

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS



Nitrógeno inorgánico disuelto e isótopos de nitrógeno en comunidades algales como indicadores de fuentes de nutrientes en hábitats arrecifales del Norte de Quintana Roo, México.

T E S I S

QUE PARA CUBRIR PARCIALMENTE LOS REQUISITOS NECESARIOS
PARA OBTENER EL GRADO DE

MAESTRO EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

PRESENTA

DANIEL MENDOZA VILLANUEVA

ENSENADA, BAJA CALIFORNIA, MÉXICO. ENERO, 2013

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS
POSGRADO EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

NITRÓGENO INORGÁNICO DISUELTO E ISÓTOPOS DE NITRÓGENO EN
COMUNIDADES ALGALES COMO INDICADORES DE FUENTES DE
NUTRIENTES EN HÁBITATS ARRECIFALES DEL NORTE DE QUINTANA
ROO, MÉXICO

T E S I S

QUE PARA CUBRIR PARCIALMENTE LOS REQUISITOS NECESARIOS PARA OBTENER EL
GRADO DE

MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA

DANIEL MENDOZA VILLANUEVA

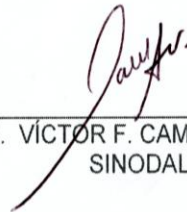
APROBADA POR:



DR. JULIO A. VILLAESCUSA CELAYA
DIRECTOR DE TESIS



DR. JOSÉ D. CARRIQUIRY BELTRÁN
SINODAL



DR. VÍCTOR F. CAMACHO IBAR
SINODAL

Agradecimientos

Primeramente a la UABC, en especial a la Facultad de Ciencias Marinas e Instituto de Investigaciones Oceanológicas por los conocimientos y enseñanzas desde mi formación en licenciatura.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca de 2 años para la realización de la maestría en Oceanografía Costera.

Al apoyo financiero otorgado por CONABIO (DM012) dentro del proyecto: "Monitoreo del bentos, nutrientes e isótopos en relación a la salud arrecifal de áreas naturales protegidas del norte de Quintana Roo con mayor vulnerabilidad al cambio de fase arrecifal; primera etapa".

A mi director de tesis Julio Villaescusa Celaya, a mis sinodales Víctor F. Camacho Ibar y José D. Carriquiry Beltrán por sus atinados y constructivos consejos y observaciones para la elaboración de esta tesis.

A los maestros y amigos que ayudaron a nutrir mi trabajo. Gracias Manuel Huesca, Hiram Rivera, Linda Barranco y Sharon Herska.

A mis camaradas, que me apoyaron aún sin saber que tal vez lo estaban haciendo (Andrés, Yann, Enrique, Mauricio, Pablo, Luis, Alonso, Santiago, Teresa, Linda), y por supuesto a Estheriña.

Y uno muy especial a mi padre, por su aliento, ayuda y cariño siempre.

Resumen

El incremento en los nutrientes, que favorece la dominancia de macrofitas sobre los corales, es uno de los principales factores que contribuyen al declive de los ecosistemas arrecifales costeros. Los arrecifes del Caribe Mexicano han mostrado un aumento en la cobertura algal, llegando incluso a la dominancia. En este trabajo se investiga las fuentes de nutrientes que satisfacen la demanda de las comunidades algales de esta región. Se realizaron dos muestreos en los Parques: Costa Occidental de Isla Mujeres, Punta Cancún y Punta Nizuc (PNIMCN), Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos (PNAPM) y el Parque Nacional Arrecifes de Cozumel (PNAC), durante diciembre de 2006 (otoño) y en mayo - julio de 2007 (primavera-verano). Se analizaron nutrientes inorgánicos disueltos (NO_2 , NO_3 , NH_4 , PO_4 y silicatos) y la composición isotópica de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en el tejido de macroalgas (principalmente del género *Dyctiota*, *Halimeda*, *Penicillus* y *Lobophora*) colectadas en las zonas arrecifales de los parques. En general, la concentración promedio de NO_2 , NO_3 y NH_4 fue ligeramente más elevada durante la temporada de primavera-verano (1.84, 0.65 y 1.12 μM , respectivamente) comparada con la temporada de otoño (0.99, 0.33 y 0.56 μM), con excepción del PO_4 que no mostró diferencias entre ambos periodos (0.25 μM en otoño vs 0.26 μM en primavera). El NH_4 fue la forma predominante de nitrógeno ($\text{NH}_4/\text{NID} = 0.64 \pm 0.03$ durante otoño y de 0.52 ± 0.04 durante primavera), sugiriendo una fuerte remineralización en el área. El $\delta^{15}\text{N}$ en el tejido de macroalgas mostró valores cercanos a 0 ‰ durante ambos periodos, con excepción de la localidad Chankanaab en Cozumel, en la cual se estimó un valor ~ 5 ‰ durante otoño, sitio característico por la influencia de descargas de aguas subterráneas (DAS). Los bajos valores de $\delta^{15}\text{N}$ en tejido algal, cercano al valor de referencia del N_2 atmosférico ($\delta^{15}\text{N} = 0$ ‰), sugieren que una importante fracción en la demanda de nitrógeno de los productores primarios puede ser suministrada por la fijación de N_2 .

Palabras claves: Cambio de fase; Algas; $\delta^{15}\text{N}$; nitrógeno; fijación; remineralización; Descarga de Aguas Subterráneas (DAS).

ÍNDICE

1. Introducción.....	1
1.1. Fuentes de nutrientes en zonas arrecifales.....	1
1.2. Efecto del enriquecimiento de nutrientes y el cambio de fase en arrecifes de coral.....	5
1.3. Uso de los isótopos estables de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$).....	7
1.4. Problemática ecológica.....	9
2. Hipótesis.....	13
3. Objetivos.....	13
3.1. Objetivo General.....	13
3.2. Objetivos particulares.....	14
4. Área de estudio.....	15
4.1. Características generales.....	15
4.2. Sistema cárstico de Quintana Roo.....	17
4.3. Áreas Naturales Protegidas.....	19
5. Materiales y métodos.....	22
5.1. Procedimiento de Muestreo.....	22
5.2. Procesamiento y análisis de muestras.....	23
5.3. Análisis estadístico.....	25
5.4. Modelo de mezcla isotópico.....	26
6. Resultados.....	29
6.1. Nutrientes inorgánicos disueltos.....	29
6.1.1. Nitrógeno.....	29
6.1.2. Fosfato.....	35
6.1.3. Silicatos.....	38
6.2. Parámetros físico-químicos.....	39
6.3. Composición isotópica de tejido de macroalgas.....	41
6.3.1. Efecto de las especies de macroalgas sobre el $\delta^{15}\text{N}$	43
6.4. Modelo de mezcla isotópico.....	47

7. Discusiones	50
7.1. Nutrientes.....	50
7.1.1. Patrones estacionales.....	54
7.2. Composición isotópica de tejido de macroalgas	61
7.3. Modelo de mezcla isotópico	66
8. Conclusiones.....	69
Literatura citada.....	71
Anexos.....	79

Lista de Figuras

- Fig. 1. Perfil esquemático de la dinámica acuática en el sistema cárstico costero de Quintana Roo. Las flechas amarillas representan el flujo de agua dulce y las rojas el flujo de agua salada. Escala horizontal exagerada 100 veces con respecto a la vertical (tomado de Ordóñez y García, 2010). 18
- Fig. 2. Perfil esquemático de la dinámica acuática en el sistema cárstico costero de Quintana Roo. Las flechas amarillas representan el flujo de agua dulce y las rojas el flujo de agua salada. 21
- Fig. 3. Estaciones muestreadas en Isla Mujeres (A), Punta Cancún y Punta Nizuc (B) pertenecientes al PNIMCN, en el PNAPM (C) y en el PNAC (D) durante noviembre-diciembre del 2006 y mayo-julio del 2007. 23
- Fig. 4. Nitrógeno Inorgánico Disuelto (NID) (Media \pm ES) para los dos periodos de muestreo correspondiente al PNIMCN, PNAPM y PNAC. Las líneas verticales azules entre barras dividen los 3 parques. 31
- Fig. 5. Concentración de amonio (NH_4) en la columna de agua (Media \pm ES) para las dos temporadas de muestreo correspondiente al PNIMCN, PNAPM y PNAC. 32
- Fig. 6. Concentración de nitrato (NO_3) en la columna de agua (Media \pm ES) para las dos temporadas de muestreo correspondiente al PNIMCN, PNAPM y PNAC. 34
- Fig. 7. Razón NH_4/NID (Media \pm ES) para las dos temporadas de muestreo correspondiente al PNIMCN, PNAPM y PNAC 35
- Fig. 8. Concentración de fosfatos (PO_4) en la columna de agua (Media \pm ES) para las dos temporadas de muestreo correspondiente al PNIMCN, PNAPM y PNAC. 37
- Fig. 9. Razón NID/P (Media \pm ES) para las dos temporadas de muestreo correspondiente al PNIMCN, PNAPM y PNAC Nacionales..... 38
- Fig. 10. Concentración de silicatos (Media \pm ES) para las dos temporadas de muestreo correspondiente al PNIMCN, PNAPM y PNAC..... 39

Fig. 11. Salinidad para las dos temporadas de muestreo correspondiente al PNIMCN, PNAPM y PNAC.....	40
Fig. 12. Salinidad como función de la concentración de silicatos en la localidad Paraíso-Chankanaab durante noviembre-diciembre 2006 (Izq.) y mayo-julio 2007 (Der.)	41
Fig. 13. Valor promedio de $\delta^{15}\text{N}$ (\pm ES) en tejido algal correspondiente al PNIMCN, PNAPM y PNAC durante los dos periodos de muestreo.....	43
Fig. 14. $\delta^{15}\text{N}$ en tejido de las algas más ubicuas para las diferentes localidades del PNIMCN, PNAPM y PNAC durante noviembre-diciembre del 2006 (A) y mayo-julio del 2007 (B).....	45
Fig. 15. Proporción de NH_4 (negro) y NO_3 (blanco) responsables del $\delta^{15}\text{N}$ en tejido algal en noviembre – diciembre del 2006.	48
Fig. 16. Proporción de NH_4 (negro) y NO_3 (blanco) responsables del $\delta^{15}\text{N}$ en tejido algal en mayo-julio del 2007.	49

1. Introducción.

La relación entre la dinámica de los nutrientes y la productividad en los ecosistemas de arrecife de coral, ha sido objeto de gran interés en años recientes. En parte esto se debe a la aparente contradicción entre la alta productividad y biodiversidad característica de los ambientes arrecifales que prosperan en aguas oligotróficas (D'Elia *et al.*, 1981). Además, los arrecifes coralinos, principalmente de la región del Caribe, han mostrado un claro deterioro que favorece el sobrecrecimiento de macroalgas (CARICOMP, 2000, Gardner *et al.*; 2003). Este proceso conocido como cambio de fase (Szmant, 2002), es debido a que los arrecifes de coral típicamente se desarrollan en un medio con bajas concentraciones de nutrientes, y el incremento en el flujo de nitrógeno y fósforo hacia estos hábitats puede conducir a cambios estructurales y funcionales en los ecosistemas. Una respuesta común al enriquecimiento de nutrientes es el sobrecrecimiento de macrofitas, que ha sido documentado en arrecifes de coral a lo largo de toda la región del Caribe, entre los que destacan Florida (Lapointe y Bedford, 2009), Jamaica (Lapointe *et al.*; 1997) y Martinica (Littler *et al.*, 1992).

1.1. Fuentes de nutrientes en zonas arrecifales

Caracterizados por un eficiente reciclaje interno de nutrientes, los arrecifes de coral obtienen nuevos nutrientes de una diversidad de fuentes particuladas y disueltas en agua de mar transportadas por las corrientes

(O'Neil y Capone, 2008). Entre ellas, el aporte por descargas de agua subterránea (DAS) desde tierra hacia la costa ha sido considerada una fuente importante de nutrientes en zonas arrecifales con características permeables (Corbett *et al.*; 1999, Umezawa *et al.*; 2002, Paytan, 2006). En estas regiones, el flujo de agua subterránea ocurre de manera extensiva y difusa a lo largo de la costa, en sitios donde el acuífero está conectado hidráulicamente con el mar a través de sedimentos o rocas permeables, donde el nivel freático está por encima del nivel del mar (Paytan *et al.*; 2006). Por ejemplo, en la Península de Yucatán, se ha calculado que la contribución de las DAS a lo largo de la línea de costa cárstica representan el 99% del flujo de agua dulce hacia los ecosistemas costeros (Worthington *et al.*, 2000). Estos flujos de DAS han mostrado tener un efecto significativo en la ecología de la zona costera, al incrementar la disponibilidad de nutrientes en estos ambientes (D'Elia *et al.*, 1981).

Las DAS en las costas cársticas típicas del Caribe, generalmente muestran altos niveles de nitrógeno inorgánico disuelto (NID), principalmente en forma de nitratos (NO_3), pero pocos fosfatos (PO_4) (D'Elia *et al.*; 1981; Lapointe *et al.*; 1990). En algunos casos, las formas reducidas del nitrógeno (ej. NH_4) contribuyen al total de NID, pero las condiciones aeróbicas del suelo facilitan la nitrificación, que resulta en altas concentraciones de NO_3 en aguas subterráneas (Lapointe *et al.* 1990). Otros procesos como la precipitación, la concentración vía evapotranspiración y la descomposición de materia orgánica

en la zona vadosa, pueden incrementar los niveles de NID en agua subterránea por encima de los 80 μM de NO_3 en esta región del subsuelo (D'Elia *et al.*; 1981). Estos nitratos presentan alta movilidad dentro del suelo y en aguas subterráneas, por lo que se pueden transportar fácilmente a través del acuífero para finalmente ser exportados con las DAS hacia la zona costera (Mutchler *et al.*, 2010).

En contraste con el NID, se ha demostrado que el fosfato (PO_4) en las DAS puede ser removido eficientemente en sedimentos carbonatados por procesos como la adsorción en la superficie de carbonatos (Corbett, 2000). Sin embargo, la contaminación por aguas residuales de los acuíferos costeros ha mostrado que puede incrementar los niveles de NID y fosfatos en bahías y lagunas costeras del Caribe (Lapointe, 1997). La contaminación por aguas residuales ha sido mejor caracterizada en los Cayos de Florida, donde el agua subterránea adyacente a un sitio de tratamiento de aguas residuales, ha mostrado enriquecimientos de PO_4 y NID hasta 500 veces por arriba del medido en agua subterránea no contaminada (Lapointe *et al.*; 1990).

La fijación de nitrógeno es otro proceso que parece satisfacer la demanda de N nuevo en sistemas arrecifales y puede proporcionar un aporte sustancial al ciclo marino del nitrógeno mas allá de áreas arrecifales inmediatas (O'Neil and Capone, 1989). Tal proceso se considera como "un componente prominente del ciclo de nitrógeno en arrecifes de coral que puede aliviar la limitación de N y hacer una contribución global significativa al total de aportes

marinos” (Capone, 1996). La mayor fracción de N fijado en el bentos a escala global proviene de entornos arrecifales someros (Capone, 1983).

Además de la fijación de N por cianobacterias asociada con sedimentos en arrecifes (Capone *et al.*, 1992; O’Neil and Capone, 1989), la fijación de N ha sido detectada asociada con arrecifes vivos y esqueletos de coral (O’Neil y Capone, 2008), así como también con epifitas en macroalgas (bacterias heterotróficas) (Capone *et al.*, 1977; France *et al.*, 1998). Existen regiones arrecifales como la laguna Tikehau (Polinesia Francesa), donde se ha calculado que la fijación de N en el fondo contribuye de 25-28% del total de la demanda de N para la producción primaria en el bentos (Charpy-Roubaud *et al.*, 2001).

Otro proceso que potencialmente puede contribuir con nitrógeno es el flujo del bentos. En general, los ecosistemas costeros, incluyendo arrecifes de coral, han mostrado que el agua de poro en los sedimentos contiene concentraciones más altas de N comparado con la columna de agua, lo que sugiere una eficiente mineralización del material orgánico depositado. Esta condición produce normalmente un flujo neto de nutrientes del sedimento hacia la columna de agua (Rasheed *et al.*, 2002). Por otro lado, en las últimas décadas se le ha dado gran importancia al estudio de fuentes de nitrógeno alóctonas y como afectan a los hábitats arrecifales; tal es el caso del aporte antropogénico de nutrientes por escurrimiento de aguas terrestres (Szmant, 2002).

1.2. Efecto del enriquecimiento de nutrientes y el cambio de fase en arrecifes de coral.

A nivel global, el incremento en los aportes de nutrientes antropogénicos, parece ser uno de los principales factores que contribuyen al declive de los ecosistemas arrecifales cercanos a la costa. Debido a la conexión entre enriquecimiento de nutrientes y composición comunitaria alterada, la eutrofización es de las principales causas de decline de arrecifes de coral alrededor del mundo (Pandolfi *et al.*, 2003).

La predominancia de macroalgas sobre las comunidades de corales no solo está determinada por el crecimiento potencial del alga debido al incremento en la disponibilidad de nutrientes (efecto bottom-up). El impacto por sobrepesca de herbívoros (efecto top-down) (Littler *et al.*, 2006), los fenómenos naturales, los efectos del cambio climático global, el incremento de enfermedades en corales (Szmant, 2002) y la preferencia o selectividad de los herbívoros por determinadas especies algales (Littler *et al.*, 2006) pueden ser factores adicionales que contribuyan al cambio de fase arrecifal.

La importancia relativa de estos factores (incremento de nutrientes, pérdida de pastoreadores, escurrimientos terrestres, sedimentación y/o cambio climático) en el cambio de fase y degradación de los arrecifes ha sido tema de mucho debate en la literatura. En realidad estos factores pueden tener efectos sinérgicos o puede tener mayor influencia alguno de ellos, y esto depende de las características distintivas de cada sistema y de la región que lo influencia.

La problemática puede además intensificarse por el crecimiento urbano y cambios en el uso de tierra que pueden resultar en un incremento de los escurrimientos de nutrientes, fertilizantes y de carga sedimentaria, que da lugar a la eutrofización costera en general.

Para ilustrar las consecuencias potenciales del aumento en flujo de nutrientes hacia las zonas arrecifales, Szmant (2002) propone un modelo conceptual que muestra el efecto del incremento en la disponibilidad de nutrientes sobre la estructura de la comunidad arrecifal, relacionando la producción bruta con el consumo de macroalgas por los herbívoros. De acuerdo a este modelo, el incremento en la disponibilidad de nutrientes favorece la producción de biomasa por las macroalgas, pero esta puede ser controlada por la actividad de los herbívoros hasta un punto de consumo máximo (conocido como N_k , o concentración crítica de nutrientes, que indica el flujo de nutrientes necesario para alcanzar la máxima capacidad de herbivoría en el sistema). Si el flujo de nutrientes se incrementa después de este punto, la cobertura de macroalgas dominará sobre los corales, debido a que se excederá la capacidad de los herbívoros de controlar el crecimiento de algas. La consecuencia de esta dominancia de espacio por parte de las algas sobre los corales, o cambio de fase, es el punto donde el arrecife se considera degradado.

1.3. Uso de los isótopos estables de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$)

El análisis de isótopos estables para destacar la importancia de las fuentes terrestres de nitrógeno (N) hacia las zonas costeras, ha sido utilizado como herramienta en numerosos estudios donde las fuentes de N han sido isotópicamente bien caracterizadas. Las fuentes de N derivadas de aguas residuales típicamente presentan valores altos de $\delta^{15}\text{N}$ (5‰ a 9‰ para aguas residuales sin tratar y de 10‰ a 22‰ para aguas tratadas) como resultado del fraccionamiento durante las transformaciones de N (Aravena *et al.*, 1993).

Para identificar los aportes de aguas residuales hacia ambientes arrecifales, se han utilizado diferentes organismos, aunque la elección depende del objetivo de estudio y la disponibilidad (e incluso otros factores como el costo del estudio). Las macroalgas son un indicador ideal para el monitoreo del arrecife debido a que integran la disponibilidad de nutrientes en la columna de agua en escalas de tiempo que van de días a semanas, pueden actuar como indicadores de la cantidad de nutrientes (%C, %N y %P en tejido), y también de su origen (usando el $\delta^{15}\text{N}$ como trazador). Debido a su amplia distribución en ambientes coralinos, estas pueden ser colectadas sobre amplias redes espaciales para identificar aportes de N derivados de tierra. Sin embargo, también presentan algunos inconvenientes debido al tiempo relativamente corto de integración de la señal, ya que las altas tasas de renovación de tejido probablemente representan pocos meses (Risk *et al.*, 2009).

Estudios previos sobre la composición isotópica de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en el tejido de macroalgas, han demostrado su capacidad como trazador efectivo de la influencia de N antropogénico en sistemas acuáticos, debido a la relación lineal entre valores de $\delta^{15}\text{N}$ de macrofitas y la contribución de agua residual a la carga de nutrientes (Cole *et al.*, 2005). Por ejemplo, Costanzo *et al.* (2001) usando pastos marinos y macroalgas para trazar el N de agua residual de ríos en Moreton Bay, Australia, encontraron valores altos de $\delta^{15}\text{N}$ (9‰) en el tejido de las macrofitas cercanas a descargas y valores de 3‰ donde el impacto de agua residual era mínimo. Lapointe *et al.* (2005) usando clorofitas invasoras (*Codium isthmocladum* y *Caulerpa* spp.) en un gradiente de profundidad al sureste de la costa de Florida, encuentran elevados valores de $\delta^{15}\text{N}$ en tejido (8‰ a 9‰) de algas en arrecifes someros próximos a emisores de aguas residuales, y bajos valores (4.5‰) en partes profundas de arrecifes lejanos a la costa.

Una tendencia similar se encontró en feofitas (*Dictyota* y *Padina*) de arrecifes de coral en las Islas Ryuku, Japón, donde los valores de $\delta^{15}\text{N}$ decrecieron desde 8‰ en arrecifes cercanos a la costa impactados por fuentes antropogénicas, hasta ~2‰ en los arrecifes más alejados de la costa (Umezawa *et al.*, 2002). Este efecto ha sido documentado también en macroalgas del género *Sargassum*, *Lobophora*, *Cladophora* y *Codium* de la costa de Jamaica donde se encontraron valores altos de $\delta^{15}\text{N}$ en tejido (5 a 6‰) de arrecifes someros inmediatos a áreas urbanizadas y descargas

residuales, comparado con valores de 1 a 2‰ en arrecifes más profundos y menos expuestos a descargas (Lapointe y Thacker, 2002).

