

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA

FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS



Evaluación de las praderas de *Phyllospadix torreyi* y *Phyllospadix scouleri* como sistemas fijadores de carbono azul en una isla del Pacífico Mexicano

TESIS

QUE PARA CUBRIR EL REQUISITO PARA OBTENER EL GRADO DE

LICENCIADO EN OCEANOLOGÍA

PRESENTA

JESSICA ANAYANSI GARCÍA PANTOJA

Ensenada, Baja California, febrero del 2023

RESUMEN

En las costas del Pacífico Norteamericano, las praderas de *Phyllospadix torreyi* y *Phyllospadix scouleri* representan ecosistemas vegetales altamente productivos en términos de biomasa vegetativa. Además, constituyen las únicas praderas de pastos marinos en la mayoría de las islas del Pacífico Mexicano, recientemente declaradas por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) como Reserva de la Biósfera Islas del Pacífico de la Península de Baja California (RBIPPBC) y forman parte de la red de Regiones Marinas Prioritarias por la CONABIO. Sin embargo, y a diferencia de otros pastos marinos en México, se sabe poco acerca de la biología y ecología de estas especies, y se desconocen casi por completo aspectos particulares relevantes en el contexto del cambio climático, como su potencial en la fijación de Carbono Azul. Entre las causas más importantes se pueden destacar la ausencia de mapas de distribución (mapas de stock de carbono) o la escasez de datos de productividad primaria neta (fotosíntesis *versus* respiración). El presente estudio examinó el papel de las praderas de *P. scouleri* y *P. torreyi* en cuanto a fijación de carbono inorgánico disuelto (CID), y su potencial como sistemas fijadores de C-azul en una zona insular prístina (Isla de Todos Santos, Ensenada, Baja California) dentro de la Reserva de la Biosfera Islas del Pacífico. El objetivo de este estudio fue cuantificar la capacidad de fijación neta de carbono inorgánico disuelto por una pradera de *Phyllospadix*, y el Carbono total almacenado que supone su biomasa área y subterránea. Para ello se cuantificó el área total ocupada por la pradera mediante la georreferenciación *in situ* de sus límites, así como la cobertura y biomasa total por unidad de área, en dos estaciones del año (invierno-verano). A su vez, en laboratorio se analizaron las tasas de productividad fotosintética y de respiración. La capacidad de fijación neta de carbono inorgánico disuelto (CID) a nivel de pradera se cuantificó de acuerdo con la productividad vegetativa estimada, y con las tasas de fotosíntesis y respiración medidas en laboratorio mediante el uso de respirómetros. El promedio de fijación neta de carbono inorgánico disuelto fue de $\sim 1160 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ para invierno y $\sim 279 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ para verano, similar a los valores estimados para otras praderas marinas en México. La biomasa foliar supone un almacén de C de $\sim 5.52 \text{ Mg C ha}^{-1}$ para invierno y $8.36 \text{ Mg C ha}^{-1}$ para verano, muy superior a lo reportado para otras praderas. La estabilidad de la productividad vegetativa de estas praderas y su elevada biomasa fotosintética indican el importante papel de estas praderas como sistemas de C-azul.

Palabras clave: Pastos Marinos, Área Natural Protegida, Fotosíntesis, Respiración.


UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA
FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS

**Evaluación de las praderas de *Phyllospadix torreyi* y *Phyllospadix scouleri*
como sistemas fijadores de carbono azul en una isla del Pacífico Mexicano**


TESIS
QUE PARA CUBRIR EL REQUISITO PARA OBTENER EL GRADO DE
LICENCIADO EN OCEANOLOGÍA

PRESENTA
JESSICA ANAYANSI GARCIA PANTOJA

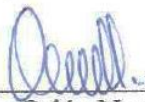
Aprobado por:
Comité De Tesis




Dr. Jose Miguel Sandoval Gil
Director de Tesis



Dr. Leonardo Ruiz Montoya
Co. director



Dr. Carlos Orión Norzagaray López
Sinodal



Dra. Cira Gabriela Montaña Moctezuma
Secretario

DEDICATORIAS

A mi *Madre* y mis *hermanas*, por su enorme apoyo, ejemplo, fuerza, alegría, resiliencia, confianza y amor incondicional. Las amo con todo mi corazón.

A mi *Padre*, por sembrar y alimentar mi curiosidad al mar y la naturaleza, por su ejemplo y su amor.

A mis *abuelos* y *abuelas*, por su amor y motivación.

A toda la *familia Ensenadense*, por acompañarme y apoyarme durante este viaje.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Autónoma de Baja California y la Facultad de Ciencias Marinas por ser mi hogar institucional y permitirme realizar mis estudios de licenciatura en las manos de los mejores profesores/investigadores. Gracias por proporcionarme las mejores oportunidades para mi crecimiento personal y académico.

Agradezco de todo corazón a todas las personas que me acompañaron en esta etapa de mi vida, capítulo “Licenciatura”. A mis amigos, compañeros y profesores, les agradezco su apoyo, atención, alegría, inspiración, sabiduría, paciencia, fuerza y su gran cariño. Más allá de los logros académicos que acontecieron durante este camino, para mí, el más grande, valioso y permanente es su amistad.

Agradezco profundamente, a mi tutor/maestro/amigo Jose Miguel Sandoval Gil. Te agradezco infinitamente por el apoyo incondicional, la confianza en mí, la motivación y alegría que me has compartido de principio a fin. Por incentivarme e inspirarme a lograr grandes objetivos y, sobre todo por tu increíble virtud de ser atento a cada uno de nosotros. Gracias por la oportunidad tan grandiosa de ser tu tesista y poder realizar este gran proyecto. Gran parte de mi personalidad académica y laboral ha sido construida bajo tu increíble ejemplo, lo que me hace muy feliz porque te admiro mucho. De corazón puedo decir que mejor tutor de tesis no pude tener. ¡Gracias infinitas Jose!

Gracias a la Dra. Gabriela Montaña y al Dr. Orión Norzagaray por sus valiosas aportaciones a esta tesis, su acompañamiento y apoyo.

Agradezco a todo el grupo de Botánica Marina, mi gran familia académica. Gracias por recibirme con las manos abiertas desde un principio y brindarme el mejor de los apoyos para crecer y evolucionar. A Laura, por su apoyo incondicional, su confianza, tiempo, paciencia y amistad y al Dr. Zertuche por todo su apoyo. Gracias al laboratorio de

Botánica Marina por brindarme todas las herramientas necesarias para poder realizar mi proyecto de tesis. Sin el apoyo de todos ustedes este proyecto no hubiese sido el mismo.

