

**UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA  
FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS**



**“CARACTERIZACIÓN FOTOSINTÉTICA Y SUPERVIVENCIA  
DEL PASTO MARINO *ZOSTERA MARINA* BAJO CONDICIONES  
OCEANOGRÁFICAS DIFERENTES”**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE**

**O C E A N O L O G O**

**PRESENTA**

**CELINA EUGENIA LARA TURRENT**

Ensenada, Baja California, Noviembre del 2000

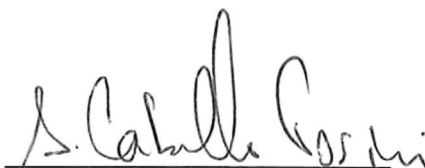
## Resumen

Para poder comprender el efecto del medio ambiente sobre la supervivencia del pasto marino *Zostera marina* L., se estudiaron sus fluctuaciones anuales de densidad, morfología, concentración de pigmentos y características fotosintéticas. Se describe por primera vez la presencia de *Z. marina* en la zona expuesta de la península de Baja California. Las praderas de *Z. marina* localizadas en la laguna costera, presentan un ciclo de vida perenne, mientras que las praderas localizadas en la zona expuesta, desaparecieron durante 3 meses del año. La desaparición de los pastos coincidió con el decremento en los niveles de luz *in situ* en la zona de estudio. Los niveles de irradiancia submarina decrecieron como resultado de un incremento del coeficiente de atenuación en la columna de agua durante tormentas en la región. La reaparición de estas praderas, inicia después de la temporada de tormentas y coincide con el decremento de la turbidez en la columna de agua. Los valores del metabolismo fotosintético y crecimiento de los pastos y luz *in situ* en la laguna costera no fluctúan de una manera extrema. El metabolismo fotosintético y la supervivencia de los pastos en la zona expuesta, sin embargo, se encuentran estrechamente regulados por grandes fluctuaciones en los valores de luz *in situ*. Aunque los pastos pueden sobrevivir en zonas semiexpuestas teniendo suficiente luz disponible a través de todo el año, periodos largos bajo limitación de luz ocasiona un decremento en los niveles de azúcares y almidones en las hojas de los pastos.

CARACTERIZACIÓN FOTOSINTÉTICA Y  
SUPERVIVENCIA DEL PASTO MARINO *Zostera marina* BAJO CONDICIONES  
OCEANOGRÁFICAS DIFERENTES

TESIS  
QUE PRESENTA:  
CELINA EUGENIA LARA TURRENT

Aprobada por:



Dr. Alejandro Cabello Pasini  
Presidente del Jurado



Dr. Isaí Pacheco Ruiz  
Sinodal Propietario



Dr. Ramón Cajal Medrano  
Sinodal Propietario

## **Agradecimientos**

Agradezco a las siguientes personas que con su orientación profesional contribuyeron en la realización de mi tesis.

A mi director de tesis Dr. Alejandro Cabello Pasini por su ayuda invaluable tanto profesional como emocional para poder realizar y completar este trabajo.

A los maestros y compañeros que a lo largo de toda mi carrera contribuyeron en mi formación como Oceanólogo y persona.

A los sinodales Dr. Isaí Pacheco Ruiz, Dr. Ramón Cajal Medrano y Dr. José Zertuche González por sus comentarios y sugerencias durante la realización de este proyecto.

Este trabajo lo dedico con cariño a mi familia que siempre me ha apoyado e impulsado ha ser mejor cada día y muy en especial para Camila, Alejandro y Emiliano que son lo mejor que me ha dado la vida.



# Índice

|                                        |      |
|----------------------------------------|------|
| <b>Resumen</b>                         | ii   |
| <b>Votos Aprobatorios</b>              | iii  |
| <b>Agradecimientos</b>                 | iv   |
| <b>Abreviaturas</b>                    | vii  |
| <b>Lista de Figuras</b>                | viii |
| <b>Lista de Tablas</b>                 | x    |
| <b>Introducción</b>                    | 1    |
| <b>Hipótesis</b>                       | 7    |
| <b>Objetivo</b>                        | 8    |
| <b>Objetivos Particulares</b>          | 8    |
| <b>Descripción del Área de Estudio</b> | 9    |
| <b>Materiales y Método</b>             | 11   |
| <i>Parámetros ambientales</i>          | 11   |
| <i>Densidad y morfología</i>           | 11   |
| <i>Contenido de pigmentos</i>          | 12   |
| <i>Fotosíntesis y crecimiento</i>      | 13   |
| <i>Determinación de carbohidratos</i>  | 14   |
| <i>Análisis Estadístico</i>            | 15   |
| <b>Resultados</b>                      | 16   |
| <i>Parámetros ambientales</i>          | 16   |

|                                                                    |    |
|--------------------------------------------------------------------|----|
| <i>Densidad y morfología</i> .....                                 | 19 |
| <i>Fotosíntesis y crecimiento</i> .....                            | 27 |
| <i>Concentración de pigmentos y niveles de carbohidratos</i> ..... | 33 |
| <b>Discusión</b> .....                                             | 38 |
| <b>Literatura Citada</b> .....                                     | 46 |

## Abreviaturas

|           |                              |
|-----------|------------------------------|
| $\alpha$  | Eficiencia Fotosintética     |
| ANOVA     | Análisis de variancia        |
| $K_d$     | Coeficiente de atenuación    |
| $H_{sat}$ | Horas de luz saturada        |
| $I_k$     | Coeficiente de subsaturación |
| $P_{max}$ | Fotosíntesis máxima          |
| R         | Respiración                  |

## Lista de Figuras

Figura 1. Localización del área de estudio

Figura 2. Integración de la luz incidente y temperatura del agua a través de todo el año en el área de estudio

Figura 3. Variación del coeficiente de atenuación en ambas zonas de estudio a través de todo el año

Figura 4. Variación de la luz *in situ* a través de todo el año para ambas zonas de estudio

Figura 5. Fluctuación anual de la densidad en las praderas de la laguna costera y la zona expuesta localizadas dentro de la zona de estudio

Figura 6. Medición anual y determinación en el largo y ancho de las plantas de *Z. marina* que se localizan en el área de estudio

Figura 7. Variación anual de la longitud internodal de los rizomas de *Z. marina* a lo largo del año para ambas zonas de estudio.

Figura 8. Ejemplo de la respuesta de la fotosíntesis en función de la irradiancia durante los experimentos realizados con electrodos de oxígeno tipo Clark con el pasto marino *Z. marina*

Figura 9. Determinación de la fotosíntesis máxima ( $P_{max}$ ) del pasto *Z. marina* en función del tiempo para las zonas de estudio.

Figura 10. Eficiencia fotosintética ( $\alpha$ ) del pasto *Z. marina* en función del tiempo para ambas zonas de estudio.

Figura 11. Determinación del coeficiente de subsaturación ( $I_k$ ) en *Z. marina* en función del tiempo para ambas zonas de estudio.

Figura 12. Estimación en la variación anual de la concentración de clorofila a y b en el pasto *Z. marina* localizado en la zona de estudio.

Figura 13. Medición y determinación de los niveles de azúcar localizados en el área de estudio a través de todo el año.

Figura 14. Variación anual en los niveles de almidón para los pastos localizados en la laguna costera y zona expuesta.

## Lista de Tablas

**Tabla I.** Análisis de varianza determinando los efectos del tiempo en el área de estudio

para los parámetros de densidad, longitud de los pastos,  $P_{\max}$ ,  $\alpha$ ,  $I_k$ ,

concentración de clorofila a + b, niveles de azúcar y almidón en *Z. marina*.

## **Introducción**

Los pastos marinos son fanerógamos marinas que se distribuyen en ambas costas mexicanas y cumplen importantes funciones ecológicas en lagunas costeras y mares adyacentes a estas (Phillips y McRoy, 1980; Ibarra-Obando y Rios, 1993). Las hojas de los pastos forman densas praderas que sirven de refugio y hábitat para larvas y juveniles de una gran cantidad de especies ecológicamente importantes, comercialmente explotadas o en peligro de extinción (Phillips y McRoy, 1980). Además, la alta productividad primaria de los pastos marinos mantienen una gran densidad y diversidad de herbívoros marinos y son la base de cadenas alimenticias en estos ecosistemas marinos. Los rizomas y raíces de los pastos marinos estabilizan sedimentos no consolidados por lo que juegan un papel importante en el asolvamiento y erosión de estuarios y lagunas costeras (Phillips y McRoy, 1980). La calidad de aguas costeras es también afectado por los pastos marinos ya que estos reducen nutrientes y contaminantes, modificando las características de la columna de agua (Phillips y McRoy, 1980).

La reducción en las poblaciones de pastos ha sido documentada alrededor de todo el mundo desde inicios del siglo pasado. Esta reducción de vegetación subacuática se atribuye en gran medida al incremento de nutrientes disueltos en la columna de agua que promueven florecimientos de fitoplancton. Los factores que contribuyen al crecimiento exponencial de fitoplancton o bacterias promueven condiciones de alta

atenuación de la luz y disminución de la irradiancia disponible para la fotosíntesis, especialmente en algas y pastos marinos bentónicos (Zimmerman et al., 1995b; Koch y Beer, 1996; Moore et al., 1996, 1997). En la Bahía de Chesapeake, Estados Unidos, un incremento del 100% en la biomasa fitoplanctónica incrementó los niveles del coeficiente de atenuación hasta en un 300% (Moore et al., 1997). Como resultado de este incremento en el coeficiente de atenuación, la supervivencia de praderas de pastos disminuyó en relación directa a la disponibilidad de irradiancia.

La supervivencia de los pastos marinos es extremadamente susceptible a disturbios antropogénicos especialmente cuando las características de la columna de agua son afectadas. En la Bahía de San Francisco, por ejemplo, la abundancia de *Zostera marina* L. ha decaído debido al aumento antropogénico de partículas en suspensión (Zimmerman et al., 1991). El incremento de los valores del coeficiente de atenuación de 1 a mayores de  $6\text{ m}^{-1}$  en la cabeza de la Bahía como consecuencia de procesos de eutricación y dragado disminuyó la abundancia de *Z. marina* hasta en un 90% (Zimmerman et al., 1991). En la costa este de Estados Unidos, *Z. marina* también desapareció en la parte profunda de Long Island Sound debido a un incremento de la turbidez de la columna de agua (Koch y Beer, 1996). Debido a la importancia ecológica de los pastos, se han realizado estudios de reforestación de las praderas originales en México y Estados Unidos (Cabello-Pasini, 1984; Zimmerman et al., 1995b; Williams y Davis, 1996). La supervivencia de los pastos transplantados, sin embargo, es menor al



30% en la mayoría de los casos y son afectados por las variaciones en los niveles de luz. En lagunas costeras de Estados Unidos, la supervivencia de trasplantes de *Z. marina* disminuyó hasta desaparecer como resultado de un incremento del 300% en la concentración de partículas inorgánicas en suspensión en la columna de agua (Moore et al. 1997). Por lo anterior, es crítico entender los factores que regulan la fotosíntesis y el crecimiento de los pastos, y así promover programas que preserven las praderas existentes y promuevan proyectos de reforestación efectivos.

La distribución y abundancia de los pastos marinos en litorales de aguas templadas, están controladas principalmente por la cantidad de luz disponible a las praderas (Dunton, 1994; Zimmerman et al., 1994; Zimmerman et al., 1995b; Moore et al., 1996, 1997). Esta variabilidad en la transparencia de la columna de agua da lugar a períodos largos y/o recurrentes de extrema atenuación de luz provocando un balance negativo de carbono en las plantas subacuáticas. Nelson (1997) demostró que el decremento de las horas de luz saturada para la fotosíntesis redujo la abundancia de *Z. marina* en aproximadamente 20% de un año a otro. De igual manera, las diferencias en irradiancia *in situ* como resultado de un incremento en la profundidad de la columna de agua regula la abundancia de los pastos (Keller y Harris, 1966). La densidad de *Z. marina* es generalmente dos o tres veces mas baja en la parte somera y profunda de su distribución con las mayores densidades en la parte media. Esta distribución esta regulada por procesos de fotoinhibición en la parte somera y por limitación de luz en la

parte profunda (Keller y Harris, 1966). Lo anterior sugiere que la abundancia y distribución de praderas de pastos marinos establecidas bajo diferentes condiciones oceanográficas podría ser diferente.

La morfología de los pastos marinos también está regulada por la luz disponible a las praderas. Keller y Harris (1966) encontraron que la longitud de los haces de *Z. marina* se incrementaba en relación directa con la disminución de luz *in situ*. La longitud de los haces, sin embargo, se incrementan de una manera general durante los meses con mayor irradiancia como resultado de un incremento en las tasas fotosintéticas y de crecimiento (Zimmerman et al., 1995). No obstante la presencia de praderas de pastos bajo diferentes condiciones oceanográficas en Baja California, se desconoce cuál es el efecto de la irradiancia sobre la morfología de estos.

Los pastos marinos generalmente habitan estuarios y lagunas costeras donde la transparencia en la columna de agua es altamente variable, lo que modifica sus características fotosintéticas diaria, estacional y anualmente (Zimmerman et al., 1994). En general, las tasas fotosintéticas y de crecimiento de *Z. marina* en San Francisco, Estados Unidos, son 2 veces menores en épocas del año con menores irradiancias (Zimmerman et al., 1995a). De igual manera, la fotosíntesis máxima es hasta 30% mayor en *Z. marino* de la costa este de Estados Unidos expuesta a irradiancias mayores (Koch y Beer, 1996). Por otro lado, Zimmerman et al. (1995b) demostraron que *Z.*

*marina* necesitan por lo menos cinco horas de luz saturada ( $H_{sat}$ ) para mantener un balance positivo de carbono y poder sobrevivir. Cuando se presentan condiciones ambientales que promueven menos de 5 h de  $H_{sat}$ , la respiración es superior a la fotosíntesis y el balance de carbono es negativo. Durante periodos prolongados de baja irradiancia, el consumo de carbohidratos de reserva puede ser insuficiente para mantener el metabolismo y los pastos marinos pueden morir (Zimmerman et al., 1995b). En Baja California se ha reportado la variabilidad de la abundancia y distribución de *Z. marina* en diferentes lagunas, sin embargo se desconoce si esta variabilidad es el resultado de cambios estacionales en las características fotosintéticas de los pastos.

