceánica transporta e introduce sedimentos y agua oceánica rica en nutrientes hacia el interior de la laguna costera de Boca Iglesias. El intercambio de agua entre la laguna y el océano es facilitado por las mareas diurnas, que presentan una amplitud promedio de 0.4 m (Carrillo et al., 2007), promoviendo flujos bidireccionales de materia y energía a lo largo de un gradiente transversal que agrupa los ecosistemas continentales costeros y oceánicos (Cárdenas-Palomo et al., 2015; Reyes-Mendoza et al., 2015).

Los humedales de Boca Iglesias, al ser un sistema de islas de barrera, comprenden una serie de ambientes sedimentarios interconectados por bocas y canales que desempeñan un papel crucial en la configuración del paisaje costero y en la dinámica del ecosistema en su conjunto (Oertel, 1985). En la franja costera, los sedimentos están constituidos principalmente por arenas, a diferencia del ambiente lagunar donde dependiendo de su proximidad al manglar y su posición con respecto a los canales y las bocas de entrada, se observa una mezcla de limos y arenas finas. Los sedimentos limosos que se acumulan en el interior de la laguna tienen su origen en áreas interiores, donde las tasas de sedimentación son significativamente más altas debido a la baja energía del sistema y a la deposición constante de material sedimentario, frecuentemente facilitada por procesos como la floculación y la acumulación de materia vegetal provenientes del manglar (Schwartz y King, 2024). Por otro lado, los sedimentos cercanos a los canales y bocas presentan otras características sedimentarias, influenciadas por el transporte y la deposición de sedimentos introducidos por corrientes marinas que los redistribuyen.

A. Características ambientales y ecológicas de la laguna

La laguna es un cuerpo semi cerrado que se extiende a lo largo de ≈ 13.5 km de longitud y ≈ 2.5 km de amplitud, con una profundidad máxima de 2 m, de aguas transparentes, salinidad en el rango de 32 a 36 UPS y temperatura superficial de 31 a 34°C. Presenta 4 bocas de conexión con el mar: de sur a norte se encuentran las bocas Laberinto, Palo bravo, Boca nueva y Boca del limbo; siendo esta última la de mayor extensión, con aproximadamente 300 m de longitud. Las vegetaciones sobresalientes son 1) el manglar de cuenca (*Rhizophora mangle*) formando cayos y mogotes de vegetación densa y, 2) vegetación acuática sumergida (VAS) dominada por la especie *Thalassia testudinum*. Otra VAS observadas son macroalgas marinas de los géneros *Acanthophora*, *Penicillus*, *Dictyota*, *Laurencia*, *Halimeda*, *Jania*, así como macroalgas típicas de ambientes salobres como *Batophora*. *T. testudinum* forma praderas monoespecíficas, en ocasiones fragmentadas en parches, con alta cobertura vegetal de entre el 90% y el 95%

(Hernández-Arana et al., 2018). Los humedales en la laguna de Boca Iglesias son estructuralmente complejos y están asociados con una diversidad faunística local enriquecida, por lo que es considerado un ecosistema crítico (DOF, 30/11/2018). Presenta un buen estado de conservación, en donde convergen aguas dulces y salobres, originadas por la desembocadura de las fracturas geológicas que conectan la laguna y la parte continental. Este ecosistema es de gran importancia para las pesquerías de la región debido a que es un área importante para la reproducción, crecimiento, repoblamiento y resguardo de alevines y reclutas de especies de peces y crustáceos de importancia ecológica y comercial para la región como el camarón (*Penaeus brasiliensis*), el pargo (*Lutjanus* sp.), la corvina (*Cynoscion* sp.), el robalo (*Centropomus* sp.), entre otras, y de tiburón (*Carcharhinus* sp.) (DOF, 30/11/2018). Asimismo, incluye áreas de alimentación, descanso y reproducción de poblaciones de manatí del Caribe (*Trichechus manatus*) especie en peligro de extinción, así como la tortuga marina de carey (*Eretmochelys imbricata*), la tortuga marina caguama (*Caretta caretta*) y la tortuga marina verde del Atlántico o tortuga blanca (*Chelonia mydas*), especies en categoría de riesgo de acuerdo a la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Por otro lado, es un sitio importante para las rutas migratorias, zonas de anidación o alimentación y descanso de numerosas poblaciones de aves residentes y migratorias, entre los más representativos se encuentran: ibis blanco (*Eudocimus albus*), garza cucharón (*Cochlearius cochlearius*), pelícano blanco (*Pelecanus erythrorhynchos*), garza morena (*Ardea herodias*), cerceta ala azul (*Anas discors*) y la garza colorada (*Egretta rufescens*) esta última especie sujeta a protección especial de acuerdo a la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 (DOF, 30/11/2018).

B. Características ambientales y ecológicas de la costa

La zona costera de los humedales de Boca Iglesias se encuentra próxima a Isla Contoy y posee un litoral costero de ≈18 km de longitud, con una plataforma costera de pendiente suavizada con una profundidad máxima de 6m que se mantiene hasta cientos de metros fuera de la costa. El área generalmente tiene temperaturas promedio superficiales más bajas (28°C en verano y 22.5°C en invierno) que el resto de la costa caribeña de Quintana Roo. La salinidad suele variar de 33 a 41 UPS durante la temporada de secas (entre los meses de marzo a junio) y nortes (entre los meses de noviembre a febrero), respectivamente (Gallegos y Hernández, 2020). Esta zona costera presenta una carga de nutrientes altas por la surgencia estacional local que tiene influencia en la plataforma continental poco profunda frente a las islas de barrera de Boca Iglesias (Mendelssohn et al., 2017). Las vegetaciones sobresalientes son 1) vegetación de duna costera con herbáceas del género *Salicornia* y *Batis*, 2) franja costera con mangle rojo, ambos

elementos desempeñando un papel crucial en la estabilidad de las islas de barrera y, 3) VAS dominada por la especie *Thalassia testudinum*. Otra VAS observadas son macroalgas marinas de los géneros *Halimeda*, *Avrainvillea* y *Caulerpa*. *T. testudinum* coloniza aguas someras formando praderas monoespecíficas, con valores de cobertura vegetal de entre el 70% y el 90%. Se asocia ocasionalmente con *Halodule wrightii*, octocorales, colonias de corales pétreos, corales de vida libre, gorgonáceos y poríferos (Hernández-Arana et al., 2018). En esta zona no existen formaciones arrecifales. La diversidad de fauna marina se debe principalmente a la interacción de aguas provenientes del mar Caribe, el Golfo de México y las aguas frías del Canal de Yucatán. Esta mezcla de aguas aporta los nutrientes necesarios para la proliferación del plancton en el área y la formación de extensas praderas marinas. La gran cantidad de plancton favorece a su vez la presencia de importantes cardúmenes de peces pelágicos que son alimento para la gran variedad de aves marinas que habitan y transitan por la zona (Programa de Manejo Parque Nacional Isla Contoy, 2015), y las extensas praderas marinas, son importantes áreas de alimentación, descanso y reproducción de las tres especies de tortugas marinas listadas previamente (ver arriba). La cacerolita de mar (*Limulus polyphemus*) es otra especie en peligro de extinción según la Norma Oficial Mexicana Nom-059-Semarnat-2010, que anida en el litoral costero de los humedales de Boca Iglesias (DOF, 30/11/2018).

II. Estrategia de muestreo

El muestreo se realizó a finales del mes de marzo y principios del mes de abril del año 2023, fue diseñado con el fin de determinar las correlaciones entre las condiciones abióticas y bióticas con los rasgos de *Thalassia testudinum* y las características estructurales de sus praderas. El estudio incluyó a las praderas ubicadas en el frente de playa (costa) y el sistema lagunar (laguna) en 10 sitios por cada ambiente, que se consideraron como réplicas. La distancia definida entre sitios fue de aproximadamente 1.5 km (para ambos ambientes) para obtener mayor representatividad (figura 5). Las etiquetas fueron listadas con las leyendas BIL para la laguna (Boca Iglesias Laguna) y numeradas del 1 al 10. Para la costa, las etiquetas BIM (Boca Iglesias Costa) fueron de igual forma numeradas del 1 al 10.

Sitio	Latitud	Longitud
BIL1	21°31'5.84"N	86°58'39.13"O
BIL2	21°31'46.19"N	86°58'35.13"O
BIL3	21°32'12.58"N	86°58'45.82"O
BIL4	21°32'24.36"N	86°59'9.61"O
BIL5	21°32'33.23"N	86°59'34.06"O
BIL6	21°33'18.16"N	87° 0'0.05"O
BIL7	21°33'54.56"N	87° 0'49.94"O
BIL8	21°34'6.40"N	87° 1'37.94"O
BIL9	21°34'17.86"N	87° 2'29.24"O
BIL10	21°34'23.06"N	87° 2'56.86"O
BIM1	21°31'45.63"N	86°57'47.13"O
BIM2	21°32'5.77"N	86°58'1.87"O
BIM3	21°32'48.49"N	86°58'29.79"O
BIM4	21°33'23.72"N	86°59'5.10"O
BIM5	21°34'1.21"N	86°59'36.47"O
BIM6	21°34'25.54"N	87° 0'17.87"O
BIM7	21°34'52.07"N	87° 1'3.84"O
BIM8	21°35'3.47"N	87° 1'42.78"O
BIM9	21°35'10.19"N	87° 2'17.87"O
BIM10	21°35'23.96"N	87° 2'55.76"O

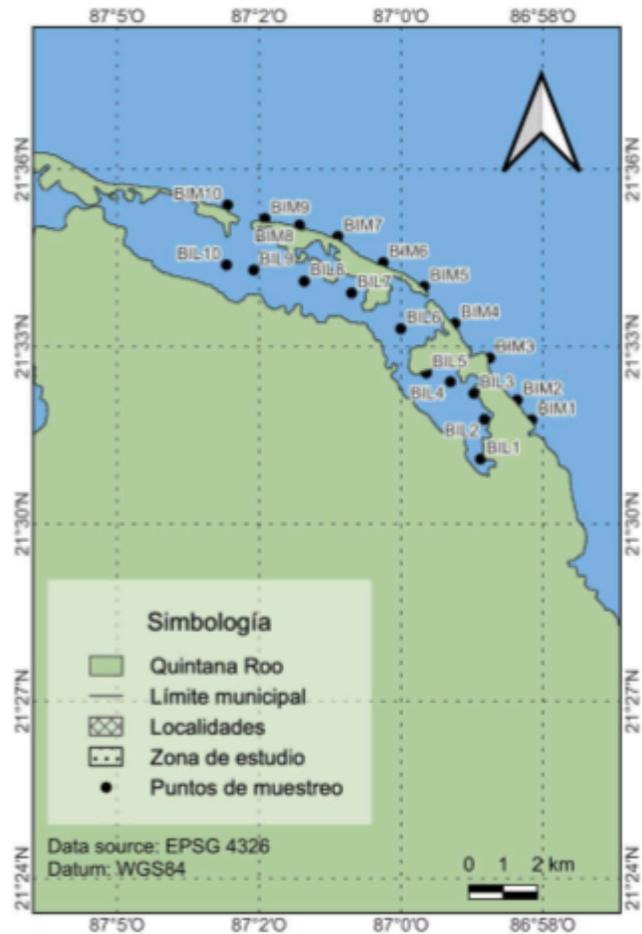


Figura 5. Latitud y longitud de los sitios de muestreo expresados en grados, minutos y segundos. Etiquetas BIL (Boca Iglesias Laguna) y BIM (Boca Iglesias Mar).

La selección de los sitios de muestreo se realizó basándose en el único documento técnico que existe de los humedales de Boca Iglesias (Hernández-Arana et al., 2018), una prospección previa a los puntos de colecta seleccionados, y el análisis de imágenes de satélite disponibles en Google Earth (figura 6). Con esta herramienta fue posible visualizar la presencia de pastos marinos en los sitios seleccionados, mismos que fueron verificados *in situ* al momento de la prospección. Se eligió trabajar con praderas, en ocasiones fragmentadas en parches en la laguna, a una profundidad de 0.80 m y 1.2 m para ambos ambientes.

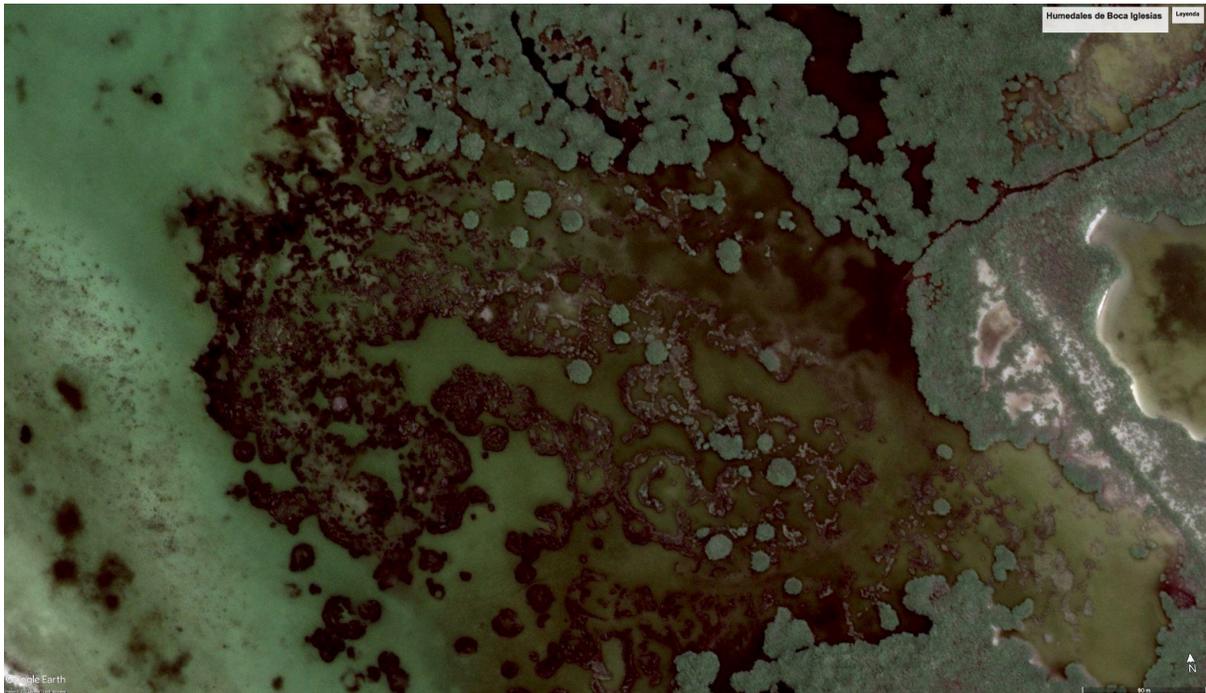


Figura 6. Imagen satelital infrarroja tomada de Google Earth donde se observan fondos con vegetación acuática sumergida. Laguna costera, sitio BIL-1 ubicado al sur de Boca Iglesias.

III. Obtención de datos

En la tabla 2 se presentan las variables biológicas de *Thalassia testudinum* y las variables ambientales evaluadas en el presente estudio. La metodología empleada por cada sección se muestra a detalle a posteriori.

Tabla 2. Parámetros biológicos y ambientales evaluados en los humedales de Boca Iglesias.

Variables estructurales y de función evaluadas en <i>Thalassia testudinum</i>	
Variables morfométricas	Longitud de la lámina de la hoja (cm)
	Ancho de la lámina de la hoja (cm)
	Longitud de la vaina (cm)
	Número de hojas por haz foliar (no. m ⁻²)
Variables estructurales y de función en el hábitat	Longitud total del rizoma horizontal (cm m ⁻²)
	Biomasa arriba del sustrato (g m ⁻²)
	Biomasa abajo del sustrato (g m ⁻²)
	Densidad de haces foliares maduros (no. m ⁻²)
	Densidad de haces juveniles (no. m ⁻²)
	Densidad de hojas (no. m ⁻²)
	Densidad de ápices de rizoma (no. m ⁻²)
Cobertura (%)	
Parámetros de la evaluación ambiental de la laguna y costa	
Calidad del agua	Salinidad superficial (UPS)
	Temperatura superficial (°C)
	Nutrientes inorgánicos superficiales e intersticiales (μM)
	- NO ₃ ⁻ - Nitratos
	- NH ₄ ⁺ - Amonio
	- PO ₄ ⁻³ - Fosfatos
	- SiO ₂ - Silicatos
	Nutrientes totales superficiales (μM)
- Nitrógeno total	
- Fósforo total	
Sedimentos	Materia orgánica (%)
	Tamaño del grano (%)

A. Procesamiento de muestras de *Thalassia testudinum*

En cada uno de los sitios de colecta se extrajeron dos núcleos de pastos marinos con un nucleador de acero inoxidable de 15 cm de diámetro y 50 cm de profundidad. Un total de 40 núcleos fueron recolectados; 20 en la laguna y 20 en la costa. El sedimento removido al extraer los núcleos fue regresado al lugar de extracción para mitigar cualquier efecto del muestreo sobre la pradera. El material vegetal lavado fue colocado en bolsas de plástico y preservado en frío hasta su traslado al laboratorio. En el laboratorio, las muestras fueron colocadas en un congelador a una temperatura aproximada de -4° C para preservar los tejidos hasta su procesamiento. Previo al procesamiento de las muestras, cada núcleo fue descongelado con agua a temperatura ambiente hasta que fuese fácil separar los tejidos. Una vez descongelado el núcleo, se separaron los tejidos vegetales de *T. testudinum* en raíces, rizomas y haces foliares. Las algas (cuando estuvieron presentes), fueron limpiadas, separadas por taxa y reservadas para ser secadas y pesadas para la estimación final de su biomasa.