Finalmente, agradezco al team *Phyllospadix* por todo su apoyo. Gracias a Leo, Manu, Jose, Pepe, y Alejandra por ser parte de este gran viaje de descubrimiento por las increíbles praderas de *Phyllospadix*. Gracias por todo su apoyo en campo y laboratorio.

Especialmente, a mi compañero Manu, por ser cómplice de principio a fin, por su apoyo, su amor, y paciencia. Por hacer más bella y divertida esta travesía, te amo.

CONTENIDO

RESUMEN.....	2
DEDICATORIAS	4
AGRADECIMIENTOS.....	5
CONTENIDO.....	7
LISTA TABLAS	8
LISTA FIGURAS.....	8
1. INTRODUCCIÓN	10
2. JUSTIFICACIÓN	14
3. OBJETIVOS.....	15
3.1. OBJETIVO GENERAL.....	15
3.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	15
4. METODOLOGÍA.....	16
4.1. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO.....	16
4.2. DISEÑO DEL PLAN DE MONITOREO.....	17
4.3. CARACTERIZACIÓN DE PARÁMETROS AMBIENTALES DEL SITIO ESTUDIO	18
4.4. DESCRIPTORES BIOLÓGICOS A NIVEL PRADERA	19
4.5. DESCRIPTORES FENOLÓGICOS A NIVEL DE HAZ.....	20
4.6. PRODUCTIVIDAD (FOTOSÍNTESIS Y RESPIRACIÓN).....	20
4.7. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	22
5. RESULTADOS	23
5.1. PARAMETROS AMBIENTALES (TEMPERATURA E IRRADIANCIA)	23
5.2. CARACTERÍSTICAS GENERALES	24
5.2.1. A NIVEL HAZ.....	24
5.2.2. A NIVEL DE PRADERA	25
5.3. PRODUCTIVIDAD (FOTOSÍNTESIS Y RESPIRACIÓN).....	27
5.4. PARÁMETROS DE CURVAS P-E	28
5.5. PRODUCTIVIDAD NETA DE CID	29
5.6. FIJACIÓN NETA DE CID A NIVEL DE PRADERA	30
5.7. CONTENIDO DE C EN TEJIDOS	31
6. DISCUSIÓN.....	32
Dinámicas de crecimiento con relación a la estacionalidad y profundidad.....	32
Variabilidad de los parámetros fotosintéticos y respiración.....	34
Papel de <i>Phyllospadix</i> spp como fijador de carbono azul	36
7. CONCLUSIONES	38
8. REFERENCIAS	39
9. ANEXOS	44

LISTA TABLAS

- Tabla I.** Variación de los parámetros fenológicos a nivel haz por estación del año (verano e invierno) y el rango batimétrico (0- 1, 1- 3 y 3- 5 m). Los valores presentados son los promedios y el error estándar (n=5). 24
- Tabla II.** Resultados del análisis de ANOVA de 1 y 2 vías para los descriptores biológicos en respuesta a los cambios de estación (invierno-verano) y el gradiente de profundidad (0- 1, 1- 3 y 3- 5 m). En el caso de la variable cobertura, se evaluaron las diferencias entre dos profundidades (Somero: 0 - 3m y Profundo: 3 – 5m) para cada estación con ANOVAS de 1 vía. 44

LISTA FIGURAS

- Figura 1.** Pradera marina de *Phyllospadix* objeto de estudio en la Isla Todos Santos. Los *polígonos verdes* (oscuro y claro) indican el área de la pradera marina para diferentes estaciones (invierno-verano). Dentro del polígono, las *líneas punteadas color blanco* indican los transectos fijos (T1–T5) sobre los que se realizó el muestreo de cobertura y la colecta de biomasa. El *punto rojo* indica la localización de los sensores de luz y temperatura. 18
- Figura 2.** Recolección de material y desarrollo de monitoreo en campo. Observación de la cobertura de la pradera (a) y cuadrante de 20 x 20 cm destinado a la recolección de los descriptores biomasa y densidad (b). 20
- Figura 3.** Esquema sobre la obtención de los parámetros fotosintéticos de las tasas de fotosíntesis vs irradiancia (curvas P-E). De la curva se obtiene la fotosíntesis neta y bruta (F_{neta} y F_{bruta}), respiración (R), irradiancia de saturación (E_k), irradiancia de compensación (E_c) y eficiencia fotosintética (α , alfa). Diagrama adaptado de Beer et al. (2014). 21
- Figura 4.** Valores de irradiancia PAR y temperatura medidas durante el periodo de muestreo (invierno-verano). Registradas a 5 m por debajo de la superficie, es decir, límite de pradera submareal. Invierno (a) y verano (b). 23
- Figura 5.** Valores estacionales de biomasa foliar (a), biomasa basal (b), biomasa total (c) y densidad de haces (d). Los valores se presentan 26

por rango batimétrico (somero, medio y profundo). Biomasa rizomática (*rizomas* y *raíces*) y total (*follaje* + *rizoma* y *raíces*). Los valores son medias y error estándar (n=5).

- Figura 6.** Tasas de productividad neta *versus* irradiancia (curvas P-E) expresadas por evolución de oxígeno disuelto de plantas en invierno y verano. 27
- Figura 7.** Valores de fotosíntesis neta (F_{neta} ; a), fotosíntesis bruta (F_{bruta} ; b), irradiancia de saturación (E_k ; c), respiración (d), eficiencia fotosintética (alfa; e) e irradiancia de compensación (E_c ; f) de *Phyllospadix* spp en cada muestreo (invierno y verano). Únicamente la F_{neta} presentó diferencias significativas entre estaciones. Los valores de significancia se indican en la esquina derecha de los gráficos. Los valores son medias y error estándar (n=6). 28
- Figura 8.** Tasas de productividad neta *versus* irradiancia (curvas P-E) (a, curvas P-E) en unidades evolución de carbono inorgánico disuelto. Valores de cocientes fotosintéticos en cada irradiancia y el cociente respiratorio (b). 29
- Figura 9.** Fijación neta de carbono inorgánico disuelto (CID) calculada a nivel de pradera. 30
- Figura 10.** Almacenamiento de carbono (Mg C ha^{-1}) por diferentes tejidos vegetales de *Phyllospadix* spp. Calculado para invierno (a) y verano (b). La línea dentro de la caja representa la mediana de los 5 transectos (ver Fig. 1). La caja representa los percentiles 25 y 75, y las líneas negras punteadas (bigotes) el rango total de los datos. La cruz es un valor atípico (outlier). Los colores debajo de las barras indican la estacionalidad, invierno (azul) y verano (naranja). 31