Los carbohidratos de reserva son utilizados por los pastos para mantener actividad metabólica durante periodos prolongados de limitación de luz. La utilización de los carbohidratos de reserva de las hojas se refleja en una disminución de los niveles de azúcar durante la noche (Zimmerman et al., 1995). Al igual que las variaciones diurnas, los niveles de azúcar y almidón en el tejido de los pastos también cambian estacionalmente. Burke et al. (1996) demostraron que la concentración de sacarosa y almidón en las hojas de *Z. marina* era 3 o 4 veces mayor en la época del año con mayores irradiancias que en épocas con bajas irradiancias. Por otro lado, Vermaat y Verhagen (1996) encontraron que una disminución en la supervivencia de *Zostera noltii* estaba correlacionada con una disminución de los niveles de azúcar y almidón en el tejido.

Para relacionar la densidad y supervivencia de cualquier organismo, se debe estudiar de manera concurrente las condiciones ambientales y el metabolismo *in situ* (Vermaat y Verhagen, 1996). Aunque las costas de Baja California están expuestas al impacto de tormentas que modifican las características oceanográficas de la zona, no hay estudios que correlacionen las condiciones ambientales con la fisiología de *Z. marina*. Desde el aspecto fisiológico, las praderas de pastos en Baja California podrían estar impactadas por la limitación de luz como resultado de las tormentas, escurrimientos o resuspensión de sedimentos. Este impacto podría producir un balance negativo de carbono y llevar a la desaparición de las praderas de *Z. marina*. El entendimiento de la fisiología y crecimiento de los pastos, son críticos para comprender los mecanismos por los cuales los pastos marinos persisten y existen en las praderas de Baja California. Sin embargo, no existen estudios sobre la fotosíntesis, crecimiento y supervivencia de *Z. marina* en el límite sur de distribución y que los relacione con los parámetros ambientales.

## **Hipótesis**

1. La supervivencia y los niveles de fotosíntesis máxima serán mayores en praderas de *Z. marina* con mayor irradiancia y variaran de acuerdo a las fluctuaciones anuales de luz incidente.
2. Los niveles de carbohidratos en las hojas de *Z. marina* variarán de manera directa a los niveles de luz en la columna de agua a lo largo del año.

## **Objetivo**

El objetivo general de este trabajo es el de entender los procesos que regulan la fotosíntesis, el crecimiento y supervivencia de pastos marinos en el campo.

## **Objetivos Particulares**

1. Evaluar el efecto de las variaciones de irradiancia naturales sobre la densidad, morfología, crecimiento y supervivencia en *Z. marina* en dos ambientes con características oceanográficas diferentes.
2. Evaluar el efecto de las variaciones de irradiancia naturales sobre la fotosíntesis máxima, eficiencia fotosintética, coeficiente de subsaturación, respiración, niveles de clorofila y carbohidratos en el tejido de *Z. marina* en dos ambientes con características oceanográficas diferentes.

## Descripción del Área de Estudio

*Zostera marina* se colectó en la laguna costera Estero de Punta Banda ( $31^{\circ} 44' 33''$  N,  $116^{\circ} 37' 52''$  O) y en un área expuesta ( $31^{\circ} 43' 27''$  N,  $116^{\circ} 40' 22''$  O) sobre la costa localizada al sur de la Bahía de Todos Santos Ensenada, Baja California, México (Fig. 1). Las áreas de estudio se encuentran aproximadamente a 4 km de distancia y separadas por una barra de arena. Los pastos colectados en la laguna costera, se localizan a aproximadamente 1.0 metros de profundidad, mientras que los pastos para la zona expuesta se colectarán de 5 a 7 metros de profundidad. La velocidad de la corriente para la zona expuesta es generalmente mayor a  $0.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  y la dirección predominante es hacia el norte a lo largo de la costa (Alvarez-Sanchez et al., 1988). La velocidad de la corriente en la laguna costera está controlada principalmente por la amplitud y dirección de la marea, sin embargo, la velocidad es generalmente menor a  $0.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  (Pritchard et al., 1978).

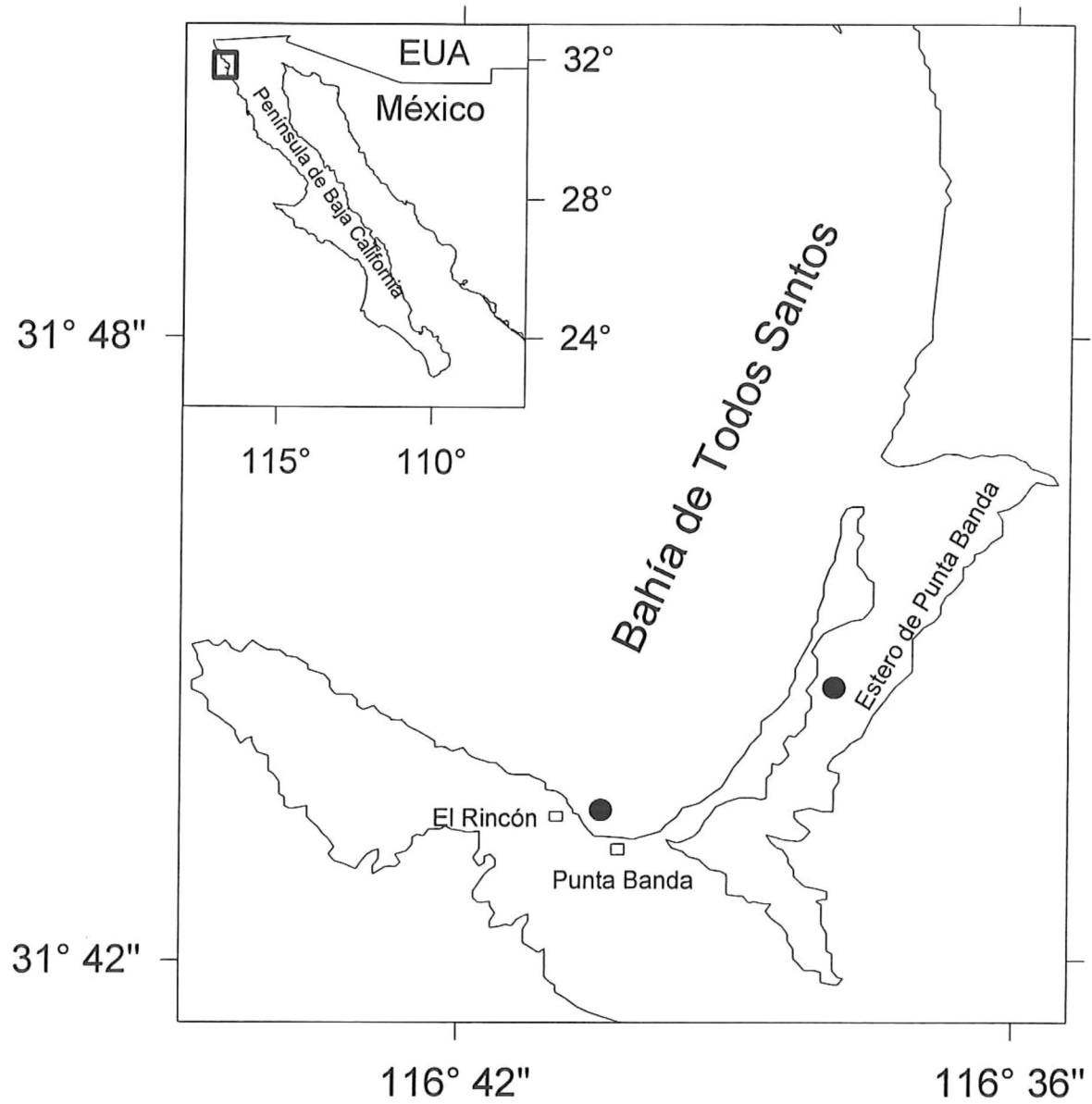


Figura 1. Zona de Estudio estudio en el Estero de Punta Banda y Rincón de Ballenas.



## **Materiales y Métodos**

### *Parámetros ambientales*

La irradiancia incidente sobre las praderas de ambas zonas de estudio se monitoreó de manera continua utilizando un irradiómetro  $2\pi$  (LI-COR) el cuál se localizó a aproximadamente 10 km del área de estudio. La temperatura superficial del agua, se monitoreó semanalmente y se obtuvo de imágenes de satélite. El coeficiente de atenuación ( $K_d$ ) y el decremento en la irradiancia se evaluó en ambas áreas de estudio determinando la irradiancia subsuperficial y a 0.2 m de profundidad con un irradiómetro  $4\pi$  PAR (Biospherical Instruments) al medio día. La variación mensual de  $K_d$  fue calculada de acuerdo con la Ley de Lambert-Beer (Kirk, 1994) y se utilizó para estimar la luz *in situ* en la laguna costera (1.5m) y en la zona costera expuesta (7 m).

$$K_d = \ln(E_0/E_z) \cdot z^{-1}$$

Donde  $E_z$  es la irradiancia a una profundidad  $z$ ,  $E_0$  es la irradiancia superior en la columna y  $K_d$  es el coeficiente de atenuación.

### *Densidad y morfología*

La densidad de los pastos para ambas zonas de estudio se calculó con cuadrantes de  $400 \text{ cm}^2$  ( $n = 10$ ) siguiendo la metodología de Poumiant-Tapia e Ibarra-Obando (1999). Se colectaron 20 plantas de cada zona de estudio, se colocaron en hieleras con agua de mar y se transportaron al laboratorio del Instituto de Investigaciones Oceanológicas de la Universidad Autónoma de Baja California en Ensenada, para

realizar estudios morfológicos y fisiológicos. La morfología de *Z. marina* se evaluó mensualmente en cada zona de estudio determinando con una regla la longitud de la hoja mas larga y la longitud internodal ( $n > 10$ ), y el ancho de la hoja se determinó con una micrómetro a la mitad de la lámina. El número de muestras en todos los análisis ecológicos y fisiológicos fue igual o mayor al calculado de acuerdo a Sokal y Rohlf (1981) para el tamaño mínimo de muestra.

### *Contenido de pigmentos*

El contenido de pigmentos en las hojas de *Z. marina* se evaluó mensualmente a partir de muestras de tejido colectado en la laguna costera y la zona expuesta. La clorofila  $a + b$  se extrajo de aproximadamente 0.1g de la hoja no. 2 ( $n = 6$ ) utilizando 5 mL de acetona al 90% (v/v) y un homogeneizador de tejido de vidrio. El homogenizado se centrifugo a aproximadamente 2,000 X G por 15 min. La absorbancia de la clorofila se evaluó con espectrofotómetro a 664, 647 y 730 nm. Los niveles de clorofila  $a + b$  se determinó utilizando la ecuación descrita por Jeffrey y Humphrey (1975).

$$\text{Clorofila } a \text{ (mg} \cdot \text{mL}^{-1}) = 11.93 (A_{664} - A_{730}) - 1.93 (A_{647} - A_{730})$$

$$\text{Clorofila } b \text{ (mg} \cdot \text{mL}^{-1}) = 20.36 (A_{647} - A_{730}) - 5.50(A_{664} - A_{730})$$

Donde  $A_{647}$ ,  $A_{664}$  y  $A_{730}$  es la absorbancia a longitudes de onda de 647, 664 y 730 nm.

### *Fotosíntesis y crecimiento*

La tasa fotosintética en las hojas de *Z. marina* de la laguna costera y la zona expuesta fue determinada mediante métodos polarográficos ( $n = 6$ ) una vez al mes a lo largo del período de estudio. La evolución de oxígeno de segmentos de tejido de la hoja No. 2 (contabilizada de la parte interna hacia fuera) de aproximadamente 0.1 g peso húmedo se incubaron a la temperatura del campo hasta obtener una señal estable de evolución de oxígeno. Como fuente de luz se utilizaron lámparas de halógeno (Quartzline 300 W) y el flujo fotosintético de fotones (PPF) fue variada con filtros de densidad neutra. Las incubaciones se realizaron mensualmente en cámaras de 5 mL conectadas a un sistema de circulación para mantener la temperatura igual que la del campo. La fotosíntesis máxima ( $P_{\max}$ ), la pendiente de fotosíntesis vs. irradiancia o eficiencia fotosintética ( $\alpha$ ) y el coeficiente de subsaturación ( $I_k$ ) se determinaron por un algoritmo no lineal (Sigma Plot, Jandel Scientific) de los datos a la ecuación exponencial de fotosíntesis descrita por Webb et al. (1974).

$$P = P_{\max} [1 - e^{(-I/I_k)}] + R$$

Donde P es fotosíntesis,  $P_{\max}$  es la fotosíntesis máxima, I es la irradiancia,  $I_k$  es el coeficiente de subsaturación y R es la respiración.