Por otro lado, valores bajos en el $\delta^{15}\text{N}$ de macrofitas proporcionan evidencia de que mucho del nitrógeno en sistemas arrecifales es derivado de la fijación de N (Capone *et al.*, 1977; France *et al.*, 1998; Umezawa *et al.*, 2002). Esto es debido a que el N_2 (gaseoso) disuelto en agua tiene una composición isotópica muy similar a la del nitrógeno atmosférico; además del bajo fraccionamiento asociado con la fijación de N, implica que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en ecosistemas arrecifales suministrados por este proceso de fijación deben ser aproximadamente de 0‰ (Carpenter y Capone, 2008).

1.4. Problemática ecológica

El incremento en la cobertura algal en los arrecifes del Caribe, incluso llegando a la dominancia, es un fenómeno que se ha incrementado y es cada vez más común (Gardner *et al.*, 2003). De acuerdo con el programa de monitoreo CARICOMP (Caribbean Coastal Marine Productivity), de los 21 sitios estudiados en el Gran Caribe, Puerto Morelos fue la zona arrecifal con mayor porcentaje en cobertura de algas (con $94.3 \pm 2.8\%$ incluyendo algas calcáreas, incrustantes, carnosas y tapete algal) y con menor cobertura de coral duro ($1.6 \pm 0.1\%$) durante la colecta de 1995 (CARICOMP, 1997). Para la misma zona arrecifal, excluyendo algas calcáreas e incrustantes, y promediando los

muestreos anuales de 1993 a 1999 (CARICOMP, 2000), Puerto Morelos mostró una menor cobertura de coral y sin variación apreciable (de 1.7% para 1993 a 1.1% para 1999) durante los seis años de monitoreo. En cuanto a la cobertura algal, si bien no fue la más alta para 1993 (44.8%) en comparación con el resto de los sitios, para 1999 alcanzó la mayor cobertura (92.8%), considerablemente más alta con respecto al resto de los arrecifes estudiados en este programa (CARICOMP, 2000).

Aunque Puerto Morelos es probablemente el parque marino más afectado por el sobrecrecimiento algal, en el norte de Quintana Roo, otras áreas protegidas de la región han mostrado cambios importantes en años recientes. Por ejemplo, Chávez Ortiz (2006) en un estudio de cobertura bentónica realizado durante 1989 y 1990 en los arrecifes Colombia y Chankanaab del parque nacional arrecifes de Cozumel (PNAC), mostró que Colombia presenta una mayor cobertura de esponjas (53.6%), seguido por los hexacorales (22.9%) y macroalgas (15%). En contraste, en Chankanaab las macroalgas representaron el grupo dominante (39.2%), seguido por hexacorales (30.7%) y esponjas (23.8%).

Para este mismo parque (PNAC), Álvarez-Filip y Nava-Martínez (2006) caracterizaron la cobertura del bentos antes y después de los huracanes Emily (julio) y Wilma (octubre) del 2005 en 6 arrecifes (Paraíso, Chankanaab, Yucab, Paso del Cedral, Dalila y Colombia). Estos autores documentaron a la cobertura de algas (incluyendo macroalgas, algas verde-azules, algas coralinas

y tapete algal) como el mayor componente del bentos con el 31%, el cual cambió muy poco tras el paso de los huracanes. En segundo lugar de importancia, la cobertura coralina se documentó con una significativa disminución tras el paso de los huracanes, de 24% al 10%. Si bien los arrecifes coralinos han sido y son afectados por estos fenómenos naturales, un arrecife coralino sano tiene la capacidad de recuperarse de estos eventos (Szmant, 2002).

Debido a la problemática ecológica presente en la zona arrecifal del Caribe Mexicano y considerando los diferentes procesos que podrían aportar nitrógeno a los sistemas coralinos (fijación de N y DAS), es de suma importancia identificar las principales fuentes de nutrientes que potencialmente contribuyen a la degradación de estos ecosistemas marinos. Para la identificación del principal proceso de aporte de nutrientes es útil la utilización de un bioindicador, tal como las macroalgas. Estas toman directamente los nutrientes de la columna de agua, mientras que los pastos marinos lo hacen principalmente del agua intersticial y los corales son mixótrofos. Esto hace que las macroalgas bénticas sean apropiados indicadores de la disponibilidad de nitrógeno en el medio, incluso a mediano plazo, ya que los aportes terrestres incorporados en el tejido algal son un promedio del periodo de asimilación durante el crecimiento activo del alga (por varias semanas o meses) (Umezawa *et al.*, 2002).

Además de su gran valor ecológico, los arrecifes son importantes en la economía de la región debido al turismo, el cual generó en 2005 una entrada por divisas de 1,165 millones de dólares (Secretaría de Turismo de Quintana Roo, 2005), atraído en gran medida por actividades asociadas a los arrecifes de coral. En la Riviera Maya, el turismo y la densidad hotelera se ha cuadruplicado de 1998 a 2004 (de 595,000 a 2.4 millones de turistas; Secretaría de Turismo, Quintana Roo, México), y las expectativas son a seguir creciendo hacia el futuro.

2. Hipótesis

Debido a las características cársticas de la zona de estudio, los escurrimientos superficiales hacia la costa son mínimos, por lo que es posible que las descargas de aguas subterráneas (DAS) funcionen como una fuente importante de nitrógeno inorgánico disuelto (NID) a los arrecifes marginales del Caribe Mexicano. Nosotros esperamos que las concentraciones de NID en las zonas influenciadas por DAS sean altas, y que de igual manera el $\delta^{15}\text{N}$ en tejido de macroalgas que crecen aledañas a ojos de agua sea elevado; mientras que en zonas alejadas de ojos de agua estos valores disminuyen debido a posibles procesos de fijación de N_2 .

3. Objetivos

3.1. Objetivo General

Debido al sobrecrecimiento algal en zonas de arrecifes de coral, el objetivo principal de este estudio es identificar las potenciales fuentes de nitrógeno que proveen los requerimientos nutricionales de las comunidades algales en Puerto Morelos, Cancún, Punta Nizuc, Cozumel e Isla Mujeres.

3.2. Objetivos particulares

1. Cuantificar las concentraciones de nutrientes inorgánicos: nitrógeno inorgánico disuelto (NID: nitratos, nitritos y amonio), fósforo y silicatos disueltos en la columna de agua para conocer su proporción en esta región.
2. Determinar la condición de la zona para establecer si existe un problema de eutrofización o limitación de nutrientes.
3. Analizar la composición isotópica de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en los tejidos de macroalgas, para identificar si el origen de nitrógeno se debe a fuentes alóctonas (descarga de aguas subterráneas) o autóctonas (posible reciclamiento de material orgánico y/o fijación de N).

4. Área de estudio

4.1. Características generales

Las costas de Quintana Roo se caracterizan por presentar un escaso relieve y por la ausencia total de ríos, debido al carácter cárstico del terreno. Por tanto, la hidrología de la península de Yucatán está determinada en gran medida por sus características geológicas y morfológicas. El agua de lluvia desaparece por filtración alimentando el gran acuífero peninsular y eventualmente es descargada a la zona costera a través de ríos subterráneos. El flujo de descarga del acuífero a la costa es en promedio de $\sim 8.6 \times 10^6$ m³/km/año (Hanshaw y Back, 1980). Este flujo de agua dulce, aunque varía estacionalmente con el ciclo estacional de lluvias, descarga hacia la costa en forma difusa y como manantiales submarinos y tiene una influencia importante sobre el régimen hidrológico de la zona costera debido a los aportes de nutrientes (Herrera-Silveira y Comín, 2000). Las aguas costeras presentan un carácter oceánico y oligotrófico, con gran estabilidad vertical y elevada transparencia (Merino y Otero, 1991). Es común observar a lo largo de la costa formaciones arrecifales sobre una plataforma continental amplia.

El clima es de tipo tropical, con la influencia de masas de aire marítimo tropical que invaden la península transportadas por los vientos alisios del Caribe y el Atlántico en primavera y verano. En invierno, los “nortes”, masas de aire continental polar que descienden por América del Norte, cruzan el Golfo de

México y alcanzan la península, influyendo significativamente sobre la meteorología de la zona, presentándose con estos frentes fríos cielos nublados y chubascos. El régimen de lluvias marca el patrón climático, con una temporada de secas de febrero a mayo, lluvias de junio a octubre, “nortes” de noviembre a febrero y la temporada de huracanes que comprende normalmente de agosto a noviembre (Herrera-Silveira *et al.*, 1998). La precipitación pluvial anual varía de 1100 a 1500 milímetros como promedio anual. La temperatura media anual fluctúa entre 26°C como máxima y 10°C como mínima, con extremos de 36°C en los meses más calurosos (julio y agosto). La combinación de la elevada temperatura y la abundante vegetación da como resultado una evapotranspiración del orden del 85% de la precipitación. El 15% restante de la precipitación se filtra y pasa a formar parte de las aguas subterráneas (Ordóñez y García, 2010).

La zona costera se caracteriza por un oleaje de baja energía y muy débil para generar corrientes de playa que muevan considerables volúmenes de sedimentos; aunque durante la temporada de huracanes y de nortes puede ocurrir un acarreo importante de sedimento de este a oeste (Capurro, 2002). Oceanográficamente, el proceso que domina todo el ambiente costero peninsular es la corriente de Yucatán, que fluye a lo largo del litoral caribeño con dirección hacia el norte y penetra al Golfo de México a través del estrecho de Yucatán.

4.2. Sistema cárstico de Quintana Roo

El contacto del agua de lluvia con el CO₂ atmosférico, y sobre todo con el CO₂ del suelo, forma ácido carbónico (H₂CO₃) que ataca la caliza del suelo disolviéndola. Las cantidades más importantes de CO₂ se encuentran en los suelos debido a la respiración de las raíces de las plantas y a la desintegración bacteriana de la materia orgánica. En la Península de Yucatán, la alta permeabilidad del suelo, favorece una rápida infiltración del agua y disolución de los conductos hasta que se alcanza el nivel freático (Bedows, 2007).

En la actualidad, la mayoría de las cavidades del sistema cárstico de la costa de Quintana Roo contienen agua dulce en la parte superior y agua salada en la parte inferior, separada por una haloclina (Bedows, 2007). La profundidad a la que se encuentra esta interface se incrementa hacia el interior de la península (Fig. 1). Puntualmente, los periodos de intensas precipitaciones pueden desplazar ligeramente la haloclina hacia zonas más profundas. En la zona próxima a la costa, la profundidad de la interface agua dulce-salada está influenciada por las mareas, lo que provoca flujos complejos y variaciones puntuales en cortos periodos de tiempo. En esta zona de transición, puede incluso ocurrir entrada y salida de agua dulce y salada simultáneamente, que mantienen corrientes de diferente dirección e intensidad; mientras que las aguas dulces y salinas someras fluyen hacia la costa, existe una contracorriente de agua salina más profunda que entra hacia el interior de la

península que compensa el agua salobre que fluye hacia el mar (Fig. 1) (Beddows, 2007).

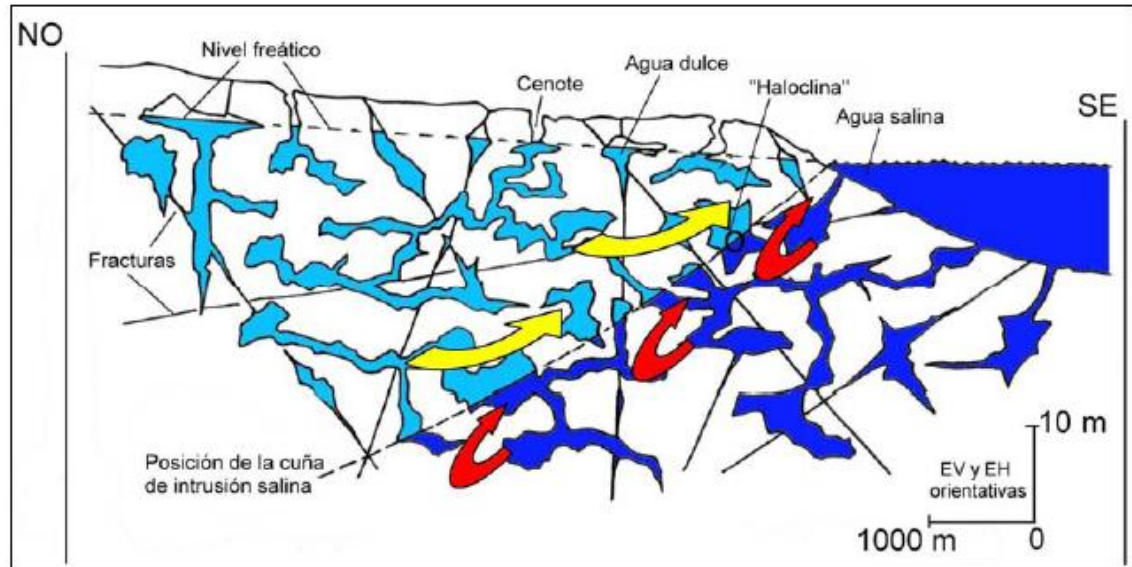


Fig. 1. Perfil esquemático de la dinámica acuática en el sistema cárstico costero de Quintana Roo. Las flechas amarillas representan el flujo de agua dulce y las rojas el flujo de agua salada. Escala horizontal exagerada 100 veces con respecto a la vertical (tomado de Ordóñez y García, 2010).

El flujo de agua hacia la costa en forma difusa o como manantiales es de naturaleza salobre. La adición de sal en el agua dulce subterránea ocurre en toda la superficie de la haloclina por diversos procesos, como difusión molecular (transferencia lenta de iones), mezcla mecánica (cuando el flujo de agua pasa junto o entre obstrucciones tales como estalagmitas y estalactitas) y acciones de bombeo en el acuífero (por carga oceánica como las mareas) (Beddows, 2007).

4.3. Áreas Naturales Protegidas

Parque Nacional Isla Mujeres, Punta Cancún y Punta Nizuc (PNIMCN)

Se ubica en la península de Yucatán, al noreste del estado de Quintana Roo dentro de las costas del mar Caribe. Dicho parque está constituido de 3 polígonos de acuerdo a las 3 zonas que comprende Isla Mujeres, Punta Cancún y Punta Nizuc. En Isla Mujeres (Fig. 2), el parche arrecifal de Machones es de los más frecuentados por el turismo para realizar buceo recreativo. El problema de una adecuada eliminación de las aguas residuales en la Isla, data desde principios de los 80's. En aquellos años no existía un sistema de drenaje sanitario, por lo que la SEDUE (Secretaría de Desarrollo Urbano y Ecología) reglamentó, a causa de la naturaleza cárstica del suelo, la construcción de fosas sépticas familiares, acompañadas de pozos de absorción, que atenúan el impacto por materia orgánica al manto freático (Moya-Palencia y Pruneda-Padilla, 1982). Por otro lado, Punta Cancún se ubica en el corazón de la zona hotelera de la zona y considera como el área de mayor desarrollo hotelero y turístico de toda la Riviera Maya. En este polígono los parches arrecifales más visitados por el turismo son Cuevones, Chitales y El Bajito.

Parque Nacional Arrecifes de Puerto Morelos (PNAPM)

La laguna arrecifal frente al poblado de Puerto Morelos (Fig. 2), está delimitada por una barrera arrecifal marginal situada de 600 a 1800 m frente a

la costa, creando una laguna de 3 a 4 m de profundidad en promedio. Dentro de la laguna, la línea de costa esta bordeada por una amplia barrera de arena (de 50-200 m) que separa el mar de los humedales de manglar. Las corrientes en la laguna aseguran una buena mezcla dentro del cuerpo costero el cual se encuentra expuesto a tormentas, viento, oleaje y mareas, mientras que aportes terrestres son bajos y rápidamente dispersados por las corrientes (CARICOMP, 1997). Dentro de la laguna de Puerto Morelos hay numerosos manantiales submarinos que aportan agua dulce al ecosistema costero, especialmente después de lluvias intensas. La lluvia anual en Puerto Morelos varía entre 815 y 1269 mm correspondiente al promedio de los años 1993-2002 (Carruthers *et al.*, 2005).

Parque Nacional Arrecifes de Cozumel (PNAC)

Situada a 40 km al noreste del PNAPM, la isla de Cozumel se encuentra mayormente rodeada de arrecifes de coral aunque el polígono del parque se ubique principalmente en la parte suroeste de la isla (Fig. 2). Los principales sitios arrecifales son: Paraíso, Chankanaab, Yucab, Paso del Cedral, Dalila y Colombia, mismo que se sitúa dentro de la zona sujeta a conservación ecológica (CONANP, 2007). Cozumel es una de las zonas más visitadas de la zona del Caribe mexicano por sus formaciones arrecifales accesibles, recibiendo aproximadamente 1,500 buzos por día en temporada alta (UNEP, 2003).

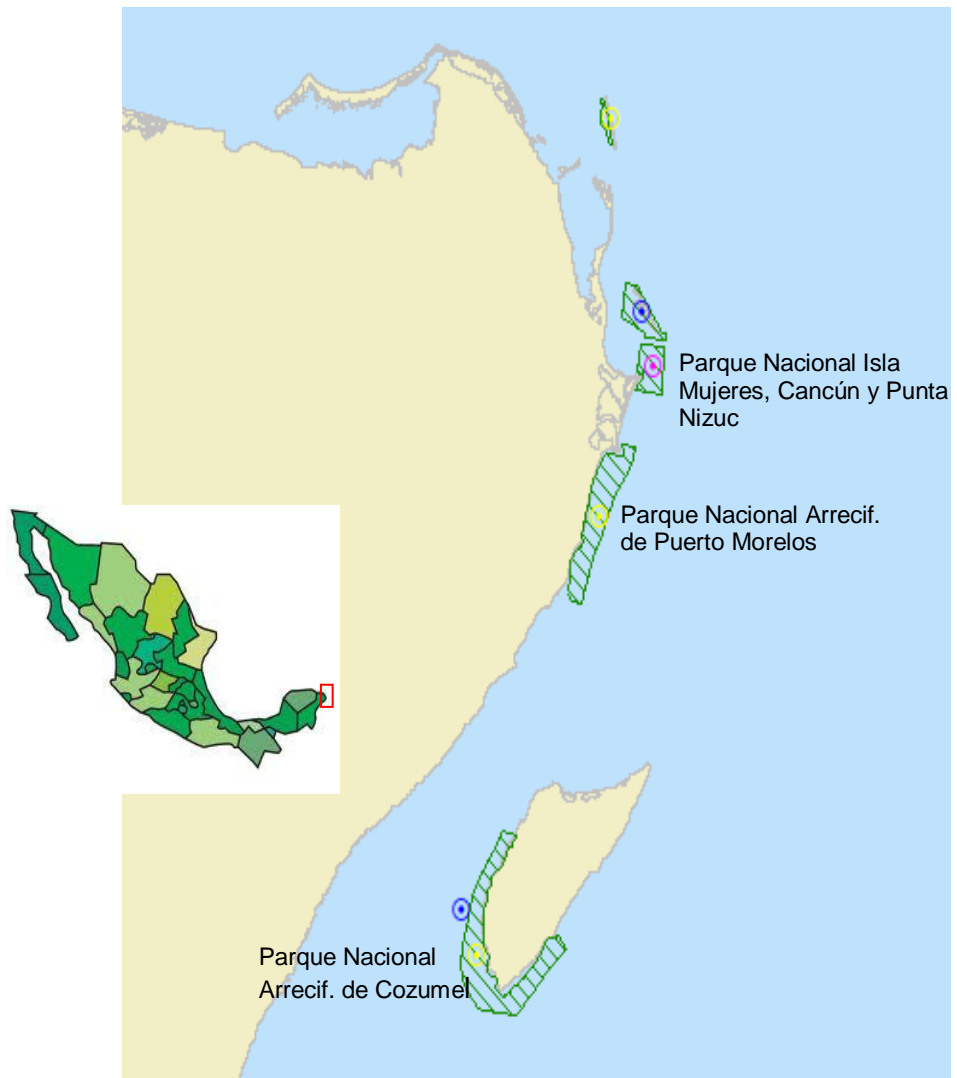


Fig. 2. Perfil esquemático de la dinámica acuática en el sistema cárstico costero de Quintana Roo. Las flechas amarillas representan el flujo de agua dulce y las rojas el flujo de agua salada.

5. Materiales y métodos

5.1. Procedimiento de Muestreo

Para examinar la química marina de la costa noreste de la Riviera Maya, se analizaron tres Parques Nacionales: Costa Occidental de Isla Mujeres, Punta Cancún y Punta Nizuc (PNIMCN); Arrecifes de Puerto Morelos (PNAPM) y Arrecifes de Cozumel (PNAC), con distintas estaciones en cada uno (n= 32, 28 y 53 respectivamente) (Fig. 3). Para cada parque se colectaron muestras de agua de mar y algas bentónicas, principalmente de la zona de la cresta arrecifal de las diferentes localidades. Todos los sitios fueron muestreados durante dos periodos, noviembre-diciembre del 2006 (otoño) y mayo-julio del 2007 (primavera-verano), para estudiar la variabilidad estacional, sus efectos en la concentración de nutrientes y en la composición isotópica de nitrógeno en el tejido de algas ($\delta^{15}\text{N}$).

Las muestras de agua fueron colectadas superficialmente debido a la poca profundidad de las localidades y a la homogeneidad de la columna de agua. Las muestras para análisis de nutrientes (NO_3 , NO_2 , NH_4 , PO_4 y silicatos), se filtraron *in situ* (filtros de fibra de vidrio Wathman GF/F de 25 mm diámetro y 0.7 μm de tamaño de poro), se almacenaron en botellas de polietileno y fueron colocadas en hielo en un sitio obscuro durante su transporte hasta ser congeladas posteriormente. Para la mayoría de las localidades, se tomaron muestras de algas bentónicas por medio de buceo autónomo para el análisis de la composición isotópica de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en

tejido, las cuales fueron colocadas en bolsas de plástico para congelarlas después. De cada sitio se recolectaron alrededor de 5 ejemplares de la misma especie (en ningún caso menos de 3) que fueron almacenados en conjunto.