Las raíces de *T. testudinum* fueron vigorosamente lavadas para eliminar restos de sedimento y se les limpió meticulosamente para eliminar los restos de algas filamentosas, con el objeto de evitar una sobreestimación de su biomasa. Posteriormente, se separó el tejido vivo del muerto sumergiendo las raíces limpias en agua para coleccionar únicamente el tejido que flotase en la superficie (tejido vivo). Se realizó el mismo procedimiento de lavado con el rizoma horizontal y se descartó todo aquel tejido que no estuviese turgente. A los rizomas verticales se le eliminaron las fibras muertas de las hojas envainantes viejas que fueron consideradas como tejido muerto y no se incluyeron en la biomasa. Se contaron los haces foliares con hojas bien desarrolladas y se identificaron y contaron los haces reactivados e intermedios (figura 7, categoría 4 y 5, respectivamente). Se contabilizan además los ápices de rizoma horizontales (figura 5, categoría 2 b) y los rizomas laterales con ápice latente (recuadro, figura 8) (van Tussenbroek et al., 2000). Por cada haz foliar, se tomaron los siguientes datos morfométricos: longitud y ancho de todas las hojas, longitud de la vaina y número de hojas por haz (CARICOMP, 2001). Estos datos fueron tomados con la ayuda de una regla y un vernier milímetro de la marca y modelo Truper CALCA-6. Se inspeccionaron todos los haces foliares en búsqueda de botones florales, y se registró el número de haces con estructuras reproductoras masculinas y femeninas. Se separó el material vegetal en partes subterráneas (rizoma, raíz y vaina) de la parte aérea (hojas verdes) (Perera-Valderrama et al., 2020). Por muestra, se anotó la longitud total del rizoma horizontal, colocando los fragmentos del rizoma de forma lineal y paralela a una regla de 50 cm.

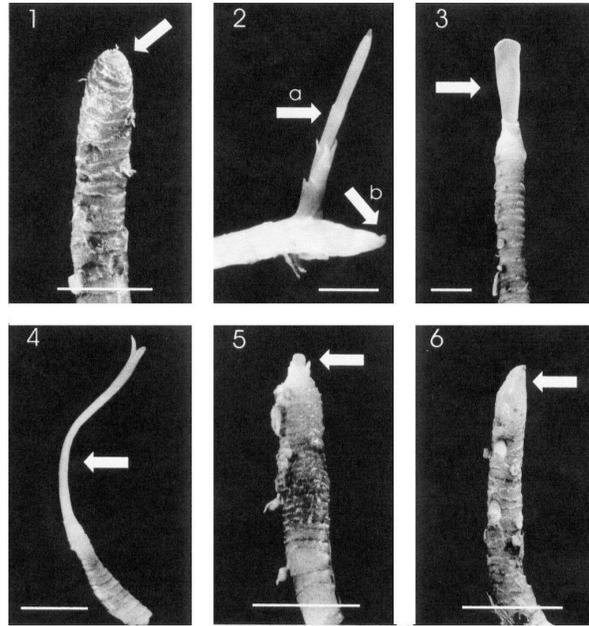


Figura 7. Haces de crecimiento en estado latente. Categoría 1, brotes inactivos (sin meristemo apical activo); Categoría 2, juveniles; categoría 3, haces foliares; categoría 4, haces reactivados; categoría 5, haces intermedios y, categoría 6, haces inactivos o latentes. Tomada de van Tussenbroek et al., 2000.



Figura 8. Haces con crecimiento activo, juveniles y estructuras laterales de crecimiento indefinido, indicados con flecha y recuadro.

Las hojas verdes fueron sumergidas en ácido clorhídrico al 5% por unos minutos, se enjuagaron vigorosamente con agua corriente y, con la ayuda de una navaja, todas las hojas fueron

raspadas delicadamente para la eliminación de las algas epífitas (Van Tussenbroek, 2011; Perera-Valderrama et al., 2020; Botello et al., 2022). Finalmente, todas las partes fueron colocadas en charolas de aluminio para ser secadas en incubadora a 60° C por 72 horas o hasta que todos los tejidos estuviesen completamente secos. Una vez seco el material vegetal, todas las partes fueron pesadas por separado para la estimación de la biomasa (g peso seco por m²) de los tejidos subterráneos y foliares verdes de *T. testudinum*.

B. Estimaciones *in situ*

En cada sitio se realizaron las estimaciones visuales *in situ* de los valores de cobertura de *Thalassia testudinum* y otros grupos taxonómicos vegetales. Se lanzaron dos cuadrantes (0.5 x 0.5 m) al azar y se estimó visualmente la abundancia de cada grupo vegetal, utilizando la escala Braun Blanquet (Braun-Blanquet, 1972; Madden et al., 2009). La escala Braun Blanquet consiste en una escala combinada de abundancia y cobertura (tabla 3, columna 2 y 3). Las primeras categorías son para especies de pastos marinos pequeños que rara vez alcanzan una cobertura alta, como *Halodule wrightii*, o especies poco abundantes como algunas algas rizofíticas. El porcentaje de cobertura indicado como punto medio (columna 4), es el promedio ponderado del valor de cobertura/abundancia para cada una de las categorías.

Tabla 3. Escala combinada de Braun-Blanquet. Para una pradera de pastos marinos, un individuo es un haz foliar y un talo para las algas rizofíticas. % de cobertura para análisis (punto medio de la clase).

Valor	Abundancia	Cobertura (%)	Cobertura (%) (punto medio)
r/R	Rara: 1 o 2 individuos	-	0.1
+	Unos pocos individuos	<1	0.5
1	Varios individuos	<5	3
2	Muchos individuos	5-25	15
3	-	25-50	37.5
4	-	50-75	62.5
5	-	>75 (75-99)	87

C. Procesamiento de muestras de la evaluación ambiental

1. Contenido de materia orgánica en el sedimento

Para el análisis del porcentaje de materia orgánica de los sedimentos marinos, se extrajo 1 núcleo de PVC de 5 cm de diámetro y 40 cm de longitud del área contigua a los pastos marinos en cada sitio de colecta. Las muestras fueron preservadas en frío hasta su traslado al laboratorio. Una vez en el laboratorio, estas fueron congeladas hasta su procesamiento. Después de descongeladas, las muestras fueron colocadas en charolas de aluminio, decantadas y secadas a 60 °C durante 72 horas. Los sedimentos secos fueron tamizados con un colador grueso (0.6x0.5 mm), para retirar restos de conchas (bivalvos, gasterópodos), restos de algas calcáreas y material vegetal (restos muertos de rizomas, raíces y hojas).

La determinación de la materia orgánica en estos sedimentos se corrió por triplicado, empleando el método de pérdida por ignición aplicando el procedimiento estandarizado por Luczak et al. (1997), revisado y modificado por Heiri et al. (2001). Las muestras de sedimentos y crisoles de cerámica fueron colocadas en una estufa de secado a 60°C durante 24 horas para mantenerlos a peso constante. Al día siguiente, estos fueron retirados de la estufa y colocados en un desecador por al menos 1 hora, antes de ser etiquetados y pesados en una balanza analítica *Ohaus EX 124*. Se colocaron ~2 g de sedimento seco en cada crisol. Posteriormente, las muestras fueron colocadas dentro de un horno de mufla *Carbolite Gero ELF 11/14B* para hacer la combustión de las muestras a 500°C durante 5 horas. Al término de este proceso, las muestras fueron dejadas enfriar dentro del horno de mufla para después ser retiradas y colocadas dentro de desecadores por al menos 2 horas. Después de este tiempo, se pesaron los crisoles con la muestra. El porcentaje de materia orgánica (%MO) se estimó utilizando la siguiente fórmula:

$$\frac{W_0 - W_f}{W_0} * 100 = \% \text{ de MO}$$

Donde:

W_0 es el peso inicial de la muestra.

W_f es el peso de la muestra después de la combustión.

2. Tamaño del grano

La estimación del tamaño del grado en los sedimentos se determinó por el método de cribado de agregados finos mediante el uso de tamices con diferentes aperturas (tabla 4). 150 g de sedimento seco se pasaron por una torre de tamices con tamaños de malla de 2.0 mm, 1.0 mm,

0.500 mm, 0.250 mm, 0.125 mm y hasta la malla 0.063 mm. Cada abertura de tamiz corresponde a un tamaño específico de grano, cuya descripción y clasificación se enlistan en la tabla 3 y está basada en la clasificación de Wentworth (1922). Las fracciones retenidas en cada tamiz fueron pesadas en una balanza analítica para calcular el porcentaje del material retenido y, posteriormente, clasificar las arenas y limos en sus diferentes fracciones (Mahatma L., 2020).

Tabla 4. Escala modificada del tamaño del grano de Wentworth (1922). Datos tomados de Eleftheriou (2013).

Clasificación Wentworth	Descripción	Apertura (mm)
Arenas	Arena muy gruesa	2
	Arena media	0.5
	Arena fina	0.25
Limos	Limos gruesos	0.063

3. Calidad del agua

La toma de muestras para el análisis de calidad del agua se llevó a cabo siguiendo las consideraciones técnicas estipuladas en las normas oficiales mexicanas con el fin de determinar las características físicas y químicas del agua en cuerpos costeros propiedad de la nación (NOM-001-SEMARNAT-2021). Los parámetros físicoquímicos que se tomaron en campo fueron temperatura (°C) y salinidad (UPS) utilizando una sonda multiparamétrica HANNA modelo HI 98494.

a) Nutrientes inorgánicos disueltos intersticiales y superficiales

Se tomó una muestra de agua intersticial en cada sitio de colecta. El muestreo se llevó a cabo con un dispositivo que constó de una jeringa de 60 mL acoplada a una manguera de nivel y ésta a un tubo de acrílico perforado en el fondo, a la que se le adaptó un tensor para extraer de manera pausada el agua del intersticio a 20 cm de profundidad. La muestra pasó por un pre-filtro de algodón para retirar los sólidos disueltos, para después ser filtrada *in situ* mediante la adaptación de un dispositivo de filtrado especial para filtros de membrana mixta de celulosa hidrofóbica MF-Millipore™ de 0.2 µm donde se hizo pasar el agua a botellas de polietileno de alta densidad tipo Nalgene® con capacidad de 100 mL llenadas hasta ¾ de su capacidad.

Para los nutrientes disueltos superficiales, se tomó una muestra de agua superficial en cada sitio de colecta. Las muestras fueron filtradas *in situ*, utilizando jeringas de 60 mL y el agua se colocó en frascos de 30 ml que fueron colocados en hielo para su traslado al laboratorio. Para la estimación de los nutrientes totales, se utilizaron frascos de vidrio ámbar a los que se les añadió 50 ml de muestra y 5 mL de persulfato, para realizar la oxidación de la materia orgánica disuelta *in situ*. Todas las muestras fueron trasladadas en hieleras a una temperatura de $\approx 4^{\circ}\text{C}$ y posteriormente fueron congeladas a -20°C y preservadas hasta su análisis. Previo a su análisis y para completar la digestión de las muestras de nutrientes totales, se realizó la digestión en autoclave a una temperatura de 80°C y presión constante por 30 minutos, para convertir todo el nitrógeno a nitratos y el fósforo a fósforo reactivo soluble, siguiendo la metodología propuesta por Valderrama (1981) y tomando en consideración lo expuesto por Grasshoff et al., (1983). Todas las muestras fueron enviadas al Centro Universitario de Investigación Oceanológicas de la Universidad de Colima para su análisis por sistema de flujos segmentados. En la tabla 5 se presenta el resumen de los análisis realizados, así como el método analítico empleado y su precisión para cada componente evaluado.

Tabla 5. Síntesis de los análisis y métodos utilizados para el análisis de las muestras de calidad del agua intersticial y superficial.

Muestra	Análisis	Método analítico	Precisión
Agua intersticial y superficial	Nitrato + nitrito	Reacción de Griess. Método sulfanilamida, basado en Strickland y Parsons (1972).	0.01 μM
	Amonio	Método de fenol-hipoclorito de sodio descrito por Solorzano (1969).	0.01 μM
	Fosfatos	Reacción con molibdato de amonio y tartrato de antimonio potásico en un medio ácido basado en Grasshoff et al., (1983).	0.01 μM
	Silicatos	Método del molibdosilicato.	0.01 μM
Agua superficial	Nitrógeno y fósforo total	Oxidación con persulfato y digestión siguiendo la metodología de Valderrama (1981) y Grasshoff et al., (1983).	1.0 μM para N 5.0 μM para P

IV. Análisis de datos

Todos los datos morfométricos obtenidos de los dos núcleos fueron promediados por sitio. Los datos de la longitud del rizoma, biomasa y densidad a cm m^{-2} , gramos de peso seco por m^2 y número por m^2 , respectivamente. Los datos de abundancia/cobertura de los dos cuadrantes tomados *in situ* se convirtieron a % de cobertura, luego se obtuvo el punto medio por clase (tabla 3) y, por último, se calcularon las medias.

A los datos de nutrientes (intersticiales, superficiales y totales), no se les dio tratamiento. Las muestras de sedimento del análisis del tamaño del grano fueron promediados por sitio. Por último, se obtuvo la media de los datos corridos por triplicado del núcleo de sedimentos obtenido por sitio para la estimación del porcentaje contenido de materia orgánica.

Se realizaron pruebas de Levene para determinar si los datos cumplían con el supuesto de homogeneidad de varianza u homocedasticidad ($p > 0.05$), con ayuda del programa Past4. Una vez realizadas las pruebas de Levene, se realizaron pruebas *t* para muestras independientes para determinar diferencias en las variables de *T. testudinum* entre ambos ambientes y se realizó lo mismo para las variables ambientales. El criterio de significancia para estas pruebas fue de $\alpha < 0.05$ y se utilizó el programa Past4.

Para evaluar el grado de similitud entre las comunidades vegetales de la laguna y la costa, se realizó un ANOSIM de una vía con índice de similitud de Bray Curtis de los datos de cobertura/abundancia estimados por el método Braun Blanquet.

Se realizaron análisis de correlación lineal de Pearson para determinar una relación entre las variables ambientales y las variables biológicas de *T. testudinum*. Las figuras que se presentan son las relaciones donde el coeficiente de correlación fuera superior a $r = > 0.70$ y $p < 0.05$. Estas pruebas se obtuvieron utilizando el programa Past4.

CAPÍTULO 3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

I. Resultados

A. Morfometría de *Thalassia testudinum*

1. Longitud y ancho de las hojas

El ancho y la longitud de las hojas entre ambientes fue estadísticamente diferente (figura 9 a y b). *T. testudinum* desarrolló hojas más anchas en la costa con un promedio de 0.83 cm y de 0.77 cm para la laguna ($p=0.029$, $t=2.25$, $n=10$, figura 9 a), sin embargo, la variación dentro de la laguna es mayor respecto de la costa, condición que enmascara las diferencias entre las medias. Por el contrario, la longitud de las hojas mostró diferencias significativas entre ambientes. *T. testudinum* desarrolló hojas con mayor longitud al interior de la laguna con un promedio de 20 cm respecto a la costa, con un promedio de 13.6 cm ($p=0.0002$, $t=4.58$, $n=10$) (figura 9 b).

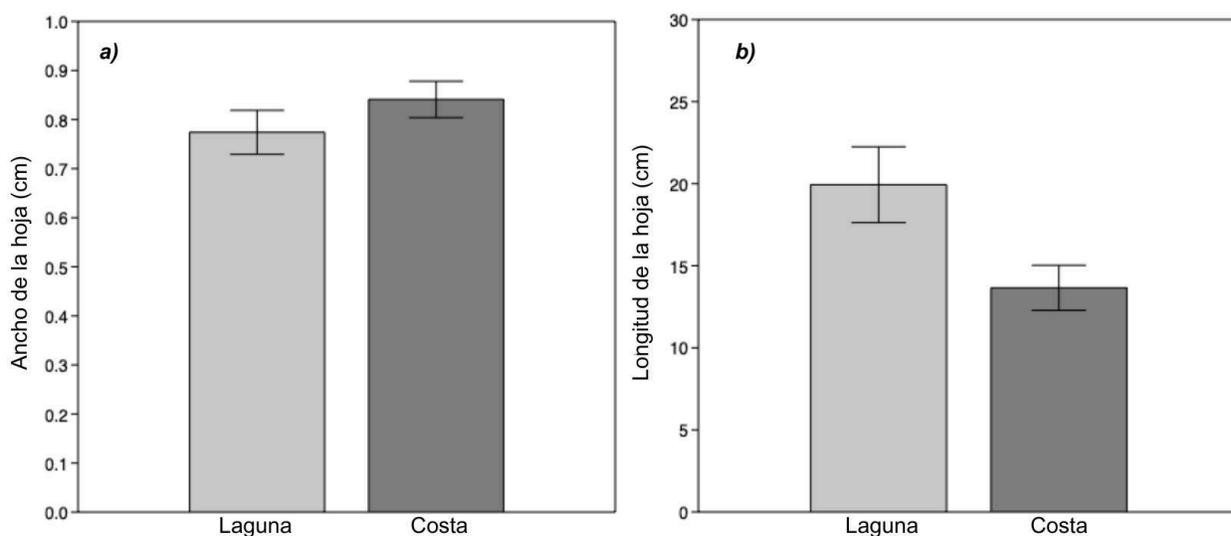


Figura 9. a) Ancho de la lámina (cm) y, b) longitud de la lámina (cm) de *T. testudinum* en la laguna y costa. Las barras representan el error estándar al 95%, $n=10$ por ambiente.

2. Área foliar total por haz

Se encontraron diferencias significativas en el área foliar total promedio por haz (cm^2/haz) entre la laguna y la costa. En la laguna, *T. testudinum* desarrolla haces con una mayor área foliar total con un promedio de $16.53 \text{ cm}^2/\text{haz}$. Por el contrario, en la costa desarrolla una menor área foliar total con un promedio de $11.84 \text{ cm}^2/\text{haz}$ ($p=0.003$, $t=2.90$, $n=10$) (figura 10).

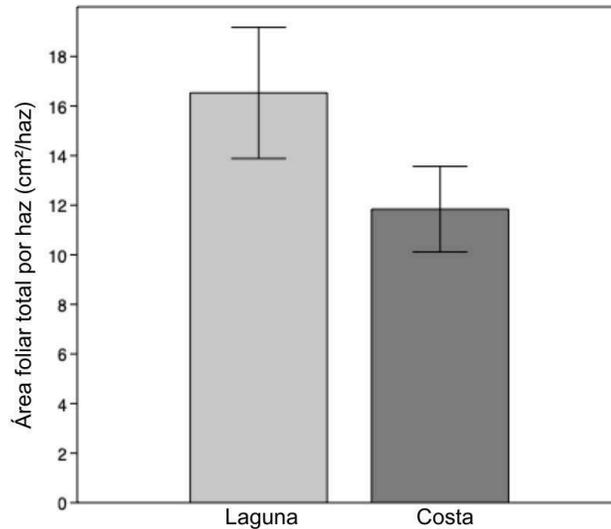


Figura 10. Área foliar total promedio por haz (cm^2/haz) de *T. testudinum* en la laguna y costa. Las barras representan el error estándar al 95%, $n=10$ por ambiente.