La tasa de crecimiento relativo (TCR) en *Z. marina* se evaluó cada mes a lo largo de todo el año utilizando el método descrito por Zieman y Wetzel (1980). Se utilizaron agujas hipodérmicas para marcar muestras individuales ( $n=10$ ) en la parte

superior del meristemo y se colectaron dos semanas mas tarde. Se evaluó el incremento en longitud de las marcas con relación a la longitud total del pasto. Las tasas de crecimiento relativo se calcularon a partir del desplazamiento de las marcas en cada hoja utilizando la ecuación descrita por Zimmerman et al. (1995b).

$$TCR = L_1 \cdot 100 \cdot (t \cdot \Sigma L_0)^{-1}$$

Donde  $L_1$  es la longitud del crecimiento nuevo,  $t$  es el tiempo de incubación y  $L_0$  es la longitud total del pasto.

#### *Determinación de Carbohidratos*

Para monitorear los niveles de carbohidratos, se maceró aproximadamente 0.1 g de tejido de la hoja no. 2 ( $n=6$ ) en un homogenizador de vidrio con etanol al 90% (v/v). El tejido homogenizado se extrajo tres veces a 80°C por 15 min y se evaporó con una corriente de aire a temperatura ambiente. El residuo de etanol-soluble fue redissuelto en agua destilada mientras que el almidón, se extrajo en 1 N KOH a temperatura ambiente por aproximadamente 12 h a partir de residuos de etanol insoluble. Los niveles de azúcares y almidones en las hojas se determinaron utilizando métodos espectrofotométricos con antrona estandarizada a sacarosa (Yemm y Willis, 1954).

#### *Análisis Estadístico*

Las diferencias en densidad, características morfológicas y parámetros fotosintéticos en las zonas de estudio fueron evaluadas utilizando análisis de varianza de

dos vías después de probar normalidad y homosedasticidad de los datos (Sokal y Rohlf, 1981). El nivel de significancia para las pruebas estadísticas se estableció en  $P < 0.05$ .

## Resultados

### *Parámetros ambientales*

La irradiancia incidente integrada diariamente mostró un patrón típico estacional. Los valores más bajos de irradiancia incidente se registraron durante el mes de diciembre (aprox.  $20 \text{ mol quanta m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) y los mas altos para los meses de mayo y junio (aprox.  $55 \text{ mol quanta m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , Fig. 2). Aunque existió una marcada variación estacional en la irradiancia, la nubosidad y niebla afectaron de manera considerable los valores de la irradiancia incidente. El ciclo estacional en la temperatura del agua mostró un desfase de aproximadamente 3.5 meses con respecto al ciclo de la irradiancia. Las temperaturas mas bajas en el agua se registraron durante los meses de marzo y abril con valores de aproximadamente  $16^{\circ}\text{C}$ , por otro lado, durante los meses de septiembre y octubre se obtuvieron las temperaturas mas altas de aproximadamente  $22^{\circ}\text{C}$ .

Los valores de  $K_d$  fueron de 2 a 10 veces mayores en la laguna costera que aquellos obtenidos en la costa expuesta (Fig. 3). Los valores de  $K_d$  se incrementaron en aproximadamente 8 veces para ambas zonas de estudio durante los meses de febrero a mayo. Este incremento, coincidió con la época de tormentas en el área, lo cual incrementa la cantidad de sedimento suspendido en la columna de agua ya sea por resuspensión o aporte de arroyos temporales.

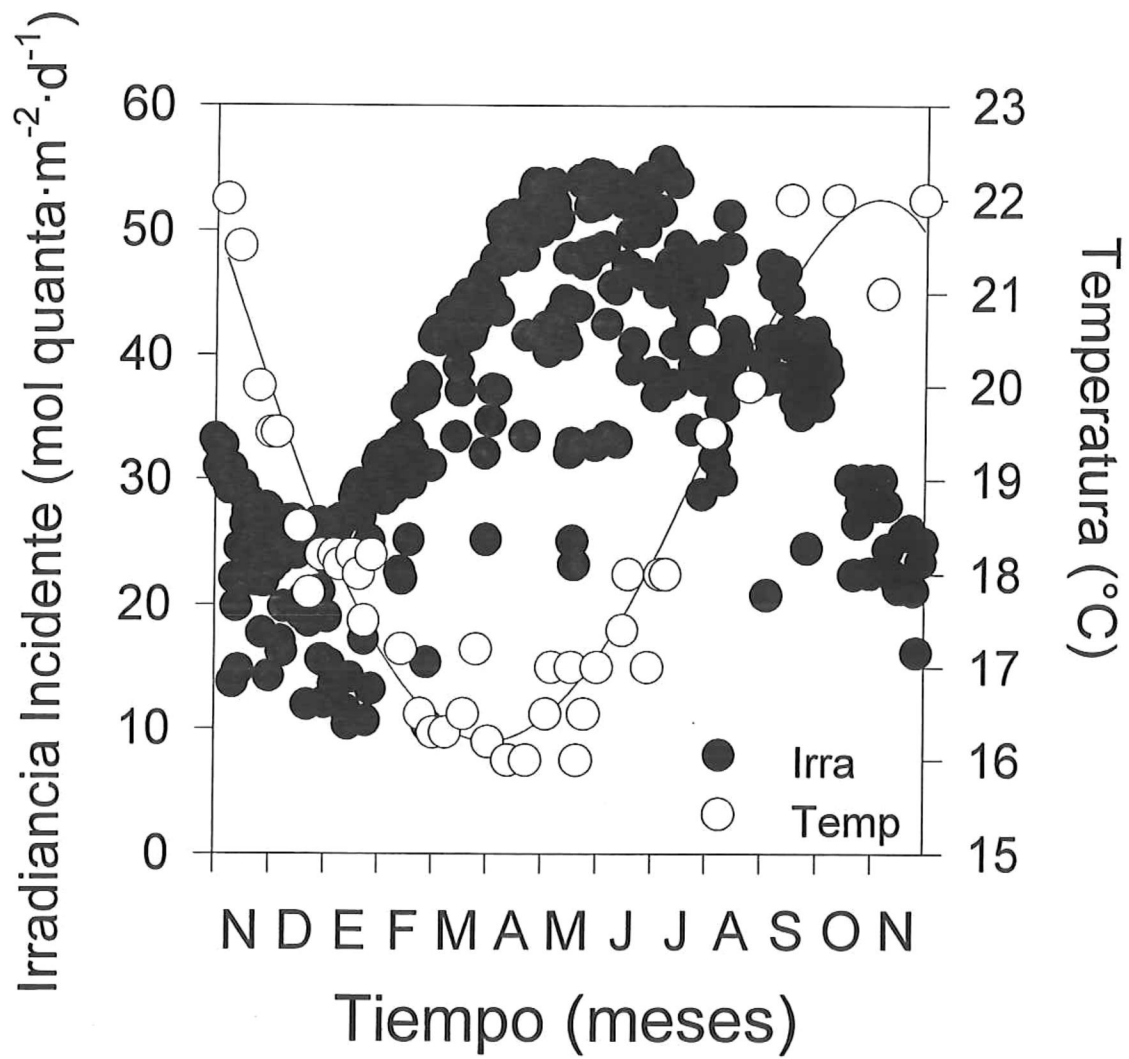


Figura 2. Irradiancia incidente y temperatura superficial en la zona de estudio a lo del periodo de estudio.

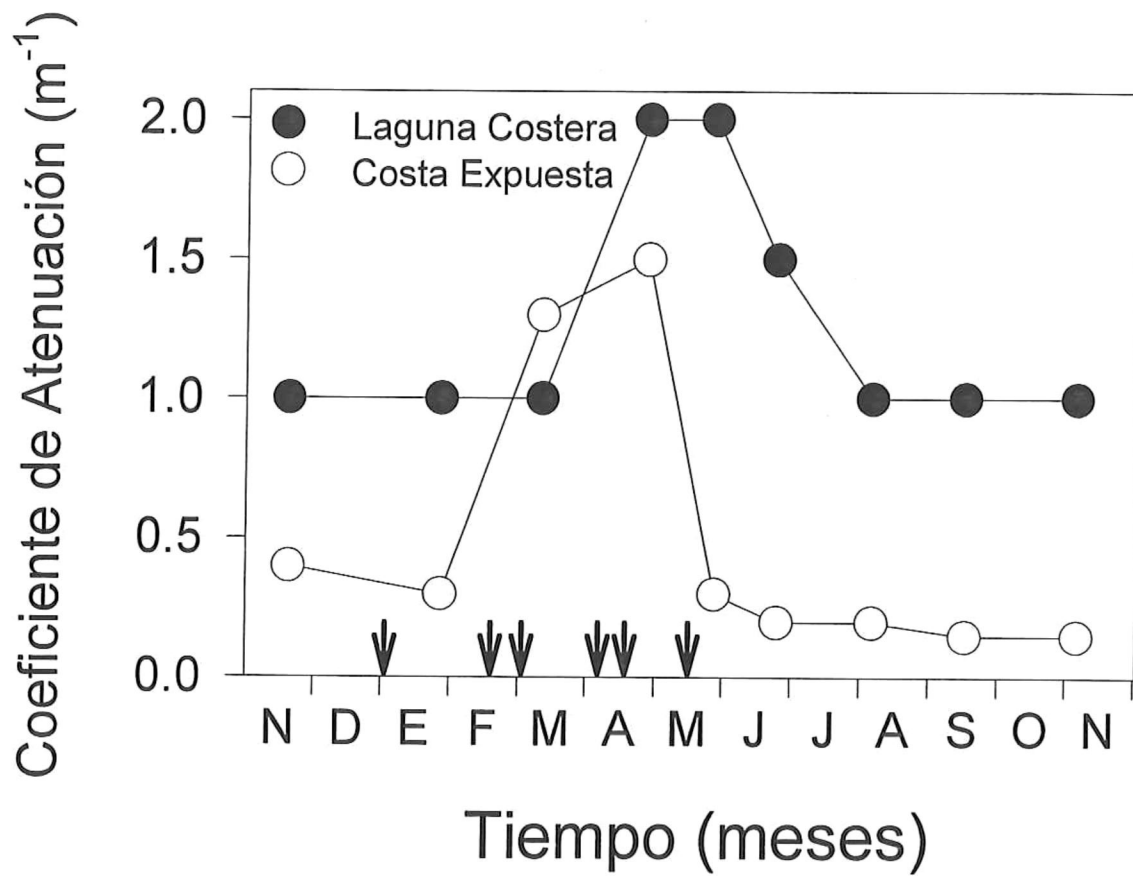


Figura 3. Variación anual del coeficiente de atenuación en la laguna costera y la costa expuesta. Flechas indican tormentas en la zona de estudio.



La irradiancia *in situ* en las praderas de pastos, varió a través de todo el año en función de la irradiancia incidente en la superficie del agua y  $K_d$  (Fig. 4). Sin embargo, la magnitud de la variación en los valores de irradiancia en la columna de agua fue generalmente de 2 a 3 veces mayor para las praderas de pastos localizadas en la zona expuesta que aquellas localizadas en la laguna costera. La irradiancia *in situ* en la laguna costera varió entre los 3 y 7 mol quanta  $m^{-2}d^{-1}$ . Los valores máximos de irradiancia *in situ* obtenidos en la laguna costera se registraron durante los meses de junio y julio siendo de aproximadamente 20 mol quanta  $m^{-2}d^{-1}$ . En la costa expuesta, sin embargo, los valores de irradiancia *in situ* decrecieron hasta casi cero durante los meses de marzo y abril.

#### *Densidad y Morfología*

Existió una gran variación en la densidad en las praderas de *Z. marina* de la costa expuesta mientras que en la laguna costera la variación de la densidad fue mínima (Fig. 5, Tabla I). La densidad en las praderas de la laguna costera fue de aproximadamente 175 plantas  $m^{-2}$  a través de todo el año, excepto durante los meses de agosto y septiembre la cual se incrementa hasta 250 plantas  $m^{-2}$ . Por otro lado, las praderas de *Z. marina* de la costa expuesta desaparecieron en los meses de marzo y abril, y se incrementaron ( $P < 0.05$ ) hacia el mes de noviembre con valores de hasta 300 plantas  $m^{-2}$ . Este es el primer reporte de la presencia de praderas de *Z. marina* en una costa expuesta de Baja California. La desaparición de las praderas de pastos en la zona

Tabla I. Resultados del ANOVA de dos vías para probar el efecto del tiempo y el área de estudio sobre la densidad, longitud de los haces, longitud internodal,  $P_{\max}$ ,  $\alpha$ ,  $I_k$ , crecimiento específico, niveles de clorofila a + b, y niveles de azúcar y almidón en las hojas de *Z. marina*.