1. INTRODUCCIÓN

Las praderas de pastos marinos se encuentran entre los ecosistemas marinos costeros de mayor importancia, dado los servicios ecosistémicos y socio-económicos que promueven y representan (Barbier et al., 2011). En México existen 11 especies de pastos marinos que, según sus requerimientos ecológicos, ocupan distintas zonas costeras, desde zonas de rompiente hasta estuarios, esteros y bahías (Herrera-Silveira et al., 2019). Los ecosistemas de pastos marinos se encuentran entre las comunidades vegetales costeras más eficaces para la fijación y consecuente secuestro de carbono, definido como Carbono Azul (C-azul; Nellemann et al., 2009). Se ha reportado que estos ecosistemas secuestran aproximadamente entre 20.73 y 50.59 Tg C año⁻¹, el cual pasa a formar parte del material vegetal como hojas, rizomas y raíces (Ramírez-García et al., 2019).

En México, el C-azul se ha cuantificado a partir del C contenido en los tejidos vegetales y en el sustrato circundante. Herrera-Silveira et al. (2019) revisaron los stocks (almacenes) de C-azul en las praderas mexicanas de pastos marinos; también se han datado los sustratos y se han determinado las tasas de sedimentación en praderas de pastos marinos por medio del análisis de isótopos radioactivos (Pb₂₁₀) (Cuéllar-Martínez et al., 2020).

Hasta ahora, los esfuerzos dirigidos a cuantificar el carbono de estas comunidades en México, se han centrado principalmente en la cuantificación del carbono contenido en los tejidos vegetales. Sin embargo, aún existe un importante desconocimiento acerca de la distribución y cobertura de las praderas marinas mexicanas, información relevante que permitiría la obtención una estimación de los stocks de C, su distribución espacial, así como del principal proceso que permite la captación de carbono inorgánico disuelto (CO₂

y HCO_3^-) por las plantas, y su transformación en material vegetal (*i.e.*, las tasas de fijación neta a nivel de pradera (=fotosíntesis - respiración).

El género *Phyllospadix* incluye a cinco especies: *Phyllospadix torreyi*, *P. scouleri*, *P. serrulatus*, *P. japonicus* y *P. iwatensis* (Green et al., 2003), de las cuales solo las tres primeras habitan en la costa oeste de Norte América (Pearse et al., 2015; Ramírez-García et al., 2002). *Phyllospadix torreyi* y *Phyllospadix scouleri* se encuentran entre los pastos marinos más productivos ($11.3 \text{ g PS m}^{-2} \text{ d}^{-1}$; Kennedy et al., 2010) y se distribuyen desde Alaska hasta Baja California Sur, México (Ramírez-García et al., 2002). En el Pacífico costero de Baja California, estas especies conforman praderas intermareales y submareales someras (hasta ~5 m de profundidad) sobre sustrato rocoso, y en ambientes caracterizados por una elevada energía hidrodinámica (Short y Coles., 2001; Ramírez-García et al., 2002). Su distribución también incluye las islas del Pacífico Mexicano, recientemente declaradas por la CONANP (2005) como Reserva de la Biósfera Islas del Pacífico de la Península de Baja California (RBIPPBC). Sólo los trabajos de Ramírez-García et al. (1988 y 2002) reportan las variaciones espacio-temporales de las praderas marinas de *Phyllospadix* en Baja California, así como su biomasa y crecimiento en relación con la limitación de nutrientes en la columna de agua. Sin embargo, debido al diseño experimental, especialmente con respecto a los métodos de muestreo empleados, los datos provistos en esas publicaciones se refieren principalmente a la pradera que queda emergida en la franja intermareal, excluyendo la porción submareal.

Dentro de los múltiples servicios ecosistémicos que brindan especies del género *Phyllospadix* se encuentran: 1) la estabilización del sedimento y reducción energética del oleaje (zonas de amortiguamiento); 2) mantenimiento de la calidad del agua a través del control de flujos de nutrientes y retención de contaminantes (biofiltros); 3) regulación de

la alcalinidad del agua a escala de la pradera (pueden actuar, por tanto, como potencial refugio para los organismos calcificadores frente a la acidificación del agua de mar); 4) contribuyen a la fijación y secuestro de carbono (C-azul) (Nellemann, 2009); y 5) la conformación de los parches de pastos aumenta la complejidad topográfica, brindando nichos para múltiples taxas, y promoviendo una mayor biodiversidad. Esto último se traduce en que las praderas puedan actuar como zonas de refugio, reproducción y alimentación de distintas especies de peces e invertebrados (moluscos y crustáceos) de interés comercial y ecológico, lo que hace que estos sistemas sean considerados de alta importancia para las comunidades pesqueras de Baja California (Riosmena-Rodríguez y Rodríguez-Salinas, 2014).

Las praderas marinas de *Phyllospadix* crecen frecuentemente en zonas costeras urbanas, por lo que pueden estar expuestas a diferentes impactos antropogénicos (Honing et al., 2017). La potencial susceptibilidad de estas praderas a la influencia directa de actividades antropogénicas, y los servicios ecosistémicos que se le atribuyen (p. ej., zonas de refugio y reproducción de especies de importancia para pesquerías; Barbier et al., 2011), han suscitado el estudio de su biología y ecología, o incluso estrategias para su restauración en zonas impactadas (Reed et al., 1998; Bull y Holbrook., 2004). Por otro parte, las praderas de *Phyllospadix* se caracterizan por una elevada productividad foliar, que contrasta con un reducido sistema rizomático, aparentemente más adaptado a la fijación al sustrato rocoso que a la incorporación de nutrientes (Cooper y McRoy., 1988; Terrados y Williams., 1997; Kennedy et al., 2010). Su amplia distribución, así como su naturaleza perenne, su elevada biomasa fotosintética epigea y la alta disponibilidad de luz en el ambiente somero en el que se desarrolla, son factores que las convierten en especies prometedoras como bioindicadores de calidad del ambiente, o bien, como sistemas

fijadores de C-azul. Sin embargo, hasta la fecha, los estudios relativos a estos aspectos son muy escasos (Herrera-Silveira et al., 2019).