3. Longitud de la vaina y número de hojas por haz

La longitud promedio de la vaina (cm) fue estadísticamente diferente entre ambientes. En la laguna, *T. testudinum* desarrolla una longitud promedio de vaina de 12.78 cm y, en la costa, una longitud promedio de 8.94 cm ($p=0.0001$, $t=6.04$, $n=10$) (figura 11 a). El número de hojas por haz (no. m^{-2}) también mostró diferencias significativas entre ambientes. En la laguna, el número de hojas promedio por haz fue de 3.2 no. m^{-2} , a diferencia de la costa, con un número promedio de 2.4 no. m^{-2} de hojas ($p=0.004$, $t=2.96$, $n=10$) (figura 11 b).

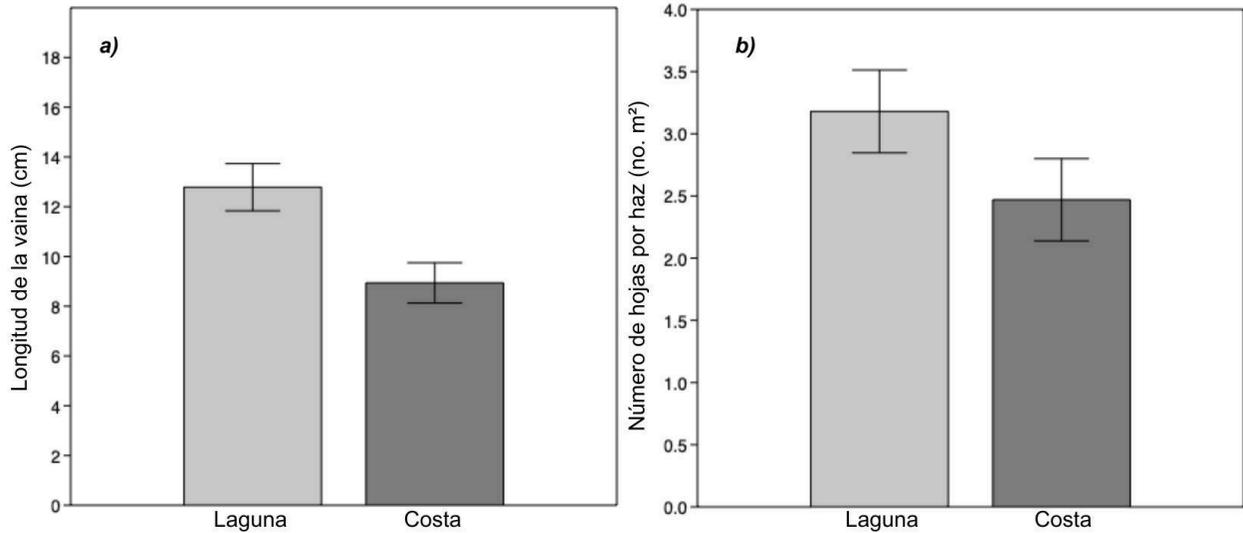


Figura 11. a) Longitud media de las vainas y, b) número promedio de hojas por haz en laguna y costa. Las barras representan el error estándar al 95%, n=10 por ambiente.

4. Longitud del rizoma horizontal

La longitud promedio del rizoma horizontal de *T. testudinum* mostró diferencias significativas entre ambientes. *T. testudinum* desarrolla una longitud promedio de 13,357 cm m⁻² en la costa, a diferencia de los 9,087 cm m⁻² de longitud promedio que se obtuvo para la laguna ($p=0.012$, $t=2.60$, $n=10$) (figura 12).

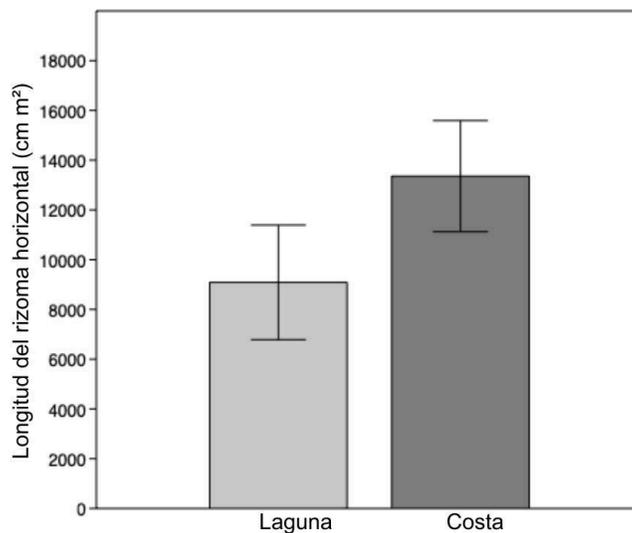


Figura 12. Longitud promedio del rizoma horizontal (cm m⁻²) en la laguna y costa. Las barras representan el error estándar al 95%, n=10 por ambiente.

B. Biomasa de *Thalassia testudinum*

1. Proporción biomasa aérea/biomasa total

La proporción de la biomasa aérea (secciones verdes de las hojas) /biomasa total (g m^{-2}) fue diferente estadísticamente entre ambientes. *T. testudinum* presenta una mayor proporción en la biomasa aérea en relación con la biomasa total en la laguna, respecto de la costa ($p=0.01$, $n=10$ por sitio) (figura 13). Esto representa alrededor del 20% y el 16% de la biomasa total para laguna y costa, respectivamente.

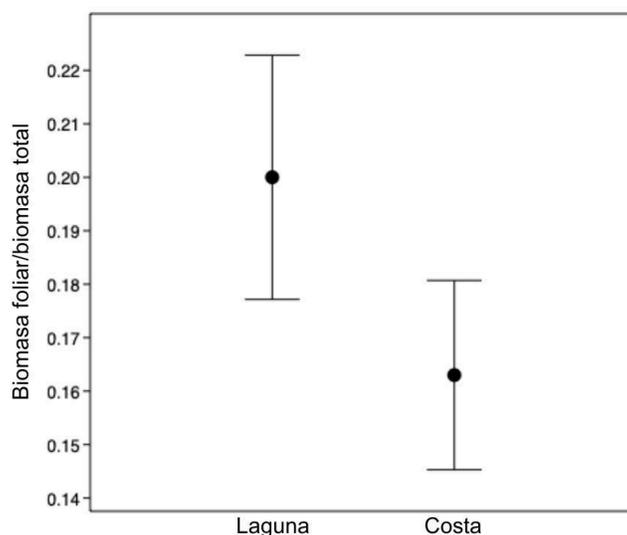


Figura 13. Proporción entre la biomasa aérea (secciones verdes de las hojas)/biomasa total en laguna y costa.

2. Distribución de la biomasa

La distribución de la biomasa viva en los tejidos vegetales de *T. testudinum* arrojó diferencias entre ambientes (tabla 6). *T. testudinum* desarrolla una mayor biomasa en el rizoma vertical al interior del sistema lagunar (27.7%), seguido de las hojas (19.9%), rizoma horizontal (18.7%), raíces (17.3%) y vainas (16.3%). En contraparte, en la costa *T. testudinum* desarrolla una mayor biomasa en el rizoma horizontal, con más del 40% de la biomasa total, seguido de las raíces (16.4%), rizoma vertical (16.3%), hojas (15.6%) y vainas (9.8%). En la tabla 6 se muestran los resultados de la prueba *t* para muestras pareadas para cada componente de la biomasa que se muestra en la figura 14.

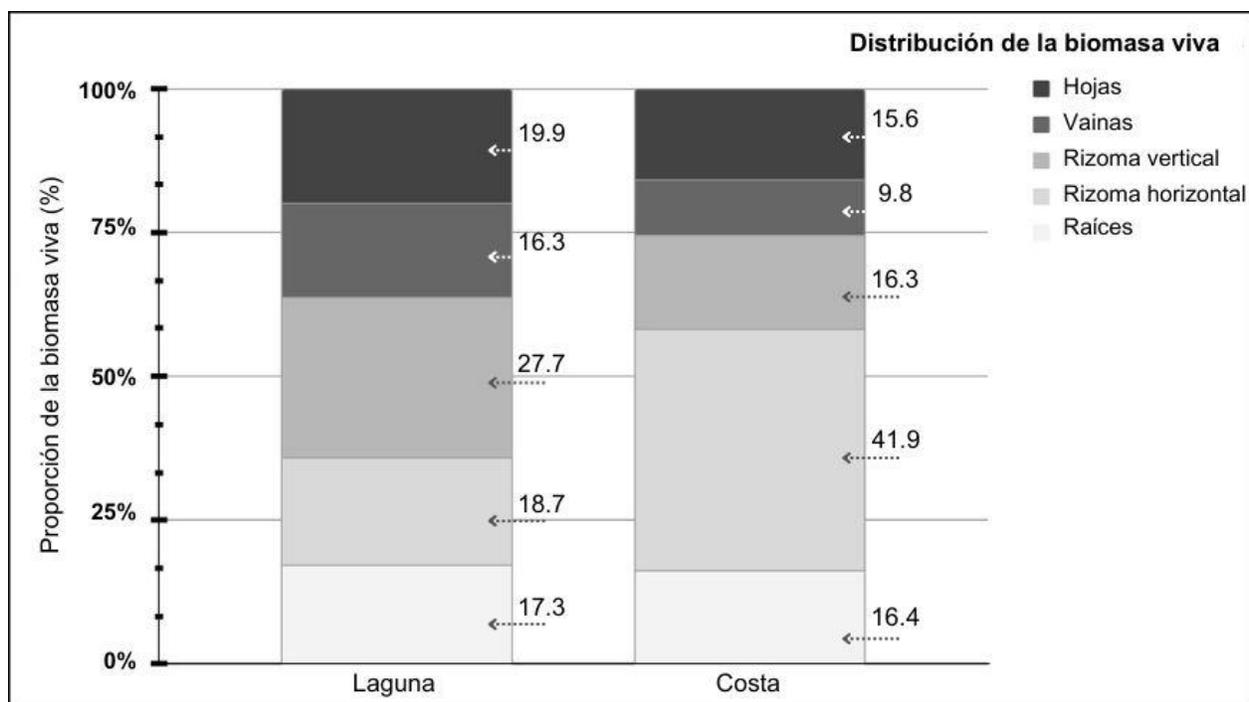


Figura 14. Distribución de la biomasa media (%) de los tejidos que conforman la biomasa viva de *T. testudinum* en la laguna y la costa.

Tabla 6. Partes vegetales de la biomasa viva de *T. testudinum* en laguna y costa. Se muestra la media \pm el error estándar (n=10 por ambiente).

Partes de la planta (g peso seco por m ²)	Laguna	Costa	Prueba de dos muestras (t test)	
			p	t
Biomasa total	1201 \pm 55.0	1222 \pm 66.0	0.871	0.16
- Hojas	238.18 \pm 9.1	190.69 \pm 6.2	0.050	1.93
- Vainas	195.21 \pm 8.2	119.46 \pm 4.8	0.001	3.58
- Rizoma vertical	332.4 \pm 17.2	198.9 \pm 9.6	0.004	3.03
- Rizoma horizontal	224.49 \pm 11.5	512.15 \pm 18.5	0.0001	5.84
- Raíces	207.8 \pm 11.2	199.9 \pm 10.9	0.813	0.22

C. Densidad de *Thalassia testudinum*

1. Densidad de haces foliares

En la laguna, *T. testudinum* produce 1347 haces foliares por m² y en la costa, 1086 haces foliares por m². Pese a que la densidad de haces foliares parece ser mayor en la laguna en comparación con la costa, las barras de error se superponen, lo que indica que no existieron diferencias significativas entre ambientes ($p=0.102$, $t=1.66$, $n=10$) (figura 15).

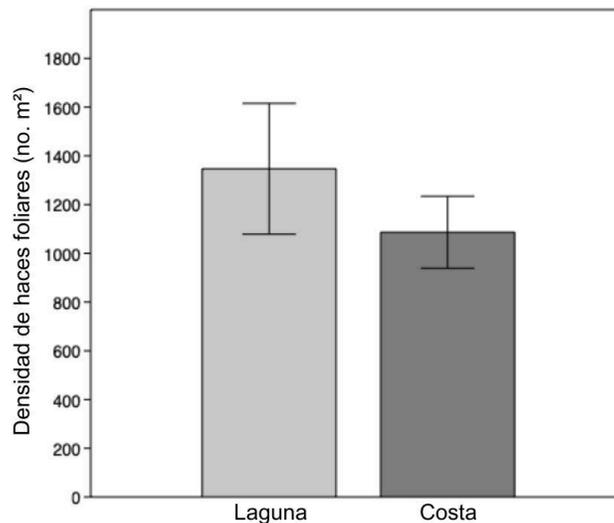


Figura 15. a) Densidad de haces foliares (no. m²) en laguna y costa. Las barras representan el error estándar al 95%, $n=10$ por ambiente.

2. Densidad de haces en estado latente

La densidad de haces en estado latente mostró diferencias significativas entre ambientes, siendo la costa la que presentó un mayor número de haces reactivados con un promedio de 178 haces por m² comparado con 57 haces m² en la laguna ($p=0.003$, $t=2.94$, figura 16 a, $n=10$). Los haces intermedios también fueron superiores en la costa con un promedio de 240 haces m² comparado con 99 no. m² en la laguna ($p=0.023$, $t=2.31$, figura 16 b, $n=10$). Las barras de error, aunque amplias, no se superponen completamente, lo que refuerza la significancia de las diferencias observadas para ambos parámetros.

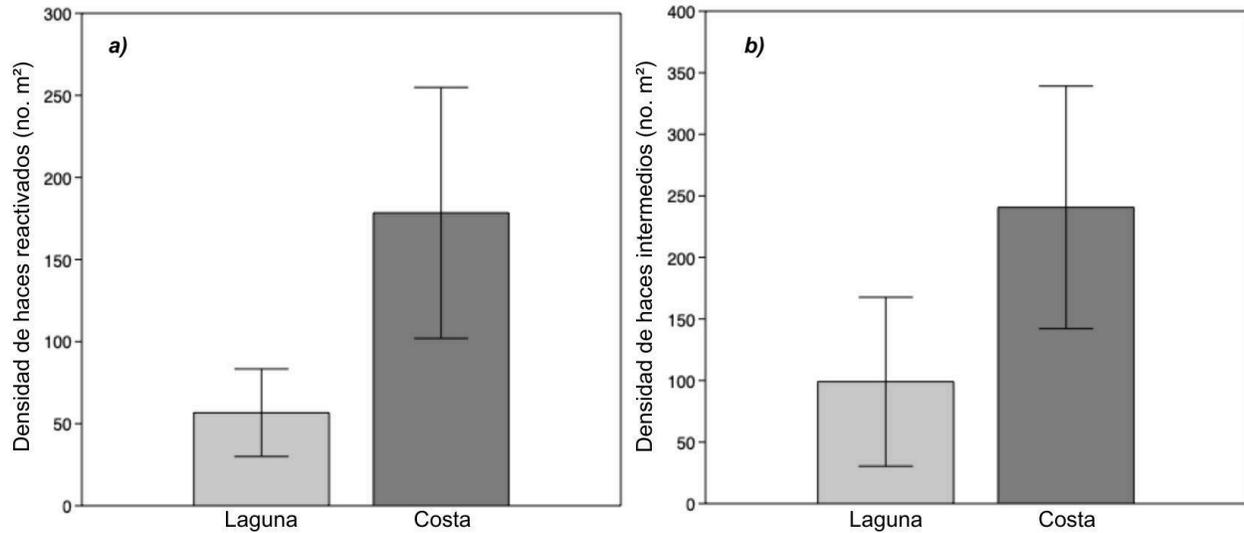


Figura 16. a) Densidad de haces reactivados y, b) densidad de haces intermedios m² en laguna (Back barrier lagoon) y costa (Foreshore). Las barras representan el error estándar al 95%, n=10 por ambiente.

3. Densidad de ápices de rizoma

La densidad de ápices de rizoma por m² para laguna y costa (figura 5; 2b y recuadro, figura 6) no mostró diferencias significativas para los ápices de rizoma horizontal activos ($p=0.64$, $t=0.44$, $n=10$) (figura 17 a). Por el contrario, la densidad de ápices de rizoma lateral con ápice latente por m² fue significativamente mayor en la costa ($p=0.0001$, $t=3.81$, $n=10$) (figura 17 b), respecto de la laguna. Los datos para este último parámetro muestran una considerable variabilidad en los datos, especialmente para los sitios de la costa.

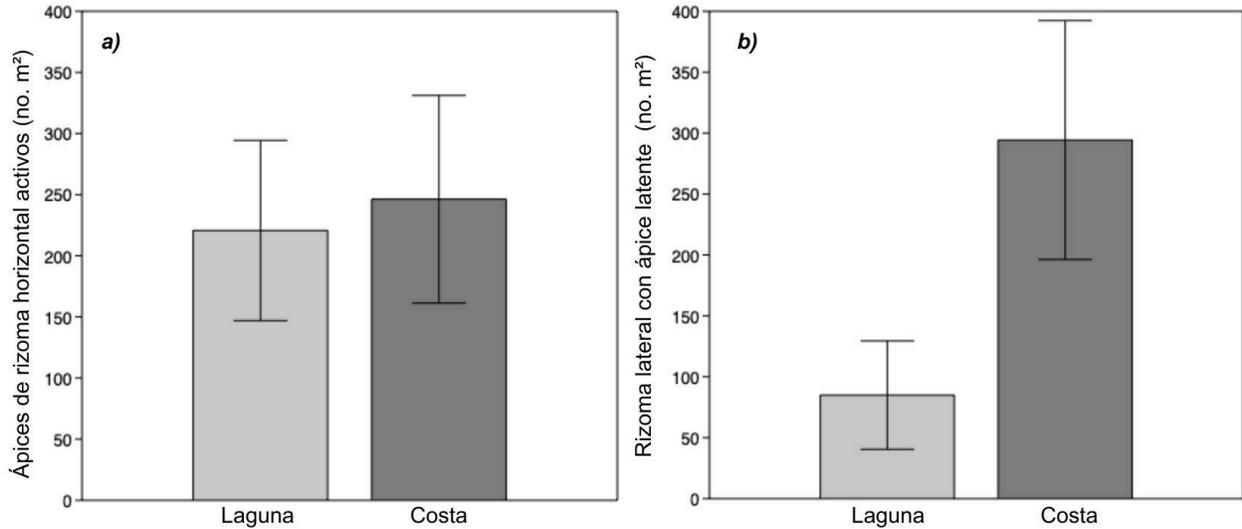


Figura 17. a) Ápices de rizoma horizontal y, b) rizomas laterales con ápice latente en laguna y costa. Las barras representan el error estándar al 95%, n=10 por ambiente.