| Variable dependiente                                                                                                                                         | Variable independiente | F    | P      | Signifi. |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------|------|--------|----------|
| Densidad<br>(Haces·m <sup>-2</sup> )                                                                                                                         | Tiempo                 | 64   | <0.001 | ***      |
|                                                                                                                                                              | Sitio                  | 186  | <0.001 | ***      |
|                                                                                                                                                              | Interacción            | 43   | <0.001 | ***      |
| Longitud haces<br>(cm)                                                                                                                                       | Tiempo                 | 12   | <0.001 | ***      |
|                                                                                                                                                              | Sitio                  | 212  | <0.001 | ***      |
|                                                                                                                                                              | Interacción            | 88   | <0.001 | ***      |
| Ancho Haces<br>(cm)                                                                                                                                          | Tiempo                 | 15   | <0.001 | ***      |
|                                                                                                                                                              | Sitio                  | 34   | <0.001 | ***      |
|                                                                                                                                                              | Interacción            | 7    | <0.001 | ***      |
| Número hojas                                                                                                                                                 | Tiempo                 | 1.65 | 0.14   | n.s.     |
|                                                                                                                                                              | Sitio                  | 0.53 | 0.46   | n.s.     |
|                                                                                                                                                              | Interacción            | 0.16 | 0.98   | n.s.     |
| Longitud internodal<br>(cm)                                                                                                                                  | Tiempo                 | 16   | <0.001 | ***      |
|                                                                                                                                                              | Sitio                  | 69   | <0.001 | ***      |
|                                                                                                                                                              | Interacción            | 8    | <0.001 | ***      |
| $P_{\max}$<br>( $\mu\text{mol O}_2\cdot\text{gPH}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ )                                                                                | Tiempo                 | 103  | <0.001 | ***      |
|                                                                                                                                                              | Sitio                  | 314  | <0.001 | ***      |
|                                                                                                                                                              | Interacción            | 178  | <0.001 | ***      |
| $\alpha$<br>( $\mu\text{mol O}_2\cdot\text{gPH}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ )·<br>( $\mu\text{mol quanta}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) <sup>-1</sup> | Tiempo                 | 97   | <0.001 | ***      |
|                                                                                                                                                              | Sitio                  | 74   | <0.001 | ***      |
|                                                                                                                                                              | Interacción            | 38   | <0.001 | ***      |
| $I_k$<br>( $\mu\text{mol quanta}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )                                                                                      | Tiempo                 | 39   | <0.001 | ***      |
|                                                                                                                                                              | Sitio                  | 54   | <0.001 | ***      |
|                                                                                                                                                              | Interacción            | 21   | <0.001 | ***      |
| Crecimiento específico<br>(%·d <sup>-1</sup> )                                                                                                               | Tiempo                 | 0.20 | 0.97   | n.s.     |
|                                                                                                                                                              | Sitio                  | 0.70 | 0.40   | n.s.     |
|                                                                                                                                                              | Interacción            | 0.67 | 0.66   | n.s.     |

| Variable dependiente                       | Variable independiente | F    | P      | Signifi. |
|--------------------------------------------|------------------------|------|--------|----------|
| Clorofila a + b<br>(mg·gPH <sup>-1</sup> ) | Tiempo                 | 6.4  | <0.001 | ***      |
|                                            | Sitio                  | 4.2  | 0.044  | *        |
|                                            | Interacción            | 3.7  | 0.003  | **       |
| Azúcar<br>(μmol·gPH <sup>-1</sup> )        | Tiempo                 | 51   | <0.001 | ***      |
|                                            | Sitio                  | 11   | 0.001  | **       |
|                                            | Interacción            | 49   | <0.001 | ***      |
| Almidón<br>(μmol·gPH <sup>-1</sup> )       | Tiempo                 | 37.7 | <0.001 | ***      |
|                                            | Sitio                  | 0.9  | 0.330  | n.s.     |
|                                            | Interacción            | 15.6 | <0.001 | ***      |

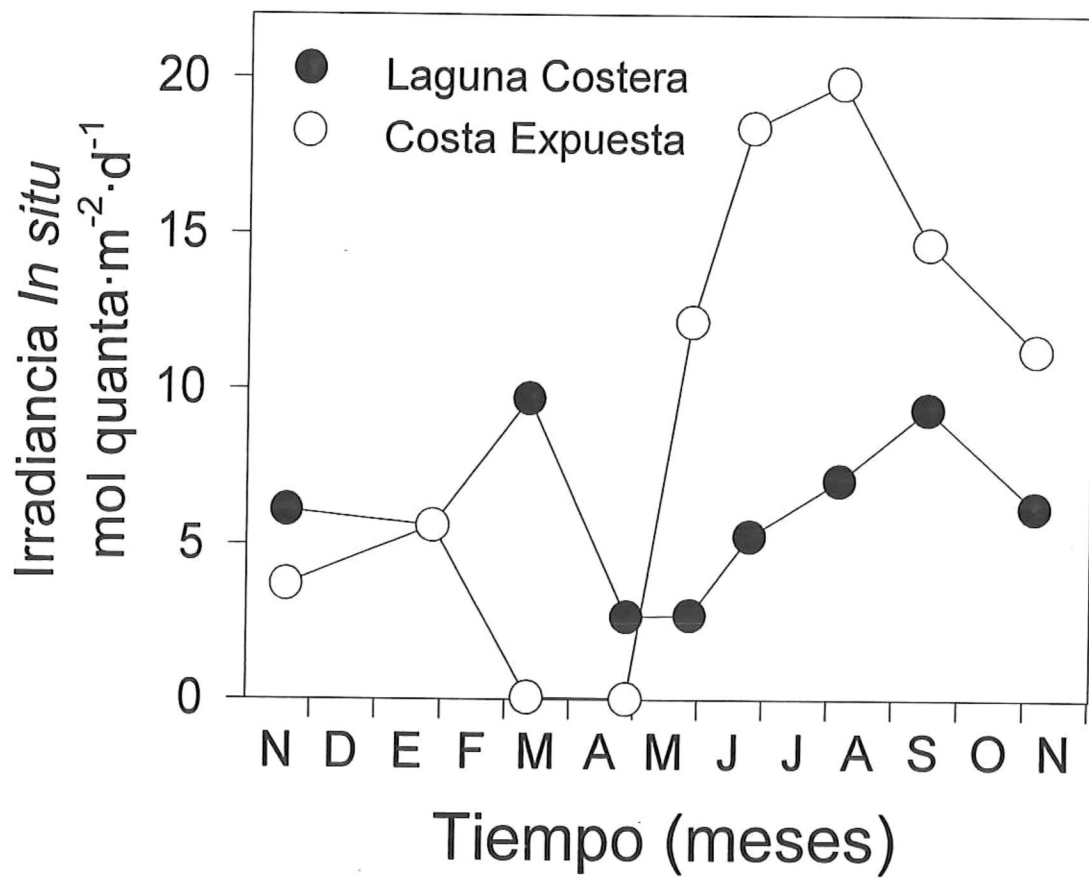


Figura 4. Irradiancia submarina *in situ* en las praderas de *Z. marina* en la laguna costera y la costa expuesta.

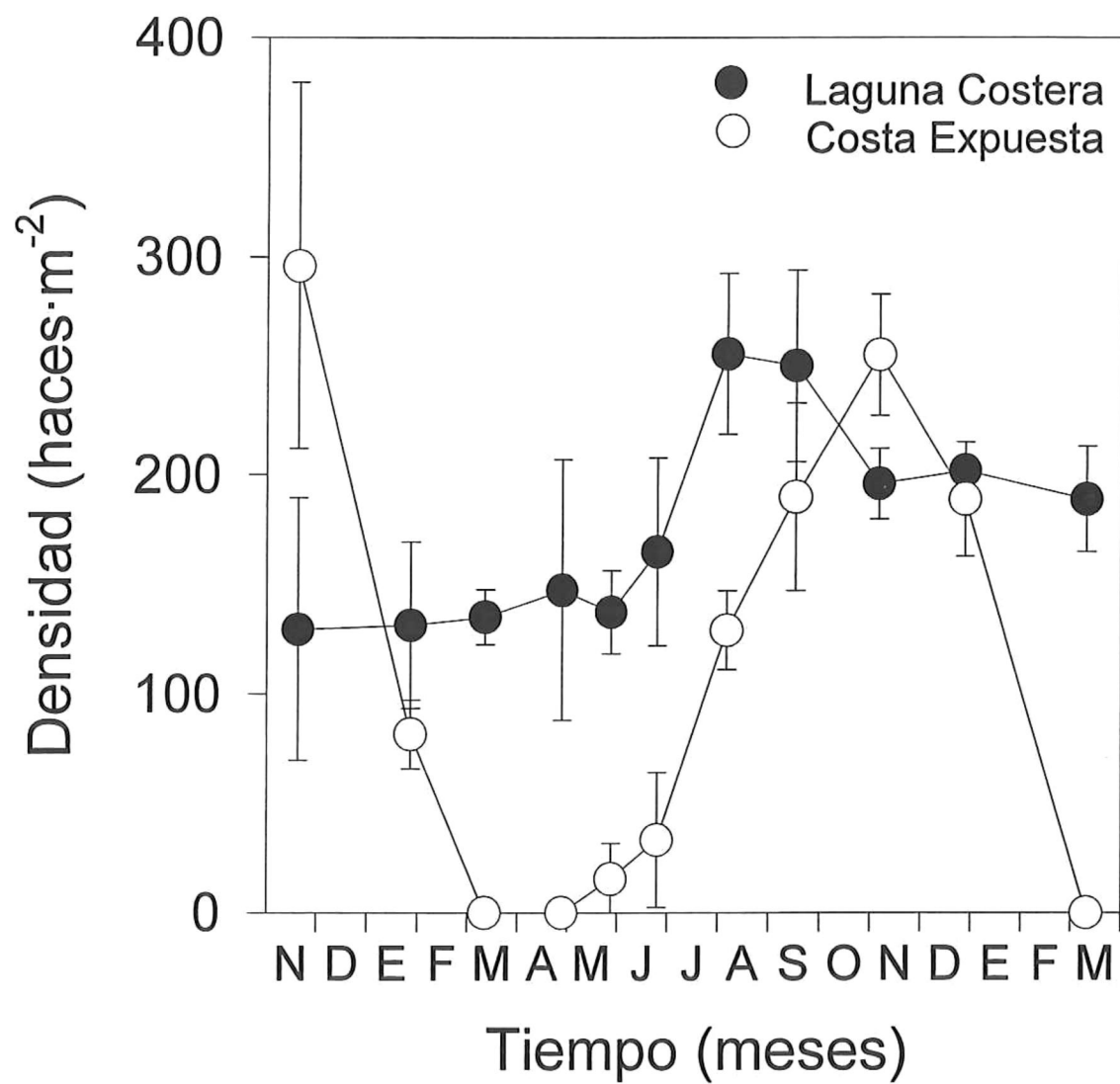


Figura 5. Densidad ( $X \pm D.E.$ ) de haces de *Zostera marina* en la laguna costera y la costa expuesta a lo largo de un ciclo anual.

expuesta, coincidió con los máximos valores del coeficiente de atenuación y los mínimos de luz *in situ* registrados en la columna de agua después de la temporada de tormentas. En la zona de la costa expuesta antes de la temporada de tormentas, se observó el crecimiento de *Z. marina* sobre sustrato arenoso y cerca de la zona de rompiente donde generalmente crece *Phyllospadix torreyi* (Watson) sujeta a sustrato rocoso.

La longitud y ancho de las hojas de *Z. marina* varió de manera significativa ( $P < 0.05$ ) entre las praderas de la laguna costera y aquellas localizadas en la costa expuesta, también, se registró una variación en función del tiempo (Fig. 6, Tabla I). Las plantas localizadas en las praderas de la laguna costera, alcanzaron una longitud máxima de aproximadamente 80 cm durante el mes de mayo y decrecieron hacia el mes de noviembre hasta 40 cm. Por otro lado, la longitud máxima registrada para las plantas de la costa expuesta fue de 55 cm aproximadamente durante el mes de diciembre, desaparecieron en mayo durante la temporada de tormentas. Después de la reaparición de *Z. marina* en la zona expuesta, la longitud de las plantas fluctuó entre los 30 y 40 cm.

La longitud entre nodos fluctuó de manera significativa ( $P < 0.05$ ) en *Z. marina* para ambas áreas de estudio y en relación a la época de muestreo (Fig. 7, Tabla I). En general, la longitud entre nodos fue 2 veces mayor para las plantas de la laguna costera que aquellas localizadas en la zona expuesta, especialmente después de la temporada de

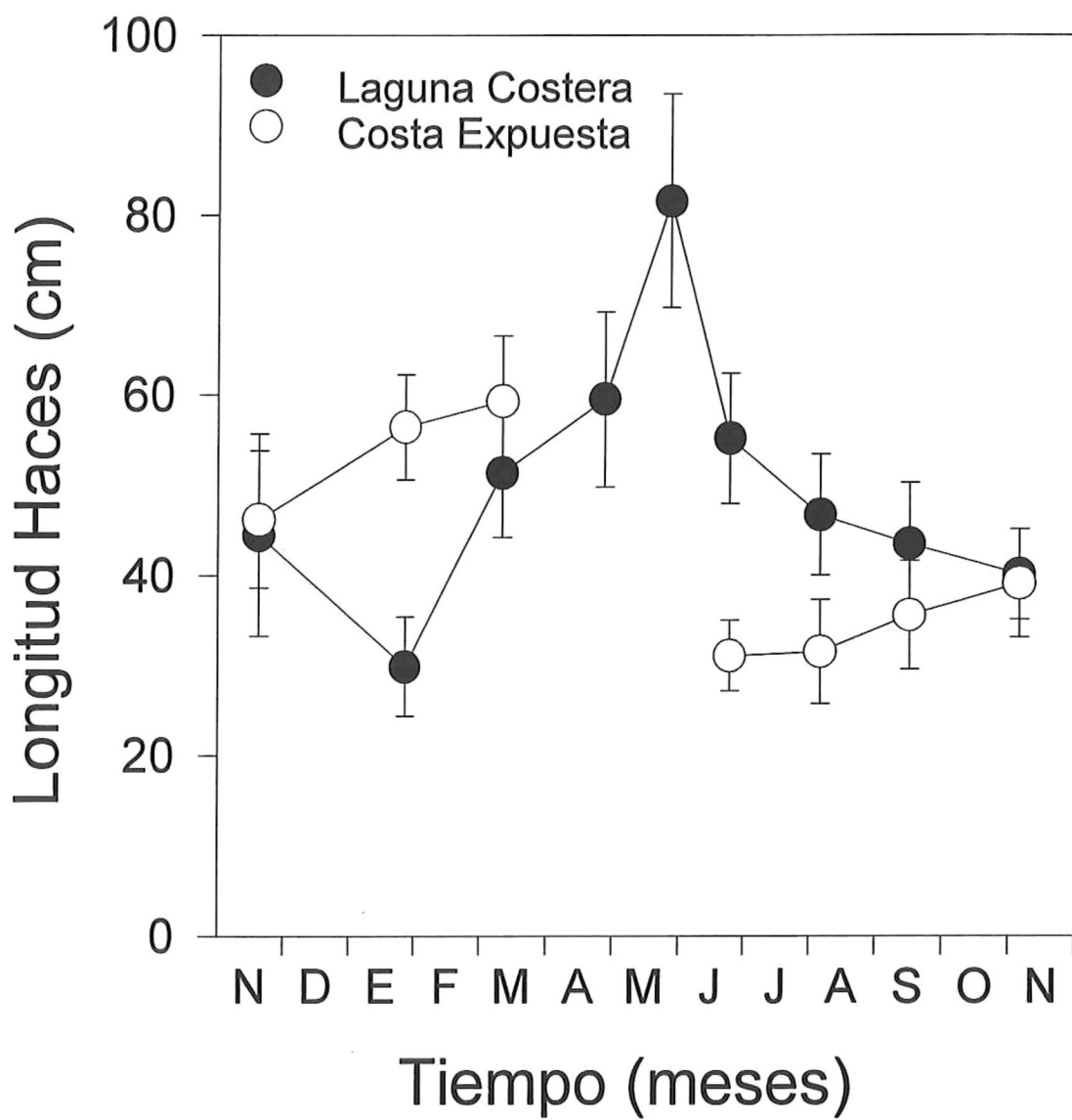


Figura 6. Longitud de los haces ( $X \pm D.E.$ ) de *Zostera marina* en la laguna costera y la costa expuesta a lo largo de un año.