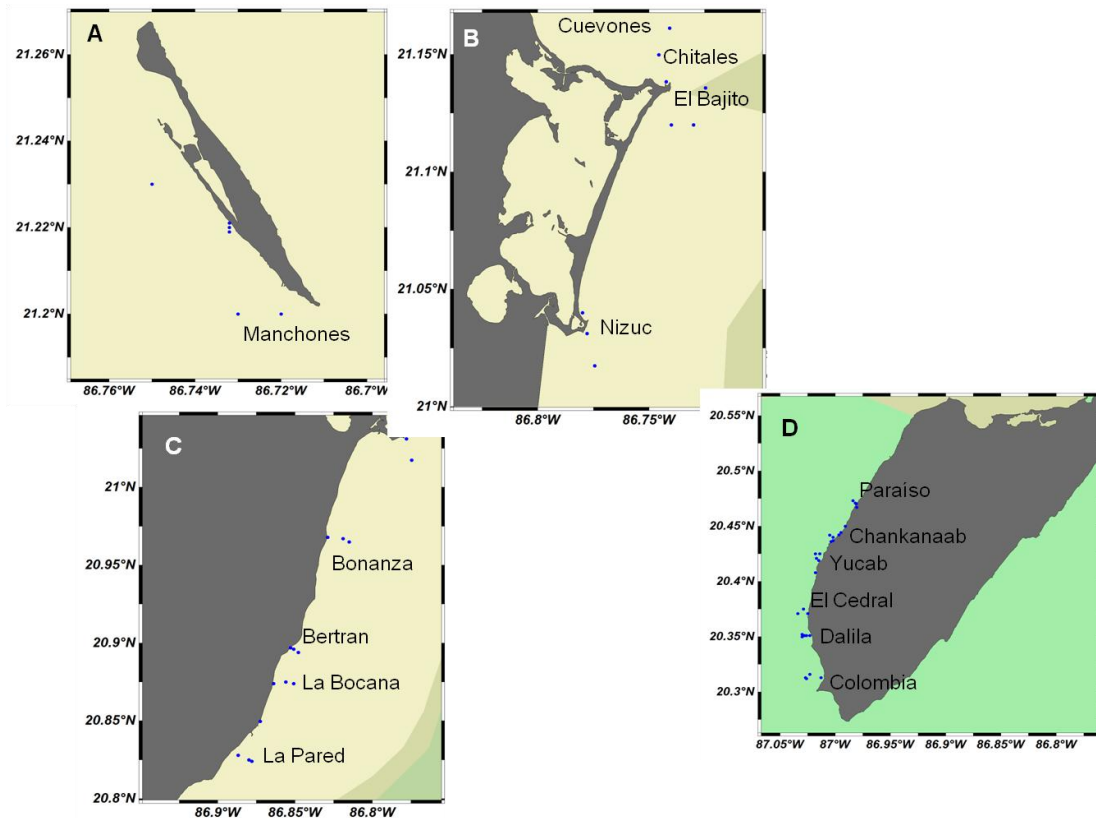


Fig. 3. Estaciones muestreadas en Isla Mujeres (A), Punta Cancún y Punta Nizuc (B) pertenecientes al PNIMCN, en el PNAPM (C) y en el PNAC (D) durante noviembre-diciembre del 2006 y mayo-julio del 2007.

5.2. Procesamiento y análisis de muestras

Las mediciones de temperatura y salinidad fueron tomadas *in situ* con una sonda multiparamétrica YSI (modelo 85). Las concentraciones de nitritos+nitratos, amonio, fosfatos y silicatos fueron determinadas con un

Autoanalizador de flujo segmentado (Skalar San Plus Analyser), con límites de detección de 0.05, 0.10, 0.03 y 0.20 μM respectivamente. Con el objetivo de evaluar la abundancia del amonio contra el nitrato y su contribución al total del NID se utilizó la razón NH_4/NID , de igual modo, la razón NID/P se empleó para determinar las zonas de posible limitación de N, de acuerdo con Lapointe *et al.* (2010). Debido a las bajas concentraciones de NO_2 en las áreas estudiadas, se sumó la concentración de NO_3 y NO_2 (Lapointe *et al.* 2010), ya que este último representa sólo el 11% de la concentración promedio del NID y 25% de la suma con los nitratos.

Las muestras de algas obtenidas por buceo autónomo fueron enjuagadas en laboratorio con agua destilada y raspadas cuidadosamente bajo microscopio estereoscópico para eliminar la flora y fauna epífita. Posteriormente, las especies calcáreas se acidificaron con ácido clorhídrico (HCL) al 10% para eliminar carbonatos y después fueron enjuagadas con agua destilada. Para analizar isotópicamente el tejido de las macroalgas, todas las muestras fueron secadas en horno a 60 °C y pulverizadas después con mortero de ágata. El $\delta^{15}\text{N}$ del tejido fue determinado con un espectrómetro de masas de razones isotópicas (EMRI) de flujo continuo, modelo Optima (Micromass/Fision) conectado a un analizador elemental CNS Carlo Erba (modelo 1500). La precisión de este método para isótopos de N es de 0.2 ‰. Las razones de los isótopos estables se presentan como $\delta^{15}\text{N}$ (en ‰) relativo al N_2 atmosférico y calculado de la siguiente manera:

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

donde:

R_{muestra} : es la razón de los isótopos $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ de la muestra

$R_{\text{estándar}}$: es la razón de los isótopos $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ del estándar (N_2 atmosférico)

Para el análisis espacial de la concentración promedio de nutrientes, varias localidades fueron agrupadas. En el caso del PIMCN, las estaciones fueron divididas en 3 principales zonas (Isla Mujeres, Punta Cancún y Punta Nizuc) debido a la lejanía entre ellas. El PNAPM se dividió en 4 regiones de acuerdo a las unidades arrecifales muestreadas y bien identificadas: Bonanza, Bertran, Bocana y La Pared. Por último, el PNAC resultó con 3 regiones en conformidad con el tipo de costa inmediata a la cual están sujetas las unidades arrecifales, como lo marca el Plan Director de Desarrollo Urbano de Cozumel (CONANP, 2007): área Paraíso-Chankanaab, influenciada por una zona de uso urbano; Yucab-Cedral-Dalila, zona turística de baja densidad y Cozumel Sur, área de protección de flora y fauna silvestre y acuática. Por otro lado, con respecto al análisis espacial del $\delta^{15}\text{N}$ en el tejido de macroalgas, se estudiaron las áreas por separado ya que fueron pocas las especies recolectadas en cada una de las unidades arrecifales.

5.3. Análisis estadístico

Los datos de nutrientes fueron transformados con logaritmo natural para cumplir el requisito de la prueba ANOVA factorial (Zar, 2010). Esta prueba fue

usada para evaluar las diferencias entre periodos de muestreo, entre áreas y entre la interacción de periodos y áreas. Si la prueba ANOVA factorial presentó diferencias significativas, entonces la comparación múltiple (prueba post-hoc) de Fisher se utilizó para identificar la(s) fuente(s) de la(s) diferencia(s). Las diferencias se consideraron significativas a $p < 0.05$.

5.4. Modelo de mezcla isotópico

En años recientes, los isótopos estables de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) se han utilizado frecuentemente para determinar las posibles fuentes de alimento en un consumidor, en estudios sobre la estructura de cadenas tróficas. Particularmente, los modelos lineales de balance de masas se han usado en ésta área para cuantificar la fracción con la que contribuye cada fuente de alimento en la dieta de un consumidor, midiendo el $\delta^{15}\text{N}$ en los tejidos (Phillips y Koch, 2002). Es importante resaltar que este modelo funciona mejor cuando la composición isotópica de las fuentes difiere sustancialmente. De acuerdo al balance de masas propuesto por Fry (2006) y considerando dos potenciales fuentes de nitrógeno, es posible aproximar la fracción con la que contribuye el NO_3 y el NH_4 a la composición isotópica de las macroalgas, usando la relación:

$$\delta^{15}\text{N}_{\text{alga}} = (\delta^{15}\text{N}_{\text{fuente1}} * f1) + (\delta^{15}\text{N}_{\text{fuente2}} * f2) \dots \dots \dots (2)$$

$$f1 + f2 = 1 \dots \dots \dots (3)$$

Al despejar y resolver:

$$f1 = (\delta^{15}\text{N}_{\text{alga}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{fuente2}}) / (\delta^{15}\text{N}_{\text{fuente1}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{fuente2}}) \dots \dots (4)$$

donde:

$\delta^{15}\text{N}_{\text{alga}}$ es la composición isotópica de nitrógeno de la macroalga

$\delta^{15}\text{N}_{\text{fuente1}}$ es la composición isotópica de la fuente 1, en este caso NO_3

$\delta^{15}\text{N}_{\text{fuente2}}$ es la composición isotópica de la fuente 2, en este caso NH_4

f1 y f2 son la fracción de aporte de cada una de las fuentes al $\delta^{15}\text{N}_{\text{alga}}$

Ya que la ecuación general de balance de masas no considera el posible fraccionamiento de las macroalgas para cada una de las 2 potenciales fuentes de nitrógeno, es necesario tomarlo en cuenta para tener una aproximación más real (Phillips y Koch, 2002):

$$f1 = (\delta^{15}\text{N}_{\text{alga}} - \delta^{15}\text{N}'_{\text{fuente2}}) / (\delta^{15}\text{N}'_{\text{fuente1}} - \delta^{15}\text{N}'_{\text{fuente2}}) \dots \dots (5)$$

donde:

$$\delta^{15}\text{N}'_{\text{fuente1}} = \delta^{15}\text{NO}_3 + \Delta^{15}\text{N}_{\text{producto} - \text{reactante}}$$

$$\delta^{15}\text{N}'_{\text{fuente2}} = \delta^{15}\text{NH}_4 + \Delta^{15}\text{N}_{\text{producto} - \text{reactante}}$$

y:

$$\Delta^{15}\text{N} \text{ (Factor de fraccionamiento)} = \delta^{15}\text{N}_{\text{producto}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{reactante}} \text{ considerándose producto a la macroalga y reactante al nutriente}$$

Debido a que en nuestra zona de estudio no existen valores de la composición isotópica de NH_4 ($\delta^{15}\text{NH}_4$) en agua, y existen pocos reportados respectivos al $\delta^{15}\text{NO}_3$ para zonas arrecifales; para el modelo se utilizaron los valores publicados más cercanos al área de estudio (para el caso de NO_3 ,

Mutchler *et al.*, 2007) y los más adecuados según el proceso que los produce (respecto al NH_4 , Sharp, 2007).

Para el caso del $\delta^{15}\text{NO}_3$ se usaron los valores medidos en la región de Akumal, de 4 ± 1.18 ‰ para la zona más oceánica y menos impactada de su estudio (Mutchler *et al.*, 2007). Mientras que la estación Chankanaab en Cozumel, donde en base a mediciones de $\delta^{15}\text{NO}_3$ en salidas de cenote, se usó el valor de 7 ± 0.42 ‰ (Mutchler *et al.*, 2007). Con respecto al factor de fraccionamiento para NO_3 , no existen valores publicados correspondientes a macroalgas; sin embargo, Zhi-Ming *et al.* (2004) publicaron un factor de fraccionamiento de -0.7 ‰ para el NO_3 , en *Thalassiosira pseudonana* bajo un ambiente limitado de nitrógeno (N/P, 4:1) y es el que utilizamos en nuestro modelo para todos los casos.

Debido a la ausencia de fuentes de nitrógeno provenientes de fertilizantes (los que generan valores isotópicos cercanos a 0 ‰), en este estudio se consideró que las bajas firmas isotópicas se deben al consumo de NH_4 asociado al proceso de fijación de N_2 cuyo valor de $\delta^{15}\text{N}$ es cercano a 0 ‰ (~ 0.5 ‰, Sharp, 2007), con factor de fraccionamiento igualmente muy bajo o nulo (Fogel y Cifuentes, 1991). Por tanto se usó el valor de $\delta^{15}\text{NH}_4$ reportado por Sharp (2007) y un factor de fraccionamiento medio de -0.35 ‰.

6. Resultados

6.1. Nutrientes inorgánicos disueltos.

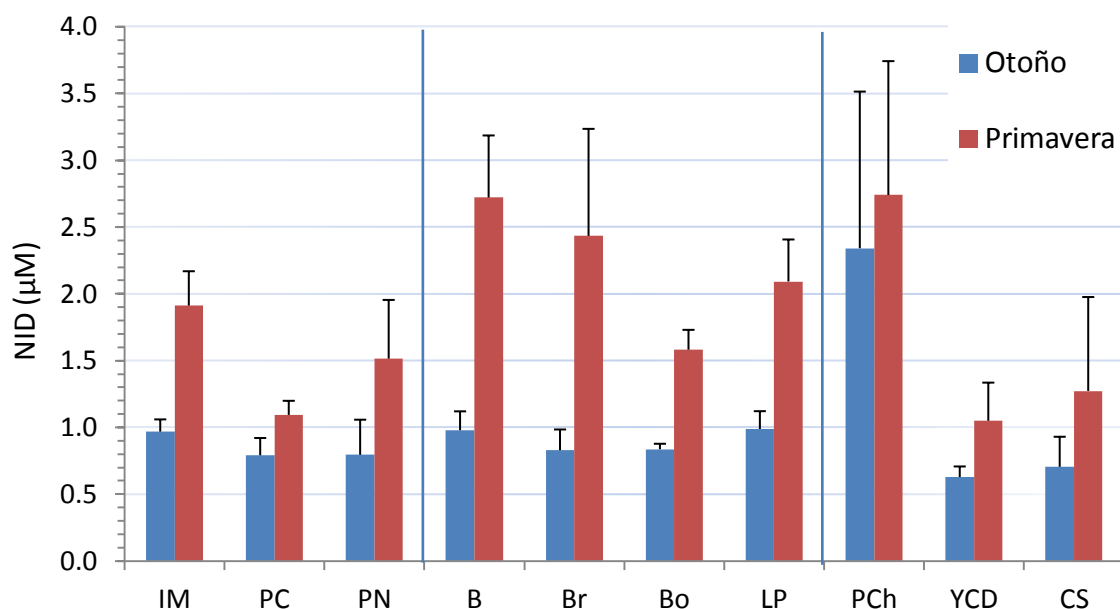
6.1.1. Nitrógeno

A nivel de todas las Áreas Naturales Protegidas estudiadas, la variación del Nitrógeno Inorgánico Disuelto (NID) se encontró en el intervalo de 0.5 - 3 μM ($n=113$), mostrando diferencias estadísticamente significativas entre épocas de muestreo ($p<0.05$, Tabla I, Anexos) y entre localidades ($p<0.05$, Tabla I, Anexos). Durante la temporada de otoño (colecta de noviembre-diciembre de 2006), el promedio de NID fue significativamente más bajo ($[\text{NID}] = 0.99 \pm 0.24 \mu\text{M}$) comparado con la temporada de primavera (colecta de mayo-julio de 2007, $[\text{NID}] = 1.84 \pm 0.23 \mu\text{M}$) (Fig. 4). Las diferencias entre localidades se presentaron en las áreas de IM, en todas las localidades del PNAPM (Bonanza, Bertran, Bocana y La Pared) y en la región Paraíso-Chankanaab, zonas que mostraron concentraciones promedio de NID más altas con respecto a Yucab-Cedral-Dalila y Cozumel Sur (Fig. 4).

De las especies del NID, el amonio fue el componente predominante en prácticamente todos los sitios ($\text{NH}_4/\text{NID} >0.5$), excepto en las localidades del PNAC durante el periodo de primavera, donde la razón promedio de NH_4/NID fue menor a 0.4 (Fig. 7). Consecuentemente, el incremento estacional del NID fue principalmente debido al aumento en casi dos veces la concentración de NH_4 durante primavera, aumento que fue más evidente en las localidades del

PNAPM (Fig. 5). Aunque la concentración promedio de NO_3 mostró también un incremento estacional del doble durante primavera (Fig. 6) ($p < 0.05$, Tabla I, Anexos), el nitrato no fue el componente mayoritario del NID, ya que la proporción promedio de este compuesto para todas las áreas fue siempre menor al 30% respecto al NID.

Por lo tanto, el incremento significativo del NID durante la temporada de primavera fue resultado del incremento en la concentración del amonio (NH_4); aumento que fue más evidente en las localidades del PNAPM (Fig. 5). Además del amonio, la concentración promedio de nitrato (NO_3) también mostró un incremento estacional significativo ($p < 0.05$, Tabla I, Anexos), duplicándose en la temporada de primavera respecto a la temporada de otoño (Fig. 6); sin embargo, la proporción promedio de NO_3 , para todas las áreas, respecto al NID fue siempre menor al 30%.

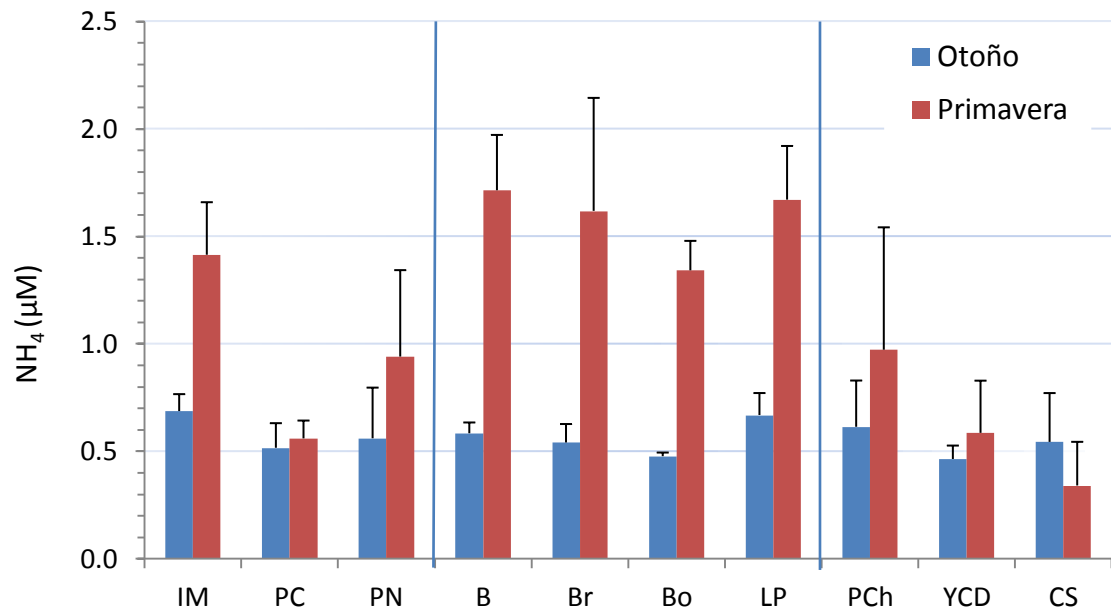


*IM: Isla Mujeres, PC: Punta Cancún, PN: Punta Nizuc, B: Bonanza, Br: Bertran, Bo: Bocana, LP: La Pared, PCh: Paraíso – Chankanaab, YCD: Yucab, Cedral, Dalila, CS: Cozumel Sur.

Fig. 4. Nitrógeno Inorgánico Disuelto (NID) (Media \pm ES) para los dos periodos de muestreo correspondiente al PNIMCN, PNAPM y PNAC. Las líneas verticales azules entre barras dividen los 3 parques.

La concentración promedio de NID en la región de estudio, mostró poca variabilidad espacial, particularmente durante el periodo de otoño. Una notable excepción durante este periodo, fue el área de Paraíso-Chankanaab ([NID] = $2.43 \pm 0.47 \mu\text{M}$), donde el NID presentó un aumento considerable, comparado con el resto del área de estudio. En contraste, durante la temporada de primavera el promedio del NID fue mucho más variable entre los diferentes sitios de colecta, con una tendencia hacia valores más altos en las regiones norteñas del PNAPM (Bonanza y Bertran). Al igual que la temporada de otoño, durante el periodo de primavera también fue evidente un incremento en el promedio de NID en el área de Paraíso-Chankanaab en el PNAC (Fig. 4).

De manera similar al NID, el NH_4 también mostró diferencias significativas entre épocas de muestreo ($p < 0.05$, Tabla I, Anexos). La concentración promedio de NH_4 durante la época de primavera ($1.12 \pm 0.09 \mu\text{M}$) fue más variable y casi duplicó el promedio medido en la época de otoño ($0.56 \pm 0.37 \mu\text{M}$), incremento que fue más evidente en la zona de Isla Mujeres (PIMCN) y en las localidades del PNAPM (Bonanza, Bertrán, Bocana y La Pared) (Fig. 5). Estas áreas resultaron ser significativamente mayores con respecto al resto de las zonas muestreadas con excepción de Punta Nizuc ($p < 0.05$, Tabla I, Anexos).

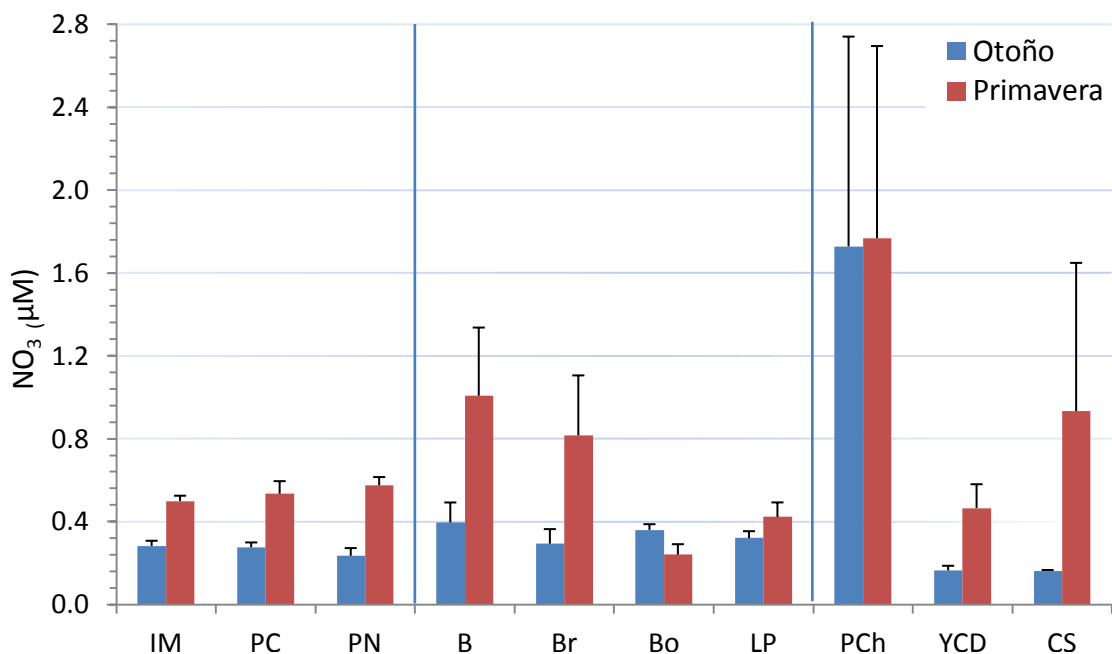


*IM: Isla Mujeres, PC: Punta Cancún, PN: Punta Nizuc, B: Bonanza, Br: Bertran, Bo: Bocana, LP: La Pared, PCh: Paraíso – Chankanaab, YCD: Yucab, Cedral, Dalila, CS: Cozumel Sur

Fig. 5. Concentración de amonio (NH_4) en la columna de agua (Media \pm ES) para las dos temporadas de muestreo correspondiente al PNIMCN, PNAPM y PNAC.