D. Cobertura

A escala de hábitat, tanto al interior del sistema lagunar, como en la zona costera, se registró la presencia de dos especies de pastos marinos y algunos géneros de macroalgas. *T. testudinum* es la especie dominante en la mayoría de los sitios, a excepción del sitio BIL 7 y BIM 8 en laguna y costa, donde presentó valores bajos de cobertura a <25% y <40%, respectivamente, siendo *H. wrightii* la especie con mayor cobertura en estos dos sitios. En la laguna se registraron 8 géneros de macroalgas mientras se registraron únicamente 3 géneros en la costa. Los resultados de la prueba ANOSIM ($r = 0.13$ y $p = 0.004$) indican diferencias significativas entre sitios. En la tabla 7 se enlistan los grupos taxonómicos encontrados en laguna y costa y su valor de cobertura basada en la clasificación BB de la tabla 3.

Tabla 7. Cobertura/abundancia de grupos taxonómicos encontrados en la laguna y la costa. Se muestra el punto medio del % de cobertura para ambos ambientes (ver tabla 3).

Grupo taxonómico	Laguna	Costa
Pastos marinos		
- <i>Thalassia testudinum</i>	76	76.6
- <i>Halodule wrightii</i>	13.2	4.5
Algas carnosas arraigadas		
- <i>Caulerpa</i> sp.	0.5	0.5
- <i>Batophora</i> sp.	1.5	0
- <i>Dictyota</i> sp.	0.76	0
- <i>Laurencia</i> sp.	0.01	0
- <i>Acanthophora</i> sp.	3.1	0
- <i>Halimeda</i> sp.	0.01	8.5
- <i>Avrainvillea</i> sp.	0	0.5
Algas calcáreas arraigadas		
- <i>Penicillus</i> sp.	0.09	0
- <i>Jania</i> sp.	0.05	0.05

E. Parámetros ambientales

1. Salinidad y temperatura

No se encontraron diferencias significativas en los valores de temperatura (°C) y salinidad (UPS) entre ambientes ($p=0.74$, $t=0.34$ y $p=0.27$, $t=1.28$, respectivamente, $n=10$ por ambiente). Entre las 10:00 y 16:30 horas, la temperatura superficial promedio registrada tanto al interior del sistema lagunar como en la costa fue de 29.3°C (figura 18 a). La salinidad promedio mostró una mayor variación dentro del sistema lagunar (35 UPS) respecto a la de la costa (34.5 UPS) (figura 18 b).

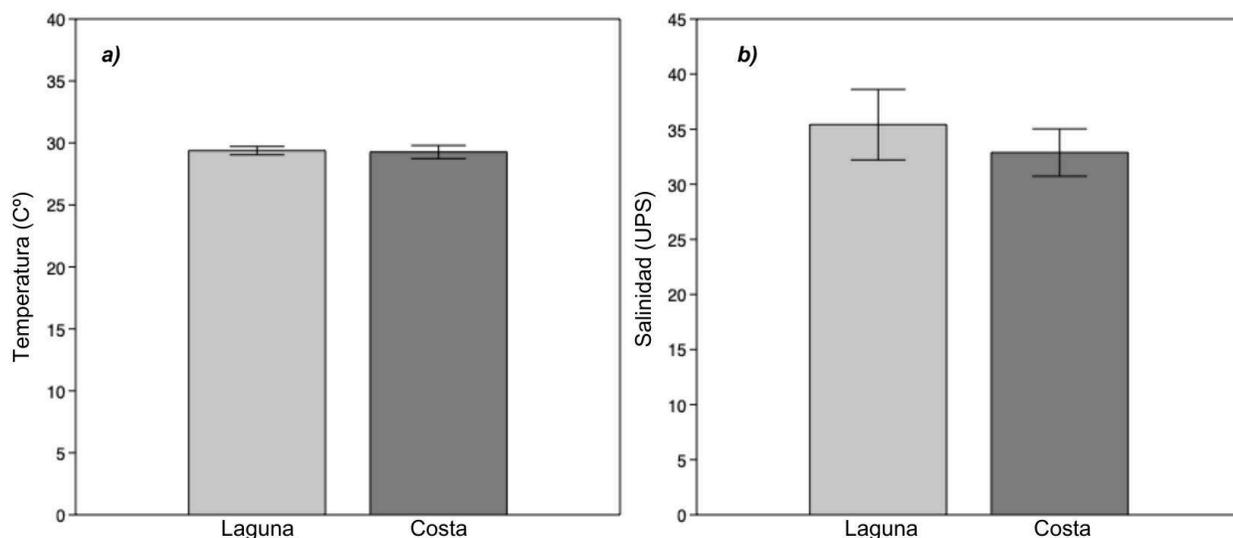


Figura 18. a) Temperatura y, b) salinidad en laguna y costa. Las barras representan el error estándar al 95%, $n=10$ por ambiente. UPS=Unidades prácticas de salinidad.

2. Nutrientes inorgánicos intersticiales

Las concentraciones promedio de NO_3^- (nitratos) en aguas intersticiales en la laguna no presentaron diferencias significativas respecto a los de la costa ($p=0.6710$, $t=0.43$, $n=10$) (figura 19 a), cuyos valores promedio de concentraciones rondaron entre 14.7 y 13.7 $\mu\text{mol/L}$, para laguna y costa, respectivamente, lo que muestra que ambos ambientes tienen niveles similares de nitratos en el agua intersticial. La concentración de NH_4^+ (amonio) intersticial muestra diferencias estadísticamente significativas entre la laguna y la costa, con una concentración promedio de aproximadamente 3.2 $\mu\text{mol/L}$ para la laguna y de 1.2 $\mu\text{mol/L}$ para la costa ($p=0.0026$, $t=3.47$, $n=10$) (figura 19 b). Por su parte, los fosfatos (PO_4^{3-}) presentan diferencias significativas en su concentración, siendo la laguna la que presentó una mayor concentración promedio con un aproximado de 30 $\mu\text{mol/L}$, a diferencia de la costa con una concentración promedio de aproximadamente 15 $\mu\text{mol/L}$ ($p=0.00001$, $t=8.78$, $n=10$) (figura 19 c). La concentración de SiO_2 (silicatos) intersticial entre la laguna y la costa no presentó diferencias significativas entre ambientes. La laguna muestra una concentración promedio de aproximadamente 135 $\mu\text{mol/L}$ y la costa, una concentración promedio de aproximadamente 130 $\mu\text{mol/L}$ ($p=0.9845$, $t=0.02$, $n=10$) (figura 19 d).

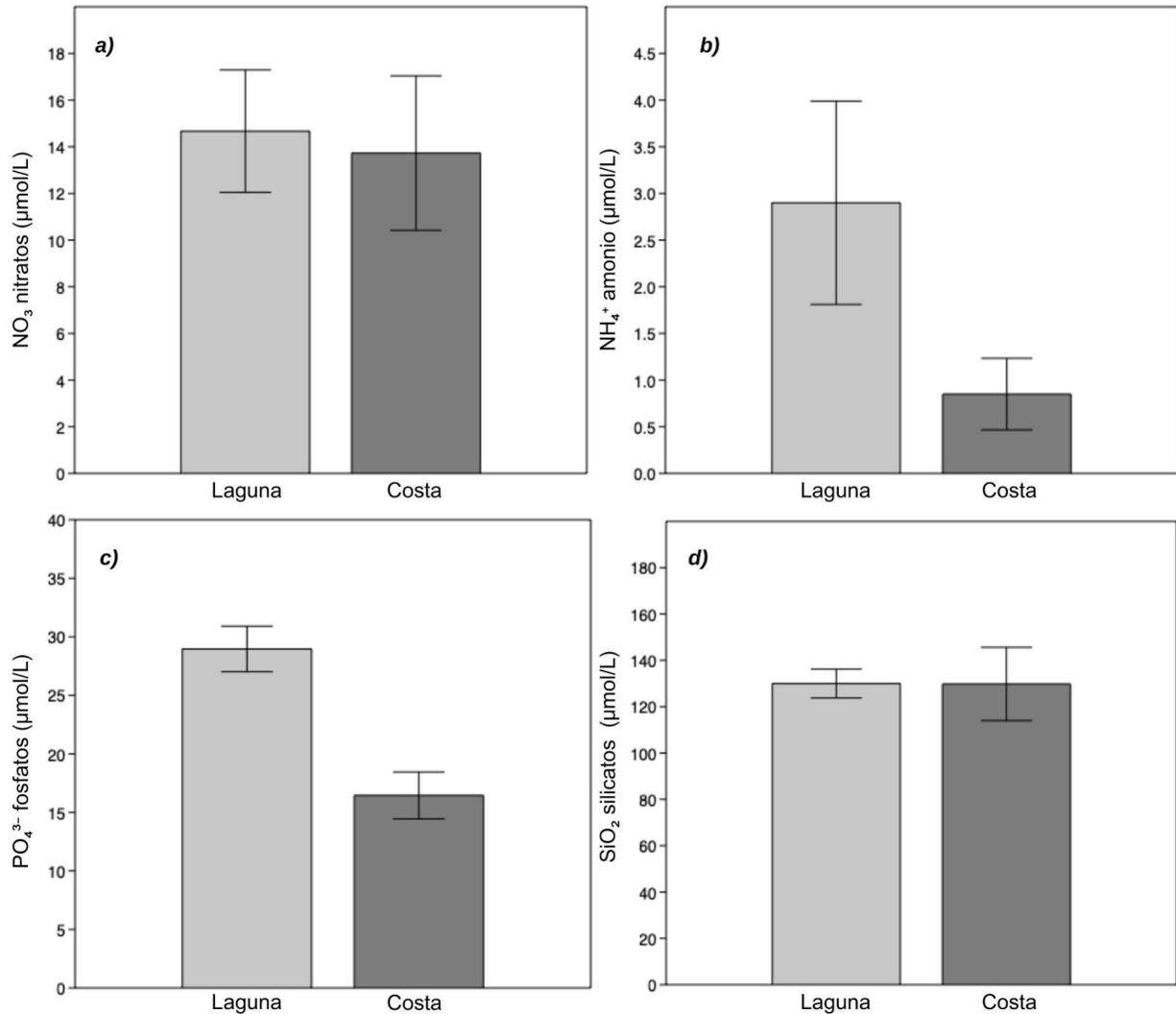


Figura 19. Nutrientes intersticiales. a) NO_3^- nitrato, b) NH_4^+ amonio, c) PO_4^{3-} fosfato y, d) SiO_2 silicatos. Las barras representan el error estándar al 95%, n=10 por ambiente.

3. Nutrientes inorgánicos superficiales

Las concentraciones promedio de nitratos son similares en la laguna (5 $\mu\text{mol/L}$) y costa (3 $\mu\text{mol/L}$), y la diferencia no es estadísticamente significativa, lo que sugiere que ambos ambientes tienen niveles similares de nitratos en el agua superficial ($p=0.0563$, $t=1.51$, $n=10$) (figura 20 a). La concentración promedio de amonio fue significativamente mayor en la laguna (1.4 $\mu\text{mol/L}$) comparado con la costa (0.6 $\mu\text{mol/L}$) ($p=0.00004$, $t=5.21$, $n=10$) (figura 20 b). Por su parte, las concentraciones promedio de fosfatos fueron similares en la laguna (1.6 $\mu\text{mol/L}$) y la costa (1.2 $\mu\text{mol/L}$), mostrando diferencias estadísticamente no significativas ($p=0.2891$, $t=1.13$, $n=10$) (figura 20 c). Por último, la concentración promedio de silicatos fue mayor en la

laguna (65 $\mu\text{mol/L}$) comparado con la costa (40 $\mu\text{mol/L}$), mostrando diferencias estadísticamente significativas entre ambientes ($p=0.00008$, $t=6.18$, $n=10$) (figura 20 d).

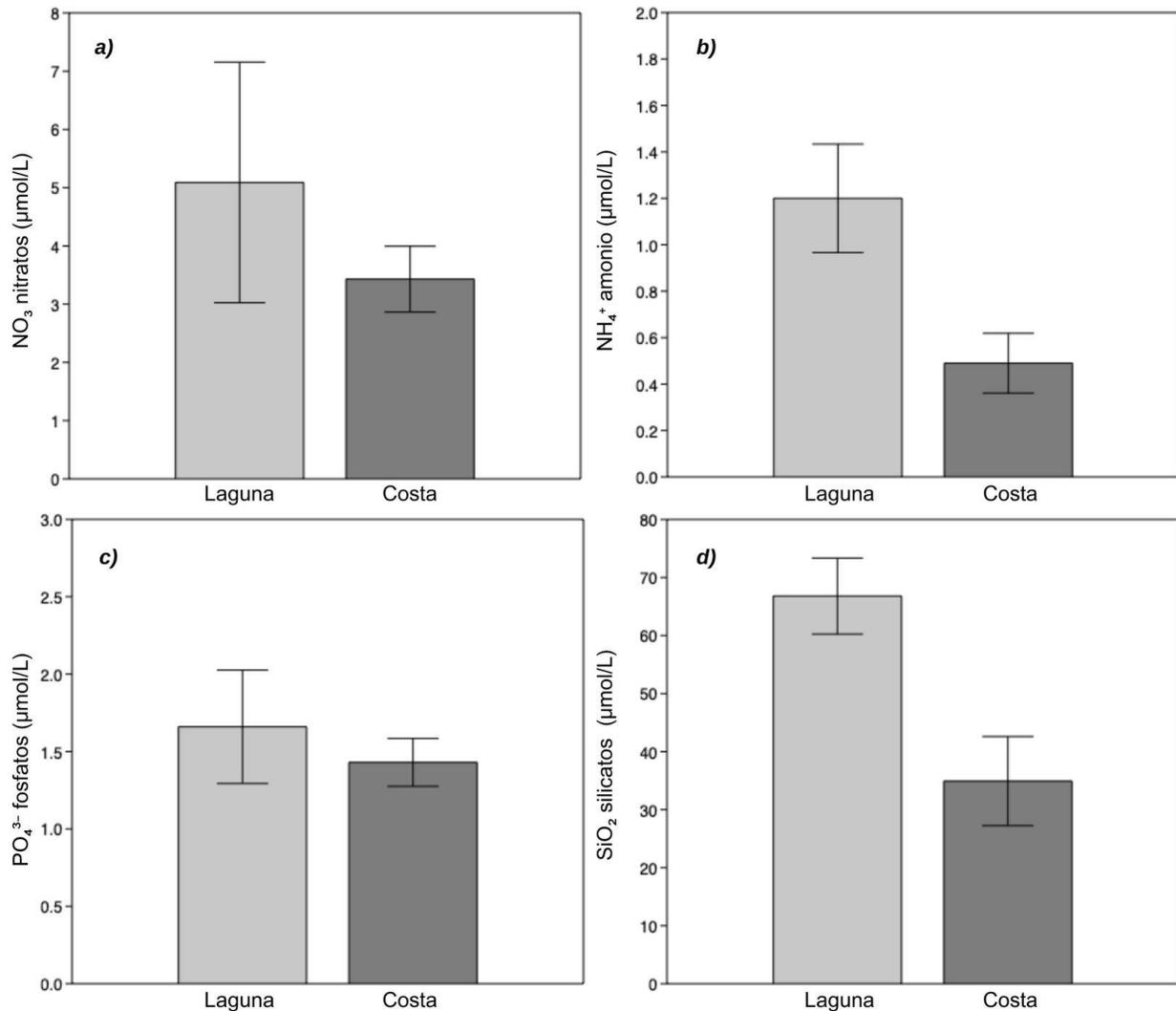


Figura 20. Nutrientes superficiales. a) NO_3^- nitrato, b) NH_4^+ amonio, c) PO_4^{3-} fosfato y, d) SiO_2 silicatos. Las barras representan el error estándar al 95%, $n=10$ por ambiente.

La concentración promedio de nitrógeno total fue estadísticamente superior en la laguna (90 $\mu\text{mol/L}$) comparado con la costa (70 $\mu\text{mol/L}$) ($p=0.00001$, $t=9.53$, $n=10$) (figura 21 a) y lo mismo ocurrió para el fósforo total, siendo la laguna la que presenta los valores promedio de concentración más altos (30 $\mu\text{mol/L}$) comparado con la costa (20 $\mu\text{mol/L}$) ($p=0.00001$, $t=9.04$, $n=10$) (figura 21 b).