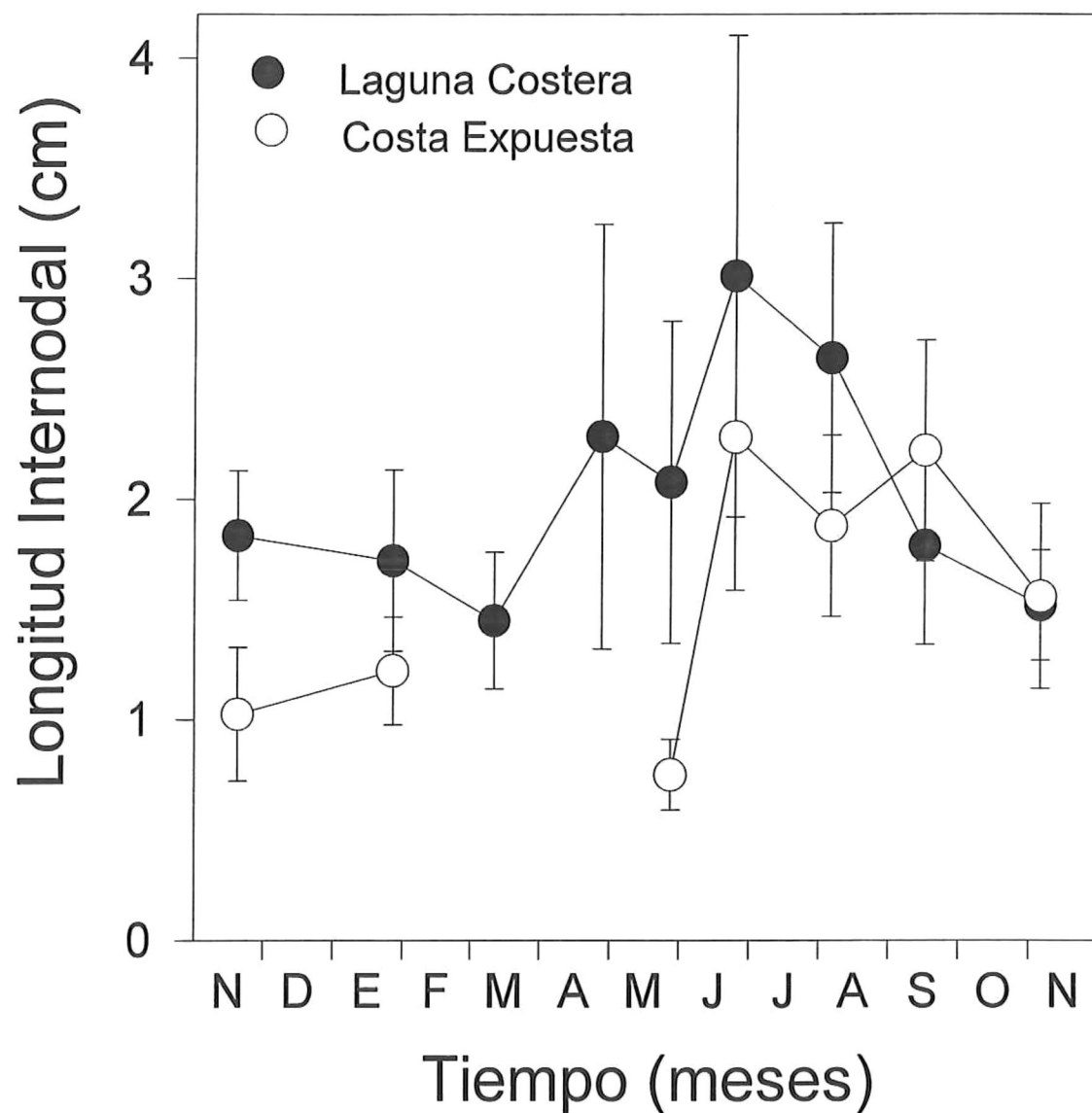


Figura 7. Distancia internodal 1 ( $X \pm D.E.$ ) del pasto *Zostera marina* de la laguna costera y la costa expuesta a lo largo de un año.



tormentas. La longitud entre nodos decreció al principio de la época de tormentas para ambas zonas de estudio y se duplicó después de los meses de tormenta.

### *Fotosíntesis y crecimiento*

La respuesta fotosintética de *Z. marina* con respecto a la irradiancia mostró un comportamiento clásico de saturación a niveles altos de flujo de fotones fotosintéticos (Fig. 8). En general, la evolución de oxígeno de los pastos a lo largo del año mostró una respuesta lineal a niveles bajos de irradiancia y posteriormente una saturación a niveles altos.

Existió una diferencia significativa entre la fisiología fotosintética de *Z. marina* localizada en la laguna costera y en la costa expuesta a lo largo del año (Tabla I, Fig. 9). Excepto durante mayo y junio, los valores de  $P_{\max}$  fueron 2 o 3-veces mayores para los pastos localizados en la zona expuesta que aquellos en la laguna costera. En general, los mayores valores de  $P_{\max}$  para los pastos de la zona expuesta se observaron durante los meses mas fríos y los menores valores durante los meses más cálidos. Por otra parte, los valores de  $P_{\max}$  para los pastos localizados en la zona expuesta no siguieron un patrón definido.

Las praderas en ambos sitios de estudio mostraron valores mínimos de eficiencia fotosintética ( $\alpha$ ) durante los meses de enero y septiembre y se incrementaron durante los meses de mayo y junio (Fig. 10). El incremento en los valores de eficiencia

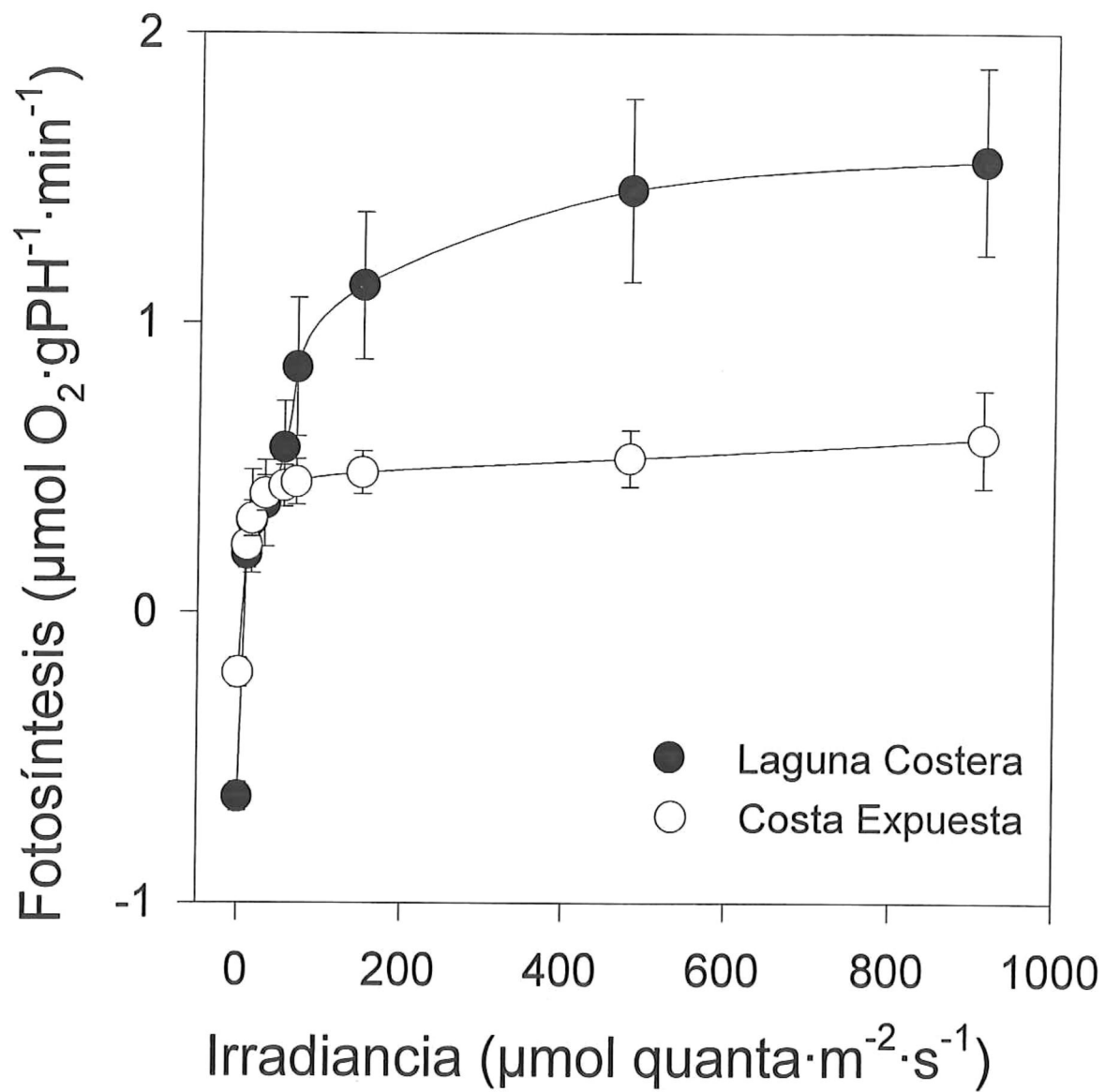


Figura 8. Ejemplo de respuesta de la fotosíntesis en función de la irradiancia durante los experimentos realizados con electrodos de oxígeno tipo Clark con el pasto marino *Zostera marina*.

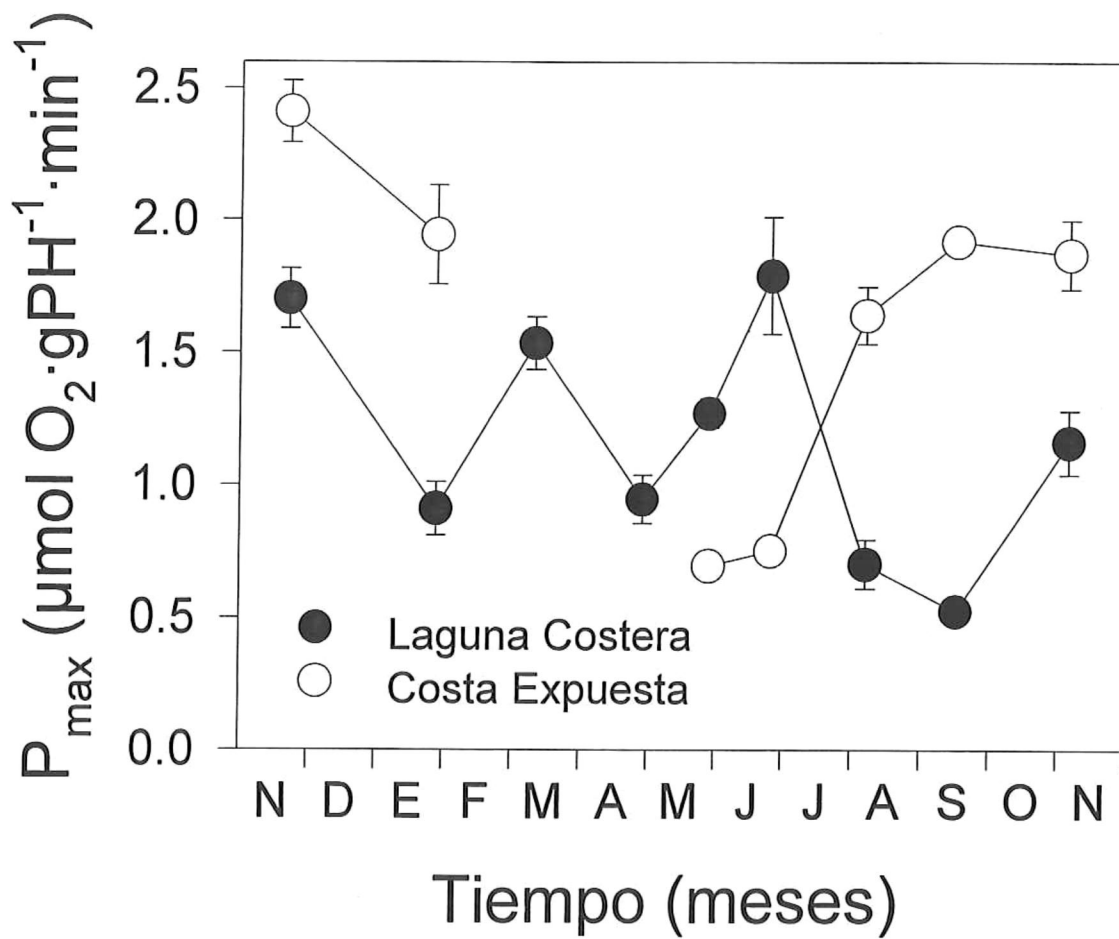


Figura 9. Fotosíntesis máxima ( $P_{\max}$ ,  $\bar{X} \pm \text{D.E.}$ ) de *Zostera marina* de la laguna costera y la costa expuesta a lo largo de un año.