Por otro lado, la concentración promedio de NO_3 durante el muestreo de otoño fue aproximadamente la mitad de la medida durante el periodo de primavera ($0.33 \pm 0.21 \mu\text{M}$ y $0.65 \pm 0.20 \mu\text{M}$, respectivamente). Esta diferencia temporal fue estadísticamente significativa ($p < 0.05$, Tabla I, Anexos). Espacialmente, la prueba post-hoc mostró que el área Paraíso-Chankanaab fue significativamente mayor a todas las áreas del estudio con excepción de Bonanza y Bertran del PNAPM ($p < 0.05$, Tabla I, Anexos) (Fig. 6).

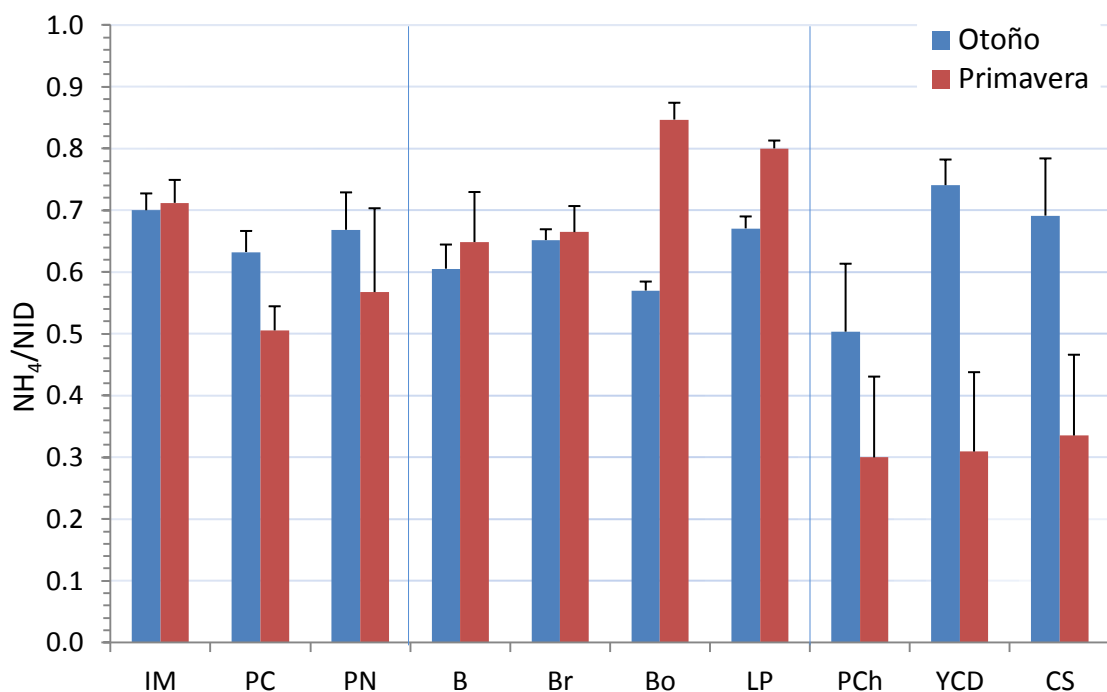
De manera similar a lo mostrado por el NID, la concentración promedio de NO_3 medida en el área de Paraíso-Chankanaab durante ambos periodos de colecta ($1.61 \pm 0.42 \mu\text{M}$ y $1.65 \pm 0.49 \mu\text{M}$ en otoño y primavera, respectivamente) fue significativamente mayor que el resto de las áreas del PNAC (Fig. 6). Es importante resaltar que los valores promedio de NO_3 en la zona de Paraíso-Chankanaab fueron similares entre periodos de colecta; no obstante, una estación agrupada dentro de esta misma área, mostró una diferencia notable en la concentración de este nutriente entre el periodo de otoño ($11 \mu\text{M}$) y el periodo de primavera para el mismo sitio ($7 \mu\text{M}$) (Fig. A, anexos).



*IM: Isla Mujeres, PC: Punta Cancún, PN: Punta Nizuc, B: Bonanza, Br: Bertran, Bo: Bocana, LP: La Pared, PCh: Paraíso – Chankanaab, YCD: Yucab, Cedral, Dalila, CS: Cozumel Sur

Fig. 6. Concentración de nitrato (NO_3) en la columna de agua (Media \pm ES) para las dos temporadas de muestreo correspondiente al PNIMCN, PNAPM y PNAC.

Los resultados muestran que el amonio es la especie del nitrógeno más abundante en los sistemas arrecifales estudiados (Fig.5). Esto fue consistente durante los dos periodos de muestreo, donde la razón NH_4/NID no mostró diferencias estadísticas entre colectas, para todos los arrecifes estudiados. Sin embargo, en el PNAC la razón NH_4/NID mostró una importante reducción durante la temporada de primavera que, aunque notable, no fue significativa ($p > 0.05$, Tabla I, Anexos) (Fig. 7).



*IM: Isla Mujeres, PC: Punta Cancún, PN: Punta Nizuc, B: Bonanza, Br: Bertran, Bo: Bocana, LP: La Pared, PCh: Paraíso – Chankanaab, YCD: Yucab, Cedral, Dalila, CS: Cozumel Sur

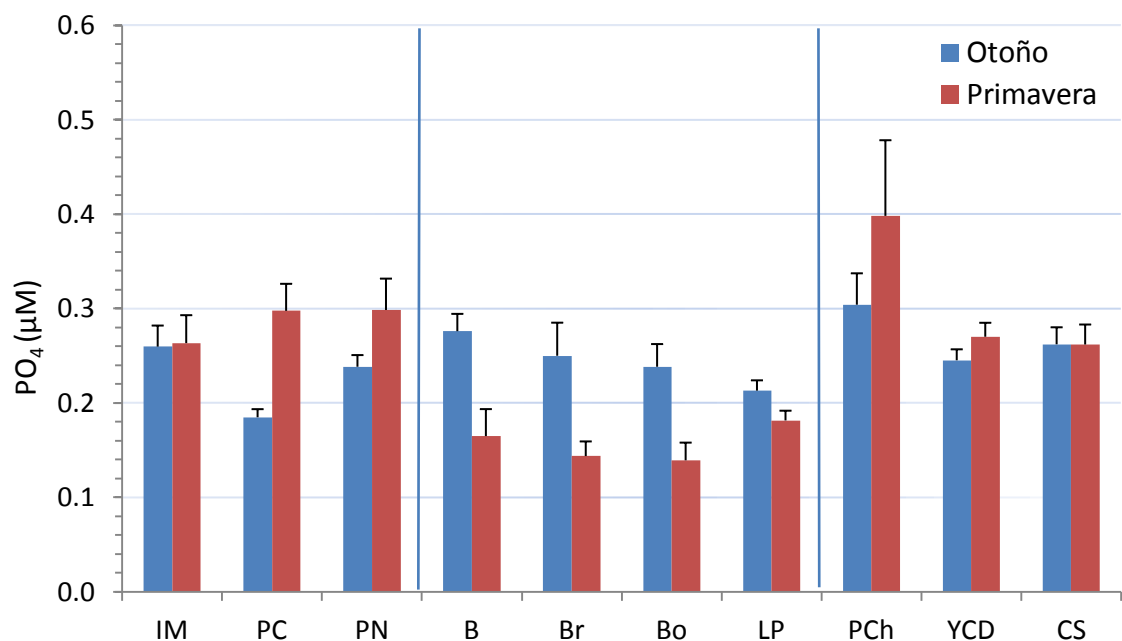
Fig. 7. Razón NH_4/NID (Media \pm ES) para las dos temporadas de muestreo correspondiente al PNIMCN, PNAPM y PNAC

6.1.2. Fosfato.

La concentración promedio de fosfato disuelto (PO_4) se encontró en un intervalo de 0.14 a 0.40 μM , por lo que la variabilidad fue alta entre las zonas de los parques, particularmente durante primavera (Fig. 8). El fosfato, a diferencia del NH_4 y el NO_3 , no mostró diferencias temporales significativas ($p > 0.05$, Tabla I, Anexos) pero sí entre zonas de muestreo. Las áreas pertenecientes al PNAC (Paraíso-Chankanaab, Yucab-Cedral-Dalila y Cozumel Sur) presentaron concentraciones significativamente más altas que las localidades Bertran, Bocana y La Pared ($p < 0.05$, Tabla I, Anexos) (Fig. 8).

Las concentraciones promedio de fosfato disuelto más bajas se encontraron durante la temporada de primavera en las localidades Bonanza, Bertran, Bocana y La Pared del PNAPM ($0.16 \pm 0.03 \mu\text{M}$, $0.14 \pm 0.020 \mu\text{M}$, $0.14 \pm 0.02 \mu\text{M}$ y $0.18 \pm 0.01 \mu\text{M}$, respectivamente). Estas zonas resultaron significativamente diferentes respecto a todas las áreas de estudio de la misma temporada y de las concernientes a la temporada de otoño con excepción de Punta Cancún ($p < 0.05$, Tabla I, Anexos) (Fig. 8).

En contraste, durante el muestreo en el periodo de otoño, la concentración promedio más alta de fosfato se encontró en el área de Paraíso-Chankanaab ($0.40 \pm 0.03 \mu\text{M}$), sin embargo no fue significativamente mayor con respecto a todas las zonas de estudio. Tal observación, de concentración promedio más alta, fue consistente con lo observado en esta zona para el caso de NID (Fig. 4) y NO_3 (Fig. 6) para los dos periodos de muestreo.

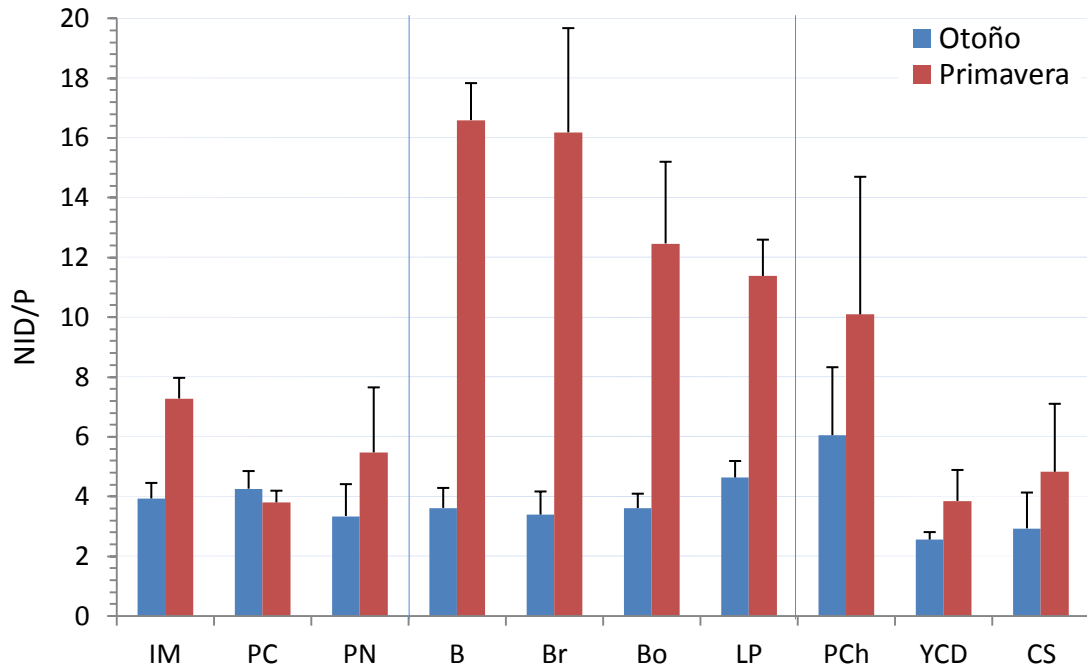


IM: Isla Mujeres, PC: Punta Cancún, PN: Punta Nizuc, B: Bonanza, Br: Bertran, Bo: Bocana, LP: La Pared, PCh: Paraíso – Chankanaab, YCD: Yucab, Cedral, Dalila, CS: Cozumel Sur

Fig. 8. Concentración de fosfatos (PO_4) en la columna de agua (Media \pm ES) para las dos temporadas de muestreo correspondiente al PNIMCN, PNAPM y PNAC.

La razón NID/P reflejó una marcada estacionalidad, con un promedio significativamente más alto ($p < 0.05$, Tabla I, Anexos) durante la temporada de primavera ($9.19 \pm 0.74 \mu M$), en casi 3 veces respecto a la época de otoño ($3.83 \pm 0.78 \mu M$) (Fig. 9). Tales diferencias temporales fueron claramente influenciadas por la alta variabilidad observada durante el periodo de primavera. Esto particularmente se observó en los altos valores de la razón calculada para las localidades del PNAPM (Bonanza, Bertran, Bocana y La Pared) (Fig. 9), las cuales fueron significativamente mayores respecto a las áreas Yucab-Cedral-Dalila y Cozumel Sur ($p < 0.05$) del PNAC. Las altas razones NID/P (~ 14) en el PNAPM fueron consistentes con las altas

concentraciones de NH_4 (Fig. 5) y bajos valores de PO_4 (Fig. 8) en las mismas localidades durante el muestreo de primavera.



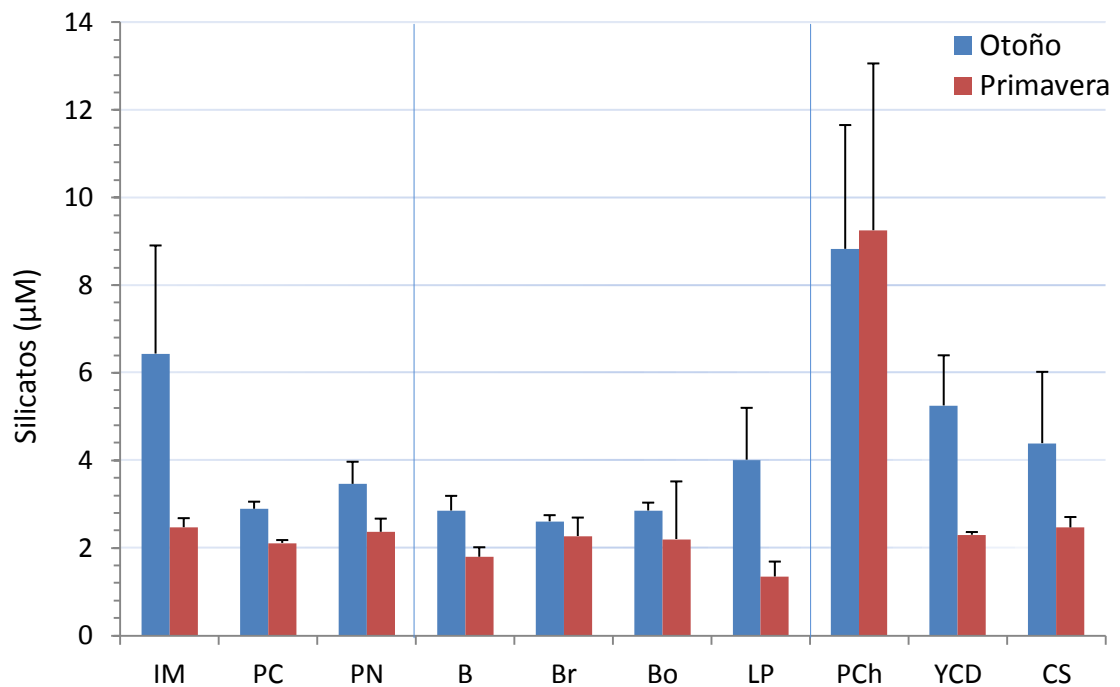
IM: Isla Mujeres, PC: Punta Cancún, PN: Punta Nizuc, B: Bonanza, Br: Bertran, Bo: Bocana, LP: La Pared, PCh: Paraíso – Chankanaab, YCD: Yucab, Cedral, Dalila, CS: Cozumel Sur

Fig. 9. Razón NID/P (Media ± ES) para las dos temporadas de muestreo correspondiente al PNIMCN, PNAPM y PNAC Nacionales

6.1.3. Silicatos

La concentración promedio de silicatos también presentó diferencias temporales significativas ($p < 0.05$, Tabla I, Anexos), sin embargo para éste nutriente, durante la temporada de otoño se presentó el promedio de concentración más alto ($5.18 \pm 0.71 \mu\text{M}$ en otoño y $3.18 \pm 0.61 \mu\text{M}$ en primavera); a diferencia del NID, NH_4 , NO_3 y la razón NID/P.

El máximo valor promedio de silicatos se presentó en la zona de Paraíso-Chankanaab ($9 \pm 2.22 \mu\text{M}$) (Fig. 10), el cuál varió significativamente respecto a todas las demás áreas de estudio ($p < 0.05$, Tabla I, Anexos), las cuales fluctuaron cerca de un promedio de $3 \mu\text{M}$. El incremento abrupto en la concentración promedio de silicatos, fue un rasgo distintivo que coincide con un incremento en la concentración de NO_3 (Fig. 6) y PO_4 (Fig. 8) en la misma área del PNAC.

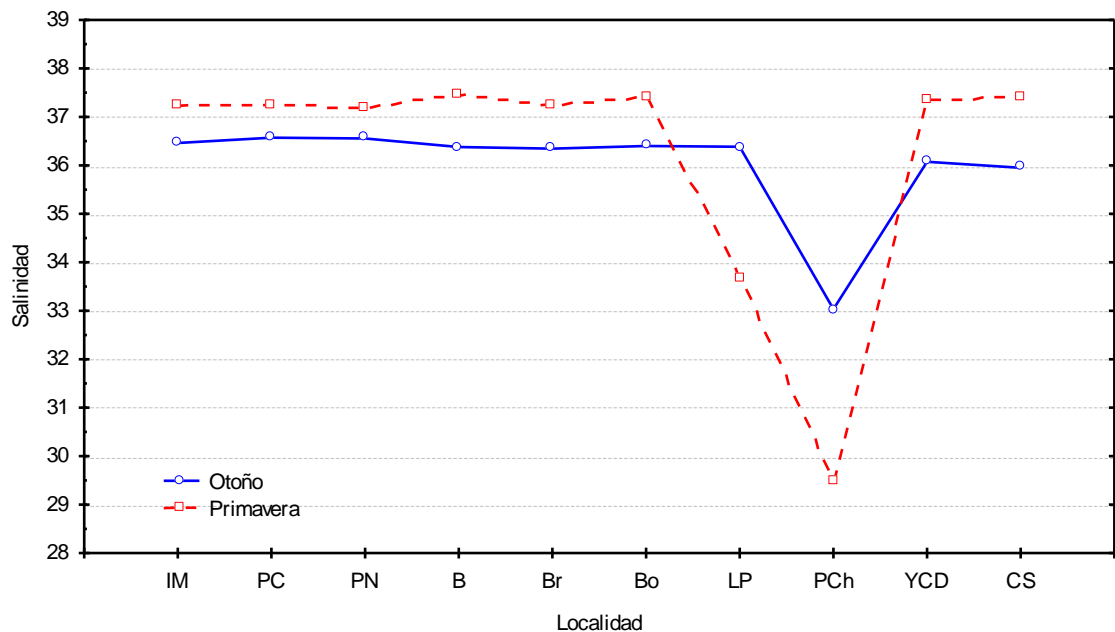


*IM: Isla Mujeres, PC: Punta Cancún, PN: Punta Nizuc, B: Bonanza, Br: Bertran, Bo: Bocana, LP: La Pared, PCh: Paraíso – Chankanaab, YCD: Yucab, Cedral, Dalila, CS: Cozumel Sur

Fig. 10. Concentración de silicatos (Media \pm ES) para las dos temporadas de muestreo correspondiente al PNIMCN, PNAPM y PNAC

6.2. Parámetros físico-químicos

Los valores promedio de salinidad en la columna de agua fueron constantes en la mayoría de los parques. Durante la temporada de primavera los valores fueron aproximadamente una unidad de salinidad mayor comparado con el muestreo de otoño, con excepción de la localidad La Pared y el área Paraíso-Chankanaab, donde las salinidades muestran una marcada disminución. Los valores de salinidad más bajos se observaron en la zona Paraíso-Chankanaab, tanto en la temporada de primavera (29.5 ± 1.4) como en la de otoño (33 ± 1.2) (Fig. 11); coincidiendo con el sitio donde se presentaron los máximos de PO_4 (Fig. 8), NO_3 (Fig. 6) y NID (Fig. 4).



IM: Isla Mujeres, PC: Punta Cancún, PN: Punta Nizuc, B: Bonanza, Br: Bertran, Bo: Bocana, LP: La Pared, PCh: Paraíso – Chankanaab, YCD: Yucab, Cedral, Dalila, CS: Cozumel Sur

Fig. 11. Salinidad para las dos temporadas de muestreo correspondiente al PNIMCN, PNAPM y PNAC.

En Paraíso-Chankanaab, se encontró una correlación inversa de la concentración de silicatos con la salinidad; mientras la salinidad disminuyó, la concentración de este nutriente aumentó hasta alcanzar valores cercanos a 30 μM (Fig. 12). Aunque ambos periodos de muestreo presentaron una relación significativa ($p < 0.001$), la temporada de primavera (Fig. 12, derecha) mostró un coeficiente de determinación más alto ($R^2 = 0.97$) en comparación con la de otoño ($R^2 = 0.75$).

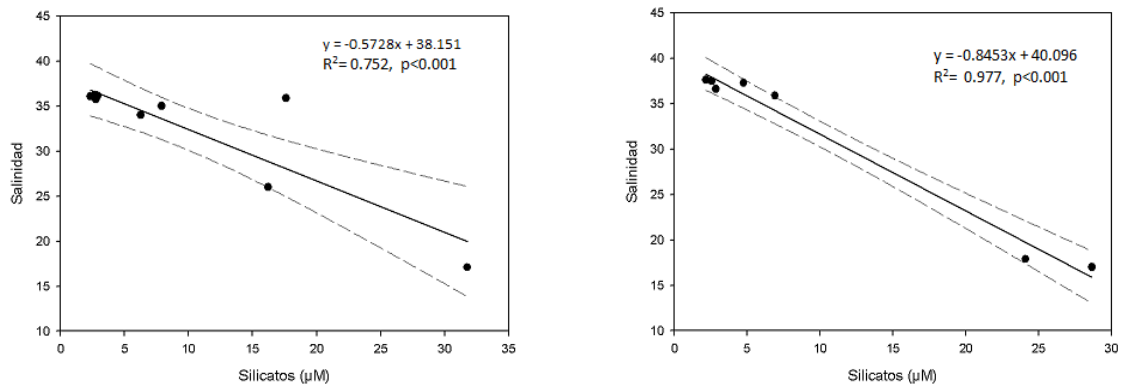


Fig. 12. Salinidad como función de la concentración de silicatos en la localidad Paraíso-Chankanaab durante noviembre-diciembre 2006 (Izq.) y mayo-julio 2007 (Der.)