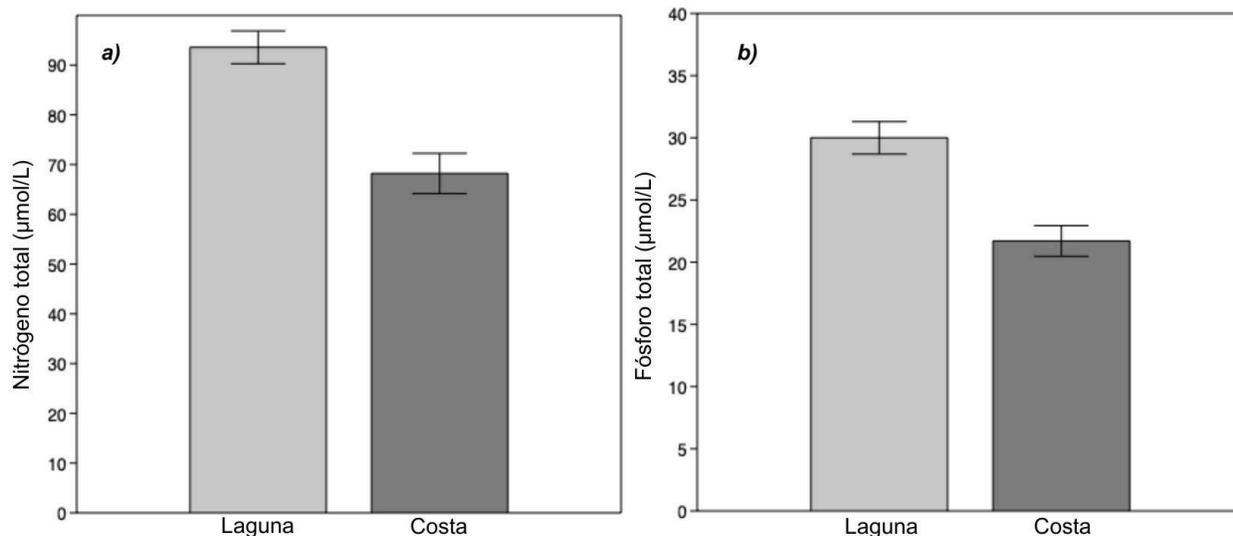


Figura 21. Nutrientes inorgánicos superficiales totales: a) nitrógeno total y, b) fósforo total. Las barras representan el error estándar al 95%, n=10 por ambiente.

4. Contenido de materia orgánica en sedimentos

La diferencia en el porcentaje de materia orgánica entre la laguna y la costa fue estadísticamente significativa ($p=0.00009$, $t=6.11$, $n=10$), indicando que los sitios de la laguna presentaron un mayor una mayor acumulación de material orgánico, con un promedio de 13.7% y una variación considerable que va desde aproximadamente 11% hasta 15%, comparado con el promedio de 3% de materia orgánica encontrado en los sedimentos de los sitios en la costa (figura 22).

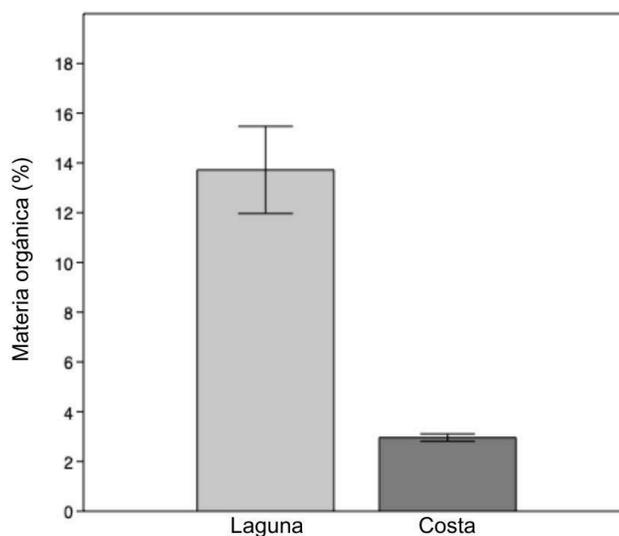


Figura 22. Porcentaje de materia orgánica en los sedimentos en la laguna y la costa. Las barras representan el error estándar al 95%, n=10 por ambiente.

5. Tamaño de grano del sedimento

Tanto los sitios de la laguna como los de la costa presentaron diferentes distribuciones de tamaños de grano (figura 23). La Laguna presentó una proporción significativamente mayor de arena gruesa (33.0%) en comparación con la Costa (12.2%). Las proporciones de arena media fueron bastante similares entre la laguna (33.7%) y la costa (35.3%). La costa presentó una proporción significativamente mayor de arena fina (47.6%) en comparación con la Laguna (21.7%) y la laguna presentó una mayor proporción de limos (11.6%) en comparación con la Costa (6.7%). La distribución de tamaños de grano en la laguna presentó una distribución más homogénea entre arenas gruesas, arenas medias, arenas finas y limos. Por el contrario, la costa presentó una proporción significativamente mayor de arena fina (47.6%), arena media (35%), arena gruesa (12.2 %) y limos (6.7%).

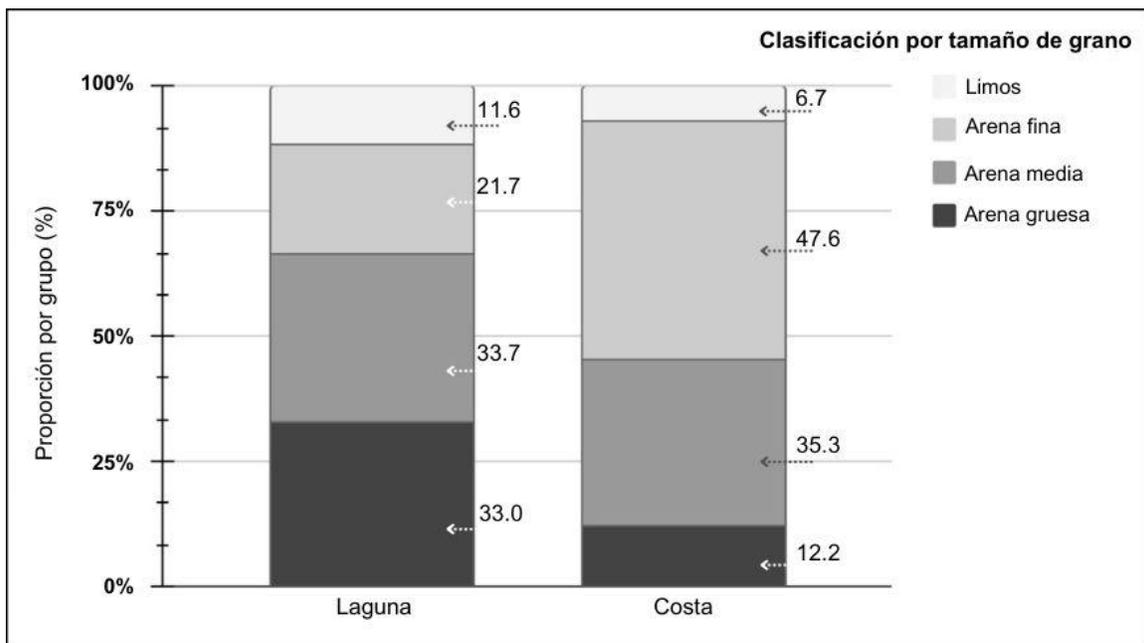


Figura 23. Diferencias en las fracciones del tamaño medio del grano en los sedimentos en el ambiente lagunar y costa.

F. Análisis de correlación

En ambos ambientes, existe una relación inversa entre la biomasa del rizoma horizontal y la concentración de amonio intersticial ($r = - 0.72$, $p < 0.05$, $n=20$) (figura 24 a). A medida que aumenta la concentración de amonio intersticial, la biomasa del rizoma horizontal tiende a

disminuir en ambos ambientes. En la costa, la biomasa del rizoma horizontal presentó valores más altos para concentraciones similares de amonio intersticial comparado con la laguna. Por el contrario, en la laguna la biomasa del rizoma horizontal fue menor con mayor variación en las concentraciones de amonio intersticial respecto de la costa.

La relación entre la biomasa de la vaina y la concentración de amonio intersticial resultó positiva para la laguna ($r = 0.82$, $p < 0.05$, $n=20$) (figura 24 b). A medida que aumenta la concentración de amonio intersticial la biomasa de la vaina también aumenta. Por el contrario, en la costa la biomasa de la vaina fue más baja, presentó menor variación y no se encontró influenciada por las variaciones en la concentración de amonio intersticial.

En cuanto a la relación entre la concentración de amonio intersticial y la biomasa de la hoja, está resultó positiva para la laguna ($r = 0.80$, $p < 0.05$, $n=20$) (figura 24 c). A medida que aumenta la concentración de amonio intersticial, la biomasa de la hoja también aumenta. En la costa, la biomasa de la hoja fue menor, presentó menor variación y no se encontró influenciada por las variaciones en la concentración de amonio intersticial.

La relación entre la longitud de la vaina y la concentración de amonio intersticial presentó una relación positiva en la laguna ($r = 0.80$, $p < 0.05$, $n=20$) (figura 24 d). A medida que aumenta la concentración de amonio intersticial, la longitud de la vaina también aumenta, mientras que en la costa la longitud de la vaina no se encontró influenciada por las variaciones en la concentración de amonio intersticial.

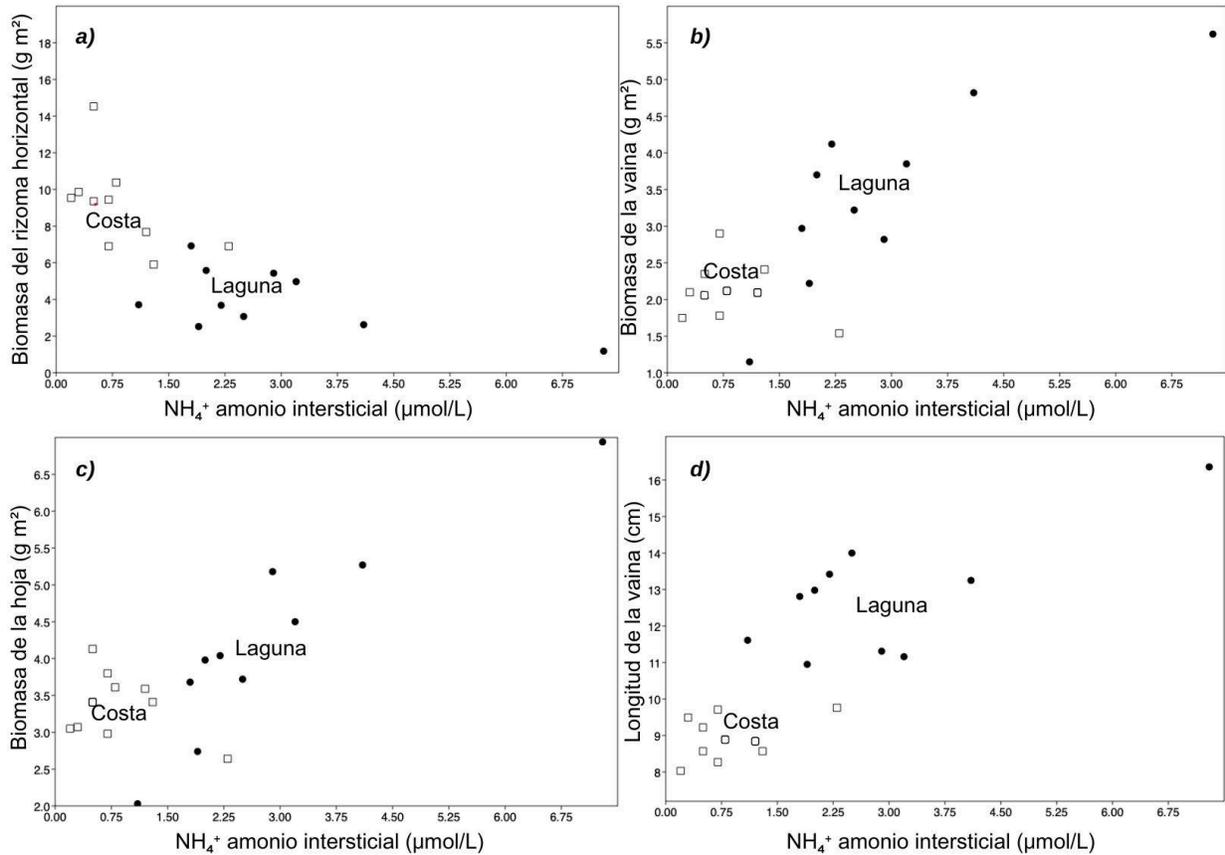


Figura 24. Correlación entre el amonio intersticial y las variables de a) biomasa del rizoma horizontal, b) biomasa de la vaina, c) biomasa de las hojas y, d) longitud de la vaina. Círculos negros representan los sitios de la laguna y cuadros los sitios de la costa.

La relación entre los fosfatos intersticiales y la longitud de la vaina se presenta en la figura 25. La concentración de fosfatos presentó una asociación positiva con la longitud de la vaina en la laguna ($r = 0.82$, $p < 0.05$, $n = 20$). A medida que aumenta la concentración de fosfatos, la longitud de la vaina también aumenta en la laguna; mientras que, en la costa, la longitud de la vaina no se encontró influenciada por las variaciones en la concentración de fosfatos.

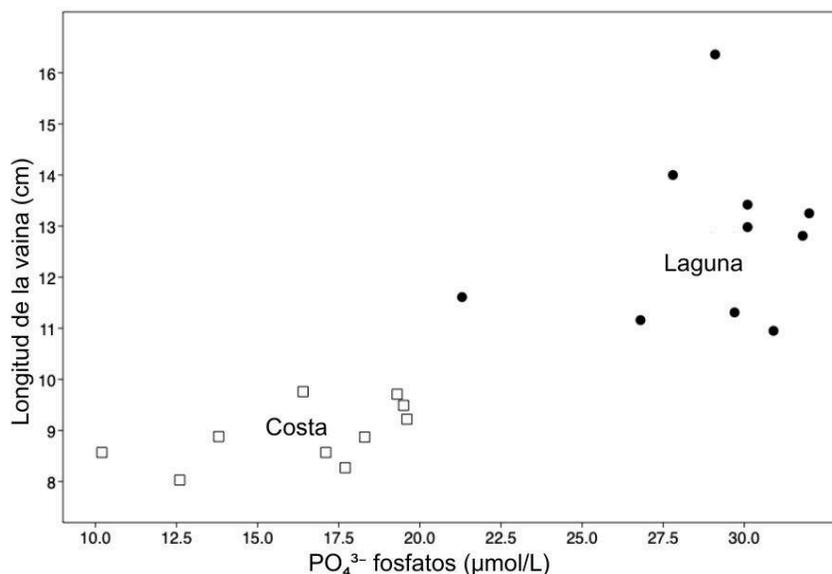


Figura 25. Correlación entre los fosfatos intersticiales y la longitud de la vaina. Círculos negros representan los sitios de la laguna y cuadros los sitios de la costa.

Las relaciones entre el porcentaje de la materia orgánica y a) la biomasa del rizoma vertical, b) la longitud de la vaina y, c) densidad de hojas se presentan en la figura 26. El porcentaje de materia orgánica tiene un impacto positivo en la biomasa del rizoma vertical en la Laguna ($r = 0.83$, $p < 0.05$, $n=20$) (figura 26 a), mientras que, en la costa, la biomasa del rizoma vertical fue menor y presentó menor variación.

En la Laguna, existe la tendencia general a que la longitud de la vaina se mantenga relativamente alta a lo largo de un amplio rango de porcentajes de materia orgánica ($r = 0.74$, $p < 0.05$, $n=20$) (figura 26 b). Por el contrario, en la costa existe la tendencia general a que la longitud de la vaina se mantenga baja, y no se encuentre influenciada significativamente por el porcentaje de materia orgánica.

Por último, se encontró una relación positiva entre la densidad de hojas y el porcentaje de materia orgánica en la laguna ($r = 0.73$, $p < 0.05$, $n=20$) (figura 26 c). A medida que aumenta el porcentaje de materia orgánica, la densidad de hojas también aumenta, mientras que en la costa la densidad se mantiene baja, sin importar la variación en el porcentaje de materia orgánica.

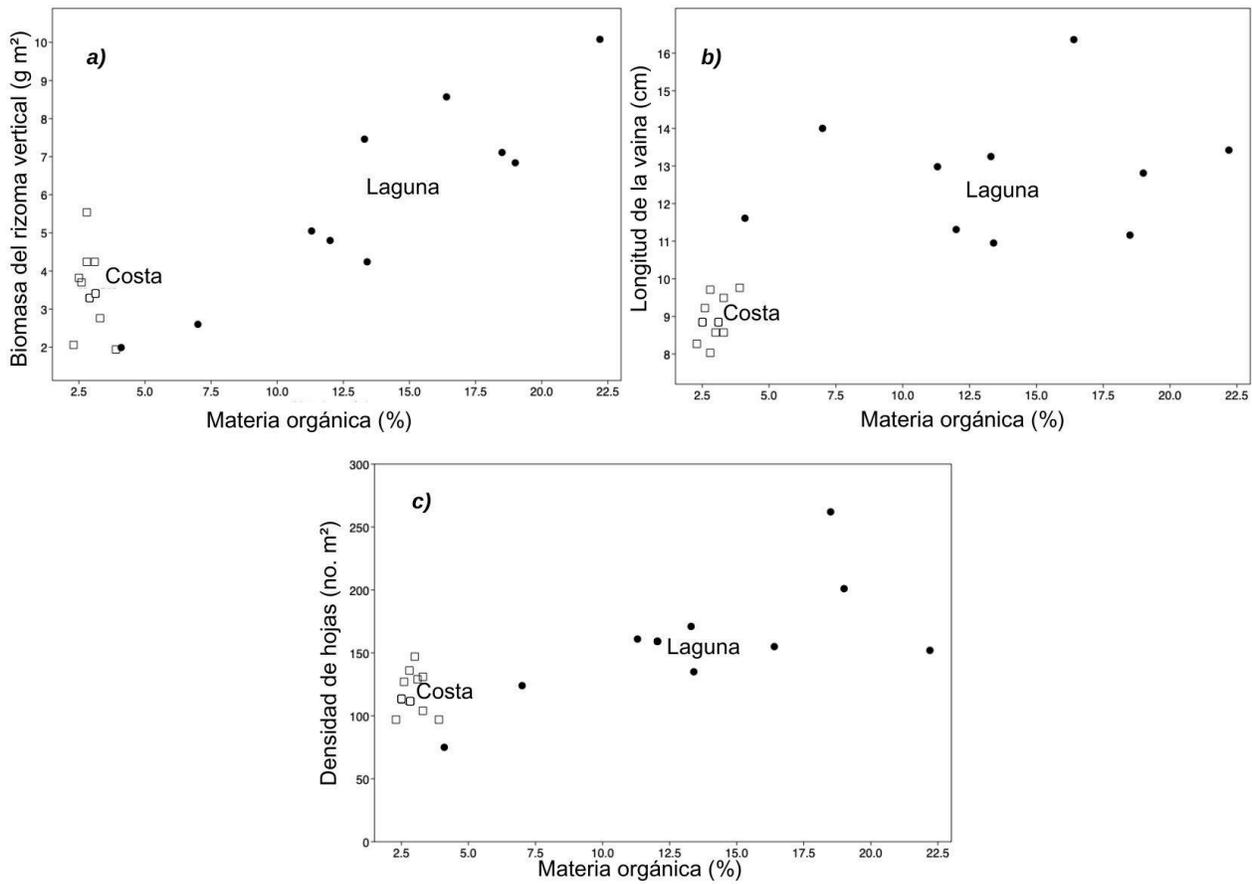


Figura 26. Correlación entre el porcentaje de materia orgánica y de a) biomasa del rizoma vertical, b) longitud de la vaina y, c) densidad hojas. Círculos negros representan los sitios de la laguna y cuadros los sitios de la costa.