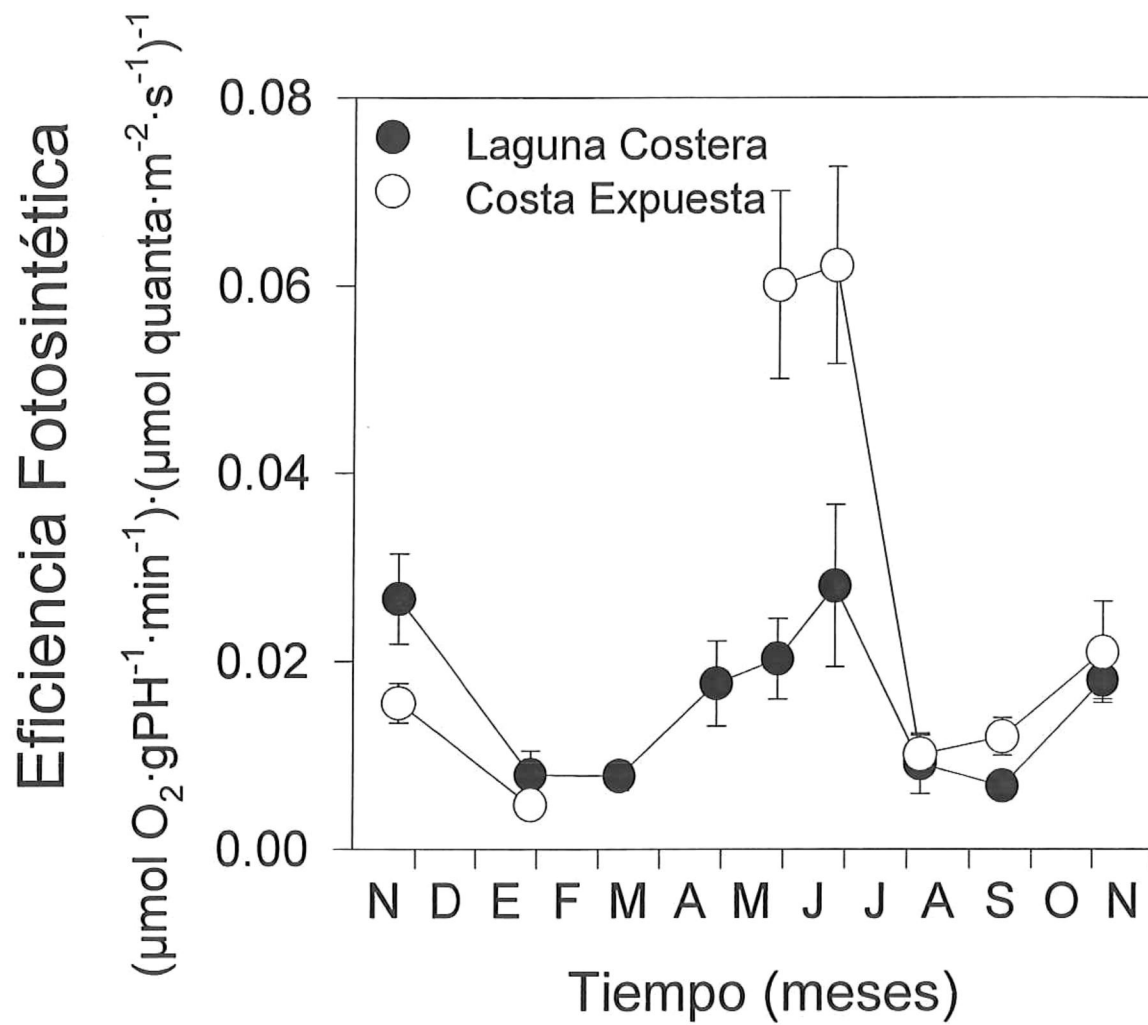


Figura 10. Eficiencia fotosintética ( $X \pm \text{D.E.}$ ) del pasto marino *Zostera marina* en función del tiempo para ambas zonas de estudio.

fotosintética coincide con un incremento en los valores del coeficiente de atenuación ( $K_d$ ) y una baja integración de la luz incidente en el campo. Los valores de  $\alpha$  para los pastos de la costa expuesta se incrementaron hasta en orden de magnitud después de las tormentas.

Los valores del coeficiente de subsaturación ( $I_k$ ) en las hojas de los pastos marinos, siguieron un patrón opuesto a aquellos observados en  $\alpha$  para la laguna costera y la costa expuesta (Fig. 11). Los máximos valores de  $I_k$  para los pastos de la costa expuesta, se obtuvieron durante el mes de enero, agosto y septiembre; mientras que los mínimos valores para la misma zona se registraron durante los meses de mayo y junio, después de la temporada de tormentas en el campo. Por otra parte, los valores máximos registrados para las praderas de pastos localizadas en la laguna costera, fueron generalmente mayor ( $P < 0.05$ ) durante el mes de marzo decreciendo después de la época de tormentas en el campo. Realizando un balance general, las fluctuaciones de  $\alpha$  y  $I_k$  fueron aproximadamente 2 veces mayores para las plantas localizadas en la costa expuesta que aquellas praderas localizadas en la laguna costera. Lo anterior coincide con una variación mayor de la luz *in situ* en la costa expuesta que aquella obtenida en la laguna costera. La tasa de crecimiento específico de *Z. marina* fue de aproximadamente  $5\% \cdot d^{-1}$  en ambas zonas de estudio y no se registró una variación significativa a lo largo de todo el año (Tabla I).

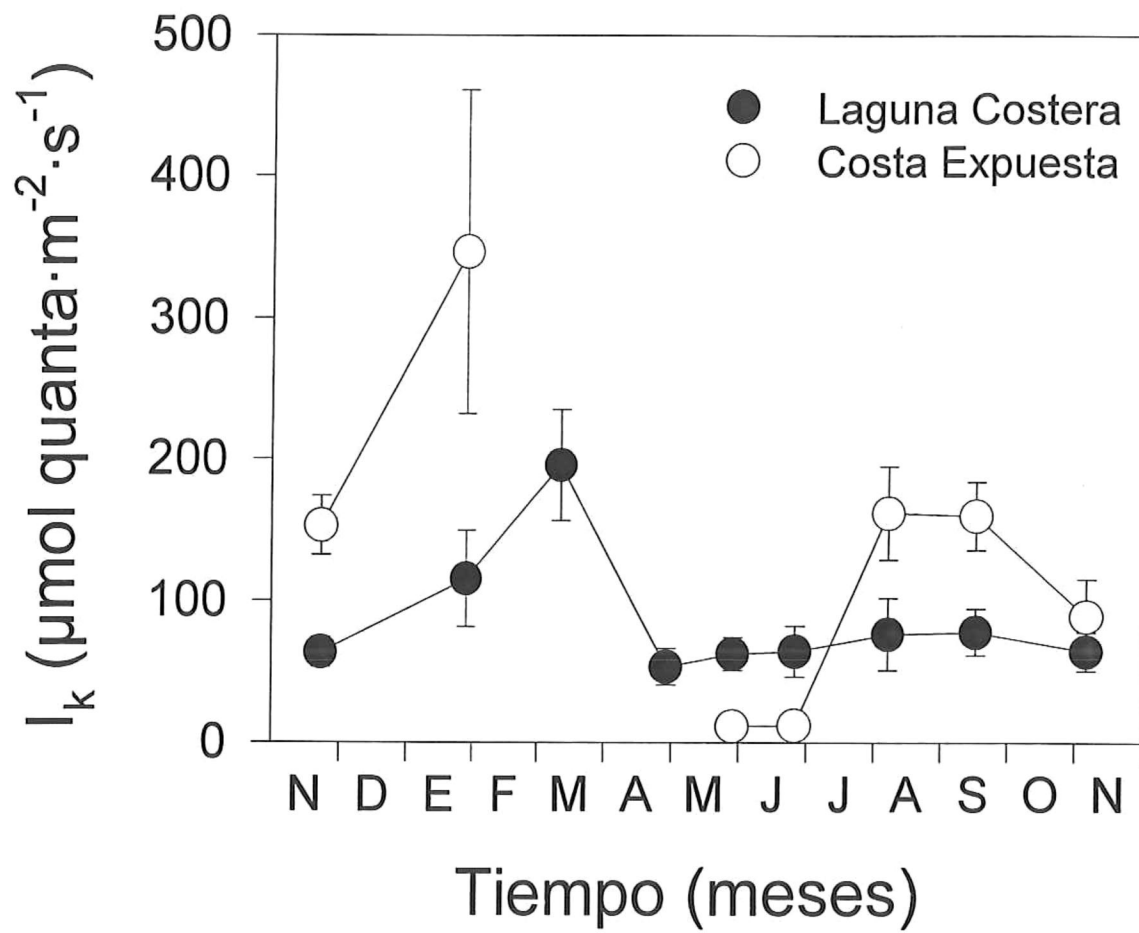


Figura 11. Determinación del coeficiente de subsaturación para *Zostera marina* de la laguna costera y la costa expuesta en función del tiempo.

### *Concentración de pigmentos y niveles de carbohidratos*

Los niveles de clorofila  $a + b$  las plantas de ambos sitios de estudio variaron significativamente ( $P < 0.05$ ) en función del área de estudio y los meses del año (Fig. 12, Tabla I). Antes de la temporada de tormentas, los niveles de pigmentos en *Z. marina* localizada en la costa expuesta, fueron mayores que aquellos registrados para las plantas de la laguna costera. Después del mes de mayo los niveles de clorofila  $a + b$  permanecieron en aproximadamente  $2 \text{ mg gFW}^{-1}$  hasta finales de año.

Los niveles de carbohidratos en las hojas fluctuaron significativamente ( $P < 0.05$ ) a lo largo de todo el año, entre las plantas de la laguna costera y aquellas localizadas en la costa expuesta (Fig. 13). Durante el mes de enero, los niveles de azúcar en las hojas de *Z. marina* localizadas en la costa expuesta, decrecieron de manera abrupta ( $P < 0.05$ ) cuando la irradiancia *in situ* registró valores cercanos a cero. Por otro lado, después de la temporada de tormenta los niveles de azúcares en los pastos localizados en la costa expuesta, se incrementaron hasta  $400 \mu\text{mol sacarosa gFW}^{-1}$  cuando la irradiancia *in situ* se incrementó en el campo. Mientras que las fluctuaciones en el nivel de azúcar en los pastos localizados en la zona costera mostraron una variación significativa, los niveles de azúcar en las plantas localizadas en la laguna no mostraron decrementos abruptos. La variación temporal de almidón en las hojas, fue similar al de los azúcares (Fig. 14, Tabla I). El decremento significativo ( $P < 0.05$ ) de

almidón en las hojas de los pastos coincide con un abrupto decremento en la irradiancia *in situ* tanto para la laguna costera como en la zona expuesta. Aunque los niveles de almidón variaron en función del tiempo, no se observó una diferencia significativa entre los sitios de estudio (Tabla I).



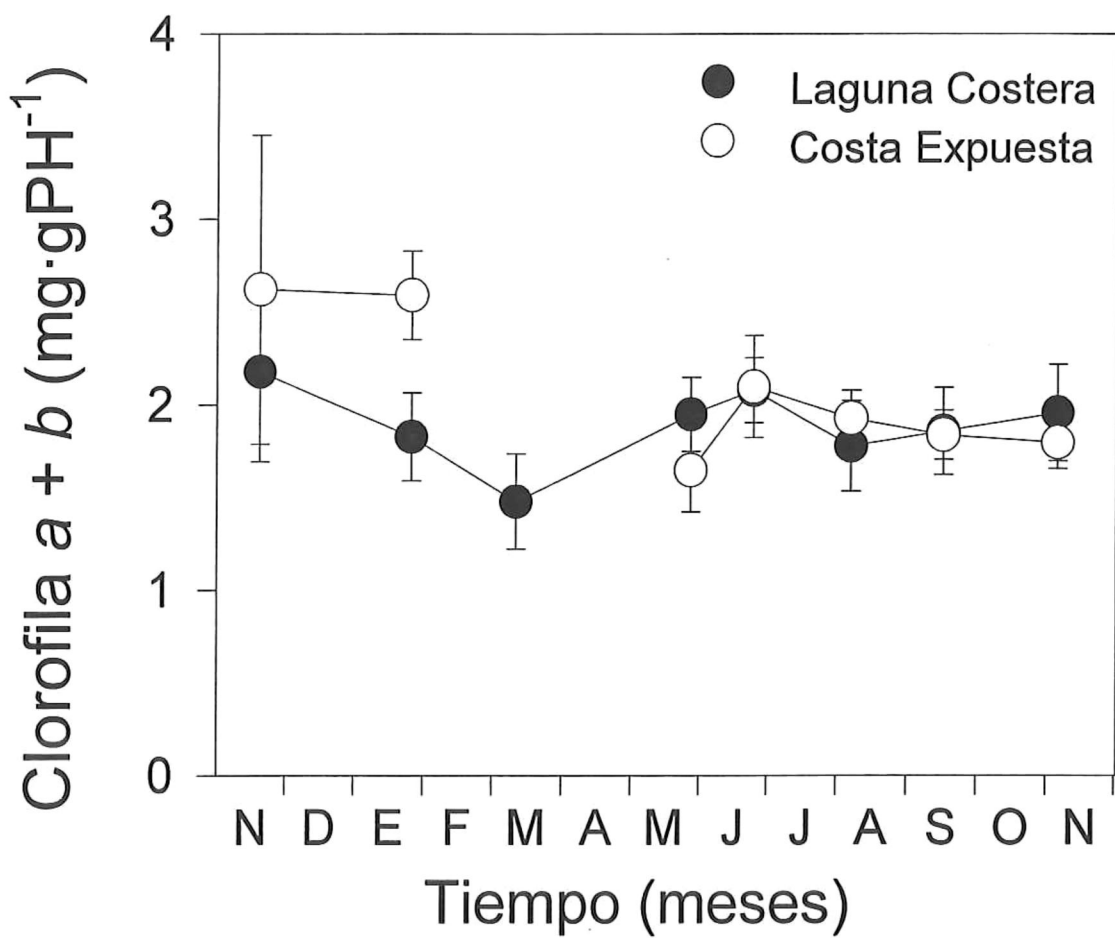


Figura 12. Niveles de clorofila *a* + *b* ( $X \pm \text{D.E.}$ ) en las hojas de *Zostera marina* de la laguna costera y la costa expuesta a lo largo de un año.