La evaluación de las praderas de *Phyllospadix* como sistemas de C-azul se alinea directamente con las propuestas de la Comisión de Cooperación Ambiental (CEC), que reconoce a Baja California entre las regiones prioritarias para recabar mapas de almacenes de C-azul en praderas de pastos marinos (CEC, 2016). Aunque algunas normas legislativas favorecen su protección, como la Norma Oficial Mexicana NOM-022-SEMARNAT (SEMARNAT, 2003) y la Norma Oficial Mexicana 059 (SEMARNAT, 2010) hoy en día las Islas del Pacífico solo disponen de figuras de protección en la zona terrestre. Por tal motivo, también se necesitan estudios que sirvan de línea de base para implementar figuras de protección en la zona marítima sumergida, y favorezcan la salud y equilibrio ecológico de los ecosistemas de pastos marinos.

2. JUSTIFICACIÓN

Se necesita generar conocimiento para 1) el desarrollo de proyectos nacionales e internacionales que pretenden evaluar el papel de los pastos marinos mexicanos como sistemas de Carbono Azul (*i.e.*, CEC, Programa Mexicano del Carbono), y 2) para la implementación de planes de monitoreo de praderas de *Phyllospadix* que incluyan sus porciones submareales, tanto en la costa peninsular Baja Californiana como en las Islas del Pacífico. A su vez, el desarrollo de esta tesis se sustenta en la ausencia de información crítica previa, resumida en los puntos siguientes:

1. No existen planes de monitoreo a largo plazo de la parte submareal de las praderas de *Phyllospadix* spp. Algunos planes de monitoreo implementados en EUA se centran únicamente en la parte intermareal de la pradera.
2. No existen reportes acerca del área y cobertura de praderas de *Phyllospadix* en las Islas del Pacífico Mexicano.
3. No existen estudios que reporten tasas de fijación de carbono inorgánico disuelto (CID) a nivel de pradera de *Phyllospadix* spp.
4. No existen estudios que reporten el contenido de carbono en los tejidos aéreos y subterráneos de *Phyllospadix* spp.
5. Entre otras regiones de Norteamérica, la península de Baja California es catalogada por la CEC como prioritaria para la obtención de mapas de stocks de C-azul por pastos marinos.

3. OBJETIVOS

3.1. OBJETIVO GENERAL

Implementar un plan de monitoreo piloto en praderas marinas de *Phyllospadix* spp. en una isla del Pacífico ANP (Isla de Todos Santos, Baja California; ITS), y evaluar su papel como sistemas fijadores de carbono.

3.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Obtener un mapa del área y estimar el área total de la pradera de *Phyllospadix* spp. de la ITS, incluyendo todo su rango batimétrico (hasta los ~5 m de profundidad) para dos estaciones contrastantes (invierno y verano).
2. Cuantificar los parámetros vegetativos a nivel de individuo (fenología de haz) y pradera (cobertura, densidad, número de flores, etc) en invierno y verano.
3. Cuantificar la productividad neta C de la pradera de *Phyllospadix* spp. en invierno y verano.
4. Estimar las tasas de fijación neta de CID a nivel de pradera en invierno y verano.
5. Estimar el contenido de Carbono (C-Azul) en la biomasa aérea y subterránea a nivel pradera de *Phyllospadix* spp. en invierno y verano.

4. METODOLOGÍA

4.1. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

La pradera marina de *Phyllospadix* spp., objeto de este estudio, se localiza en la Isla de Todos Santos Sur (ITSS, 31° 48' N 116° 47' O; Fig. 1), en la región oeste de la Bahía de Todos Santos (Ensenada, Baja California) y forma parte de la Reserva de la Biosfera Islas el Pacífico de la Península de Baja California (RBIPPBC). La pradera es mixta, constituida por las especies *P. torreyi* y *P. scouleri*, y se extiende en un rango batimétrico típico de estas especies (hasta los 5 m de profundidad).

La Isla de Todos Santos (ITS), se localiza entre los 31°48' N y 116° 47' O frente al municipio de Ensenada, Baja California (Fig. 1). Se compone de dos islas que están separadas por un canal estrecho; Isla Todos Santos Norte (ITSN) e Isla Todos Santos Sur (ITSS). Juntas adquieren un área de 117.92 ha (Samaniego-Herrera et al. 2007). La ITSS es la más extensa de las dos, con 87.21 ha, mientras que ITSN posee 30.71 ha (Samaniego-Herrera, et al 2007). Las islas se encuentran a 12 kilómetros de distancia de la costa en la parte norte (ITSN a San Miguel) y a 6 kilómetros de distancia en la parte sur (ITSS a Punta Banda), lo que conlleva la formación de dos bocas por los costados que permiten la comunicación de la bahía con el océano Pacífico.

4.2. DISEÑO DEL PLAN DE MONITOREO

Se establecieron cinco transectos fijos, perpendiculares a la línea de costa, desde la zona pleamar hasta los ~5 m de profundidad (Fig. 1); dichos transectos se utilizaron de referencia para estimar la cobertura, biomasa y densidad de la pradera mixta. Con el fin de cubrir el área total de la pradera, cada transecto tuvo aproximadamente 50 m de longitud, y fueron separados entre sí por una distancia de 50 m. Los muestreos se realizaron en invierno (15 de enero del 2020) y verano (15 de junio del 2020). Los transectos fueron geoposicionados en su límite superior (tierra) y límite inferior (océano) utilizando un GPS (Sistema de Geoposicionamiento Global; eTrex[®], Garmin, EUA). Esto funcionó para realizar los muestreos sobre los mismos transectos en ambas estaciones del año, y evitar en lo posible variaciones espaciales que pudieran confundir aquellas asociadas a las variaciones temporales (*i.e.*, entre estaciones) de los descriptores biológicos. Además del geoposicionamiento, se colocaron puntos de referencia en los transectos; en el límite inferior se utilizaron bloques de cemento señalados con boyas, y en el límite superior se colocaron tornillos de acero inoxidable fijados con epoxi al sustrato rocoso. El seguimiento de los transectos durante los muestreos se realizó mediante el uso de brújulas.