II. Discusión

Las islas de barrera son formaciones importantes en la dinámica costera; absorben la energía del oleaje y crean áreas interiores protegidas del viento y de la acción de las olas. Los sistemas de islas de barrera exhiben una gran variedad de ambientes (p. ej., dunas, manglares, pastizales marinos) como resultado de procesos físicos y biológicos acoplados a procesos oceánicos y atmosféricos (Arkema et al. 2013). Los Humedales de Boca Iglesias, con sus dunas, extensos manglares y fondos marinos con praderas bien desarrolladas de *Thalassia testudinum* representan componentes funcionales clave que modulan y dan forma a las islas de barrera y la cuenca costera interior (laguna).

Los resultados comparativos de los rasgos morfométricos de *T. testudinum* mostraron diferencias significativas entre ambientes. El ancho de la hoja mostró una diferencia pequeña entre ambientes, por el contrario, la longitud de las hojas fue excepcionalmente mayor en la laguna (con longitudes de hasta 65 cm). La diferencia en el área foliar promedio entre la laguna y la costa fue notable. El área foliar promedio incorpora tanto el ancho como la longitud de la hoja, proporcionando una medida más completa del tamaño y la capacidad fotosintética de las hojas. Estas características morfométricas sólo pueden desarrollarse en ambientes protegidos del oleaje y de alta disponibilidad de nutrientes que llegó a ser de hasta 3.2 $\mu\text{mol/L}$ en el caso del amonio y de 30 $\mu\text{mol/L}$ para los fosfatos en el agua intersticial dentro de los sitios de la laguna. Altas concentraciones de amonio y fosfatos intersticiales se encuentran asociados con el desarrollo de una mayor área foliar, mayor longitud de las hojas, mayor producción de hojas por haz y una mayor producción biomasa foliar y de haces foliares tal como ha sido reportado por Barry et al. (2017), lo que coincide con los resultados encontrados en este estudio para los mismos parámetros biológicos de *T. testudinum*. La longitud de la vaina también mostró diferencias entre ambientes, con valores de longitud en la laguna que superan a los obtenidos para la costa. La longitud de la vaina probablemente se deba al efecto ocasionado por la auto sombra ocasionada por las hojas largas, extendiéndose por arriba del nivel de sedimento; no obstante, es factible que pueda ser una medida compensatoria al enterramiento por sedimentos poco constituidos, esto para garantizar que el tejido fotosintético de las hojas sobresalga de los sedimentos como ha sido expuesto por Lambers et al. (2008).

En la laguna, la proporción de la biomasa arriba del sustrato (hojas verdes fotosintéticas) fue mayor a la costa, probablemente porque estructuras muy firmes de arraigo no son tan esenciales en ambientes costeros protegidos por las islas de barrera, y además por que las condiciones anóxicas, típicas de ambientes sedimentarios enriquecidos con materia orgánica,

requieren tasas fotosintéticas más elevadas en los pastos marinos (Koch et al., 2007; Leoni et al., 2008; Bricker et al., 2011). La distribución de la biomasa entre las partes vegetales de *T. testudinum* mostró diferencias entre ambientes. *T. testudinum* invirtió más del 40% de la biomasa total en el rizoma horizontal en la costa, a diferencia de la laguna donde invirtió menos del 20%. En contraste, *T. testudinum* invirtió más del 27% de la biomasa total en el rizoma vertical en la laguna y menos del 17% en la costa. La alta proporción de rizoma horizontal en la costa sugiere una estrategia de crecimiento enfocada probablemente a la propagación lateral, la colonización rápida del espacio disponible y sujeción. Esto puede ser una adaptación a condiciones ambientales de alta energía por oleaje y donde la competencia por el espacio puede ser alta. La biomasa de vainas y hojas de igual forma fue superior en la laguna, lo que sugiere que *T. testudinum* podría estar invirtiendo más en el almacenamiento y transporte de nutrientes, y maximizando su capacidad fotosintética. Estas diferencias reflejan diferentes estrategias de supervivencia y adaptación a las condiciones ambientales específicas de cada ambiente como ha sido expuesto por Durako (1994), Fourqurean et al. (2005) y Lee et al. (2007), quienes describen esta capacidad de ajuste morfológico como un mecanismo adaptativo que permite a *T. testudinum* optimizar su desempeño en ambientes altamente heterogéneos.

En la laguna, muchos haces foliares no se encontraban fijos a un rizoma horizontal, sino a un rizoma vertical robustecido, lo que explica las longitudes reducidas del rizoma horizontal en los sitios de la laguna. La mayor longitud del rizoma horizontal en la costa podría indicar un mayor crecimiento vegetativo y una mayor capacidad de propagación clonal de *T. testudinum*. Por el contrario, en la laguna en más del 50% de los sitios el rizoma horizontal se encontraba expuesto y en proceso de descomposición, debido probablemente a condiciones anóxicas relacionadas con la descomposición de los detritus por bacterias. La descomposición del detritus por bacterias provoca un alza inmediata en la absorción de oxígeno (O_2) y la producción de dióxido de carbono (CO_2) en los sedimentos (Holmer, 2002). La mineralización de los detritus involucra la reducción de sulfato y hierro, siendo estos los procesos de mineralización más importantes en ecosistemas con manglares y pastos marinos (Kristensen et al., 2000; Rattanachot y Prathep, 2015). Si los compuestos reducidos se acumulan en los sedimentos, se produce una deficiencia de oxígeno y, por añadidura, una exposición crónica de sulfuros a los tejidos subterráneos (rizomas, raíces) de las praderas marinas (Holmer, 2002; Koch et al., 2007; Marbà et al., 2010). Estas condiciones temporales de anoxia tienen consecuencias graves, como lo observado en muchos sitios de la laguna, donde los rizomas horizontales se encontraban desintegrados y en proceso de descomposición.

La densidad de haces foliares no mostró diferencias estadísticas entre ambientes, aunque en la laguna fue más alta, con un promedio de 1300 haces por m², respecto al promedio de 1100 por m² en la costa. Estas diferencias podrían deberse a que las praderas de *T. testudinum* en los sitios del interior de la laguna experimentan condiciones más favorables para el crecimiento, como menor estrés físico por la baja energía del sistema, mejores condiciones de luz y mayor disponibilidad de nutrientes, particularmente amonio y fosfatos, lo que se resulta en una mayor densidad de haces foliares. La densidad de haces reactivados fue significativamente mayor en la costa (150 no. m²) en comparación con la laguna (50 no. m²), y lo mismo ocurrió con la densidad de haces intermedios (250 no. m²) en comparación con la Laguna (100 no. m²). En la costa, muchos rizomas verticales presentaron un eje lateral con meristemo apical latente y lo mismo ocurrió con los ápices de rizoma horizontal activos. Los pastos marinos suelen extenderse horizontalmente a través de sus rizomas subterráneos horizontales y laterales. El grado y la forma de crecimiento de los rizomas habla de cómo las praderas marinas se expanden y conectan en el espacio e indican las estrategias de crecimiento adoptadas (Marbà et al., 1996). El crecimiento de rizomas laterales y la activación de haces en estado latente conduce a la propagación vegetativa en *T. testudinum*. Las distancias entre módulos, los patrones de ramificación y la presencia de desarrollo foliar en estado latente juega un papel importante en el mantenimiento de la dominancia de *T. testudinum* en áreas donde está bien establecida. La reactivación de los haces en estado latente permite a *T. testudinum* aprovechar nuevos nutrientes disponibles mediante su reactivación, lo que resulta en un aumento de la densidad de haces foliares (van Tussenbroek et al., 2000). En Boca Iglesias, la densidad de haces en estado latente y de ápices de rizoma fue mayor en la costa, por lo que *T. testudinum* presentó un banco de meristemos apicales latentes y activos mayor que en la laguna, además de invertir más en el desarrollo de rizomas horizontales. Esto podría ser una adaptación puntual para estabilizar los haces en un ambiente más dinámico y expuesto al oleaje y una mayor limitación de nutrientes que en la laguna. *T. testudinum* es claramente la especie dominante en ambos hábitats, con una cobertura muy alta y similar en la laguna y la costa (76 y 76.6 %, respectivamente), lo que sugiere que esta especie está bien adaptada a las condiciones ambientales presentes en ambos ambientes. Las diferencias significativas entre ambientes con base en la asociación vegetal, indicadas por la prueba ANOSIM ($r = 0.13$; $p = 0.004$) muestran diferencias importantes en la composición y cobertura/abundancia de especies entre la laguna y la costa, con predominio del orden Bryopsidales (incluyen los géneros *Caulerpa*, *Halimeda*, *Penicillus*, *Avrainvillea*) y mayor cobertura/abundancia de *H. wrightii* en la laguna. En sistemas

lagunares como Boca Iglesias, la coexistencia de algas rizofíticas, *H. wrightii* y *T. testudinum* puede ser posible debido a la estratificación de los sistemas raíz-rizoma descrito por Williams (1990). Esto significa que *H. wrightii* y las macroalgas ocupan las capas superiores del sedimento y *T. testudinum* la capa inferior de este por debajo de los 5 cm. Esto solo puede ocurrir cuando *T. testudinum* es la especie dominante, existen diferentes fuentes de suministro de nutrientes y partición de recursos entre las especies, lo que minimiza la competencia por el espacio. Está estratificación le da una ventaja competitiva a *T. testudinum* sobre *H. wrightii* y las algas rizofíticas, debido a que posee mejores tasas de propagación vegetativa y mejor capacidad para explotar los nutrientes del sedimento (Rose y Dawes, 1999). Además, las macroalgas actúan como especies pioneras en la secuencia de sucesión de fondos marinos con sedimentos no consolidados (como los de la laguna), como ha sido descrito por Zieman (1989), actuando como facilitadoras para la colonización de especies de pastos marinos de sucesión temprana como *H. wrightii* al estabilizar los sedimentos, añadir nutrientes y favorecer el desarrollo de comunidades bacterianas más robustas, lo que prepara el hábitat para la expansión clonal de *T. testudinum*.

Las praderas de *T. testudinum* en los sitios del interior de la laguna, experimentan un entorno físico menos dinámico y estresante que las praderas que crecen en la costa, debido a la baja energía del sistema lagunar. Esto se ve en las diferencias observadas en los rasgos morfométricos (ancho y largo de la hoja, área foliar por haz y número de hojas por haz) y de estructura de las praderas como la distribución de la biomasa entre las partes vivas y la cobertura/abundancia observadas en los sitios de la laguna. En la costa, la intensa dinámica costera se ve reflejada en las variables estructurales y de función en *T. testudinum* como son la longitud del rizoma horizontal, la distribución preferencial de la biomasa en el rizoma horizontal, la densidad de ápices del rizoma y de haces en estado latente. Al igual que lo observado por Medina-Gómez et al. (2016) para la bahía de la Ascensión, en la zona centro del Caribe mexicano, *T. testudinum* en Boca Iglesias es claro que exhibe diferencias específicas a escalas que van desde el microclima de los módulos individuales de las plantas hasta condiciones específicas de pradera como respuesta al ambiente. En los sistemas de islas de barrera, la interacción de factores abióticos y bióticos a escala local es compleja y a menudo se encuentran vinculados a procesos de mayor escala (Zinnert, et al., 2016), siendo la dinámica de nutrientes un claro ejemplo. En el caso específico de los Humedales de Boca Iglesias, la dinámica de nutrientes está regida principalmente por la hidrogeología típica de los ambientes

kársticos (Hernández-Terrones et al., 2011; Hernández-Terrones et al., 2015), el hidroperiodo (Gallegos y Hernández, 2021), la interacción con los extensos ecosistemas de manglar (Hernández-Arana et al., 2018) y el aporte de nutrientes y material orgánico terrestre impulsados por flujos superficiales y subterráneos hacía el sistema lagunar. Estos factores ambientales favorecen la acumulación de nutrientes y detritus en la laguna, tanto de fuentes externas como del mangle y hojas de *T. testudinum*. Por el contrario, en el caso de la costa el transporte activo de sedimentos que fluye paralelo a la costa durante todo el año y el afloramiento de aguas profundas durante la primavera y el verano frente a la costa de Cabo Catoche (Merino-Ibarra, 1997; Mateos-Jasso, 2009) probablemente sean las principales fuerzas que determinan la dinámica de nutrientes en la zona marina.

El amonio intersticial resultó particularmente alto dentro del sistema lagunar. Este resultado probablemente sea producto de la alta densidad de haces foliares presentados en la laguna. Las praderas monoespecíficas de *T. testudinum* con una alta densidad de haces acumulan amonio en los sedimentos al atrapar pequeños compuestos orgánicos de la columna de agua y reducir los flujos de amonio que se liberan del sedimento a través del aumento de la capa límite bentónica (benthic boundary layer) debido al denso dosel de las hojas como ha sido descrito por Dennison et al. (1987). La concentración de nutrientes disueltos en el agua contenida en los sedimentos de praderas marinas puede mostrar diferencias que se relacionan con la estructura de la comunidad de pastos marinos, la demanda y fuente de nutrientes y la dinámica y reciclaje interno de nutrientes en los sedimentos (Erftemeijer y Koch, 2001). La descomposición de la materia orgánica, por ejemplo, regenera grandes cantidades de nitrógeno y fósforo, mientras que la absorción, precipitación, difusión y consumo por los organismos eliminan gran parte de estos nutrientes. La adsorción tanto de amonio como de fósforo ocurre en todos los tipos de sedimentos, pero el grado de adsorción y el equilibrio entre la adhesión y difusión de estos nutrientes varía considerablemente entre sedimentos de diferente composición mineralógica (Macreadie et al., 2017). Por ejemplo, la capacidad de adsorción de fósforo en sedimentos carbonatados suele ser alta, en consecuencia, la concentración de fósforo inorgánico disuelto en las aguas intersticiales suele ser muy baja (Barry et al., 2017). Sin embargo, en este estudio, los sitios dentro del sistema lagunar no siguen este patrón, probablemente por su alto contenido de materia orgánica lo que se observa en todos los sitios de la laguna. La disponibilidad de fósforo y nitrógeno además puede verse influenciada por la variabilidad de distintos iones presentes en el agua intersticial que afectan el potencial redox, la concentración de otros componentes químicos, el pH, la salinidad y la temperatura del agua intersticial, así como por

las tasas de regeneración y consumo biológico (Rosch y Koch, 2009). Además, procesos como la bioturbación (observado en la laguna), la inestabilidad física del sustrato (observado en la laguna) y la excreción de sustancias químicas por las raíces de los pastos marinos y el aporte de nitrógeno de los manglares también afectan considerablemente la química del agua contenida en los sedimentos, así como su composición (Holmer y Olsen, 2002; Mishra y Deepak, 2020). Todos estos procesos en conjunto generan que, en zonas como Boca Iglesias, los sedimentos presenten un incremento en el porcentaje de materia orgánica y limos (11.6%, comparado con 6.7% para la costa) y las concentraciones de nutrientes en el agua intersticial también sean superiores a la costa adyacente.

Las zonas costeras de la península de Yucatán, y particularmente la zona costera de Cabo Catoche donde se encuentran los humedales de Boca Iglesias, se caracterizan por presentar altas concentraciones de nutrientes en la columna de agua, tal como ha sido expuesto por Gallegos y Hernández (2020), con valores de fósforo total reportados dentro de un intervalo de 7.86 a 37.58 $\mu\text{mol/L}$ a lo largo de la plataforma costera somera de Boca Iglesias durante la temporada de secas (marzo-junio). Los valores obtenidos en el presente estudio para fósforo total se encuentran dentro de este intervalo, tanto para la costa (20 $\mu\text{mol/L}$), como la laguna (30 $\mu\text{mol/L}$). No existen referencias bibliográficas de nitrógeno total para los valores encontrados en la zona de estudio, mismos que fueron de 90 $\mu\text{mol/L}$ para la laguna y de 70 $\mu\text{mol/L}$ para la costa. En sistemas naturales como los humedales de Boca Iglesias es probable que por la temporada de muestreo, estos valores de nitrógeno total reflejen las diferentes fuentes de nitrógeno inorgánico y orgánico disuelto y particulado que se encontraban operando como el evento de surgencia costera (Merino-Ibarra, 1997; Mateos-Jasso, 2009), el transporte lateral costero de sedimentos (Hernández-Arana et al., 2018), la fuerza de los vientos alisios (surestes) (Gallegos y Hernández, 2020), los aportes de agua dulce (Hernández-Terrones et al., 2015) y la degradación de materia orgánica por microbios (Rattanachot y Prathep, 2015). Estos son los procesos que se han descrito incrementan el nitrógeno orgánico e inorgánico disuelto y particulado en la columna de agua y que al momento del presente estudio se ha reportado que ocurre en los humedales de Boca Iglesias. Holmer y Olsen (2002) mencionan que el nitrógeno contenido en los sedimentos de sitios con manglares contribuye relativamente poco al nitrógeno total, mientras que los flujos en la interfaz sedimento superficie como los presentados anteriormente resultan de mayor importancia.