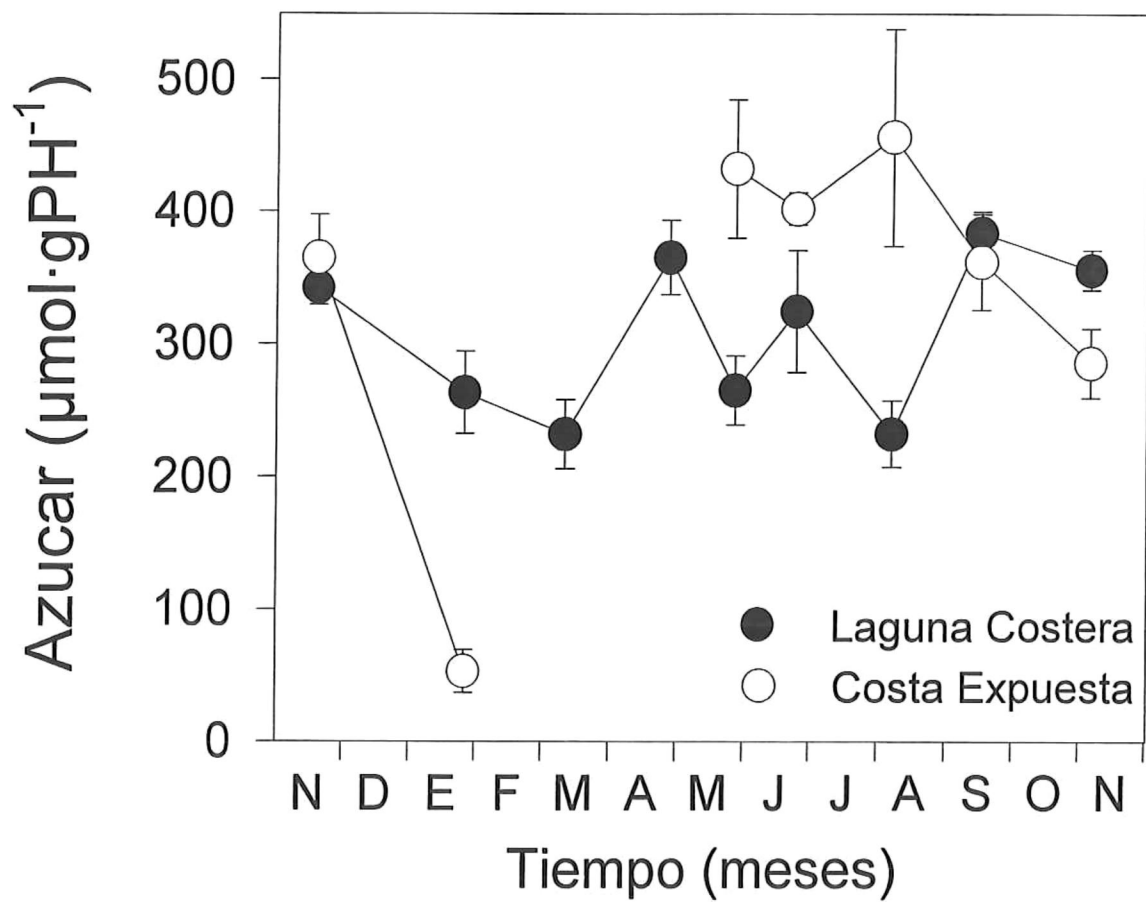


Figura 13. Niveles de azúcar ( $X \pm D.E.$ ) en el tejido de *Zostera marina* de la laguna costera y la costa expuesta a lo largo de un año.

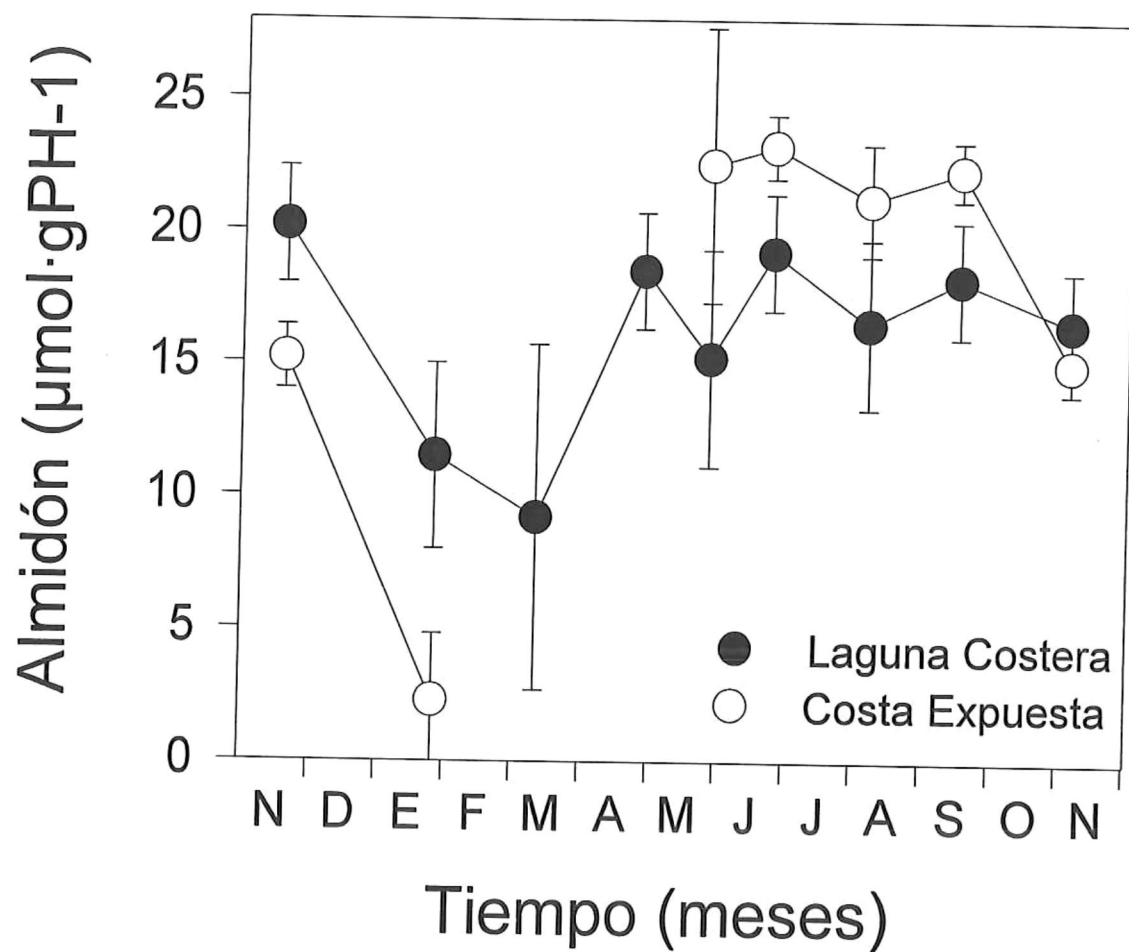


Figura 14. Niveles de almidón ( $X \pm \text{D.E.}$ ) en el tejido de *Zostera marina* de la laguna costera y la costa expuesta a lo largo de un año.

## Discusión

*Zostera marina* es un macrofito dominante de lagunas costeras de la península de Baja California (Ibarra-Obando y Rios, 1993). Este estudio, sin embargo, reporta por primera vez la presencia de praderas de *Z. marina* en la costa expuesta de la Península. Existe una marcada diferencia entre la supervivencia de los pastos que habitan la laguna costera y aquellos localizados en la costa abierta. El nivel de supervivencia en *Z. marina* parece estar regulado por la turbidez y disponibilidad de luz en la columna de agua, lo que controla el crecimiento y los niveles de carbohidratos en los pastos. La luz disponible en la columna de agua, parece ser el factor más importante de regulación en la distribución y profundidad a la cuál se encuentran los pastos. En las lagunas costeras y estuarios, los valores de  $K_d$  pueden exceder a  $2\text{ m}^{-1}$  y en consecuencia, la zona eufótica se encuentra generalmente delimitada por arriba de los 3 m de profundidad en la columna de agua (Zimmerman et al., 1995b; Olesen, 1996). Debido a una zona eufótica poco profunda, los pastos en la laguna costera, se localizan generalmente a profundidades no mayores a los 2 m. Sin embargo, esto no se observa en las praderas de pastos localizadas en la costa abierta, ya que los pastos se establecen a profundidades de aproximadamente 5 a 7 m. La profundidad a la que se encuentran los pastos en la zona expuesta se debe principalmente a los bajos valores de  $K_d$  con respecto a aquellos registrados en la laguna costera (Moore et al., 1997). Aunque los valores obtenidos para  $K_d$  fueron generalmente más bajos en la costa abierta que aquellos registrados para la laguna costera, la profundidad a la que se encuentran los pastos de la costa abierta

favorece a largos periodos de la limitación de luz. Durante la temporada de tormentas, la resuspensión y el aporte de sedimentos por arroyos decrece la disponibilidad de luz y reduce el crecimiento de los pastos.

La desaparición o reducción de las praderas en las zonas de estudio es una respuesta común que se presenta como resultado del incremento en la turbidez de la columna de agua (Cabello-Pasini, 1984; Moore et al., 1996, 1997). El incremento en los valores de  $K_d$  en la laguna costera, coincide con el inicio de la temporada de lluvias en la región y la aparición de arroyos temporales que desembocan en la laguna. Como consecuencia, los valores de la luz *in situ* registrados en la laguna costera, son diferentes a aquellos obtenidos en la costa expuesta durante la época de lluvias. El promedio mínimo de luz requerida por plantas vasculares submarinas varía entre 8 y 18% de la luz superficial y de aproximadamente 5 horas de luz saturada ( $H_{sat}$ ) (Duarte, 1991; Dunton, 1994; Zimmerman et al., 1995b; Olesen, 1996). En el presente estudio, las plantas de *Z. marina* localizadas en la laguna costera, fueron expuestas de 9 – 18% de luz incidente, mientras que las plantas localizadas en la costa expuesta experimentaron niveles de luz de 1 a 37% de la luz incidente en la superficie. Debido a que se utilizaron valores de luz incidente en la superficie para calcular la luz *in situ*, es posible que los valores de irradiancia alcanzados por las plantas fueran menores debido a la refracción de la luz en la interfase aire/agua. De cualquier forma, la alta variación en los valores de  $K_d$  para la costa expuesta y la laguna costera, reflejan un periodo impredecible de alta turbidez, el

cual dificulta la estimación de los límites máximos de profundidad y mediciones no constantes de irradiancia *in situ*. También, la reducción en los valores de irradiancia *in situ* contribuye al decremento de  $H_{sat}$  en la zona de la costa expuesta, creando un balance negativo de carbono que concluye con la muerte de las praderas de pastos.

Los resultados obtenidos durante este estudio, indican que las praderas de pastos que habitan regiones geográficamente similares responden de manera muy diferente a las variaciones del medio ambiente. En la costa expuesta, la supervivencia de los pastos parece estar regulada por los periodos de limitación de luz, mientras que aquellos localizados en la laguna costera sobreviven a través de todo el año debido a que las condiciones de luz disponible son mas homogéneas que aquellas registradas para la costa expuesta. La colonización de *Z. marina* en áreas nuevas a través de reproducción vegetativa, es muy lenta (Olesen y Sand-Jensen, 1994), como consecuencia de esto, la reproducción de praderas nuevas a través de la dispersión de semillas parece ser crítica, especialmente en medios altamente variables. Después de la temporada de tormentas, se encontraron rizomas de plantas muertas y como consecuencia, el resurgimiento de las praderas de *Z. marina* en la costa expuesta, se basa principalmente en el esparcimiento de semillas. Sin embargo, se observaron muy pocos reclutas originados a partir de las semillas para las plantas localizadas en la laguna costera. Es probable que el incremento en los niveles de irradiancia y luz saturada después de temporada de tormentas, promueve la germinación de las semillas restableciendo las praderas de pastos

localizadas en la costa expuesta. También se ha observado que los niveles de floración en los pastos es generalmente mayor en la zona intermareal que para aquellos que se encuentran en la zona submareal además de que la germinación de las semillas es cercana al 100% para estas latitudes (Phillips, 1983). La desaparición total de *Z. marina* en la costa expuesta y el reclutamiento a partir de las semillas, también implica una reproducción sexual en los pastos, la cual es extremadamente importante para el mantenimiento de la población en las praderas de la costa expuesta y colonización de áreas nuevas. Debido a que se encontraron muy pocas plantas en floración para la zona de la costa expuesta, aun no se comprobó si las semillas fueron producidas localmente o transportadas desde la laguna costera.