4.3. CARACTERIZACIÓN DE PARÁMETROS AMBIENTALES

Los datos de temperatura del agua y la irradiancia PAR en la pradera fueron monitoreados en modo continuo mediante sensores sumergibles (Pendant Temperature/Light 64K Data Logger -UA-002-64, HOBO-ONSET, EUA), que se instalaron en el límite inferior de la pradera sobre un muerto. Para la caracterización del periodo de invierno, se tuvieron que descartar 15 días de datos antecesores a la fecha de muestreo (15 de enero del 2020), ya que el sensor dejó de funcionar.

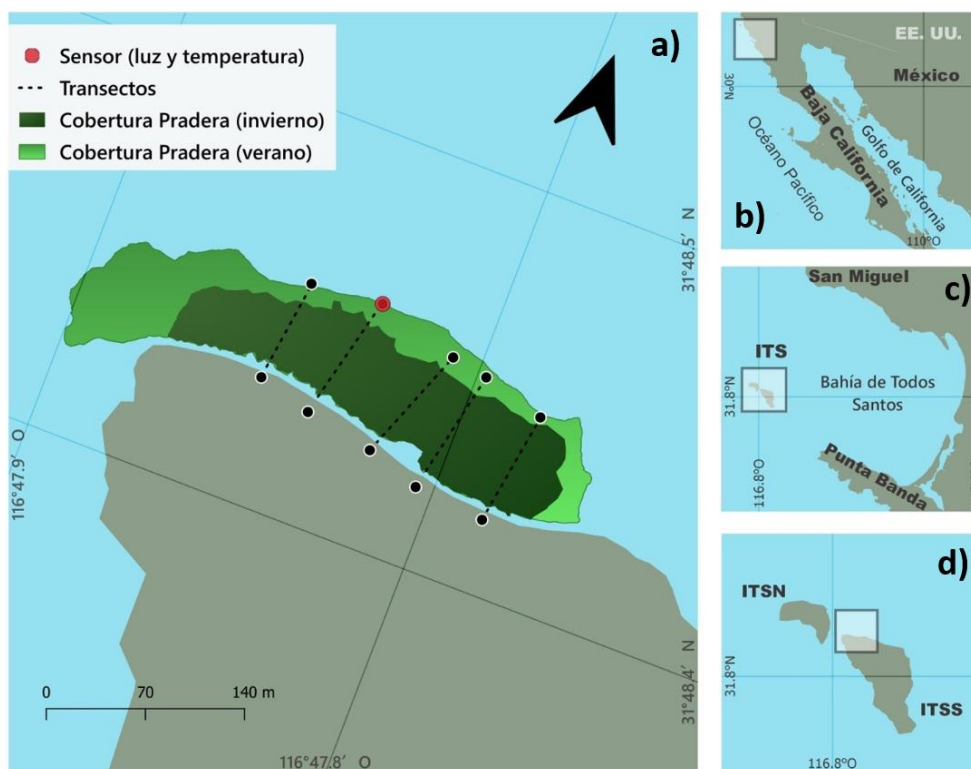


Figura 1. Pradera marina de *Phyllospadix* objeto de estudio en la Isla Todos Santos. Los polígonos verdes (oscuro y claro) indican el área de la pradera marina para diferentes estaciones: verde oscuro = invierno, verde claro = verano. Dentro del polígono, las líneas punteadas color blanco indican los transectos fijos (T1–T5) sobre los que se realizó el muestreo de cobertura y la colecta de biomasa. El punto rojo indica la localización de los sensores de luz y temperatura.

4.4. DESCRIPTORES BIOLÓGICOS A NIVEL PRADERA

La cartografía de la pradera se realizó en invierno y verano, mediante buceo libre, donde se delimitó el contorno externo de la pradera grabando de manera continua el trayecto con el uso de un GPS. Se calculó el área (m^2) del polígono resultante utilizando el software Google Earth.

El porcentaje de cobertura (%) de la pradera se determinó mediante el lance de cuadrantes de PVC de 1 x 1 m ($1 m^2$), subdivididos en cuatro sub-cuadrantes de 50 x 50 cm. Los lances ($n=5$ por transecto) se realizaron a lo largo (y ambos lados) de los transectos mediante buceo autónomo, de manera sistemática (cada 10 m), la técnica empleada fue la descrita por Duarte (2000) y Kirkman (1996; proveniente de Short et al., 2001). La biomasa (aérea y subterránea) vegetal y densidad de haces se determinó mediante la colecta total de material vegetal ($n=3$ por transecto) en un área de $400 cm^2$, usando cuadrantes de PVC de 20 x 20 cm de manera sistemática (iniciando a los 10 m) y colectando muestra cada 20 m (buscando la densidad máxima) en bolsas de malla.

El material colectado se transportó al laboratorio de Botánica Marina del IIO, donde los diferentes descriptores biológicos fueron analizados. Una vez enjuagadas las muestras con agua dulce, se separó por tipo de material biológico de la siguiente manera; follaje (haces), rizoma y raíces, material muerto (hojas dañadas), algas y flores. También se cuantificó el número total de haces de cada muestra, el número de flores, y se registró el peso seco total de tejidos de pastos. Para esto último, todo el material fue secado a $60^\circ C$ en una estufa, y pesado en una balanza analítica OAHUS (precisión de $\pm 0.0001 g$). Los descriptores a nivel de pradera (biomasa, número de flores, densidad de haces) fueron expresados por m^2 , teniendo en cuenta el área del cuadrante (20 x 20 cm) empleado para la colecta de las muestras.