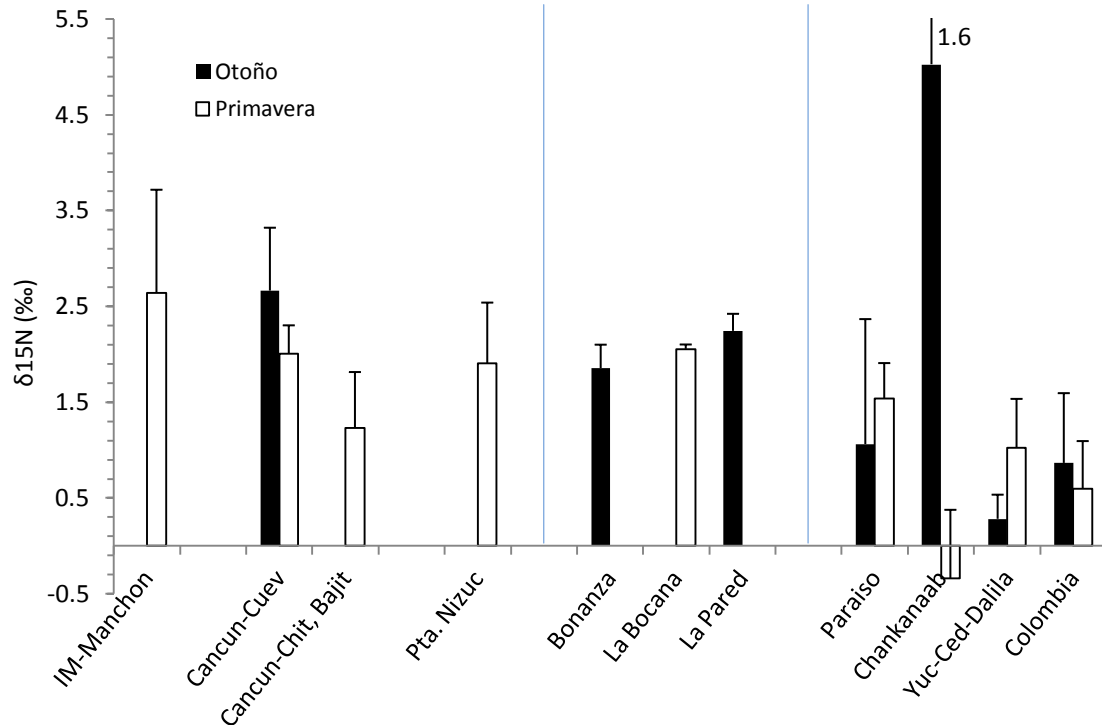
6.3. Composición isotópica de tejido de macroalgas

La composición isotópica de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) promedio en el tejido de todas las algas colectadas (agrupadas por zonas para ambos muestreos), en general fue menor a 3 ‰ (Fig. 13). En algunas áreas se detectaron valores cercanos a 0 ‰ durante la época de otoño, especialmente en las regiones centrales del PNAC (Yucab, Cedral y Dalila) con un $\delta^{15}\text{N}$ promedio de 0.28 ± 0.25 ‰ y en el arrecife Colombia con 0.86 ± 0.73 ‰. También, en el último sitio se observó una tendencia hacia valores isotópicos relativamente más bajos ($\delta^{15}\text{N}$ de 0.60 ± 0.49 ‰) durante el periodo de primavera.

Durante el periodo de otoño en el área de Chankanaab se presentó el valor de $\delta^{15}\text{N}$ promedio más alto de todo el estudio (5.03 ± 1.58 ‰) (Fig. 13), el cual fue significativamente mayor ($p < 0.05$, Tabla I, Anexos) con respecto al resto de las áreas del PNAC. En un marcado contraste, durante el periodo de primavera en este mismo sitio, la composición isotópica promedio fue la más baja de todas (-0.34 ± 0.71 ‰); sin embargo, estas diferencias espaciales no fueron estadísticamente significativas ($p > 0.5$) comparadas con el total de las áreas estudiadas, durante el mismo periodo de primavera (Fig. 13).

Del total de sitios estudiados, solo en cinco de ellos se obtuvieron muestras durante ambas temporadas (Cuevones, Paraíso, Chankanaab, Yucab-Cedral-Dalila y Colombia) (Fig. 13). La prueba post-hoc para los sitios comunes mostró que el $\delta^{15}\text{N}$ en macroalgas del área de Chankanaab durante

la época de otoño, fue significativamente mayor ($p < 0.05$, Tabla I, Anexos) que la zona Yucab-Cedral-Dalila y el arrecife Colombia durante el mismo periodo y que Chankanaab y Colombia ($p < 0.05$, Tabla I, Anexos) durante la época de primavera.



*IM-Manchon: Isla Mujeres – Manchones, Cuev: Cuevones, Chit, Bajit: Chitales, Bajito, Yuc-Ced: Yucab, Cedral. El valor de 1.6 indica el valor de la desviación estándar para Chankanaab durante otoño.

Fig. 13. Valor promedio de $\delta^{15}\text{N}$ (\pm ES) en tejido algal correspondiente al PNIMCN, PNAPM y PNAC durante los dos periodos de muestreo

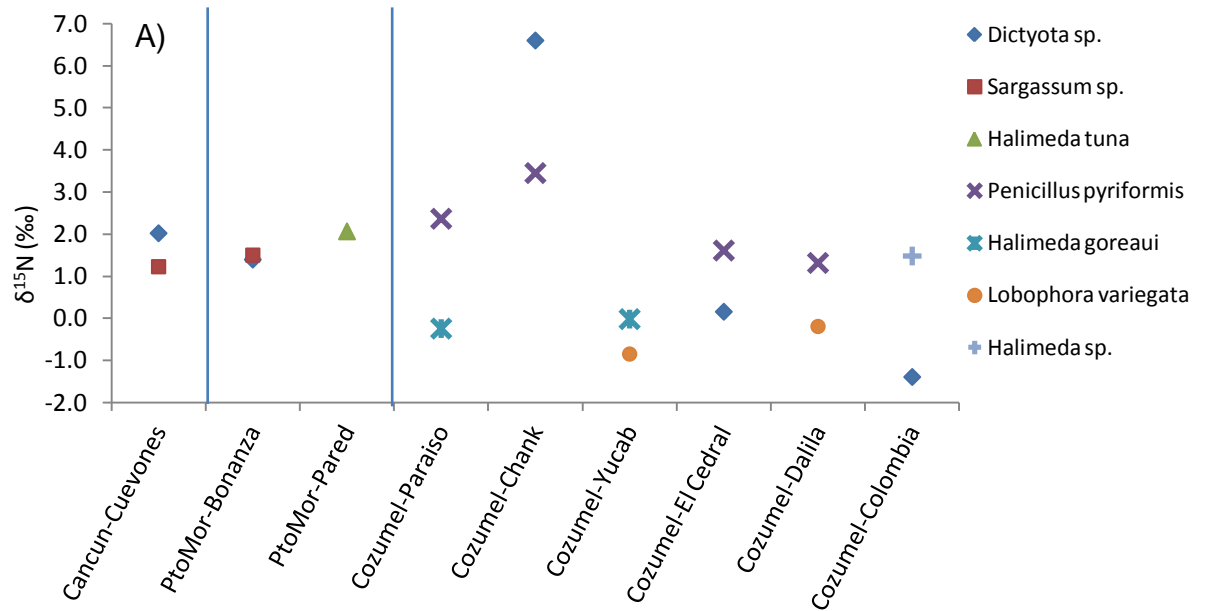
6.3.1. Efecto de las especies de macroalgas sobre el $\delta^{15}\text{N}$

Para el análisis de $\delta^{15}\text{N}$ se utilizaron un total de 27 especies de macroalgas. Durante el periodo de otoño sólo se analizaron 18 especies, siendo *Dictyota* sp. la especie más ubicua, colectada en 5 sitios, seguida de

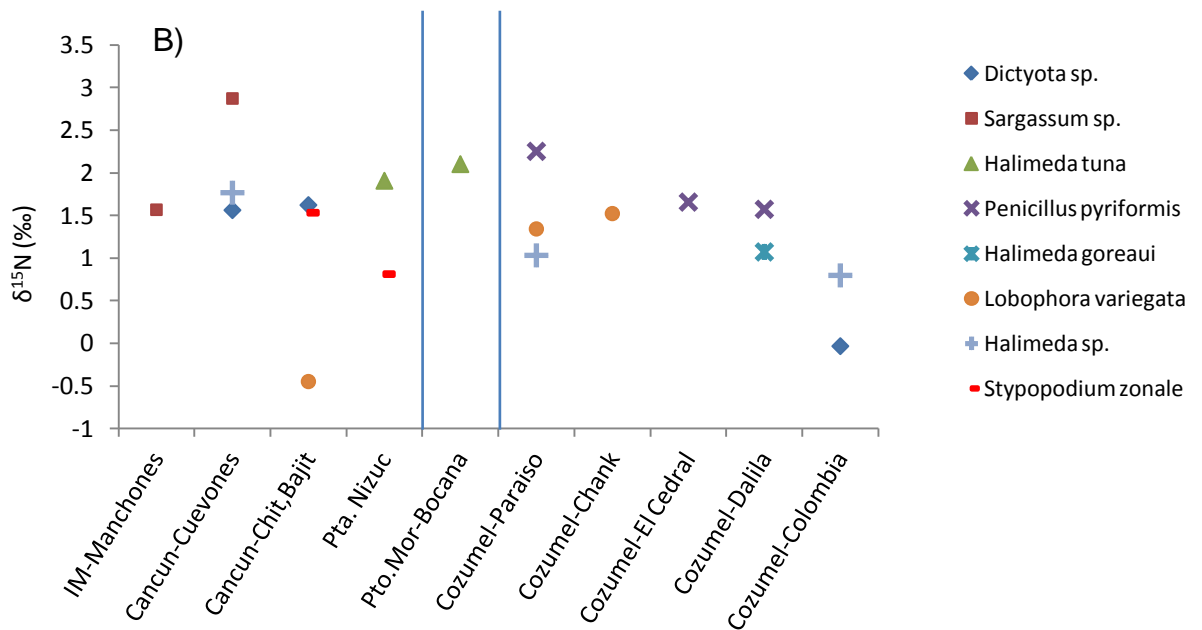
Penicillus pyriformis, colectada en 4 sitios y el resto de las especies únicamente se encontraron en menos de tres sitios. Así mismo, durante el periodo de primavera se analizaron 20 especies, y aparecieron con mayor frecuencia las del género *Halimeda* sp. (6 sitios), *Dictyota* sp., *Penicillus pyriformis* y *Lobophora variegata* (4 sitios), mientras que el resto de las especies se encontraron en menos de tres sitios.

Las diferencias en la composición isotópica promedio de las macroalgas entre zonas (Fig. 13), así como la discrepancia en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre las diferentes especies colectadas en la misma zona (Fig. 14), reflejan una alta variación, probablemente ligada a las diferencias fisiológicas de cada especie en la selección de las diferentes formas de nitrógeno o la magnitud del fraccionamiento de nitrógeno durante la asimilación. No obstante, en algunas estaciones como Puerto Morelos-Bonanza durante otoño y Cancún-Chitales, Bajito en primavera, las diferentes especies colectadas mostraron valores muy similares en el $\delta^{15}\text{N}$ (Fig. 14).

Para ambas temporadas la composición isotópica de nitrógeno en el tejido de macroalgas mostró valores entre 1 y 3 ‰, inclusive el $\delta^{15}\text{N}$ fue cercano a 0 ‰, o negativo en especies como *Halimeda goreau*, *Lobophora variegata* y *Dictyota* sp. en las localidades del PNAC, con excepción de Chankanaab, durante la época de otoño (Fig. 14).



*PtoMor: Puerto Morelos, Chank: Chankanaab



*IM: Isla Mujeres, Chit,Bajit: Chitales, Bajito, Pta. Nizuc: Punta Nizuc, Pto.Mor: Puerto Morelos, Chank: Chankanaab.

Fig. 14. $\delta^{15}\text{N}$ en tejido de las algas más ubicuas para las diferentes localidades del PNIMCN, PNAPM y PNAC durante noviembre-diciembre del 2006 (A) y mayo-julio del 2007 (B).

A diferencia del resto de los sitios, en Chankanaab durante el muestreo de otoño, se midieron los valores más positivos en el $\delta^{15}\text{N}$ en algas del género *Dictyota sp.*, con 6.6 ‰, mientras que la especie *Penicillus pyriformis* mostró un valor de 3.45 ‰ (Fig. 14 A). Igualmente, durante el periodo de primavera, la especie *Lobophora variegata* presentó el $\delta^{15}\text{N}$ más positivo (de 1.52 ‰) en el mismo sitio (Fig. 14 A). Por el contrario, la especie *Penicillus pyriformis* mostró los valores de $\delta^{15}\text{N}$ más bajos en las estaciones El Cedral (1.61 ‰) y Dalila (1.32 ‰) tanto en periodo de otoño, como en primavera (1.66 y 1.57 ‰, respectivamente) (Fig. 14 B).

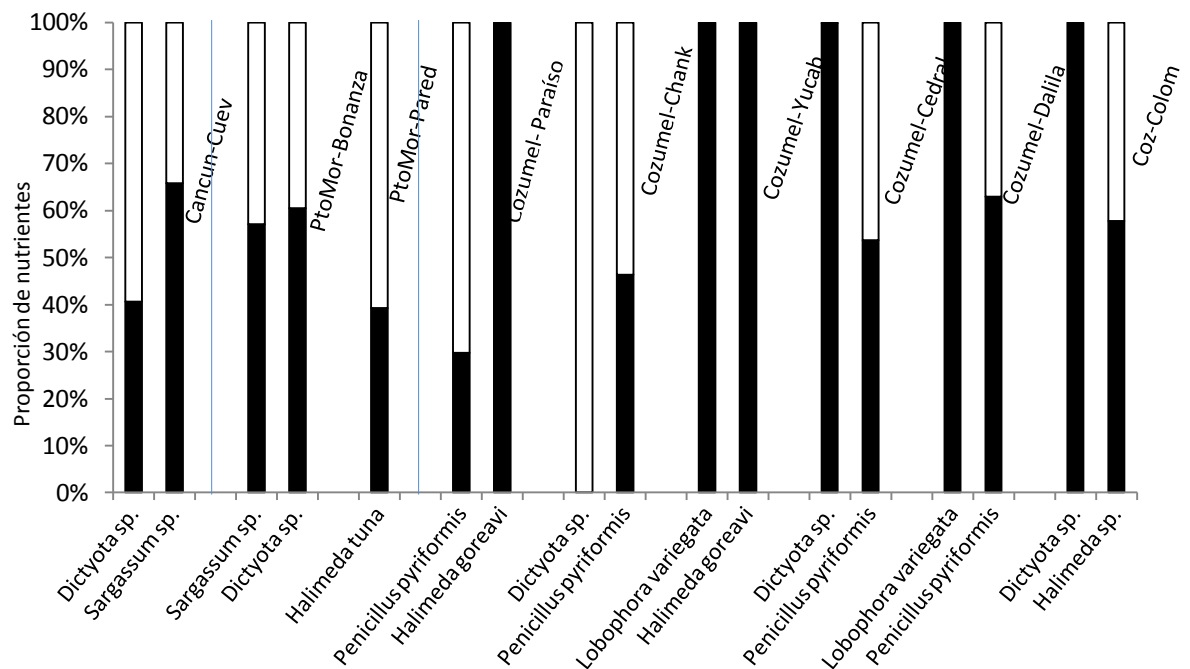
En la zona sur del PNAC, en el arrecife Colombia, el $\delta^{15}\text{N}$ en el tejido de *Halimeda sp.* y *Dictyota sp.* fue muy similar entre temporadas (Fig. 14). *Dictyota sp.* mostró valores isotópicos negativos, con -1.4 ‰ durante otoño y -0.04 ‰ en primavera, que fueron de los más ligeros, de todas las áreas en los dos muestreos (a excepción de *Lobophora variegata* en otoño en Yucab (-0.85 ‰) y de Cancún-Chitales y El Bajito en primavera (-0.45 ‰). Por su parte, *Halimeda sp.* durante primavera presentó el valor más bajo en Colombia con 0.79‰.

6.4. Modelo de mezcla isotópico

De acuerdo con los resultados del modelo de mezcla isotópico, el NH_4 fue la especie de nitrógeno que presentó la mayor contribución a la señal del $\delta^{15}\text{N}$ en el tejido de las macroalgas, durante ambos muestreos (Figs. 15 y 16). Esto fue particularmente evidente en las estaciones pertenecientes al PNAC, con la notable excepción de *Dictyota* sp. en Chankanaab durante otoño, donde el NO_3 parece ser la única fuente de nitrógeno (con el 100 %, ó en la escala de la figura igual a 1; Fig. 15), mientras que para *Penicillus pyriformis* el nitrato contribuyó con un 54 % (ó 0.54 en la escala de la Fig. 15), en el mismo sitio y durante la misma época. Estos porcentajes fueron los más altos de todo el estudio, aunque en la zona de Paraíso durante la misma temporada de otoño el NO_3 también alcanzó una fracción considerable con 70 % en *P. pyriformis* (Fig. 15).

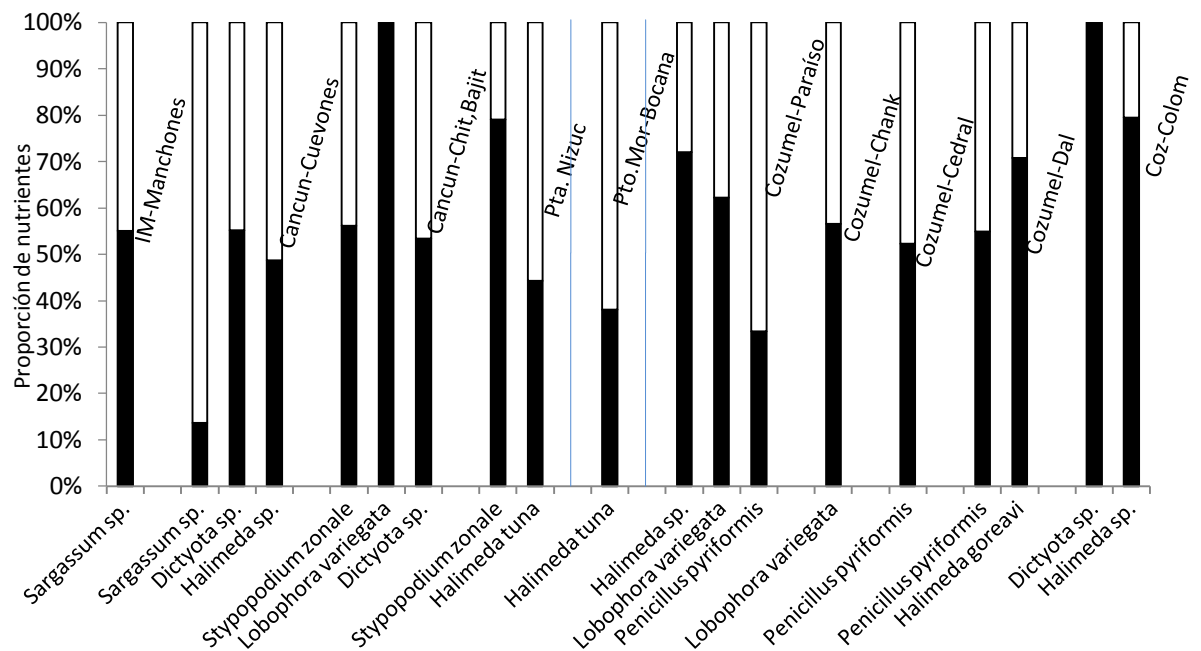
Las especies de macroalgas que fueron colectadas en el mismo sitio durante las dos temporadas, no mostraron diferencias notables en la fracción de nutriente que contribuye a la composición isotópica del alga. Por ejemplo, *Dictyota* sp. en Cuevones y Colombia, *P. pyriformis* en Paraíso, El Cedral y Dalila y *Halimeda* sp. en Colombia (Figs. 15 y 16). La única excepción se presentó en Cuevones con el género *Sargassum* sp., donde la contribución de NO_3 fue calculado en 34% durante otoño y en 86 % durante primavera (Figs. 15 y 16).

Como se mencionó previamente, el modelo no mostró diferencias importantes entre periodos en la contribución de las formas de nitrógeno sobre el $\delta^{15}\text{N}$ de las macroalgas. No obstante, en el PNAPM durante primavera se encontró un incremento considerable en la concentración de NH_4 en la columna de agua (Fig. 5); sin embargo, esto no se manifestó en un incremento en la fracción de NH_4 que contribuye al $\delta^{15}\text{N}$ del tejido. Cabe mencionar que para este parque sólo se muestreó una localidad (Bocana), y una sola especie de macroalga (*Halimeda tuna*), la que al parecer presenta una marcada preferencia por el NO_3 en esta zona (Fig. 16). El mismo caso fue observado en *P. pyriformis* en el área de Paraíso del PNAC durante primavera (Fig. 16).



*Cuev: Cuevones, PtoMor: Puerto Morelos, Coz: Cozumel, Chank: Chankanaab, Coz-Colom: Cozumel - Colombia

Fig. 15. Proporción de NH_4 (negro) y NO_3 (blanco) responsables del $\delta^{15}\text{N}$ en tejido algal en noviembre – diciembre del 2006.



*IM: Isla Mujeres, Chit,Bajit: Chitales,Bajito, PtoMor: Puerto Morelos, Chank: Chankanab, Dal: Dalila, Coz-Colom: Cozumel – Colombia.

Fig. 16. Proporción de NH₄ (negro) y NO₃ (blanco) responsables del δ¹⁵N en tejido algal en mayo-julio del 2007.

Los resultados del modelo de mezcla isotópico (Figs. 15 y 16), junto con las concentraciones promedio de NH₄ (Fig. 5), demuestran que esta especie nitrogenada domina en la región de estudio y que los valores de δ¹⁵N en el tejido de las macroalgas recolectadas reflejan que el amonio, como posible fuente preferencial de nitrógeno, posee una composición isotópica cercana a 0‰.

7. Discusiones

7.1. Nutrientes

Existen pocos estudios publicados sobre la hidrología y la variabilidad de los nutrientes inorgánicos en los parques nacionales de la costa norte de Quintana Roo, examinados en esta investigación (e.g. Carruthers, *et al.*, 2005), así como de la composición isotópica del tejido de macroalgas, por lo que este estudio ofrece los primeros resultados que pueden ser considerados como línea base.