La diferencia entre los valores de irradiancia reportados para la laguna costera y aquellos registrados en la costa abierta, se refleja en la fisiología fotosintética observada en las plantas de ambos sitios de estudio. Se observó una clara variación estacional en la fotosíntesis de las plantas tanto para la costa expuesta como en la laguna costera, esta variación, es típica en las poblaciones de pastos marinos alrededor del mundo (Dunton, 1994) y parece estar regulada principalmente por la luz disponible en la columna de agua. Las grandes fluctuaciones de  $\alpha$  y  $I_k$  de los pastos marinos localizados en la costa expuesta, se correlacionan con una amplia variación de la luz *in situ*, lo cual coincide con lo observado en la regulación del metabolismo fotosintético por la disponibilidad de luz (Zimmerman et al., 1991, 1995b). El desempeño fotosintético de las praderas de

pastos para ambas zonas de estudio, parece estar regulado por los niveles de luz *in situ* y no por aquellos registrados para la luz incidente en la superficie. Esto sugiere la necesidad de realizar frecuentes y continuas mediciones de luz *in situ* lo cuál permitiría evaluar cortos periodos o fluctuaciones de bajo periodo en el ambiente luminoso, el cuál puede influenciar en la fotosíntesis y crecimiento de los pastos en el campo (Zimmerman et al., 1994).

El balance total de carbono en la planta, ha sido implicado como un factor determinante en el crecimiento y distribución de los pastos (Zimmerman et al., 1989; Kraemer y Alberte, 1993; Burke et al., 1996; Zimmerman y Alberte, 1996). Existe una clara evidencia de acumulación de carbohidratos en los rizomas de *Z. marina*. Esta acumulación de carbohidratos sucede en cierta época del año la cuál se utiliza posteriormente como fuente de energía durante periodos de crecimiento y requerimientos respiratorios bajo condiciones de luz limitada (Zimmerman et al., 1995a; Burke et al., 1996). En este estudio se observó un decremento en los niveles de carbohidratos (azúcares y almidones) durante los periodos de poca luz disponible, lo cual es consistente con los patrones reportados en otros estudios de *Z. marina* (Zimmerman y Alberte, 1996) y otras macrófitas marinas las cuales crecen bajo medios ambientes con altas variaciones en la amplitud de luz disponible y bajo un severo stress de luz (Chapman y Craigie, 1977, 1978; Dunton, 1985). Cuando los valores de irradiancia *in situ* son cercanos a cero, las praderas de pastos en la costa expuesta



desaparecen temporalmente. También se observa una correlación entre la desaparición temporal de las praderas de pastos y el decremento en los valores de azúcar y almidón, lo que sugiere que los niveles en almidones de almacenamiento, no son suficientes para mantener la demanda metabólica de *Z. marina* durante recurrentes o prolongados periodos de oscuridad. Por otra parte, este decremento en los niveles de carbohidratos no se reporta en los pastos que habitan la laguna costera, ya que los niveles de irradiancia *in situ* fueron mayores que aquellos reportados para la zona de la costa expuesta. Esta observación refuerza la hipótesis de que los niveles de luz *in situ* son el factor principal que regula la supervivencia de las praderas.

Generalmente los niveles de carbohidratos en los rizomas son de 2 a 5 veces mayor que aquellos reportados en las hojas (Kraemer y Alberte, 1993; Burke et al., 1996) estos carbohidratos pueden ser transportados a las hojas para apoyar la demanda metabólica de la planta durante periodos de luz limitada (Lee y Dunton, 1996). La pequeña distancia internodal reportada para los pastos de la costa expuesta, sugiere una menor capacidad de almacenamiento comparada con los pastos de la laguna costera. Tal diferencia en los niveles de azúcar y almidón, representan una desventaja crítica para los pastos localizados en la zona expuesta comparados con los de la laguna costera; especialmente durante prolongados o recurrentes periodos de luz limitada. Por otro lado, longitudes internodales menores implican una densidad de raíces mayores en los pastos de la costa expuesta. Una mayor densidad de raíces incrementaría la capacidad

de fijación de los pastos en ambientes de alta energía. La velocidad del agua en la laguna costera, ésta controlada por la amplitud de marea y generalmente se reporta un valor por debajo de los  $0.5 \text{ m s}^{-1}$  (Pritchard et al., 1978, 1979). En contraste con los valores de velocidad encontrados para la costa expuesta que generalmente son mayores a aquellos reportados en la laguna, especialmente durante temporadas de tormentas (Alvarez-Sanchez et al., 1988). En consecuencia, la menor longitud internodal en las plantas localizadas en la costa expuesta, sugiere una adaptación o una selección de estas plantas a un medio ambiente con mayor energía de arrastre.

Las mediciones de intensidad y duración en el incremento de la turbidez en las praderas de pastos, apoyan la hipótesis de que la supervivencia de *Z. marina* se encuentra limitada por la cantidad de luz disponible. Este efecto de la luz disponible sobre *Z. marina* se ha demostrado para otras zonas de distribución especialmente durante las estaciones de invierno y primavera. Las fluctuaciones de la turbidez observadas en la columna de agua de la laguna costera y la costa expuesta, difieren del comportamiento de la luz *in situ* durante estudios de fisiología y crecimiento de los pastos. En este estudio se demuestra que las plantas de *Z. marina* localizadas en la costa expuesta, no almacenan suficiente carbono para poder sobrevivir a prolongados o recurrentes periodos de luz limitada. Por lo tanto la existencia de estas praderas dependen de una reproducción sexual y un reclutamiento de las semillas en comparación

de las praderas localizadas en la laguna las cuales tienen un comportamiento temporal mas estable.

## Literatura Citada

- Alvarez-Sanchez, L.G., Hernandez-Walls, R., Durazo-Arvizu, R., 1988. Patrones de trazadores lagrangeanos en la Bahía de Todos Santos. Cien. Mar. 14, 135-162.
- Burke, M.K., Dennison, W.C., Moore, K.A., 1996. Non-structural carbohydrate reserves of eelgrass *Zostera marina*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 137, 195-201.
- Cabello-Pasini, A., 1984. Transplantes de *Zostera marina* L. en el Estero de Punta Banda, Baja California, Mexico, durante el verano de 1983 y su comportamiento a traves de otoño e invierno, Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Marinas, Ensenada, Baja California, Mexico, 40 pp.
- Chapman, A.R.O., Craigie, J.S., 1977. Seasonal growth in *Laminaria longicruris*: relations with dissolved inorganic nutrients and internal reserves of nitrogen. Mar. Biol. 40, 197-205.
- Chapman, A.R.O., Craigie, J.S., 1978. Seasonal growth in *Laminaria longicruris*: relations with reserve carbohydrate storage and production. Mar. Biol. 46, 209-213.
- Duarte, C.M., 1991. Seagrass depth limits. Aquat. Bot. 40, 363-377.
- Dunton, K.H., 1985. Growth of dark-exposed *Laminaria saccharina* (L.) Lamour. and *Laminaria solidungula* J. Ag. (Laminariales:Phaeophyta) in the Alaskan Beaufort Sea. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 94, 181-189.

- Dunton, K.H., 1994. Seasonal growth and biomass of the subtropical seagrass *Halodule wrightii* in relation to continuous measurements of underwater irradiance. Mar. Biol. 120, 479-489.
- Ibarra-Obando, S.E., Rios, R., 1993. Ecosistemas de fanerogamas marinas. In, Salazar-Vallejo, S.I. y Gonzalez, N.E. (Eds.), Biodiversidad Marina y Costera de Mexico. Com. Nal. Biodiversidad y CIQRO, Mexico, pp. 54-65.
- Jeffrey, S.W., Humphrey, G.F., 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c<sub>1</sub> and c<sub>2</sub> in higher plants, algae and natural phytoplankton. Biochem. Physiol. Pflanzen 167, 191-194.
- Kirk, J.T., 1994. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge. 509 pp.
- Koch, E.W., Beer, S., 1996. Tides, Light and the distribution of *Zostera marina* in Long Island Sound, USA. Aquat. Bot. 53, 97-107.
- Kraemer, G.P., Alberte, R.S., 1993. Age-related patterns of metabolism and biomass in subterranean tissues of *Zostera marina* (eelgrass). Mar. Ecol. Prog. Ser. 95, 193-203.
- Lee, K.S., Dunton, K.H., 1996. Production and carbon reserve dynamics of the seagrass Thalassia testudinum in Corpus Christi Bay, Texas, USA. Mar. Ecol. Prog. Ser. 146, 201-210.

- Moore, K.A., Neckles, H.A., Orth, R.J., 1996. *Zostera marina* (eelgrass) growth and survival along a gradient of nutrients and turbidity in the lower Chesapeake Bay. Mar. Ecol. Prog. Ser. 142, 247-259.
- Moore, K.A., Wetzel, R.L., Orth, R.J., 1997. Seasonal pulses of turbidity and their relations to eelgrass (*Zostera marina* L.) survival in an estuary. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 215, 115-134.
- Olesen, B., 1996. Regulation of light attenuation and eelgrass *Zostera marina* depth distribution in a Danish embayment. Mar. Ecol. Prog. Ser. 134, 187-194.
- Olesen, B., Sand-Jensen, K., 1994. Patch dynamics of eelgrass *Zostera marina*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 106, 147-156.
- Phillips, R.C., 1983. Reproductive strategies of eelgrass (*Zostera marina* L.). Aquat. Bot. 16, 1-20.
- Phillips, R.C., McRoy, C.P., 1980. Handbook of Seagrass Biology. ed. Garland STPM Press, New York. 353 pp.
- Poumiant-Tapia, M., Ibarra-Obando, S.E., 1999. Demography and biomass of the seagrass *Zostera marina* in a Mexican coastal lagoon. Estuaries 22, 879-889.
- Pritchard, D.W., De La Paz Vela, R., Cabrera-Muro, H., Farrera-Sanz, S., Morales, E., 1978. Hidrografía física del Estero de Punta Banda. Parte I: Analisis de datos. Cien. Mar. 5, 1-23.

- Pritchard, D.W., De La Paz Vela, R., Farrera-Sanz, S., Cabrera-Muro, H., Morales, E.,  
1979. Hidrografia fisica del Estero de Punta Banda. Parte II. Aplicacion de un  
modelo para intercambio y dispersion. Cien. Mar. 6, 1-17.
- Reed, A., Ward, D.H., Derksen, D.V., Sedinger, J.S., 1998. Brant: *Branta bernicla*. The  
Birds of North America 337, 1-32.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J., 1981. Biometry. ed. W.H. Freeman and Company, New York.  
859 pp.
- Vermaat, J.E., Verhagen, F.C.A., 1996. Seasonal variation in the intertidal seagrass  
*Zostera noltii* Hornem.: coupling demographic and physiological patterns. Aquat.  
Bot. 52, 259-281.
- Webb, W.L., Newton, M., Starr, D., 1974. Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*. A  
mathematical model. Oecologia 17, 281-291.
- Williams, S.L., Davis, C.A., 1996. Population genetic analyses of transplanted eelgrass  
(*Zostera marina*) beds revealed reduced genetic diversity in Southern California.  
Restoration Ecology 4, 163-180.
- Yemm, E.W., Willis, A.J., 1954. The estimation of carbohydrates in plant extracts by  
anthrone. Biochem. J. 57, 508-514.
- Zieman, J.C., Wetzel, R.G., 1980. Productivity in seagrasses: Methods and Rates. In,  
Phillips, R.C. y McRoy, C.P. (Eds.), Handbook of seagrass biology: An ecosystem  
perspective. Garland STPM Press, New York, pp. 87-116.

- Zimmerman, R.C., Alberte, R.S., 1996. Effect of light/dark transition on carbon translocation in eelgrass *Zostera marina* seedlings. Mar. Ecol. Prog. Ser. 136, 305-309.
- Zimmerman, R.C., Smith, R.D., Alberte, R.S., 1989. Thermal acclimation and whole-plant carbon balance in *Zostera marina* L. (eelgrass). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 130, 93-109.
- Zimmerman, R.C., Reguzzoni, J.L., Wyllie-Echeverria, S., Josselyn, M., Alberte, R.S., 1991. Assessment of environmental suitability for growth of *Zostera marina* L. (eelgrass) in San Francisco Bay. Aquat. Bot. 39, 353-366.
- Zimmerman, R.C., Cabello-Pasini, A., Alberte, R.S., 1994. Modeling daily production of aquatic macrophytes from irradiance measurements: a comparative analysis. Mar. Ecol. Prog. Ser. 114, 185-196.
- Zimmerman, R.C., Kohrs, D.G., Steller, D.L., Alberte, R.S., 1995a. Carbon partitioning in eelgrass. Regulation by photosynthesis and the response to daily light-dark cycles. Plant Physiol. 108, 1665-1671.
- Zimmerman, R.C., Reguzzoni, J.L., Alberte, R.S., 1995b. Eelgrass (*Zostera marina* L.) transplants in San Francisco Bay: Role of light availability on metabolism, growth and survival. Aquat. Bot. 51, 67-86.