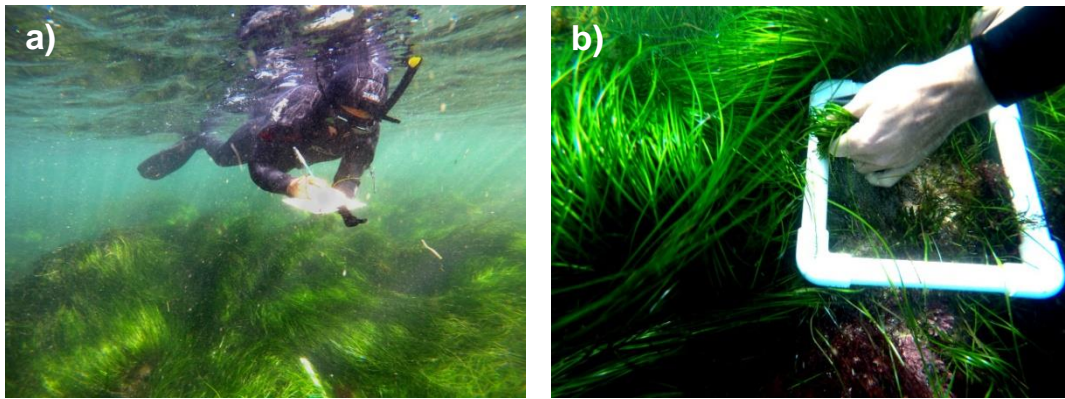


Figura 2. Recolección de material y desarrollo de monitoreo en campo. Observación de la cobertura de la pradera (a) y cuadrante de 20 x 20 cm destinado a la recolección de los descriptores biomasa y densidad (b).

4.5. DESCRIPTORES FENOLÓGICOS A NIVEL DE HAZ.

De las muestras para biomasa y densidad, se seleccionaron 5 haces, en los que se contó el número de hojas por haz y se midió el ancho y longitud de las distintas hojas.

4.6. PRODUCTIVIDAD (FOTOSÍNTESIS Y RESPIRACIÓN)

Las tasas de productividad se obtuvieron mediante el desarrollo de curvas P-E en laboratorio, en invierno y verano. Las tasas de fotosíntesis y respiración de haces *Phyllospadix* colectados en la pradera de estudio se midieron en laboratorio (n=6) mediante el método de evolución de oxígeno, y en incubaciones con un sistema de respirómetros y optodos (OXY-4SMA, Pre-Sens, EUA). El método y el manejo de material vegetal fueron similares a los descritos para macroalgas en Umanzor *et al.* (2020). Las tasas de productividad (curvas P-E) se ajustaron al modelo hiperbólico tangencial de Jassby y Platt (1976) y se obtuvieron los siguientes descriptores: tasa máxima fotosintética (F_{max}), tasa de fotosíntesis neta (F_{neta}), tasa de fotosíntesis bruta

(F_{bruta}) respiración (R), eficiencia fotosintética (alfa), irradiancia de compensación (E_c) e irradiancia de saturación (E_k).

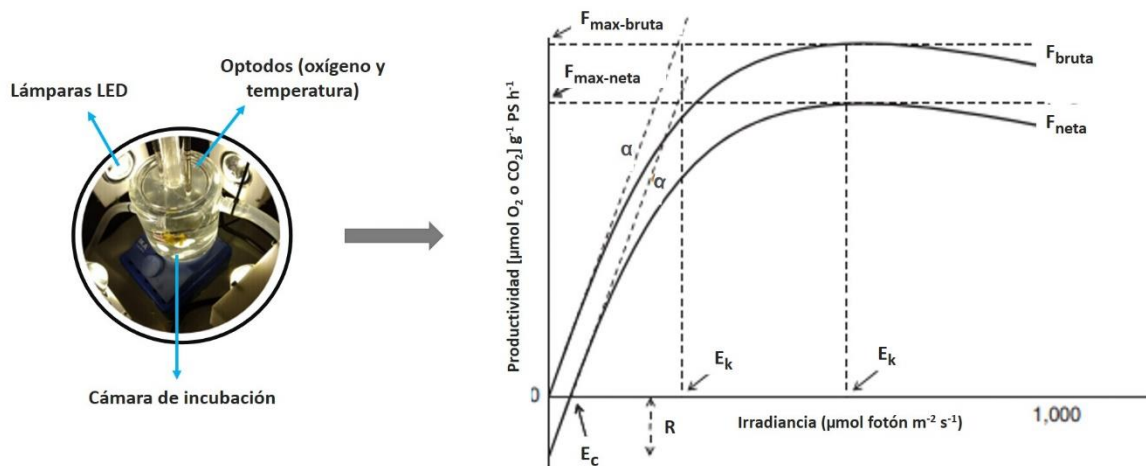


Figura 3. Esquema sobre la obtención de los parámetros fotosintéticos de las tasas de fotosíntesis vs irradiancia (curvas P-E). De la curva se obtiene la fotosíntesis neta y bruta (F_{neta} y F_{bruta}), respiración (R), irradiancia de saturación (E_k), irradiancia de compensación (E_c) y eficiencia fotosintética (α , alfa). Diagrama adaptado de Beer et al. (2014).

Para evaluar la incorporación de CID, se obtuvieron los cocientes fotosintéticos y respiratorios (mol O_2 : mol CO_2) a partir de otros experimentos previos, en los que la productividad se midió por evolución de oxígeno y de carbono inorgánico disuelto, simultáneamente. Las tasas de fijación neta diaria de carbono inorgánico disuelto a nivel de pradera ($\text{mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) se calcularon a partir de la diferencia entre las tasas de fotosíntesis netas calculadas para cada condición lumínica *in situ*, y las tasas de respiración durante la noche que se obtuvo a partir de las curvas P-E. Para convertir los valores de O_2 en CO_2 , se determinaron los factores PQ y RQ.

Los cocientes fotosintéticos (PQ) y respiratorios (PR) ($\text{mol O}_2 : \text{mol CO}_2$) se obtuvieron a partir de incubaciones similares realizadas previamente, en los cuales la productividad se midió por medio de la evolución de oxígeno y de carbono inorgánico disuelto, simultáneamente. El oxígeno disuelto fue medido con optodos, mientras que las especies del carbono inorgánico fueron derivados (CID y CO_2 ; CO2SYS) a partir de series de tiempo de pH medidas con electrodo de vidrio (precisión de ± 0.01 unidades; a una temperatura de 18 ± 0.1 °C) y muestras discretas de alcalinidad total (colectadas al inicio y final de la incubación; el uso de material de referencia permitió obtener mediciones con una precisión y exactitud de $\pm 3 \mu\text{mol kg}^{-1}$). Para la estimación de productividad a nivel de pradera se consideró la biomasa y cobertura promedio obtenidas del muestreo *in situ* (800 g PS m^{-2}). El contenido de Carbono total (Mg C Ha^{-1}) de la biomasa vegetal se calculó asumiendo un contenido del 30 % del peso seco total según Williams (1995).