La concentración de nutrientes inorgánicos en ambientes arrecifales es claramente baja comparada con áreas productivas del océano. Diferentes estudios han reportado concentraciones típicas de NO_3 de $\sim 0.5 \mu\text{M}$, NH_4 de 0.05 a $0.5 \mu\text{M}$ (O'Neil y Capone, 2008) y PO_4 $\sim 0.1 \mu\text{M}$ (Szmant, 2001) en ecosistemas arrecifales. Lapointe *et al.* (1993) publicaron gradientes naturales de nutrientes de arrecifes de coral en la Barrera Arrecifal de Belice, que forma parte del Sistema Arrecifal Mesoamericano (SAM) y del cual los arrecifes del Caribe Mexicano también forman parte. Estos autores encontraron concentraciones cercanas a $1 \mu\text{M}$ de Nitrógeno Inorgánico Disuelto (NID) y de $0.1 \mu\text{M}$ de Fosfato Disuelto (FD) y proponen que estos niveles de nutrientes son suficientes para sostener el crecimiento de macroalgas en estos ecosistemas. Inclusive en arrecifes de coral, como Jamaica y el sureste de Florida, se ha documentado un sobrecrecimiento algal con concentraciones de nutrientes inorgánicos similares o menores a $1 \mu\text{M}$ de NID (Lapointe, 1997). Si

este umbral de concentración de nutrientes es aplicable para otros arrecifes del Caribe, los rangos promedio de NID de 2.74 a 0.70 μM (Fig. 4) y de FD de 0.39 a 0.14 μM (Fig. 8) encontrados en los arrecifes estudiados, son suficientes para sostener un crecimiento elevado de macroalgas en esta región. Por otro lado, la concentración promedio de silicatos, fluctuó alrededor de los 3 μM que son valores bajos y similares comparados con las escasas mediciones en ecosistemas arrecifales (Rasheed *et al.*, 2002).

La mayor concentración promedio de NID se encontró durante el periodo de primavera y fue casi el doble comparado con el periodo de otoño (Fig. 4). Esta diferencia estacional fue resultado del incremento en casi dos veces la concentración del NH_4 durante el periodo de primavera respecto al periodo de otoño (de 0.56 ± 0.10 a 1.12 ± 0.09 μM ; Fig. 5). Aunque el NO_3 también aumentó durante primavera respecto a otoño (de 0.33 ± 0.21 a 0.65 ± 0.20 μM ; Fig. 6), este incremento fue de menor magnitud al observado en el NH_4 .

La predominancia del NH_4 en las zonas arrecifales estudiadas, también ha sido documentada en otros estudios de estos ecosistemas (Lapointe *et al.*, 2004b; Carruthers *et al.*, 2005; Lamb y Swart 2008; Lapointe *et al.*, 2010). Se ha propuesto que la abundancia del NH_4 , tanto en arrecifes de coral como en sedimentos adyacentes, es consecuencia de procesos de amonificación o remineralización de materia orgánica que ocurren en ellos (Rasheed *et al.*, 2002; Scheffers *et al.*, 2004). Por ejemplo, Scheffers *et al.* (2004) encontraron que las cavidades en arrecifes de coral en Curacao funcionan como

importantes depósitos de bacterioplancton, en donde los procesos de remineralización y nitrificación constituyen una significativa fuente de nutrientes inorgánicos hacia la columna de agua, alcanzando flujos de NID de hasta $0.67 \pm 1.22 \text{ mmol/m}^2\text{d}$.

De igual manera, Rasheed *et al.* (2002) documentaron que las concentraciones de nutrientes en estas cavidades pueden ser de entre 1 y 3 veces mayor que en el agua circundante y los flujos pueden alcanzar hasta $23.1 \text{ mmol/m}^2\text{d}$ de NID desde estos sitios de regeneración de nutrientes hacia la columna de agua. Es importante resaltar que en los flujos calculados, la especie de nitrógeno liberada en mayor proporción es el NH_4 , que constituye más del 60% del NID mineralizado. Por otro lado, estos autores también mostraron que la concentración de NID en agua de poro de sedimentos arrecifales puede ser entre 15 y 80 veces mayor que en la columna de agua, lo que promueve un flujo difusivo considerable de NID desde los sedimentos.

Adicionalmente, se ha demostrado que la escorrentía por lluvias afectadas por aportes antropogénicos puede ser una fuente importante de NH_4 a estos ecosistemas, en especial durante los periodos de mayor precipitación pluvial (Lapointe *et al.*, 1990; Lapointe, 1997; Lapointe *et al.* 2005; Lapointe *et al.*, 2010). El nitrógeno derivado de aguas residuales, incluso después de ser tratadas, se encuentra principalmente en forma de NH_4 (Lapointe *et al.*, 1990; Valiela *et al.*, 1997; McClelland y Valiela, 1998), por lo que la dominancia de esta especie de nitrógeno en arrecifes marginales cercanos a centros urbanos

con alta densidad poblacional, ha sido ligado a la influencia de aguas residuales sin tratamiento adecuado.

En nuestra área de estudio, el mecanismo de transporte de nutrientes de tierra a los arrecifes marginales puede ser muy diferente, ya que las características cársticas permeables del terreno en el Caribe Mexicano (e.g. Beddows, 2007, Ordoñez y García, 2010) limitan los escurrimientos superficiales hacia la costa. En este tipo de suelos los aportes terrestres ocurren principalmente en forma de descargas de aguas subterráneas (DAS), y estas han sido documentadas como fuentes de nutrientes en distintos sistemas de caliza cárstica alrededor del mundo (Paytan *et al.*, 2006), y en particular en la Península de Yucatán (Carruthers *et al.*, 2005).

La predominancia del NH_4 en aguas subterráneas contaminadas con aguas residuales o por descomposición de material orgánico infiltrado, se mantiene debido a las condiciones anóxicas que limitan su nitrificación (Lapointe *et al.*, 1990). Sin embargo, estas observaciones no parecen ser aplicables en algunas áreas del Caribe mexicano. Por ejemplo, en el área de Paraíso-Chankanaab, sitio donde se puede identificar claramente la influencia de una DAS, evidente por las bajas salinidades (Fig. 11), por los altos PO_4 (Fig. 8) y silicatos (Fig. 10); las concentraciones de NO_3 (Fig. 6) son mayores que las de NH_4 (Fig. 5). Estos efluentes caracterizados por altos NO_3 han sido documentados también en las salidas de cenotes y ríos subterráneos en

distintas localidades aledañas a Bahía Akumal (Mutchler *et al.*, 2007) y en manantiales submarinos de Puerto Morelos (Carruthers *et al.*, 2005).

Una posible explicación para la dominancia del NO_3 sobre el NH_4 en aguas subterráneas, es el proceso de nitrificación o conversión del NH_4 a NO_3 por bacterias quimioautotróficas (McClelland y Valiela, 1998). El NO_3 producto de la nitrificación en aguas subterráneas puede ser transportado fácilmente por las DAS hacia la costa en estos suelos cársticos (Lapointe *et al.*, 1990; Mutchler *et al.*, 2010).

7.1.1. Patrones estacionales

Los cambios estacionales más evidentes se observaron en el NH_4 , durante el periodo de primavera, principalmente en las localidades del PNAMP (Fig. 5), donde las concentraciones promedio fueron aproximadamente tres veces mayores que las registradas durante el periodo de otoño (1.58 ± 0.14 y $0.57 \pm 0.04 \mu\text{M}$, respectivamente). La amonificación es un proceso mediado por bacterias (Capone *et al.*, 2008), por lo que un incremento en la remineralización de material orgánico durante los máximos de temperatura estacional, puede contribuir al aporte de NID en forma de NH_4 durante el verano (Lapointe *et al.*, 1990).

Otra posibilidad para explicar el incremento de amonio es la fijación de N_2 mediada por cianobacterias. Se ha observado que durante el periodo de mayor flujo de las DAS's, cuando las lluvias son más intensas, las macrofitas

que crecen en áreas cercanas a los “ojos de agua” en la laguna de Puerto Morelos, incrementan el contenido de fósforo pero no de nitrógeno; por lo que mantener una elevada biomasa de macroalgas en la zona requiere una fuente alterna de nitrógeno más eficiente, probablemente provista por la fijación de nitrógeno (Carruthers et al., 2005) y posterior conversión a NH_4 por remineralización (Fig. 5).

No obstante, en arrecifes del Mar Rojo, se ha observado un comportamiento inverso al nuestro, con bajas concentraciones de las especies de nitrógeno en verano. Este proceso ocurre debido a la estratificación de la columna de agua y al aumento de la radiación solar que resulta en un incremento en la productividad y por tanto una disminución en la concentración de nutrientes inorgánicos (Rasheed *et al.*, 2002). En contraste, en el PNAPM no existe estratificación ya que es una de las regiones más expuestas al viento, corrientes, oleaje y la marea de 18 sitios monitoreados en el Caribe por el programa CARICOMP (CARICOMP, 1997).

Proporcionalmente el NO_3 fue un componente menor del NID (Fig. 7). Sin embargo, en el área de Paraíso-Chankanaab el NO_3 mostró un incremento importante en la concentración promedio en ambos periodos, respecto al resto de los sitios estudiados (Fig. 6). Por otro lado, la distribución espacial mostró valores máximos hasta de $\sim 11 \mu\text{M}$ durante otoño y $\sim 7 \mu\text{M}$ en primavera (Fig. A, Anexos), por lo que estas diferencias sugieren un incremento de los aportes

debido a las DAS's, como lo indican los patrones de precipitación pluvial, principalmente durante otoño (Fig. B, Anexos).

Las altas concentraciones de NO_3 se midieron en un sitio costero de Chankanaab, caracterizado por bajas salinidades (Fig. 11), lo que refleja la influencia directa de una descarga de agua subterránea. La mayor concentración de NO_3 (de $\sim 11 \mu\text{M}$), se midió a principios de diciembre durante el periodo de otoño cuando la temperatura promedio anual es menor (Ordóñez y García, 2010). Para este periodo, la recarga del acuífero había ocurrido semanas antes del muestreo, debido a la elevada precipitación pluvial durante el mes de octubre del 2006 (Fig. B, Anexos), lo que sugiere un incremento en el flujo de nutrientes debido a las DAS. En contraste, durante la colecta de primavera (mayo-julio del 2007), la precipitación estaba en sus inicios (Fig. B, Anexos), además de las altas temperaturas y una máxima evapotranspiración que probablemente contribuyeron a reducir el flujo de nutrientes a través de las DAS, como lo indica la menor concentración de nitrato en el mismo sitio ($\text{NO}_3 \sim 7 \mu\text{M}$) (Fig. A, Anexos).

La importancia de las DAS's como fuente de nutrientes hacia la costa depende de varios factores como el contenido de nutrientes en el agua subterránea, el efecto de la marea, la precipitación y la evapotranspiración (Lapointe, 1990; Beddows, 2007). En sistemas cársticos permeables se ha encontrado que el flujo máximo hacia la costa coincide con las mareas más bajas y el máximo de precipitación (Lapointe *et al.*, 1990). Por otro lado, en

nuestra zona de estudio, se ha calculado que la evapotranspiración promedio anual es del 86 % de la precipitación (Ordóñez y García, 2010). Esto significa que sólo el 14 % de la lluvia total se filtra hacia el acuífero. La evapotranspiración es más importante durante la temporada de altas temperaturas (abril-agosto) (Ordóñez y García, 2010), lo cual tiene un efecto considerable sobre la hidrología al restringir la filtración de agua de lluvia al acuífero.

Otro de los efectos observados con el incremento de NO_3 en la región, fue la reducción de la razón NH_4/NID , particularmente en Yucab-Cedral-Dalila y Cozumel Sur del PNAC, durante el periodo de primavera (Fig. 7). Esto indica que en estas zonas, al igual que el caso de Paraíso-Chankanaab, probablemente exista una influencia por DAS, las cuales tienen un mayor efecto sobre el NO_3 que en el NH_4 . Sin embargo, no se detectó una disminución en la salinidad promedio para las zonas sur del PNAC (Fig. 11).

A diferencia del NH_4 , el PO_4 no reflejó una estacionalidad clara, lo que nos indica una alta variabilidad espacial en el área de estudio (Fig. 8). En general, las concentraciones de las diferentes zonas varió alrededor de $0.2 \mu\text{M}$, el cual es similar al promedio medido de $0.18 \pm 0.09 \mu\text{M}$ en una zona arrecifal relativamente prístina en la isla de Tobago (Lapointe *et al.*, 2010). Una excepción fue el área Paraíso-Chankanaab, donde los valores para ambas temporadas estuvieron alrededor de $0.4 \mu\text{M}$. Las altas concentraciones de PO_4 en esta área son similares a las documentadas para una zona arrecifal con

influencia de aguas residuales, donde se registraron valores cercanos a $0.5 \mu\text{M}$ (Lapointe *et al.*, 2010). Estas altas concentraciones muestran que la zona de Paraíso-Chankanaab, con influencia de DAS's, es una potencial fuente de fosfatos al ecosistema arrecifal.

Para las estaciones pertenecientes al PNAPM, la concentración promedio de PO_4 fue mayor durante la temporada de otoño ($0.24 \pm 0.01 \mu\text{M}$) comparada con primavera ($0.15 \pm 0.03 \mu\text{M}$) (Fig. 8). En la laguna arrecifal de Puerto Morelos existen numerosos manantiales submarinos que liberan agua dulce (en forma difusa y/o localizada) cuando la precipitación pluvial es alta (Carruthers *et al.*, 2005). Estos autores encontraron que las DAS's son una fuente principalmente de PO_4 , ya que en la época de lluvias, las macrofitas que crecen cercanas a los manantiales submarinos de esta laguna incrementan su contenido de fósforo, pero no de nitrógeno. Esta conclusión concuerda con nuestros resultados obtenidos para la zona del PNAPM. Durante otoño (noviembre-diciembre, Fig. 8), cuando la precipitación pluvial recargó el acuífero semanas antes (Fig. B, Anexos), se observó un incremento de PO_4 pero no de NO_3 (Fig. 6).

Por el contrario, las bajas concentraciones de PO_4 encontradas en la mayoría de nuestra zona de estudio, son congruentes con lo publicado para sistemas costeros ricos en carbonato de calcio (Littler *et al.*, 1991). Estos autores encuentran una diferencia importante entre las concentraciones de PO_4 de aguas costeras de islas graníticas ($\sim 0.12 \mu\text{M}$) comparadas con islas

carbonatadas ($\sim 0.04 \mu\text{M}$). Estas bajas concentraciones también han sido encontradas en otros sitios similares al nuestro, como la Barreara Arrecifal de Belice (Lapointe et al., 2004), en Florida (Lapointe et al., 1990), en Bahía Akumal, Quintana Roo (Mutchler et al., 2007 y Mutchler, 2010) y en Tobago (Lapointe et al., 2010).

Los bajas concentraciones de PO_4 en plataformas carbonatadas han sido explicados por una probable remoción de fosfato disuelto por carbonatos (adsorción) y la posible formación de complejos como la apatita (e.g. Corbett et al., 2000). Estos autores, experimentaron con inyección de nutrientes en aguas subterráneas y encontraron una remoción del 95 % del PO_4 inyectado entre 20 a 50 horas de iniciado el experimento. Esto concuerda con nuestros resultados, donde posiblemente el proceso de remoción de PO_4 es más eficiente durante la temporada de menor influencia por lluvia (en primavera, Fig. 8), debido al mayor tiempo de residencia de este nutriente en agua subterránea. Esto también es congruente con el aumento en la razón NID/P (Fig. 9) en el PNAPM. Sin embargo, el incremento del NID/P puede ser una consecuencia de la reducción del PO_4 por adsorción y/o un incremento del NH_4 por remineralización (Fig. 5).

Razones NID:P menores a 16 en la columna de agua, han sido consideradas como posibles limitantes de N para florecimientos de algas en Florida (Lapointe, 1997). No obstante, valores mucho más bajos para el NID/P (~ 4) se han reportado para arrecifes del Caribe con presencia de macroalgas

(Lapointe *et al.*, 2004; Lapointe *et al.*, 2010) y de alrededor de 2 en agua de poro en la laguna arrecifal de Puerto Morelos (Carruthers *et al.*, 2005). Aunque la razón NID/P calculada es alrededor de 4, que puede considerarse baja e inclusive indicar una limitación por nitrógeno (principalmente en otoño) para los productores primarios, esto no parece afectar el crecimiento de macroalgas en las zonas arrecifales del norte de Quintana Roo.

La concentración promedio de silicatos para la mayoría de los arrecifes estudiados mostró valores alrededor de 2 μM (Fig. 10). A diferencia de otros nutrientes, mediciones de silicatos realizadas en medios ambientes arrecifales son extremadamente escasas, lo que limita las comparaciones. Los pocos reportes existentes muestran que la concentración de silicatos en zonas arrecifales del Mar Rojo se encuentran alrededor de 1.5 μM (Rasheed *et al.*, 2002), que son similares a las encontradas en este estudio. Coherente a lo encontrado con los otros nutrientes, el área de Paraíso-Chankanaab presentó las concentraciones promedio más altas de silicatos ($9 \pm 2.2 \mu\text{M}$; Fig. 10), aunque en la zona costera de Chankanaab alcanzaron un máximo de 30 μM (Fig. 12). Estos valores máximos son muy superiores a los observados en el resto de las localidades, así como los publicados para arrecifes, pero son comparables al promedio de $43 \pm 14 \mu\text{M}$ observados en la boca de 4 lagunas costeras de Yucatán (Celestún, Chelem, Dzilam y Lagartos) con influencia de agua subterránea (Smith *et al.*, 1999). Es de esperar que las elevadas concentraciones en la zona sean consecuencia del aporte de agua

subterránea, y que esta influencia se incrementa durante el otoño cuando existe una mayor recarga del acuífero (Fig. B, Anexos). Este mecanismo pudiera explicar las diferencias significativas entre temporadas, que es más notable en la zona sur del PNAC (Fig. 10).

7.2. Composición isotópica de tejido de macroalgas

Los valores promedio de $\delta^{15}\text{N}$ en el tejido de las macroalgas oscilaron alrededor de 2 ‰ durante los dos periodos de muestreo (Fig. 13), a excepción de las macroalgas colectadas en la localidad de Chankanaab durante otoño (5.03 ± 1.58 ‰). Al comparar las áreas donde se obtuvieron muestras en ambos periodos, no se encontraron diferencias entre temporadas, con excepción de Chankanaab (Fig. 13). Al omitir los valores de la zona con valores anormalmente variables, como el ojo de Agua en Chankanaab para ambos periodos, encontramos una tendencia hacia valores más bajos del $\delta^{15}\text{N}$ de norte a sur en los 3 parques (Figs. C y D, Anexos). Esta tendencia es coincidente con una reducción en la densidad poblacional en la zona costera aledaña (Observaciones a través de Google Earth para los periodos correspondientes) y probablemente esto implique una menor influencia antropogénica sobre la señal del $\delta^{15}\text{N}$ siguiendo esta misma dirección.

El $\delta^{15}\text{N}$ del tejido de las macroalgas individuales mostró diferencias entre especies en la misma zona de muestreo (Fig. 14). Potencialmente estas macroalgas se encuentran limitadas por nitrógeno, por lo que estas diferencias

pueden ser una consecuencia de las características fisiológicas individuales de las macrofitas durante la asimilación de las distintas especies de nitrógeno (Fry, 2006). Por ejemplo *Dyctiota* sp. y *Sargassum* sp. mostraron mayores diferencias entre ellas en Cancún-Cuevones comparada con Puerto Morelos-Bonanza en otoño; igualmente en Cancún-Cuevones, las mismas especies presentaron una marcada diferencia durante primavera.

Una característica notable del $\delta^{15}\text{N}$ en las macroalgas en ambos periodos son los valores cercanos a 0 ‰, incluso negativos, en especies como *Lobophora variegata*, *Dictyota* sp. y *Halimeda goreau* (Fig. 14). Los bajos valores isotópicos en nuestra zona de estudio sugieren que la fijación de N_2 puede ser un proceso importante como fuente de nitrógeno para las macrofitas y que esto no cambió temporalmente. Por otro lado, los valores ligeramente negativos en el $\delta^{15}\text{N}$ de algunas especies de un mismo sitio, puede indicar diferencias en el fraccionamiento de nitrógeno entre las diferentes especies de macroalgas durante la asimilación.

La fijación de N_2 en arrecifes de coral se considera un proceso sobresaliente en el ciclo del nitrógeno, que aporta nitrógeno nuevo al sistema y que puede reducir su limitación en estas zonas oligotróficas. A escala global, se ha propuesto que los ambientes arrecifales someros contribuyen con una fracción muy importante de nitrógeno fijado por el bentos (Capone, 1983). Numerosos estudios han documentado este proceso en ambientes arrecifales (Capone *et al.*, 1979; Larkum *et al.*, 1988; O'Neil y Capone 1989; Charpy-

Roubaud *et al.*, 2001; Charpy *et al.*, 2007; Casareto *et al.*, 2008). Adicionalmente, también se ha documentado que los bajos valores de $\delta^{15}\text{N}$ en tejido de macroalgas se relacionan con las altas tasas de fijación de N_2 en arrecifes de coral (Capone *et al.*, 1977; France *et al.*, 1998; Umezawa *et al.*, 2002).

En nuestra área de estudio, particularmente en la laguna arrecifal de Puerto Morelos, Carruthers *et al.* (2005) publicaron valores de $\delta^{15}\text{N}$ tan bajos como ~ 1.9 ‰ en *Thalassia testudinum*, sugiriendo como posible fuente la fijación de N_2 . Estos últimos valores son consistentes con los resultados obtenidos en nuestro estudio para la misma especie (Tabla II, Anexos, en las localidades de Puerto Morelos).

Una forma de incorporar el nitrógeno fijado hacia los productores primarios involucra al NOD, ya sea como una fuente directa de nitrógeno (Tyler *et al.*, 2005; Vonk *et al.*, 2008) o como intermediario después de la degradación de material orgánico que deja disponible el amonio (Capone *et al.*, 1992; O'Neil y Capone, 2008). El nitrógeno fijado por cianobacterias, es liberado al medio como nitrógeno orgánico disuelto (NOD) en diferentes proporciones (del nitrógeno fijado) y por distintas rutas. Mientras que Glibert y Bronk (1994) reportaron una tasa promedio de liberación de NOD por exudación en *Trichodesmium* spp., equivalente al 50 % del N_2 fijado, Capone *et al.* (1994) reportan una tasa menor, de sólo una cuarta parte del N_2 fijado para *Trichodesmium thiebautii*. Por otra parte, se han propuesto formas alternas de

liberación de NOD por parte de los fijadores de N_2 que incluyen la lisis celular, posiblemente ocasionada por virus, o la “muerte celular programada” inducida por distintos factores de estrés (Carpenter y Capone, 2008).