En los humedales de Boca Iglesias, la interconectividad entre manglar y praderas de pastos marinos probablemente es importante. Al igual que los manglares, los pastos marinos actúan

como moduladores de ecosistemas y controlan los flujos costeros, la entrada de sedimentos y los niveles e intercambio de nutrientes (Koch et al., 2006; Gillis et al., 2017), de esta forma se influyen mutuamente en la dinámica de sus poblaciones y en la dinámica costera (Mishra y Apte, 2020). La hipótesis de que la laguna costera proporciona un hábitat calmo y favorece la presencia de sedimentos finos y nutrientes que le permite a *Thalassia testudinum* mantener mayor biomasa, densidad, cobertura foliar y un mejor desarrollo de hojas en comparación con su contraparte costera se sostiene. Las correlaciones significativas entre el contenido de amonio intersticial, fosfatos intersticiales, la materia orgánica y los rasgos vegetales de *T. testudinum* particularmente en la laguna apoyan la evidencia de que las fuentes y la disponibilidad de nutrientes influyen en la expresión de los rasgos morfométricos y los rasgos estructurales de pradera en esta especie. Las respuestas exhibidas por *T. testudinum* en los humedales de Boca Iglesias, particularmente las praderas ubicadas al interior del sistema lagunar, mostraron cambios en sus rasgos vegetales y estructurales de las praderas, lo que demuestra su capacidad de adaptación. Boca Iglesias proporciona un escenario idealizado para investigar la interacción entre las praderas de pastos marinos y los ecosistemas adyacentes, como los manglares y las praderas marinas de plataformas continentales, para entender mejor la conectividad ecológica y su impacto en la dinámica de ecosistemas costeros desprovistos de arrecifes y con las características geomorfológicas e hidrológicas de la zona costera de Cabo Catoche.

CONCLUSIONES

1. Se encontraron diferencias significativas en las características morfométricas de *T. testudinum* entre la laguna y la costa. Las hojas de *T. testudinum* en la laguna fueron más largas, tuvieron mayor área foliar promedio, desarrollaron vainas más largas y un mayor número de hojas por haz, comparado con las de la costa, lo cual se encuentra asociado con la protección del oleaje y la alta disponibilidad de nutrientes en la laguna.
2. En la laguna, *T. testudinum* presenta mayor proporción de biomasa arriba del sustrato (sección verde de las hojas) y una inversión significativa en rizomas verticales, mientras que en la costa se invierte más en rizomas horizontales. Esto sugiere estrategias de crecimiento y propagación diferentes adaptadas a las condiciones ambientales específicas de cada ambiente (alta energía del oleaje en la costa vs. condiciones de baja energía y anóxicas en la laguna).
3. La densidad de haces foliares no mostró diferencias significativas entre ambientes. No obstante, la densidad de haces fue más alta en la laguna (1300 haces/m²) que en la costa (1100 haces/m²), lo que sugiere que en la laguna encuentra condiciones más favorables para el crecimiento (menos estrés físico, mejores condiciones de luz y mayor disponibilidad de nutrientes).
4. *T. testudinum* muestra adaptaciones morfológicas significativas como una mayor longitud de rizomas horizontales en la costa y mayor desarrollo de rizomas verticales en la laguna, lo cual se interpreta como estrategias para estabilizarse y competir en sus respectivos entornos.
5. La cobertura foliar de *T. testudinum* fue similar en ambos hábitats; por el contrario, exhibe diferencias en la composición y cobertura/abundancia de especies de macroalgas entre la laguna y la costa. Esto se debe a que ambos ambientes ofrecen diferentes tipos de hábitats lo que permite que ciertos géneros prosperen mejor en la laguna vs la costa.
6. La alta concentración de nutrientes (amonio y fosfatos) se correlacionó con una mayor área foliar, longitud de hojas y biomasa de *T. testudinum*, lo cual resalta la importancia de la disponibilidad de nutrientes en la expresión de los rasgos morfométricos y estructurales de esta especie.
7. El estudio demuestra que *T. testudinum* en los humedales de Boca Iglesias exhibe una notable capacidad de adaptación a las condiciones específicas de sus hábitats,

influenciada por la disponibilidad de nutrientes, las condiciones hidro biogeoquímicas y la interconectividad con otros ecosistemas como los manglares.

RECOMENDACIONES

Se recomienda investigar la interacción entre las praderas de pastos marinos y los ecosistemas adyacentes, como los manglares, para determinar la conectividad ecológica y su impacto en la dinámica de los ecosistemas costeros. Explorar las áreas de oportunidad permitirá una comprensión más detallada y completa de los factores que afectan la dinámica de las praderas de *Thalassia testudinum* en los humedales de Boca Iglesias, lo cual es esencial para su conservación y manejo sostenible a largo plazo.

BIBLIOGRAFÍA

Arellano-Méndez, L.U., Liceaga-Correa, M.A., Herrera-Silveira, J.A., Hernández-Núñez, H. (2011). Impacto por huracanes en las praderas de *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) en el Caribe Mexicano. *Rev. Biol. Trop.* 59, 385-401.

Barry, S.C., Jacoby, C.A., Frazer, T.K. (2017). Environmental influences on growth and morphology of *Thalassia testudinum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 570:57-70. <https://doi.org/10.3354/meps12112>.

Beck, M.W., Heck, K.L., Able, K.W., Childers, D.L., Eggleston, D.B., Gillanders, B.M., Halpern, B., Hays, C.G., Hoshino, K., Minello, T.J., Orth, R.J., Sheridan, P.F., Weinstein, M.P. (2001). The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *BioScience*, 51:8,633-641. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0633:TICAMO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0633:TICAMO]2.0.CO;2).

Botello, F., Vázquez-Camacho, C., Mayani-Parás, F., Vega-Orihuela, M.E., Morales-Díaz, S. (2022). Protocolo para el monitoreo ecosistémico de pastos marinos en Áreas Naturales Protegidas. CONANP. FMCN, Conservación Biológica y Desarrollo Social. A. C.

Braun-Blanquet, J. (1932). *Plant sociology: the study of plant communities*. McGraw-Hill, New York.

Bricker, E., Waycott, M., Calladine, A., Zieman, J.C. (2011). High connectivity across environmental gradients and implications for phenotypic plasticity in a marine plant. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 423:57-67. <https://doi.org/10.3354/meps08962>.

Brodersen, K.E., Koren, K., Moßhammer, M., Ralph, P.J., Kühl, M., Santner, J. (2017). Seagrass-Mediated Phosphorus and Iron Solubilization in Tropical Sediments. *Env. Sci. Tech.* 51(24):14155–14163. <https://doi.org/10.1021/acs.est.7b03878>.

Cabrera, R., Ortiz, M. (2007). Evidencias de herbivorismo sobre *Avrainvillea asarifolia* Børgesen (Chlorophyta). Epifitismo e invertebrados. *Rev. Inv. Mar.* 28(1)3-10.

Calleja, M.L., Barrón, C., Hale, J.A., Frazer, T.K., Duarte, C.M. (2006). Light regulation of benthic sulfate reduction rates mediated by seagrass (*Thalassia testudinum*) metabolism. *Estuaries Coasts*: 29:1255–1264. <https://doi.org/10.1007/BF02781825>.

Cárdenas-Palomo N., Herrera-Silveira, J., Velázquez-Abunader, I., Reyes-O, U. (2015). Distribution and feeding habitat characterization of whale sharks *Rhincodon typus* in a protected area in the north Caribbean Sea. *J. Fish. Biol.* 86(2):668-686. DOI:10.1111/jfb.12589.

CARICOMP. (2001). CARICOMP Methods Manual Level I and 2: Manual of methods for mapping and monitoring of physical and biological parameters in the coastal zone of the Caribbean. CARICOMP Management Center, University of the West Indies, Mona, Kingston, Jamaica y Florida. University of South Florida, U.S.A.

Carrillo González, F., Ochoa, J., Candela, J., Badan, A., Sheinbaum, J., González Navarro, J.I. (2007). Tidal currents in the Yucatan Channel. *Geof. Inter.* 46(3):199–209. <https://doi.org/10.22201/igeof.00167169p.2007.46.3.39>.

Carruthers, T. J. B., Barnes, P. A., Jacome, G., Fourquaran, J. W. (2005). Lagoon scale processes in a coastally influenced Caribbean system: implications for the seagrass *Thalassia testudinum*. *Caribb. J. Sci.* 41(3):441-455.

Coles, R., Grech, A., Rasheed, M., McKenzie, L., Unsworth, R., Short, F. (2011). Seagrass ecology and threats in the tropical Indo-Pacific Bioregion. En: *Seagrass: Ecology, Uses and Threats*. Nova Sci. Pub. pp 225-239.

Cuevas, E., Uribe-Martínez, A., Morales-Ojeda, S. M., Gómez-Ruíz, P. A., Núñez-Lara, E., Teutli-Hernández, C., Herrera-Silveira, J. A. (2021). Spatial configuration of seagrass community attributes in a stressed coastal lagoon, southeastern Gulf of Mexico. *Reg. Stud. Mar. Sci.* 48(1):102049. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2021.102049>.

Cruz-Palacios, V., Van Tussenbroek, B.I. (2005). Simulation of hurricane-like disturbances on a Caribbean seagrass bed. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 324(1):44-60. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.04.002>.

Diario Oficial de la Federación (DOF). Artículo 1. Decreto por el que se declara Área Natural Protegida, con el carácter de reserva de la biosfera, la región conocida como Caribe Mexicano. 7 de diciembre de 2016. DOF: 07/12/2016.

De los Santos, C.B., Egea, L.G., Martins, M., Santos, R., Masqué, P., Peralta, G., Brun, F.G., Jiménez-Ramos, R. (2023). Sedimentary Organic Carbon and Nitrogen Sequestration Across a

Vertical Gradient on a Temperate Wetland Seascape Including Salt Marshes, Seagrass Meadows and Rhizophytic Macroalgae Beds. *Ecosystems* 26:826–842. <https://doi.org/10.1007/s10021-022-00801-5>

Devereux, R., Yates, D.F., Aukamp, J., Quarles, R.L., Jordan, S.J., Stanley, R.S., Eldridge, P.M. (2011). Interactions of *Thalassia testudinum* and sediment biogeochemistry in Santa Rosa Sound, NW Florida. *Mar. Biol. Res.* 7(4):317-331. <https://doi.org/10.1080/17451000.2010.515227>.

Domingues, R.B., Nogueira, P., Barbosa, A.B. (2023). Co-Limitation of Phytoplankton by N and P in a Shallow Coastal Lagoon (Ria Formosa): Implications for Eutrophication Evaluation. *Estuaries Coasts* 46, 1557–1572. <https://doi.org/10.1007/s12237-023-01230-w>.

Duarte, C.M., Chiscano, C.L. (1999). Seagrass Biomass and Production: A Reassessment. *Aquat. Bot.* 65(1-4): 159-174. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(99\)00038-8](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(99)00038-8).

Duffy, J.E. (2006). Biodiversity and the functioning of seagrass ecosystems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 311:233–250. DOI: 10.3354/Meps311233.

Durako, M.J. (1994). Seagrass die-off in Florida Bay (USA): changes in shoot demographic characteristics and population dynamics in *Thalassia testudinum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 110: 59-66.

Enríquez, S. (2005). Light absorption efficiency and the package effect in the leaves of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 289:141–150.

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

Enríquez, S., Olivé, I., Cayabyab, N., Hedley, J.D. (2019). Structural complexity governs seagrass acclimatization to depth with relevant consequences for meadow production, macrophyte diversity and habitat carbon storage capacity. *Sci. Rep.* 9:14657. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-51248-z>.

Eldridge, P.M., Kaldy, J.E., Burd, A.B. (2004). Stress response model for the tropical seagrass *Thalassia testudinum*: the interactions of light, temperature, sedimentation, and geochemistry. *Estuaries*, 27:923-937.

Erfteemeijer, P. L., Koch, E. W. (2001). Sediment geology methods for seagrass habitat. En: Global seagrass research methods. Elsevier Sci. pp 345-367.

Food and Agriculture Organization of the United Nations. (2017 a). World fertilizer trends and outlook to 2020. Summary report. Rome. www.fao.org/publications. Consultado el 12 de febrero de 2024.

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

Gallegos, M.E., Merino, M., Marbá, N., Duarte, C.M. (1993). Biomass and dynamics of *Thalassia testudinum* in the Mexican Caribbean: elucidating rhizome growth. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 185-192.

Gallegos M.E., Hernández C.G. (2021). Pastos marinos. En S. Z. Herzka, R.A. Zaragoza Álvarez, E. M. Peters., G. Hernández Cárdenas. (ed). Atlas de línea base ambiental del golfo de México (tomo VI), México: Consorcio de Investigación del Golfo de México.

Gaubert-Boussarie, J., Altieri A.H., Duffy, J.E., Campbell, J.E. (2021). Seagrass structural and elemental indicators reveal high nutrient availability within a tropical lagoon in Panama. *PeerJ* 9:e11308. <https://doi.org/10.7717/peerj.11308>.

Gillanders, B.M. (2006) Seagrasses, fish, and fisheries. En: Larkum, A.W.D., Orth, R.J., Duarte, C.M., (Ed.). *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer, Berlin, pp 503-536.

Gillis, L.G, Bouma, T.J, Jones, C.G, van Katwijk, M.M., Nagelkerken, I., Jeuken, C., Herman, P., Ziegler, A. (2014). Potential for landscape-scale positive interactions among tropical marine ecosystems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 503:289-303. <https://doi.org/10.3354/meps10716>.

Govers, L.L., Lamers, L.P., Bouma, T.J., de Brouwer, J.H., Van Katwijk, M.M. (2014). Eutrophication threatens Caribbean seagrasses: An example from Curaçao and Bonaire. *Mar. Pollut. Bull.* 89(1-2):481-486. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.09.003>.

Gunderson, A.R., Armstrong, E.J., Stillman, J. H. (2016). Multiple stressors in a changing world: the need for an improved perspective on physiological responses to the dynamic marine

environment. Annu. Rev. Mar. Sci. 8:357-378.
<https://doi.org/10.1146/annurev-marine-122414-033953>.

Heck, K.L., Cohen, L.D. (1995). Predation and the abundance of juvenile blue crabs: a comparison of selected east and gulf coast (USA) studies. *Bullet. Mar. Sci.* 57(3):877-883.

Heiri, O., Lotter, A. F., Lemcke, G. (2001). Loss on ignition as a method for estimating organic and carbonate content in sediments: reproducibility and comparability of results. *J. Paleolimnol.* 25:101-110.

Hernández-Arana, H. Victoria-Salazar, I. Juárez-Ramírez M. Cabanillas-Terán, N. López-Adame, H. Vega-Zepeda, A. Bahena-Basave, H., Arellano-Verdejo, J., Soto, M. (2018). Evaluación del estado de salud del arrecife de coral en el Caribe mexicano. Informe Técnico. PROCER 2018. CONANP-ECOSUR. Chetumal QROO. pp 196.

Hernández-Terrones, L.M., Rebolledo-Vieyra, M., Merino-Ibarra, M., Soto, M., Le-Cossec, A., Monroy-Ríos, E. (2011). Groundwater pollution in a karstic region (NE Yucatan): Baseline nutrient content and flux to coastal ecosystems. *Water. Air. Soil. Pollut.* 218:517–528.
<https://doi.org/10.1007/s11270-010-0664-x>.

Hernández-Terrones, L.M., Null, K.A., Ortega-Camacho, D., Paytan, A. (2015). Water quality assessment in the Mexican Caribbean: impacts on the coastal ecosystem. *Cont. Shelf. Res.* 102:62-72. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2015.04.015>.

Herrera-Silveira, J.A., Cebrian, J., Hauxwell, J., Ramírez-Ramírez, J., Ralph, P. (2010). Evidence of negative impacts of ecological tourism on turtle grass (*Thalassia testudinum*) beds in a marine protected area of the Mexican Caribbean. *Aquat. Ecol.* 44:23–31.
<https://doi.org/10.1007/s10452-009-9260-9>.

Hemminga, M.A., Duarte, C.M. (2000). *Seagrass Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge. pp 298.

Holmer, M., Olsen, A. (2002). Role of decomposition of mangrove and seagrass detritus in sediment carbon and nitrogen cycling in a tropical mangrove forest. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 230: 87-101.

Johnson, C.R., Koch, M.S., Pedersen, O., Madden, C. J. (2018). Hypersalinity as a trigger of seagrass (*Thalassia testudinum*) die-off events in Florida Bay: evidence based on shoot meristem O₂ and H₂S dynamics. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 504:47-52.

Kahn, A.E., Durako, M.J. (2006). *Thalassia testudinum* seedling responses to changes in salinity and nitrogen levels. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 335(1):1-12.

Kammann, S., Hortua, D.A.S., Kominoski, J., Gillis, L. G. (2022). Understanding how nutrient limitation and plant traits influence carbon in mangrove-seagrass coastal ecosystems. *Limnol. Oceanogr.* 67:S89–S103.

Kennedy, H., Beggins, J., Duarte, C. M., Fourqurean, J. W., Holmer, M., Marbà, N., Middelburg, J.J. (2010). Seagrass sediments as a global carbon sink: Isotopic constraints. *Global Biogeochem. Cycles.* 24(4):GB4026. <https://doi.org/10.1029/2010GB003848>.

Kenworthy, W.J., Zieman, J.C., Thayer, G.W. (1982). Evidence for the influence of seagrasses on the benthic nitrogen cycle in a coastal plain estuary near Beaufort, North Carolina (USA). *Oecologia* 54:152–158. <https://doi.org/10.1007/BF00378387>.

Kim, S.H., Kim, J.H., Park, S.R., Lee, K.S. (2014). Annual and perennial life history strategies of *Zostera marina* populations under different light regimes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 509:1-13.

Koch, M.S., Schopmeyer, S., Kyhn-Hansen, C., Madden, C.J. (2007). Synergistic effects of high temperature and sulfide on tropical seagrass. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 341(1):91-101.

Koltes, K.H., Tschirky, J.J., Feller, I.C. (1998). Carrie Bow Cay, Belize. CARICOMP-Caribbean coral reef, seagrass and mangrove sites. *Coast. Reg. Small. Island. Paper.* UNESCO, Paris. 3:79-94.

Kuo, J., Den Hartog, C. (2007). Seagrass morphology, anatomy, and ultrastructure, *en*: Larkum, A.W.D.; Orth, R.J.; Duarte, C.M. (Ed.) *Seagrasses: biology, ecology and conservation*. Springer: Dordrecht. pp 691.