4.7. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Se utilizó análisis de varianza (ANOVA) de una y dos vías para analizar las variaciones espacio-temporales de los descriptores biológicos a nivel de hoja y pradera. Previamente, se hizo las pruebas de normalidad y homogeneidad de varianza y se ajustaron los datos con transformaciones a logaritmo o raíz cuadra en los casos necesarios. Las variables cobertura, biomasa de haces reproductivos, y parámetros derivados de las curvas P-E, se analizaron con ANOVAS de 1 vía (factor estación, dos niveles: invierno, verano). Las demás variables fueron analizadas con ANOVAS de 2 vías con estación (dos niveles: invierno, verano) y profundidad (tres niveles: medio, somero, profundo) como factores.

5. RESULTADOS

5.1. PARAMETROS AMBIENTALES (TEMPERATURA E IRRADIANCIA)

El promedio de dosis lumínica diaria a nivel pradera fue de $2.8 (\pm 0.23)$ mol fotón $m^{-2} \text{ día}^{-1}$ en invierno y $7.7 (\pm 0.34)$ mol fotón $m^{-2} \text{ día}^{-1}$ en verano. Los valores máximos de irradiancia observados en un ciclo diario a mediodía, fueron $380 \mu\text{mol fotón } m^{-2} s^{-1}$ para invierno y $480 \mu\text{mol fotón } m^{-2} s^{-1}$ para verano. En promedio, la temperatura osciló entre $15\text{-}18^\circ\text{C}$ para invierno y $14^\circ\text{-}21^\circ\text{C}$ para verano.

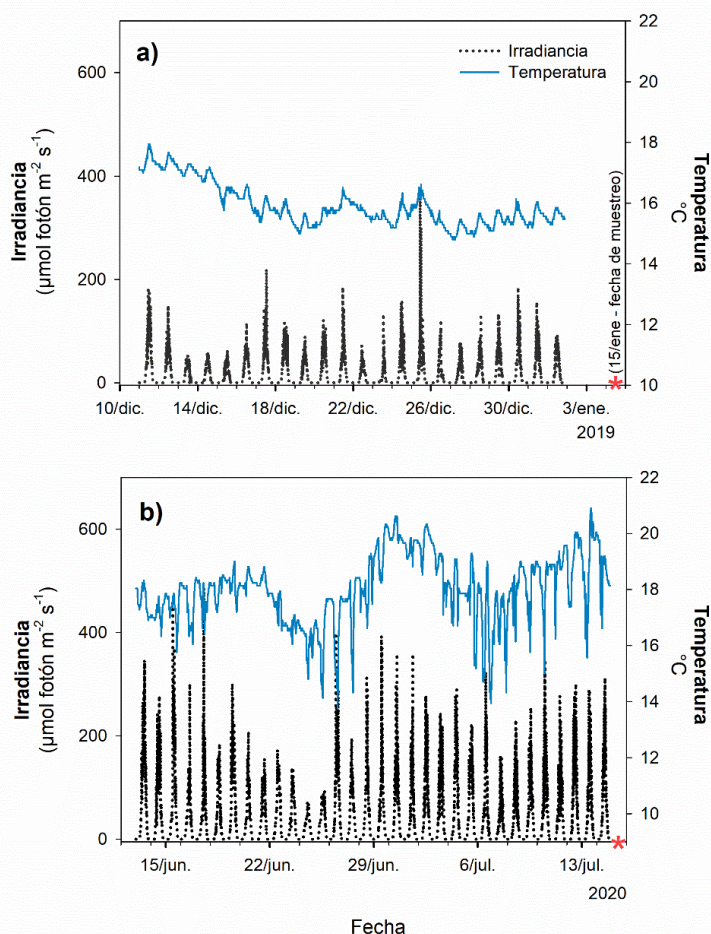


Figura 4. Valores de irradiancia PAR y temperatura medidas durante el periodo de muestreo (invierno-verano), registradas a 5 m por debajo de la superficie, es decir, límite de pradera submareal. Invierno (a) y verano (b). El asterisco rojo en cada figura (a y b) corresponde a la fecha del muestreo.

5.2. CARACTERÍSTICAS GENERALES

5.2.1. A NIVEL HAZ

De manera general, los valores reportados para invierno y verano tanto de número de hojas y longitud máxima de hoja, fueron similares (tabla 1). Únicamente en verano se reportó la presencia de haces reproductores.

De forma particular, la variación de los parámetros fenológicos de la pradera de *Phyllospadix* mostraron una gran estabilidad en respuesta a los cambios estacionales y al rango batimétrico.

Las plantas presentaron en promedio entre 3-4 hojas por haz y una longitud máxima promedio de 1 ± 0.6 m. En general, las plantas con mayor longitud de hoja se encontraron a una profundidad media

Tabla I. Variación de los parámetros fenológicos a nivel haz por estación del año (verano e invierno) y el rango batimétrico (0- 1, 1- 3 y 3- 5 m). Los valores presentados son los promedios y el error estándar (n=5).

	Invierno			Verano		
	0 - 1 m	1 - 3 m	3 - 5 m	0 - 1 m	1 - 3 m	3 - 5 m
Número de hojas por haz	3.9 ± 0.05	3.7 ± 0.17	4 ± 0.2	3.5 ± 0.2	3.52 ± 0.1	3.84 ± 0.13
Longitud de hoja máxima (cm)	102.2 ± 3	107.5 ± 9.5	91.6 ± 5.7	107.1 ± 2.6	115.3 ± 6.4	88.8 ± 12.3
Densidad de haces reproductores (no. de haces reproductores en m ²)	0	0	0	525 ± 247.1	$1,245 \pm 645.2$	665 ± 360.9

5.2.2. A NIVEL DE PRADERA

El área total de la pradera fue de 19,484 m² para invierno y 32,243 m² para verano.

Se observó una reducción de cobertura con la profundidad. En la mitad más profunda de la pradera, los valores de cobertura promedio fueron de 9.2 ± 2.5 % en verano y de 4.5 ± 1.9 % en invierno. La cobertura promedio de la mitad más somera de la pradera fue de 53.3 ± 7.3 % en verano y de 36 ± 4.8 % en invierno. Las diferencias entre profundidades fueron estadísticamente significativas (Anova 1-vía, $F=35.36$ $P= <0.001$ para verano, y Anova 1-vía, $F=34.25$, $P= <0.001$ para invierno.). En general, los datos de cobertura de verano fueron mayores que en invierno (Anova 1-vía, $F = 8.49$, $P = 0.019$).