El NOD liberado a la columna de agua puede ser consumido por macroalgas y pastos marinos en forma de aminoácidos simples y urea (Tyler *et al.*, 2005; Vonk *et al.*, 2008), conservando la señal del $\delta^{15}N$ de su fuente. Sin embargo, las altas concentraciones de NH_4 (Fig. 5) y la alta proporción NH_4/NOD (Fig. 7) en las zonas de estudio, sugieren que el proceso de mineralización pudiera ser de mayor importancia como fuente de nitrógeno para el consumo de las comunidades de macrofitas. Se ha calculado que el N_2 fijado en el sedimento de arrecifes de coral puede ser el causante de la mitad de la producción de NH_4 en la capa superficial del mismo (Capone *et al.*, 1992). Esto se debe al importante reciclamiento de material orgánico en arrecifes que conlleva un factor de fraccionamiento insignificante (~ 0 ‰, Sharp, 2007). Como resultado se produce NH_4 con bajos valores isotópicos que es asimilado preferencialmente por las macroalgas (Steward, 1974).

A pesar de la predominancia de bajos valores de $\delta^{15}N$ en tejido algal en los sitios de muestreo durante ambas temporadas, el área de Chankanaab fue la excepción en el periodo de otoño. En esta zona, *Dyctiota* sp. y *Penicillus pyriformis* mostraron las firmas isotópicas más altas de los tres parques (6.6 y 3.45 ‰ respectivamente) (Fig. 14 A). Consistente con estos altos valores, Chankanaab se caracterizó por el aporte de aguas subterráneas a través de un

ojo de agua, donde el NO_3 fue la especie predominante (Fig. 6). Es de esperar que el NO_3 presente valores más elevados de $\delta^{15}\text{N}$, ya que la generación de nitratos a partir de materia orgánica incluye varias especies intermedias. Los procesos, que incluyen la volatilización de NH_3 , nitrificación del NH_4 originario del subsuelo y desnitrificación del NO_3 producido, remueven preferencialmente el isótopo más ligero (^{14}N) con altos factores de fraccionamiento (Sharp, 2007), lo que deja el $\delta^{15}\text{N}$ de los NO_3 producidos en aguas subterráneas con una composición isotópica muy positiva (hasta 10 ‰) (Mutchler *et al.*, 2010).

Los valores más elevados del $\delta^{15}\text{N}$ en las macroalgas colectadas en la región de Chankanaab, particularmente durante el periodo de otoño (Fig. 14 A), sugieren que el nitrógeno asimilado se encuentra principalmente en forma de NO_3 . Estudios previos han relacionado valores muy positivos en el $\delta^{15}\text{N}$ (de ~10 ‰) en tejido de macrofitas en ambientes arrecifales, con el aporte de N proveniente de escurrimientos superficiales y aguas subterráneas (Umezawa *et al.*, 2002; Mutchler *et al.*, 2004; Lapointe *et al.*, 2010; Mutchler *et al.* 2010). Estos elevados valores isotópicos fueron evidentes sólo durante el periodo de otoño en la zona influenciada por una DAS, posiblemente debido a las lluvias ocurridas poco antes del muestreo (Fig. B, Anexos), que recargaron el acuífero y aportaron nutrientes con un elevado $\delta^{15}\text{NO}_3$.

En resumen, los bajos $\delta^{15}\text{N}$ en tejido de macroalgas en la mayoría de las zonas de estudio durante ambas temporadas de muestreo, sugieren que el proceso de fijación de N_2 en estos ambientes arrecifales puede ser una fuente

importante de nitrógeno para las comunidades de macrofitas. Por otro lado, los valores más elevados de $\delta^{15}\text{N}$ observados en macrofitas de la zona de Chankanaab, influenciada por DAS, sugieren que la contribución de nitrógeno terrestre puede ser significativa, principalmente durante el periodo de mayor influencia por lluvias.

7.3. Modelo de mezcla isotópico

Al considerar como posibles fuentes de nitrógeno al NO_3 y NH_4 , el modelo de mezcla isotópico mostró que el amonio contribuye en mayor proporción a la composición isotópica del tejido de macroalgas, durante ambos periodos de muestreo (Figs. 15 y 16). Esto es coherente con el hecho que el NH_4 es el componente mayoritario del NID en la zona de estudio (Fig. 7), y que es consumido preferencialmente por las macroalgas, aún cuando no existe limitación por otras formas de nitrógeno como NO_3 y NO_2 (Steward, 1974; Lobban y Harrison, 1994).

La predominancia del NH_4 como especie nitrogenada y los bajos valores de $\delta^{15}\text{N}$ en el tejido de macroalgas (Fig. 14), sugieren que la asimilación de NH_4 puede ser la principal fuente de nitrógeno para estas macrofitas. Esta posibilidad es respaldada por las bajas razones NID:P (~4), observadas principalmente durante otoño (Fig. 9), lo que indica que probablemente estas macroalgas se encuentran limitadas por nitrógeno. Bajo estas condiciones, es

de esperar que los productores primarios no presenten fraccionamiento, o éste sea muy bajo (Wada y Hattori, 1978).

En la mayoría de las zonas de muestreo durante ambos periodos, la señal ligeramente positiva del $\delta^{15}\text{N}$ en el tejido de las macroalgas sugiere una asimilación preferencial del NH_4 respecto al NO_3 . Esto es coherente con la capacidad de las algas de asimilar fuentes combinadas de nitrógeno (NO_3 y NH_4) (Montoya, 2007) con distintos $\delta^{15}\text{N}$. Sin embargo, Lamb y Swart (2008) sugieren que un enriquecimiento en el $\delta^{15}\text{N}$ de tejido de macroalgas pueden ser debidos a valores mas positivos en el $\delta^{15}\text{NH}_4$ disuelto por procesos naturales de nitrificación. Este tipo de proceso tiende a ocurrir en sistemas cerrados, mientras que en sistemas abiertos como el nuestro, los procesos de mezcla balancean a los de fraccionamiento (Fry, 2006).

En el área de Chankanaab durante otoño (Fig. 15), el NO_3 fue la especie nitrogenada que contribuyó mayormente al $\delta^{15}\text{N}$ de macroalgas. El modelo de mezcla evidenció que para *Dictyota* sp. en esta zona, el NO_3 contribuyó con el 100% a la composición isotópica de su tejido. Esto se debió a la predominancia de esta especie nitrogenada y al elevado valor de $\delta^{15}\text{NO}_3$ producido, consecuente con el valor más alto de $\delta^{15}\text{N}$ en tejido del estudio.

Por último, el $\delta^{15}\text{NO}_3$ utilizado en el modelo corresponde a una zona costera en Akumal (~4 ‰, Mutchler *et al.*, 2007), debido a los pocos datos publicados para ambientes arrecifales; sin embargo valores más elevados se

han medido en arrecifes de Isla Mujeres y Cozumel (~6.5 ‰, Carriquiry, 2011, datos no publicados). Estas elevadas firmas isotópicas de NO_3 disuelto en el área de estudio, respaldan la teoría que la fuente de nitrógeno para las comunidades de macroalgas en los parques estudiados se debe principalmente a la fijación de N_2 .

8. Conclusiones

- Las concentraciones de nutrientes inorgánicos para las zonas arrecifales de la costa noreste de Quintana Roo fueron cercanos e incluso mayores con respecto a arrecifes del Sistema Arrecifal Mesoamericano. Esto sugiere que los valores encontrados en este estudio, los cuales rebasan los documentados en otros ambientes donde se da eficientemente el crecimiento de macroalgas, son suficientes para satisfacer la demanda de las comunidades de macrofitas.
- El amonio fue la especie nitrogenada más importante y con estacionalidad más clara, reflejado por las altas concentraciones y razones NH_4/NID particularmente durante primavera. Es posible que esta predominancia sea producto de los importantes procesos de mineralización de material orgánico sucedidos en los arrecifes.
- La DAS localizada en el área de Chankanaab fue una fuente importante de NO_3 , PO_4 y silicatos al medio, como lo mostraron las elevadas concentraciones de estos nutrientes. Este efecto fue más evidente durante el periodo de otoño, asociado posiblemente a la precipitación pluvial que recargó el acuífero días antes del muestreo aumentando el acarreo y descarga de nutrientes.
- Los bajos valores de $\delta^{15}\text{N}$ en el tejido de las macroalgas sugieren que el proceso de fijación de N_2 en el ambiente arrecifal estudiado, funciona como importante fuente de nitrógeno para las macroalgas. Sin embargo en las DAS, la fuente de nitrógeno parece ser distinta, reflejado con elevados $\delta^{15}\text{N}$ en tejido,

posiblemente por la asimilación de NO_3 con características de elevada composición isotópica de nitrógeno. Estas probables fuentes de nitrógeno son avaladas por el modelo de mezcla isotópico que mostró al amonio como la fracción principal que contribuye al $\delta^{15}\text{N}$ del tejido de las macroalgas.

Literatura citada

- Álvarez-Filip, L. y Nava-Martínez, G. 2006. Reporte del efecto de los huracanes Emily y Wilma sobre arrecifes de la costa Oeste del Parque Nacional Arrecifes de Cozumel. Parque Nacional Arrecifes de Cozumel. Departamento de Monitoreo y Vinculación Científica. 14 pp.
- Aravena, R., Evans M. L. and Cherry. J. A. 1993. Stable isotopes of oxygen and nitrogen in source identification of nitrate from septic systems. *Ground Water*. **31**: 180-186.
- Beddows, P., Smart, P. L., Whitaker, F. F. and Smith. 2007. Decoupled fresh-saline groundwater circulation of a coastal carbonate aquifer: Spatial pattern of temperature and specific electrical conductance. *Journal of Hydrology*. **345**: 18-32.
- Bronk, D. A. and Steinberg, D. K. 2008. Nitrogen regeneration. pags.385-467. In: D.G. Capone, D.A. Bronk, M.R. Mulholland & E.J. Carpenter (Eds). *Nitrogen in the Marine Environment*. 2a. ed. Elsevier, USA. 1758 pp.
- Capone, D. G., Taylor, D. L., and Taylor, B. F. 1977. Nitrogen-fixation (acetylene-reduction) associated with macroalgae in a coral reef community in the Bahamas. *Mar. Biol.* **40**: 29-32.
- Capone, D. G., Penhale, P. A., Oremland, R. S. and Taylor, B. F. 1979. Relationship between productivity and N₂ (C₂H₂) fixation in a *Thalassia testudinum* community. *Limnol. Oceanogr.* **24**: 117-125.
- Capone, D. G. 1983. Benthic nitrogen fixation. pp. 105-137. In: Nitrogen in the Marine Environment (Carpenter, E. J., and Capone, D. G., ed). Academic Press, New York.
- Capone, D. G., Dunham, S. G., Horrigan, S. G., and Duguay, L. E. 1992. Microbial nitrogen transformation in shallow unconsolidated carbonate sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **80**: 75-88.
- Capone, D. G., Ferrier, M. D. and Carpenter, E. J. 1994. Amino acid cycling in colonies of the planktonic marine cyanobacterium *Trichodesmium thiebautii*. *Applied and Environmental Microbiology*. **60(11)**: 3989-3995.
- Capone, D. G. 1996. Coral reef ecosystems in the context of the marine nitrogen cycle. En: Bjork, M., Semesi, A. K., Pederson, M., and Bergman, B., (Ed.) *Current Trends in Marine Botanical Research in the East African*

- Region*. SIDA, Marine Science Program, SAREC, Uppsala, Swedden. pp 61-76.
- Capurro, L. 2002. Un gran ecosistema costero: la Península de Yucatán. *Avance y Perspectiva*. **22**: 69-75.
- CARICOMP. 1997. CARICOMP monitoring of coral reefs. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.* **1**: 651-656.
- CARICOMP. 2000. Status and temporal trends at CARICOMP coral reef sites. *Proc. 9th Int. Coral Reef Symp.* Bali, Indonesia. Vol. 1.
- Carpenter, E. J. and Capone, D. G. 2008. Nitrogen fixation in the marine environment. In: D.G. Capone, D.A. Bronk, M.R. Mulholland & E.J. Carpenter (Eds). *Nitrogen in the Marine Environment*. 2a. ed. Elsevier, USA. pp. 141-198.
- Carruthers, T. J. B., van Tussenbroek, B. I. and Dennison, W. C. 2005. Influence of submarine springs and wastewater on nutrient dynamics of Caribbean seagrass meadows. *Estuar. Coastal Shelf Sci.* **64**: 191-199.
- Casareto, B. E., Charpy, L., Langlade, M. J., Suzuki, T., Ohba, H., Niraula, M. and Suzuki, Y. 2008. Proceedings of the 11th International Coral Symposium, Ft. Lauderdale, Florida, 7-11 July, Session number 19.
- Charpy, L., Alliod, R., Rodier, M. and Golubic, S. 2007. Benthic nitrogen fixation in the SW New Caledonia lagoon. *Aquat. Microb. Ecol.* **47**: 73-81.
- Charpy-Roubaud, C., Charpy, L., and Larkum, A. W. D. 2001. Atmospheric dinitrogen fixation by benthic communities of Tikehau Lagoon (Tuamotu Archipelago, French Polynesia) and its contribution to benthic primary production. *Marine Biology*. **139 (5)**: 991-997.
- Chávez Ortiz, E. 2006. Distribución e inventario de algunas especies bentónicas (hexacorales, octocorales, esponjas y especies misceláneas) en arrecifes del Caribe Mexicano. Instituto Politécnico Nacional. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. AS018. México D. F.
- Cole, M. L., Kroeger K. D., McClelland J. W. and Valiela, I. 2005. Macrophytes as indicators of land-derived wastewater: Application of a $\delta^{15}\text{N}$ method in aquatic systems. *Water Resour. Res.* **41**: W01014, doi: 10.1029/2004WR003269.

- Comisión Nacional de Areas Naturales Protegidas, 2007. Estudio Previo Justificativo para el establecimiento del Area de Protección de Flora y Fauna Isla de Cozumel, Quintana Roo, México. México, 2007.
- Corbett, D. R., Chanton, J., Burnett, W., Dillon, K., Rutkowsky, C. and Fourqurean, J. W. 1999. Patterns of groundwater discharge into Florida Bay. *Limnol. Oceanogr.* **44**: 1045-1055.
- Corbett, D. R., Kump, L., Dillon, K., Burnett, W. and Chanton, J. 2000. Fate of wastewater-borne nutrients under low discharge conditions in the subsurface of Florida Keys, USA. *Marin. Chem.* **69**: 99-115.
- Costanzo, S. D., O'Donohue, M. J., Dennison, Loneragan, N. R. and Thomas, M. 2001. A new approach for detecting and mapping sewage impacts. *Marin. Pollut. Bull.* **42**: 149-156.
- D'Elia, C. F., Webb, K. L. and Porter, J. W. 1981. Nitrate rich groundwater inputs to Discovery Bay, Jamaica: A significant source of N to local reefs. *Bull. Mar.* **31**: 903-910.
- UNEP, 2003. Estado Actual de las Áreas Naturales Protegidas de América Latina y el Caribe (versión preliminar). Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente. Oficina Regional para América Latina y el Caribe.
- Fogel, M. L. and Cifuentes, L. A. 1991. Isotope fractionation during primary production. In: M. H. Engel and S. A. Macko (Eds). *Organic Geochemistry*. USA. Plenum Press. pp 73-98.
- France, R., Holmquist, J., Chandler, M. and Cattaneo, A. 1998. Delta N-15 evidence for nitrogen fixation associated with macroalgae from a seagrass-mangrove coral reef system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **167**: 297-299.
- Fry, B. 2006. *Stable Isotope Ecology*. 1st ed. Springer. USA. 284 pp.
- Gardner, T. A., Cote, I. M., Gill, J. A., Grant, A., Watkinson, A. R. 2003. Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *Science* **301**: 958-960.
- Glibert, P. M. and Bronk, D. A. 1994. Release of dissolved organic nitrogen by marine diazotrophic cyanobacteria, *Trichodesmium* spp. *Applied and Environmental Microbiology*. **60(11)**: 3996-4000.
- Herrera-Silveira, J. A., Ramírez-Ramírez, J. and Zaldivar-Jiménez, A. 1998. Overview and characterization of the hidrology and primary producer

- Community of selected Coastal Lagoons of Yucatan, Mexico. *Aquatic Ecosystem Health and Management Society*. **1**: 353-372.
- Hanshaw, B. B. and Back, W. 1980. Chemical mass wasting of the northern Yucatan Peninsula by groundwater dissolution. *Geology*. **8**: 222-224.
- Lamb, K. and Swart, P. K. 2008. The carbon and nitrogen isotopic values of particulate organic material from the Florida Keys: a temporal and spatial study. *Coral reefs*. **27**: 351-362.
- Lapointe, B. E., O'Connell, J. D., Garrett, G. S., 1990. Nutrient couplings between on-site sewage disposal systems, groundwaters, and nearshore surface waters of the Florida Keys. *Biogeochemistry*. **10**: 289-308.
- Lapointe, B. E., Littler, M. M. and Littler, D. S. 1993. Modification of benthic community structure by natural eutrophication: The Belize Barrier Reef. *Proc. 7th Int. Coral Reef Symp.* University of Miami. Miami, Florida. **1**: 323-334.
- Lapointe, B. E. 1997. Nutrient thresholds for bottom-up control of macroalgal blooms on coral reefs in Jamaica and southeast Florida. *Limnol. Oceanogr.* **42**: 1119-1131.
- Lapointe, B. E. and Thacker, K. 2002. Community-based water quality and coral reef monitoring in the Negril Marine Park, Jamaica: land-based nutrient inputs and their ecological consequences. pp. 939-963. In: Porter, J. W., Porter, K. G. (Eds.), *The everglades, Florida Bay, and Coral Reefs of the Florida Keys. An ecosystem sourcebook*, CRC, Boca Raton, FL.
- Lapointe, B. E., Barile, P. J. and Matzie, W.R. 2004. Anthropogenic nutrient enrichment of seagrass and coral reef communities in the Lower Florida Keys: discrimination of local versus regional nitrogen sources. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **308**: 23-58.
- Lapointe, B. E., Barile, P. J., Littler, M. M. and Littler, D. S. 2005. Macroalgal blooms on southeast Florida coral reefs: II. Cross-shelf discrimination of nitrogen sources indicates widespread assimilation of sewage nitrogen. *Harmful Algae*. **4**: 1106-1122.
- Lapointe, B. E. and Bedford B. J. 2010. Ecology and nutrition of invasive *Caulerpa brachypus f. parvifolia* blooms on coral reefs off southeast Florida, U.S.A. *Harmful algae*. **9**: 1-12.

- Lapointe, B. E., Langton, R., Bedford, B. J., Potts, A. C., Day, O. and Hu C. 2010. Land-based nutrient enrichment of the Buccoo Reef Complex and fringing coral reefs of Tobago, West Indies. *Marin. Pollut. Bullet.* **60**: 334-343.
- Larkum, A. W. D., Kennedy, I. R. and Muller, W. J. 1988. Nitrogen fixation on a coral reef. *Marin. Biol.* **98**: 143-155.
- Littler, M. M., Littler, D. S. and Titlyanov. 1991. Comparisons of N- and P-limited productivity between high granitic islands versus low carbonate atolls in the Seychelles Archipelago: a test of the relative-dominance paradigm. *Coral Reefs.* **10**: 199-209.
- Littler, M. M., Littler, D. S. and Lapointe, B. E. 1992. Modification of tropical reef community structure due to cultural eutrophication: The southwest coast of Martinique. *Proc. 7th Coral Reef Symp.*, Guam 1: 335-343.
- Littler, M. M., Littler, D. S. and Brooks, B. L. 2006. Harmful algae on tropical coral reefs: Bottom-up eutrophication and top-down herbivory. *Harmful Algae* **5**: 565-585.
- Lobban, C. S. and Harrison, P. J. 1994. *Seaweed Ecology and Physiology*. Cambridge University Press. 366 pp.
- McClelland, J. W. and Valiela, I. 1998. Linking nitrogen in estuarine producers to land-derived sources. *Limnol. Oceanogr.* **43(4)**: 577-585.
- Merino M.I. y Otero, D.L. 1991. Atlas Ambiental Costero, Puerto Morelos-Quintana Roo. Fondo de Publicaciones y Ediciones. Centro de Investigaciones de Quintana Roo. México. 80 pp.
- Montoya, J. P. 2007. Natural abundance of ¹⁵N in marine planktonic ecosystems. En: Michener, R. and Lajtha, K. (Eds). *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*. Blackwell Publishing. USA. pp 176-201.
- Moya-Palencia, M. y Pruneda-Padilla, R. 1982. La protección del medio ambiente y el turismo. En: M. López-Portillo (Ed.). *El Medio Ambiente en México: Temas, Problemas y Alternativas*. Fondo Cult. Econ., México. pp 233-244.
- Mutchler, T., Dunton, K. H., Townsend-Small, A., Fredriksen, S. and Rasser, M. K. 2007. Isotopic and elemental indicators of nutrient sources and status of

coastal habitats in the Caribbean Sea, Yucatan Peninsula, Mexico. *Estuar. Coastal Shelf Sci.* **74**: 449-457.

- Mutchler, T., Mooney, R. F., Wallace, S., Podsim, L., Fredriksen, S. and Dunton, K. H. 2010. Origins and fate of inorganic nitrogen from land to coastal ocean on the Yucatan Peninsula, Mexico. En: Kennish, M. J. and Paerl, H. W. (Eds.). *Coastal Lagoons, Critical Habitats of Environmental Change*. CRC Press, USA. pp. 283-305.
- O'Neil, J. M., and Capone, D. G. 1989. Nitrogenase activity in tropical carbonate marine sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **56**: 145-156.
- O'Neil, J.M. and D.G. Capone, 2008. Nitrogen cycling in coral reef environments. En: D.G. Capone, D.A. Bronk, M.R. Mulholland & E.J. Carpenter (Eds). *Nitrogen in the Marine Environment*. 2a. ed. Elsevier, USA. pp 949-989.
- Ordoñez, I. C. y García M. R. 2010. Formas kársticas comunes de los cenotes del estado de Quintana Roo (México). *Revista Electrónica de Medio Ambiente.* **9**: 15-35.
- Pandolfi, J. M., Bradbury, R. H., Sala, E., Hughes, T. P., Bjorndal, K. A., Cooke, R. G., McArdle, D., McClenachan, D., Newman, M. J. H., Paredes, G., Warner, R. R., and Jackson, J. B. C. 2003. Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science.* **301**: 955-958.
- Paytan, A., Shellenbarger, G. G., Street, J. H., Gonneea, M. E., Davis, K., Young, M. B. and Moore, W. S. 2006. Submarine groundwater discharge: an important source of new inorganic nitrogen to coral reef ecosystems. *Limnol. Oceanogr.* **51 (1)**: 343-348.
- Phillips, D. L. and Koch, P. L. 2002. Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models. *Oecologia.* **130**: 114-125.
- Rasheed, M., Badran, M. I., Richter, C. and Huettel, M. 2002. Effect of reef framework and bottom sediment on nutrient enrichment in a coral reef of the Gulf of Aqaba, Red Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **239**: 277-285.
- Risk, M. J., Lapointe, B. E., Sherwood, O. A. and Bedford, B. J. 2009. The use of $\delta^{15}\text{N}$ in assessing sewage stress on coral reefs. *Mar. Pollut. Bull.* **58**: 793-802.