Lee, K., Park, S.R., Kim, Y.K. (2007). Effects of irradiance, temperature, and nutrients on growth dynamics of seagrasses: A review. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 350:144-175. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.06.016>.

Leoni, V., Alexandre, V., Pasqualini, V., Pergent-Martini, C., Pergent, G. (2008). Effects of experimental reduction of light and nutrient enrichments (N and P) on seagrasses: A review. *Aquat. Conserv. Mar. Freshwater. Ecosyst.* 18:202-220. <https://doi.org/10.1002/aqc.842>.

Liu, C., Li, Y., Yan, P., He, N. (2021). How to Improve the Predictions of Plant Functional Traits on Ecosystem Functioning?. *Front. Plant. Sci.* 12:22260. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.622260>.

Luczak, C., Janquin, M. A., Kupka, A. (1997). Simple standard procedure for the routine determination of organic matter in marine sediment. *Hydrobiologia*, 345:87-94.

Macreadie, P.I., Jarvis, J., Trevathan-Tackett, S.M., Bellgrove, A. (2017). Seagrasses and macroalgae: importance, vulnerability and impacts. En: Bruce F., Pérez-Ramírez, M. (Ed). *Climate change impacts on fisheries and aquaculture: a global analysis.* 22:729-770. <https://doi.org/10.1002/9781119154051.ch22>.

Madden, C.J., Rudnick, D.T., McDonald, A.A., Cunniff, K.M., Fourqurean, J.W. (2009). Ecological indicators for assessing and communicating seagrass status and trends in Florida Bay. *Ecol. Indic.* 9(6):S68-S82. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2009.02.004>.

Mishra, A.K., Apte, D. (2020). Ecological connectivity with mangroves influences tropical seagrass population longevity and meadow traits within an island ecosystem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 644, 47-63. DOI: <https://doi.org/10.3354/meps13349>.

Mishra, A.K., Kumar, M. (2020). Mangrove sediments act as a source of nutrients and sink of heavy metals of coastal Andaman Sea. *Indian. J. GeoMar. Sci.* 49:156-166.

Marba, N., Cebrian, J., Enriquez, S., Duarte, C. M. (1996). Growth patterns of Western Mediterranean seagrasses: species-specific responses to seasonal forcing. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 133:203-215.

Marbà, N., Duarte, C.M., Terrados, J. (2010). Effects of Seagrass Rhizospheres on Sediment Redox Conditions in SE Asian Coastal Ecosystems. *Estuaries Coasts* 33:107-117. <https://doi.org/10.1007/s12237-009-9250-0>

Macreadie, P. I., Serrano, O., Maher, D. T., Duarte, C. M., Beardall, J. (2017). Addressing calcium carbonate cycling in blue carbon accounting. *Limnol. Oceanogr. Lett.* <https://doi.org/10.1002/lol2.10052>.

Marion, L., Paillisson, J.M. (2003). A mass balance assessment of the contribution of floating-leaved macrophytes in nutrient stocks in a eutrophic macrophyte-dominated lake. *Aquat. Bot.* 75(3):249-260.

Mateos Jasso, A. (2009). "Estudio sobre la estacionalidad de la surgencia de Yucatán". Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Martínez-Daranas, B., Macías, R.D., Cano, M.M. (2013). Protocolo para el monitoreo de los pastos marinos. Proyecto GEF/PNUD Aplicación de un enfoque regional al manejo de las áreas marino-costeras protegidas en la región Archipiélagos del sur de Cuba. Centro Nacional de Áreas Naturales Protegidas. pp 39.

May-Kú, M.A., Ardisson, P.L., Ordóñez-López, U. (2010). Morphological variation of *Thalassia testudinum* in two shallow coastal environments from the southeastern Gulf of Mexico. *Bot. Mar.* 53(5):449-455. <https://doi.org/10.1515/bot.2010.049>.

Mendelssohn, I.A., Byrnes, M.R., Kneib, R.T., Vittor, B.A. (2017). Coastal Habitats of the Gulf of Mexico. En: Ward, C. (ed.) *Habitats and Biota of the Gulf of Mexico: Before the Deepwater Horizon Oil Spill*. Springer, New York. pp 359-640. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-3447-8_6.

Medina-Gomez, I., Madden, C. J., Herrera-Silveira, J., Kjerfve, B. (2016). Response of *Thalassia testudinum* morphometry and distribution to environmental drivers in a pristine tropical lagoon. *PLoS One*, 11(10):e0164014. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0164014>.

Medina-Gomez, I., Herrera-Silveira, J. (2003). Spatial characterization of water quality in a karstic coastal lagoon without anthropogenic disturbance: a multivariate approach. *Est. Coast. Shelf. Sci.* 58:3 455-465. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(03\)00112-4](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(03)00112-4).

Merino-Ibarra, M. (1997). Upwelling on the Yucatan Shelf: Hydrographic evidence. *J. Mar. Syst.* 13(1):101-121. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(96\)00123-6](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(96)00123-6).

Moreira-Saporiti, A., Teichberg, M., Garnier, E., Cornelissen, J. H. C., Alcoverro, T., Björk, M., Bostrom, C., Dattolo, E., Eklof, J., Hasler-Sheetal, H., Marbà, N., MarínGuirao, L., Meysick, L.,

Olivé, I., Reusch, T., Ruocco, M., Silva, J., Sousa, A., Procaccini, G., Santos, R. (2023). A trait-based framework for seagrass ecology: Trends and prospects. *Front. Plant. Sci.* 14:1088643. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1088643>.

Mumby, P. J., Iglesias-Prieto, R., Hooten, A. J., Sale, P. F., Hoegh-Guldberg, O., Edwards, A. J., Harvell, C. D., Gomez, E. D., Knowlton, N., Hatzilios, M. E., Kyewalyanga, M. S., Muthiga, N. (2011). Revisiting climate thresholds and ecosystem collapse. *Front. Ecol. Environ.* 9(2):94-96. <https://doi.org/10.1890/11.WB.002>.

McDonald, A. M., Prado, P., Heck Jr, K. L., Fourqurean, J. W., Frankovich, T. A., Dunton, K. H., Cebrián, J. (2016). Seagrass growth, reproductive, and morphological plasticity across environmental gradients over a large spatial scale. *Aquat. Bot.* 134: 87-96.

Nock, C A., Vogt, R.J., Beisner, B.E. (2016). Functional traits. En: *eLS*. John Wiley & Sons. Ltd: Chichester. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0026282>.

Oertel, G.F. (1985). The barrier island system. *Mar. Geol.* 63(1-4):1-18. [https://doi.org/10.1016/0025-3227\(85\)90077-5](https://doi.org/10.1016/0025-3227(85)90077-5).

O'Brien, K.R., Waycott, M., Maxwell, P., Kendrick, G.A., Udy, J.W., Ferguson, A.J., Kilminster, K., Scanes, P., McKenzie, L.J., McMahon, K., Adams, M.P., Samper-Villarreal, J., Collier, C., Lyons, M., Mumby, P.J., Radke, L., Christianen, M.J.A., Dennison, W.C. (2018). Seagrass ecosystem trajectory depends on the relative timescales of resistance, recovery and disturbance. *Mar. Pollut. Bull.* 134, 166-176.

Pérez, D., Galindo, L. (2000). Efectos de la hiposalinidad en *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae) del Parque Nacional Morrocoy, Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 48(S1):251-260.

Perera-Valderrama, S., Tussenbroek, B., Cerdeira-Estrada, S., Martell, D.R., Rosique-de la Cruz, L., Caballero, H., Alva, C., Francisco, V., Ressler, R.A. (2020). Capítulo III. Pastizales marinos. En: Perera-Valderrama, S.; Cerdeira-Estrada, S.; Martell-Dubois, R.; Rosique-de la Cruz, L.O.; Caballero-Aragón, H.; Ressler, R. (2020). *Protocolos de Monitoreo de la Biodiversidad Marina en Áreas Naturales Protegidas del Caribe Mexicano*. CONABIO, México.

Pérez-Gómez, J., Garcia-Mendoza, E., Olivos, A., Rebolledo-Vieyra, M., Delgado-Pech, B., Almazán, A. (2020). Indicators of nutrient enrichment in coastal ecosystems of the northern Mexican Caribbean. *Ecol. Indic.* 118:106756. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106756>.

- Raghothama, K. G. (1999). Phosphate acquisition. *Annu. Rev. Plant. Biol.* 50:665-693. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.50.1.665>.
- Rattanachot, E., Prathap, A. (2015). Species specific effects of three morphologically different belowground seagrasses on sediment properties. *Estuarine. Coastal. Shelf. Sci.* 167:427-435. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.10.019>.
- Reyes-Mendoza, O., Mariño-Tapia, I., Herrera-Silveira, J., Ruiz-Martínez, G., Enriquez, C., Largier, J.L. (2016). The effects of wind on upwelling off Cabo Catoche. *J. Coast. Res.* 32(3):638-650. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-15-00043.1>.
- Reeves, I.R.B., Moore, L.J., Goldstein, E.B., Murray, A.B., Carr, J.A., Kirwan, M.L. (2020). Impacts of seagrass dynamics on the coupled long-term evolution of barrier-marsh-bay systems. *J. Geophys. Res. B.* 125:e2019JG005416. <https://doi.org/10.1029/2019JG005416>Received.
- Romero-Sierra, P., Rivas, D., Almazán-Becerril, A., Hernández-Terrones, L. (2018). Hydrochemistry and hydrodynamics of a Mexican Caribbean Lagoon: Nichupté lagoon system. *Estuarine. Coastal. Shelf. Sci.* 215:185-198. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.10.012>.
- Rosch, K. L., Koch, M. S. (2009). Nitrogen and phosphorus recycling by a dominant tropical seagrass (*Thalassia testudinum*) across a nutrient gradient in Florida Bay. *Bull. Mar. Sci.* 84(1):1-24.
- Rose, C.D., Dawes, C.J. (1999). Effects of community structure on the seagrass *Thalassia testudinum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 184:83-95.
- Saunders, M. I., Leon, J. X., Callaghan, D. P., Roelfsema, C. M., Hamylton, S., Brown, C. J., Baldock, T., Golshani, A., Phinn, S. R., Lovelock, C. E., Hoegh-Guldberg, O., Woodroffe, C. D., Peter Mumby, P. J. (2014). Interdependency of tropical marine ecosystems in response to climate change. *Nat. Clim. Change.* 4(8):724-729.
- Sanders, C. J., Eyre, B. D., Santos, I. R., Machado, W., Luiz-Silva, W., Smoak, J. M., Silva-Filho, E. (2014). Elevated rates of organic carbon, nitrogen, and phosphorus accumulation in a highly impacted mangrove wetland. *Geophys. Res. Lett.* 41(7):2475-2480. <https://doi.org/10.1002/2014GL059789>.

Saavedra-Hortua, D., Nagelkerken, I., Estupinan-Suarez, L. M., Gillis, L. G. (2023). Effects of connectivity on carbon and nitrogen stocks in mangrove and seagrass ecosystems. *Sci. Total. Environ.* 896:164829. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.164829>.

Suzumura, M., Miyajima, T., Hata, H., Umezawa, Y., Kayanne, H., Koike, I. (2002). Cycling of phosphorus maintains the production of microphytobenthic communities in carbonate sediments of a coral reef. *Limnol. Oceanogr.* 47(3):771-781.

Short, F.T., Wyllie-Echeverria, S. (1996). Natural and human-induced disturbance of seagrasses. *Environ. Conserv.* 23(1):17-27.

Short, F.T., Koch, E.W., Creed, J.C., Magalhães, K.M., Fernandez, E., Gaeckle, J.L. (2006). SeagrassNet monitoring across the Americas: case studies of seagrass decline. *Mar. Ecol.* 27: 277-289. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2006.00095.x>.

Short, F.T., Carruthers, T.J.R., van Tussenbroek, B., Zieman, J. (2010). *Thalassia testudinum*. *The IUCN Red List of Threatened Species*. e.T173346A6995927. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2010-3.RLTS.T173346A6995927>.

Schwartz, M.L., King, C.A. (2024). Lagoon. *Encyclopedia Britannica*. <https://www.britannica.com/science/lagoon-geography>. Consultado el 2 de diciembre de 2023.

Stumm, W., Morgan, J.J. (1996). *Aquatic Chemistry: Chemical Equilibria and Rates in Natural Waters*. John Wiley & Sons, New York. pp 1022.

Strickland, J.D.H., Parsons, T.R. (1972) *A Practical Handbook of Seawater Analysis*. *Fish. Res. Bull.* 157(2). pp 310.

Touchette, B.W., Burkholder, J.M. (2000). Review of nitrogen and phosphorus metabolism in seagrasses. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 250(1-2):133–167. [https://doi.org/10.1016/s0022-0981\(00\)00195-7](https://doi.org/10.1016/s0022-0981(00)00195-7).

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

Valderrama, J.C. (1981). The Simultaneous Analysis of Total Nitrogen and Total Phosphorus in Natural Waters. *Mar. Chem.* 10:109-122. [http://dx.doi.org/10.1016/0304-4203\(81\)90027-X](http://dx.doi.org/10.1016/0304-4203(81)90027-X)

- Van Katwijk, M.M., van der Welle, M.E.W., Lucassen, E.C.H.E.T., Vonk, J.A., Christianen, M.J.A., Kiswara, W., Inayat al Hakim, I., Arifin, A., Bouma, T.J, Roelofs J.G.M., Lamers, L.P.M. (2011). Early warning indicators for river nutrient and sediment loads in tropical seagrass beds: A benchmark from a near-pristine archipelago in Indonesia. *Mar. Pollut. Bull.* 62(7), 1512–1520. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2011.04.007>.
- Van Tussenbroek, B. I. (1996). *Thalassia testudinum* leaf dynamics in a Mexican Caribbean coral reef lagoon. *Mar. Biol.* 122, 33-40.
- Van Tussenbroek, B.I., Hermus, K., Tahey, T. (1996). *Thalassia testudinum* (Banks ex König) biomass and growth in a shallow tropical lagoon system, in relation to tourist development. *Caribb. J. Sci.* 32: 357-364.
- Van Tussenbroek, B.I. (1998). Above-and below-ground biomass and production by *Thalassia testudinum* in a tropical reef lagoon. *Aquat. Bot.* 61(1):69-82.
- Van Tussenbroek, B.I., Galindo, C. A., Marquez, J. (2000). Dormancy and foliar density regulation in *Thalassia testudinum*. *Aquat. Bot.* 68(4):281-295.
- Van Tussenbroek, B.I., Barba-Santos M.G., Wong R., Van Dijk J.K., Waycott, M. (2010). Guía de los pastos marinos tropicales del Atlántico Oeste. Universidad Nacional Autónoma de México. 75 pp.
- Van Tussenbroek, B.I. (2011). Dynamics of seagrasses and associated algae in coral reef lagoons. *Hidrobiológica.* 21(3): 293-310
- Van Tussenbroek, B.I., Cortés, J., Collin, R., Fonseca, A.C., Gayle, P.M., Guzmán, H.M., Jácome, G.E., Juman, R., Koltjes, K.H., Oxenford, H.A., Rodríguez-Ramirez, A., Samper-Villarreal, J., Smith, S.R., Tschirky, J.J., Weil, E. (2014). Caribbean-wide, long-term study of seagrass beds reveals local variations, shifts in community structure and occasional collapse. *PloS One*, 9(5):e98377. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098377>.
- Walker, D.I., Kendrick, G.A., McComb, A.J. (2007). Decline and Recovery of Seagrass Ecosystems: The Dynamics of Change. En: *Seagrasses: biology, ecology and conservation*. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2983-7_23.

Wentworth, C.K. (1922). A scale of grade and class terms for clastic sediments. *J. Geol.* 30(5), 377-392.

Velázquez-Ochoa, R., Enríquez, S. (2023). Environmental degradation of the Mexican Caribbean reef lagoons. *Mar. Pollut. Bull.*, 191, 114947. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2023.114947>.

Vieira, V. M., Lobo-Arteaga, J., Santos, R., Leitão-Silva, D., Veronez, A., Neves, J. M., Nogueira, M., Creed, J.C., Bertilli, C.M., Samper-Villarreal, J., Pettersen, M.R. (2022). Seagrasses benefit from mild anthropogenic nutrient additions. *Front. Mar. Sci.* 9:960249. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.960249>.

Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional!. *Oikos.* 116(5), 882-892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>.

Vitousek, P. M., Aber, J. D., Howarth, R. W., Likens, G. E., Matson, P. A., Schindler, D.W., Tilman, D. G. (1997). Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. *Ecol. Appl.* 7(3):737-750.

Williams, S.L. (1990). Experimental studies of Caribbean seagrass bed development. *Ecol. Monogr.* 60(4):449-469. <https://doi.org/10.2307/1943015>.

Williams, S., Heck Jr., K.L. (2001). Seagrass community ecology. En: Bertness, M.D. Gaines, S.D.; Hay, M.E. (Ed.) (2001). *Marine community ecology*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland Massachusetts. pp 317-337.

Whitfield, P.E., Kenworthy, W.J., Durako, M.J., Hammerstrom, K.K., Merello, M.F. (2004). Recruitment of *Thalassia testudinum* seedlings into physically disturbed seagrass beds. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 267:121-131.

York, P.H., Smith, T.M., Coles, R.G., McKenna, S.A., Connolly, R.M., Irving, A.D., Jackson, E.L., MacMahon, K., Runcie, J.W., Sherman, C.D.H., Sullivan, B.K., Trevathant-Tackett, S.M., Brodersen, K.E., Carter, A.B., Ewers, C.J., Lavery, P.S., Roelfsema, C.M., Sinclair, E.A., Strydom, S., Tanner, J.E., Whitehead, S. (2017). Identifying knowledge gaps in seagrass research and management: an Australian perspective. *Mar. Env. Res.* 127:163-172. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2016.06.006>.

Zieman, J.C. (1975). Seasonal variation of turtle grass, *Thalassia testudinum* König, with reference to temperature and salinity effects. *Aquat. Bot.* 1:107-123. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(75\)90016-9](https://doi.org/10.1016/0304-3770(75)90016-9).

Zieman, J., Fourqurean, J.W., Iverson, R.L. (1989). Distribution, abundance and productivity of seagrasses and macroalgae in Florida Bay. *Bullet. Mar. Sci.* 44(1), 292-311.