- Scheffers, R. S., Nieuwland, G., Bak, R. P. M. and van Duyl, F. C. Removal of bacteria and nutrient dynamics within the coral reef framework of Curacao (Netherlands Antilles). *Coral Reefs*. **23**: 413-422.
- Secretaria de Turismo. 2005. Indicadores Turísticos. Quintana Roo, México. <http://sedetur.groo.gob.mx/estadisticas/estadisticas.php>.
- Sharp, Z. 2007. *Principles of Stable Isotope Distribution*. Pearson Prentice Hall. USA. 344 pp.
- Smith, S. V., Marshall Crossland, J. I. and Crossland, C. J. 1999. Mexican and Central American Coastal Lagoon Systems: Carbon, Nitrogen and Phosphorus Fluxes (Regional Workshop II), LOICZ Reports and Studies No. 13, ii + 115 pp. LOICZ IPO, Texel, The Netherlands.
- Steward, W. D. P. 1974. *Algal Physiology and Biochemistry*. University of California Press, USA. 989 pp.
- Szmant, A. M. 2002. Nutrient enrichment on coral reefs: Is it a major cause of coral reef decline? *Estuaries* **25**: 743 - 766.
- Tyler, A. C., McGlathery, K. J. and Macko, S. A. 2005. Uptake of urea and amino acids by the macroalgae *Ulva lactuca* (Chlorophyta) and *Gracilaria vermiculophylla* (Rhodophyta). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **294**: 161-172.
- Umezawa, Y., T. Miyajima, H. Kayanne, and I. Koile. 2002. Significance of groundwater nitrogen discharge into coral reef at Ishigaki Island, southwest Japan. *Coral Reefs*. **21**: 346-356.
- Valiela, I., Collins, G., Kremer, J., Lajtha, K., Geist, M., Seely, B., Brawley, J. and Sham, C. H. 1997. Nitrogen loading from coastal watersheds to receiving estuaries: new method and application. *Ecological Applications*. **7(2)**: 358-380.
- Vonk, J. A., Middelburg, J. J., Stapel, J. and Bouma, T. J. 2008. Dissolved organic nitrogen uptake by seagrasses. *Limnol. Oceanogr.* **53(2)**: 542-548.
- Wada, E. and Hattori, A. 1978. Nitrogen isotope effects in the assimilation of inorganic nitrogenous compounds by marine diatoms. *Geomicrobiol.* **1**:85-101.
- Worthington, S. R., Ford, D. C. and P. A. Beddows. 2000. Porosity and permeability enhancement in unconfined carbonate aquifers as a result of solution. En: A. D. Klimchouk, D. C. Ford, A. M. Palmer, and W. Dreybrodt

(Eds.), *Speleogenesis: Evolution of Karst Aquifers*. National Speleological Society, Huntsville, Alabama, USA. pp. 463-472.

Zar, J. H. 2010. *Biostatistical Analysis*. 5th ed. Prentice Hall Pearson. USA. 944 pp.

Zhi-Ming, Y., Waser, N. A. D. and Harrison, P. J. 2004. Effect of different nitrogen pools on nitrogen isotopic fractionation during the uptake by marine microalgae. *Oceanologia et limnologia Sinica*. 2004-06.

Anexos

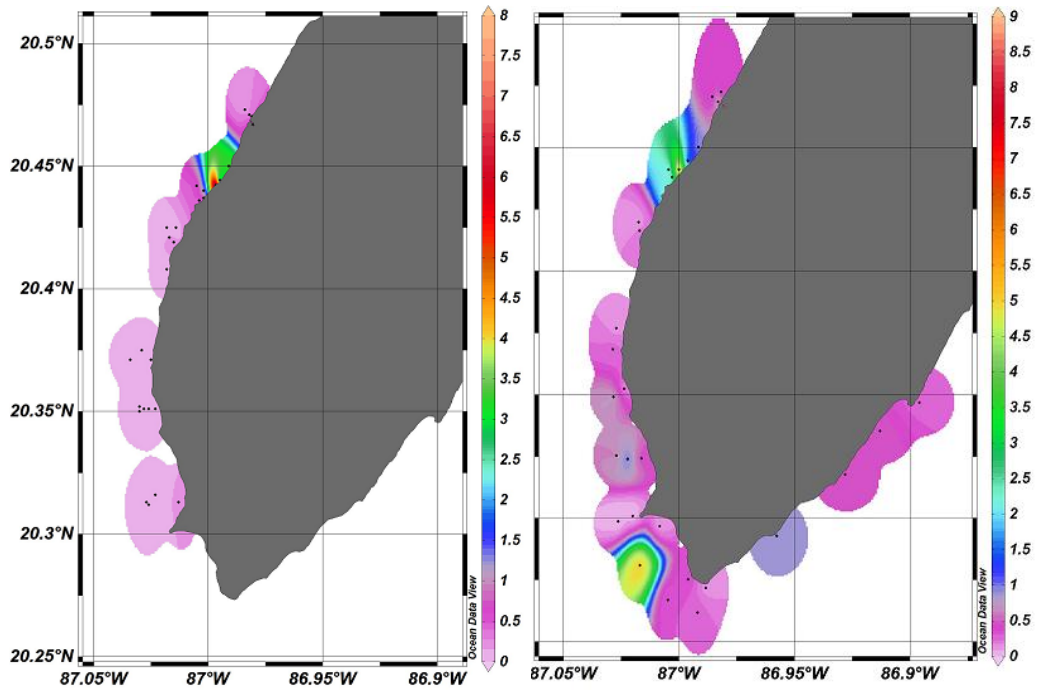


Fig. A. Distribución espacial de NO₃ (concentración en µM) en PNAC. Extremo izquierdo, noviembre-diciembre 2006; extremo derecho, mayo-julio 2007

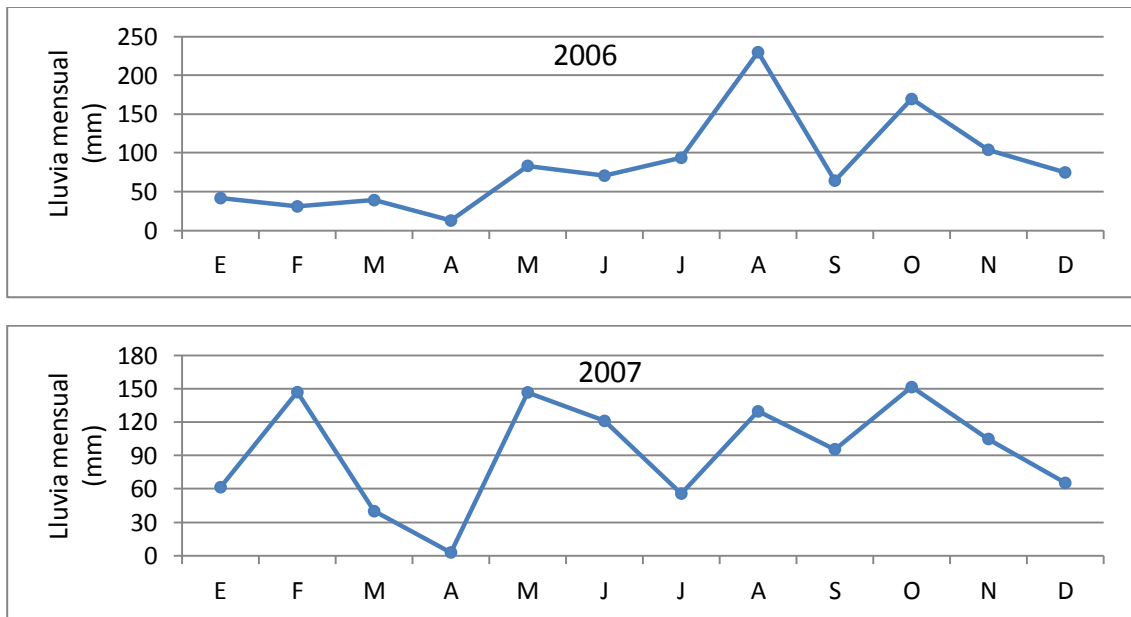


Fig. B. Precipitación pluvial promedio mensual para la zona de estudio

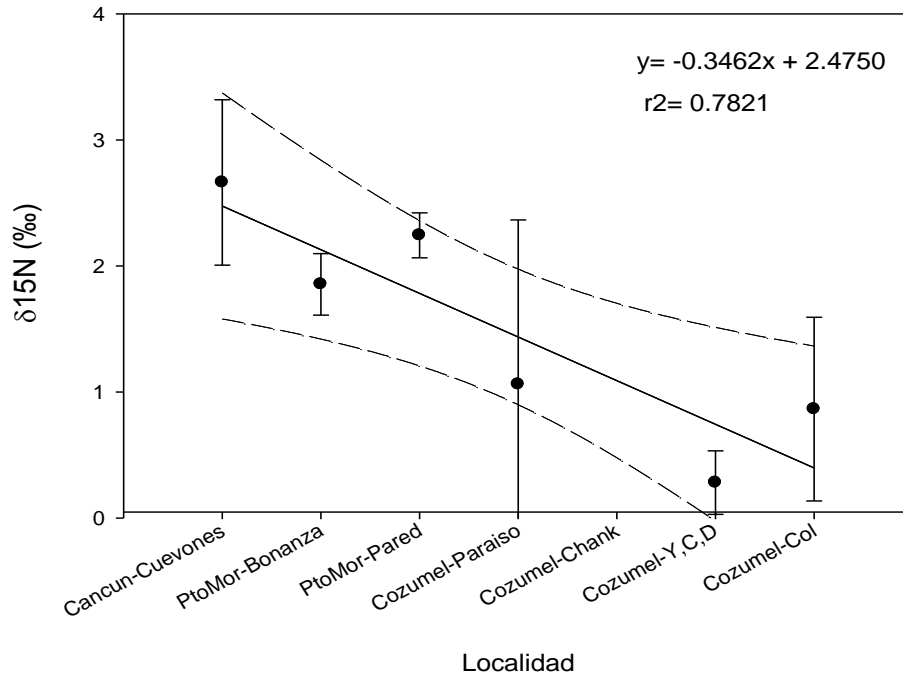


Fig. C. $\delta^{15}\text{N}$ promedio de tejido algal para las distintos sitios de muestro correspondiente a noviembre-diciembre del 2006

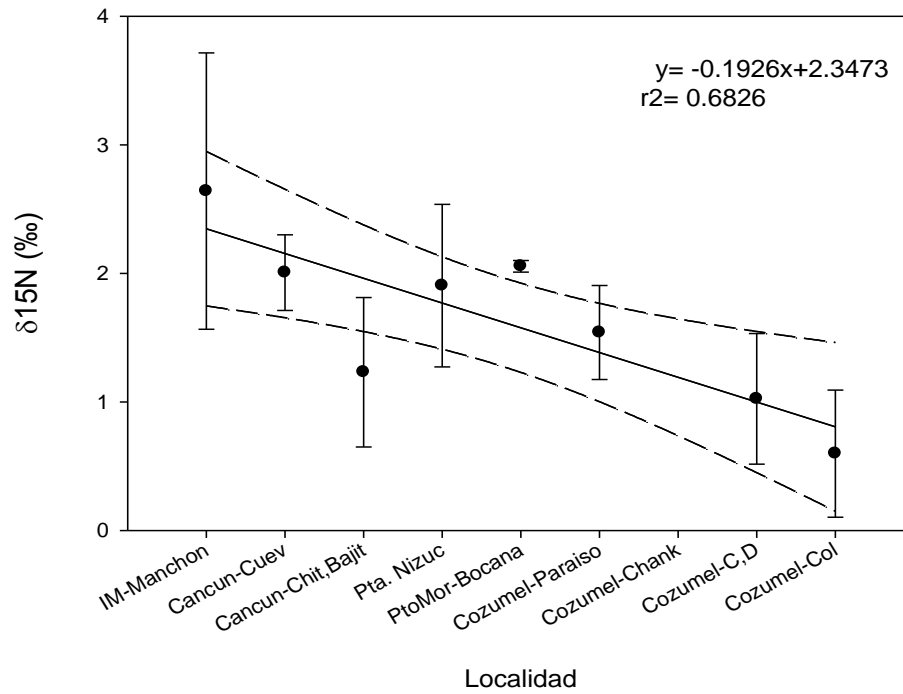


Fig. D. $\delta^{15}\text{N}$ promedio de tejido algal para las distintos sitios de muestro correspondientes a mayo-julio del 2007

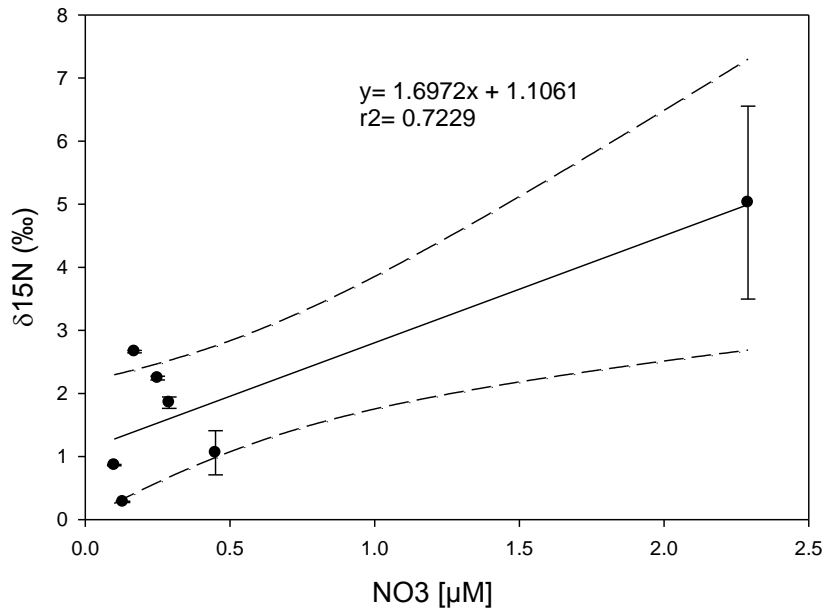


Fig. E. $\delta^{15}\text{N}$ promedio de tejido algal contra concentración promedio de NO_3 de todas las zonas de muestro durante noviembre-diciembre del 2006

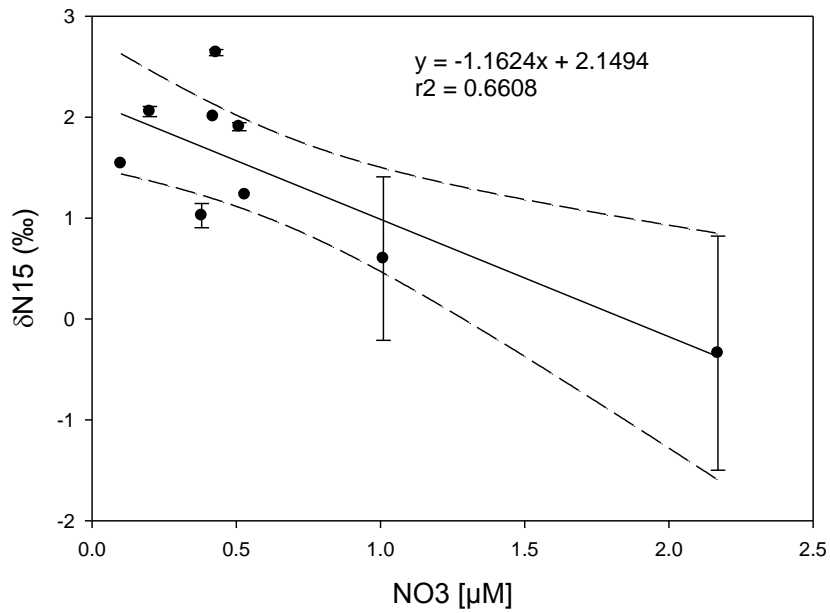


Fig. F. $\delta^{15}\text{N}$ promedio de tejido algal contra concentración promedio de NO_3 de todas las zonas de muestro durante mayo-julio del 20

Tabla I. Parámetros estadísticos obtenidos de la prueba ANOVA factorial para los distintos nutrientes y para el $\delta^{15}\text{N}$ (Ss: cuadrado medio, df: grados de libertad, MS: cuadrado medio).

	Ss	df	MS	F	p
NID					
Época	6.66	1	6.66	9.49	0.003
Localidad	12.89	9	1.43	2.04	0.043
Época*Local	2.95	9	0.33	0.47	0.89
NH₄					
Época	12.58	1	12.58	42.37	0.000
Localidad	5.80	9	0.64	2.17	0.031
Época*Local	2.29	9	0.25	0.86	0.57
NO₃					
Época	5.91	1	5.91	9.72	0.002
Localidad	16.26	9	1.81	2.97	0.004
Época*Local	3.00	9	0.33	0.55	0.84
NH₄/NID					
Época	0.15	1	0.15	1.32	0.25
Localidad	1.22	9	0.14	1.17	0.33
Época*Local	0.81	9	0.09	0.78	0.64
PO₄					
Época	0.18	1	0.18	2.54	0.12
Localidad	3.07	9	0.34	4.92	0.000
Época*Local	2.47	9	0.27	3.95	0.000
NID/P					
Época	9.00	1	8.99	12.58	0.001
Localidad	18.80	9	2.09	2.92	0.004
Época*Local	8.27	9	0.92	1.29	0.26
Silicatos					
Época	5.59	1	5.59	16.21	0.000
Localidad	11.13	9	1.24	3.59	0.001
Época*Local	2.27	9	0.25	0.73	0.68
$\delta^{15}\text{N}$					
Época	9.12	1	9.12	6.36	0.017
Localidad	23.28	4	5.82	4.06	0.009
Época*Local	38.39	4	9.60	6.69	0.000

Tabla II. Composición isotópica ($\delta^{15}\text{N}$) de las algas muestreadas durante Noviembre – Diciembre del 2006 por localidad.

Localidad	Género - Especie	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	Tipo
Cancún - Cuevones	<i>Dictyota</i> sp.	2.02	Café
	<i>Sargassum</i> sp.	1.23	Café
	Filamentosa	3.19	Roja
	<i>Codium</i> sp.	4.22	Verde
Pto. Morelos - Bonanza	<i>Sargassum</i> sp.	1.50	Café
	<i>Turbinaria turbinata</i>	1.69	Café
	<i>Dictyota</i> sp.	1.40	Café
	<i>Thalassia testudinum</i>	0.62	Pasto
	<i>Avrainvillea</i> sp.	1.33	Verde
	<i>Udotea</i> sp.	2.54	Verde
	<i>Udotea flabellum</i>	2.68	Verde
Pto. Mor. - Pta. Caracol	<i>Halodule wrightii</i>	2.42	Pasto
	<i>Thalassia testudinum</i>	2.21	Pasto
Pto. Mor. – La Pared	<i>Thalassia testudinum</i>	2.20	Pasto
	<i>Halimeda tuna</i>	2.07	Verde
Cozumel – Paraíso	<i>Penicillus pyriformis</i>	2.37	Verde
	<i>Halimeda goreau</i>	-0.25	Verde
Cozumel – Chankanaab	<i>Dictyota</i> sp.	6.60	Café
	<i>Penicillus pyriformis</i>	3.45	Verde
Cozumel – Yucab	<i>Lobophora variegata</i>	-0.85	Café
	<i>Halimeda goreau</i>	-0.02	Verde
	<i>Ulothrix</i> sp.	0.33	Verde
Cozumel – El Cedral	<i>Styopodium zonale</i>	-0.06	Café
	<i>Dictyota</i> sp.	0.16	Café
	<i>Penicillus pyriformis</i>	1.61	Verde
Cozumel – Dalila	<i>Lobophora variegata</i>	-0.20	Café
	<i>Ulothrix</i> sp.	0.24	Verde
	<i>Penicillus pyriformis</i>	1.32	Verde
Cozumel – Colombia	<i>Caulerpa racemosa</i>	3.02	Verde
	<i>Halimeda opuntia</i>	1.02	Verde
	<i>Dictyota</i> sp.	-1.4	Café
	<i>Halimeda</i> sp.	1.48	Verde
Cozumel - Colombia	<i>Ulothrix</i> sp.	0.20	Verde

Tabla III. Composición isotópica ($\delta^{15}\text{N}$) de las algas muestreadas durante Mayo del 2007 por localidad.

Localidad	Género - Especie	$\delta^{15}\text{N}$	Tipo
Isla Mujeres – Manchones	<i>Sargassum</i> sp.	1.57	Café
	<i>Codium</i> sp.	3.72	Verde
Cancún – Cuevones	<i>Sargassum</i> sp.	2.87	Café
	<i>Dictyota</i> sp.	1.56	Café
	<i>Dictyota dichotoma</i>	1.83	Café
	<i>Halimeda</i> sp.	1.77	Verde
Cancún – Chitales	<i>Styopodium zonale</i>	1.53	Café
Cancún – El Bajito	<i>Lobophora variegata</i>	-0.45	Café
	<i>Dictyota</i> sp.	1.62	Café
	<i>Galaxaura</i> sp.	2.23	Roja
Punta Nizuc	<i>Styopodium zonale</i>	0.81	Café
	<i>Codium</i> sp.	3.0	Verde
	<i>Halimeda tuna</i>	1.91	Verde
Pto. Mor. – Bocana	<i>Dictyopteris</i> sp.	2.01	Café
	<i>Halimeda tuna</i>	2.10	Verde
Cozumel – Paraíso	<i>Halimeda</i> sp.	1.03	Verde
	<i>Lobophora variegata</i>	1.34	Café
	<i>Penicillus pyriformis</i>	2.25	Verde
Cozumel – Chankanaab	<i>Lobophora variegata</i>	1.52	Café
	<i>Dictyosphaeria cavernosa</i>	0.005	Verde
	<i>Anadyomena stellata</i>	-1.67	Verde
	<i>Ulothrix</i> sp.	-1.21	Verde
Cozumel – Cedral	<i>Udotea sublittoralis</i>	2.05	Verde
	<i>Penicillus pyriformis</i>	1.70	Verde
Cozumel – Dalila	<i>Udotea</i> sp.	1.22	Verde
	<i>Penicillus pyriformis</i>	1.57	Verde
	<i>Halimeda goreau</i>	1.07	Verde
	<i>Anadyomene stellata</i>	-1.42	Verde
Cozumel – Colombia	<i>Dictyota</i> sp.	-0.04	Café
	<i>Lobophora</i> sp.	-0.28	Café
	<i>Penicillus</i> sp.	1.91	Verde
	<i>Halimeda</i> sp.	0.80	Verde