De forma general, se observó una tendencia de reducción de la biomasa (foliar, rizomática, total) y densidad de haces con el incremento de profundidad, aunque estas diferencias no fueron estadísticamente significativas (Figura 5a-d, anexo tabla 2). En la comparación entre estaciones, se observó un incremento de las biomásas en verano (figura 5a-c), aunque de nuevo, estas diferencias no resultaron estadísticamente significativas (anexo tabla 2). Los valores de densidad fueron muy similares entre invierno y verano (figura 5d).

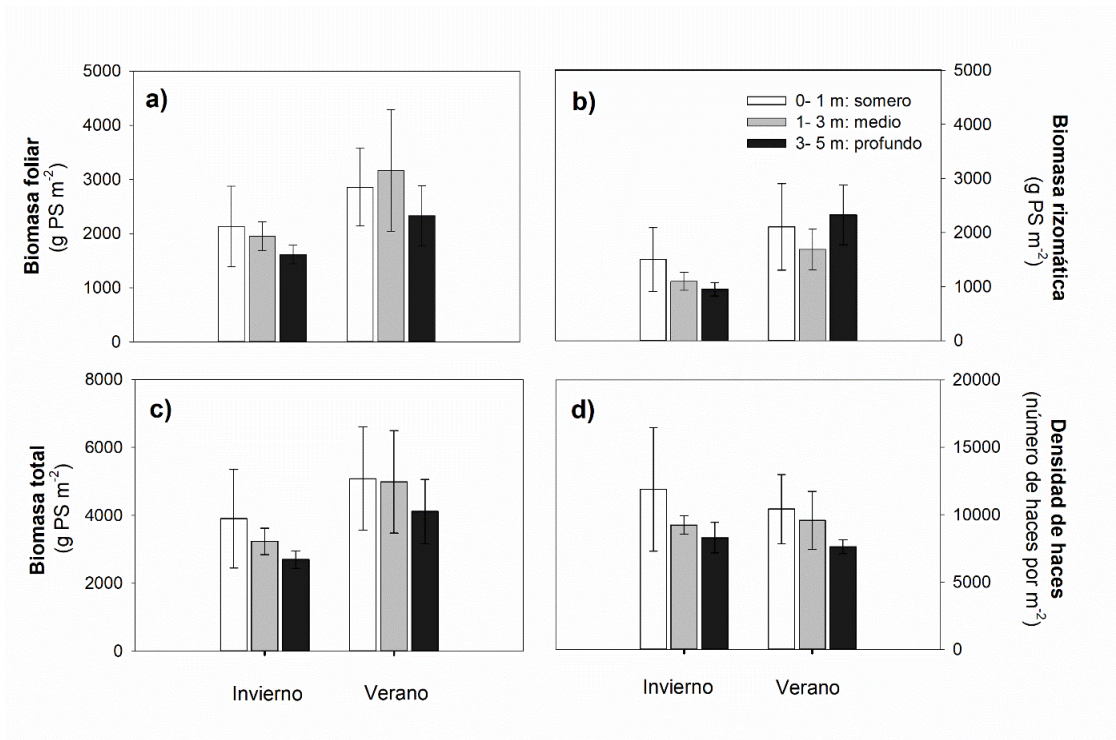


Figura 5. Valores estacionales de biomasa foliar (A), biomasa rizomática (B), biomasa total (C) y densidad de haces (d). Los valores se presentan por rango batimétrico (somero, medio y profundo). Biomasa rizomática (*rizomas y raíces*) y total (*follaje + rizoma y raíces*). Los valores son medias y error estándar (n=5).

5.3. PRODUCTIVIDAD (FOTOSÍNTESIS Y RESPIRACIÓN)

Las tasas de fotosíntesis *versus* irradiancia (Fig. 5) mostraron un buen ajuste ($P < 0.0001$, $R^2 = 0.98$) a la típica curva hiperbólica tangencial mostrada por otros macrófitos marinos. La irradiancia de saturación para la fotosíntesis se estimó cercana a $200 \mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{s}^{-1}$, incluso después de este punto, las plantas de verano presentan una ligera disminución de la productividad neta comparado a las plantas de invierno.

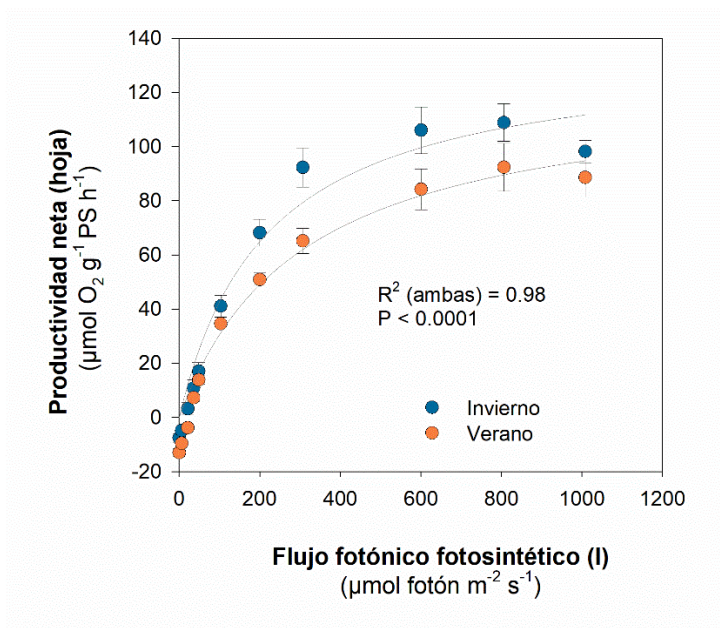


Figura 6. Tasas de productividad neta *versus* irradiancia (curvas P-E) expresadas por evolución de oxígeno disuelto de plantas en invierno y verano.

5.4. PARÁMETROS DE CURVAS P-E

Las tasas de fotosíntesis neta y bruta fueron mayores en invierno que en verano (figura 6a-b). Únicamente la F_{neta} , la R y E_k presentaron diferencias significativas (Figura 6a, c, d, anexo tabla 2). Los valores de E_k también fueron mayores en invierno, mientras que de E_c fueron menores. Por otro lado, las plantas de verano exhibieron mayor R que en invierno. Los valores de alfa fueron muy similares en plantas de invierno y verano.

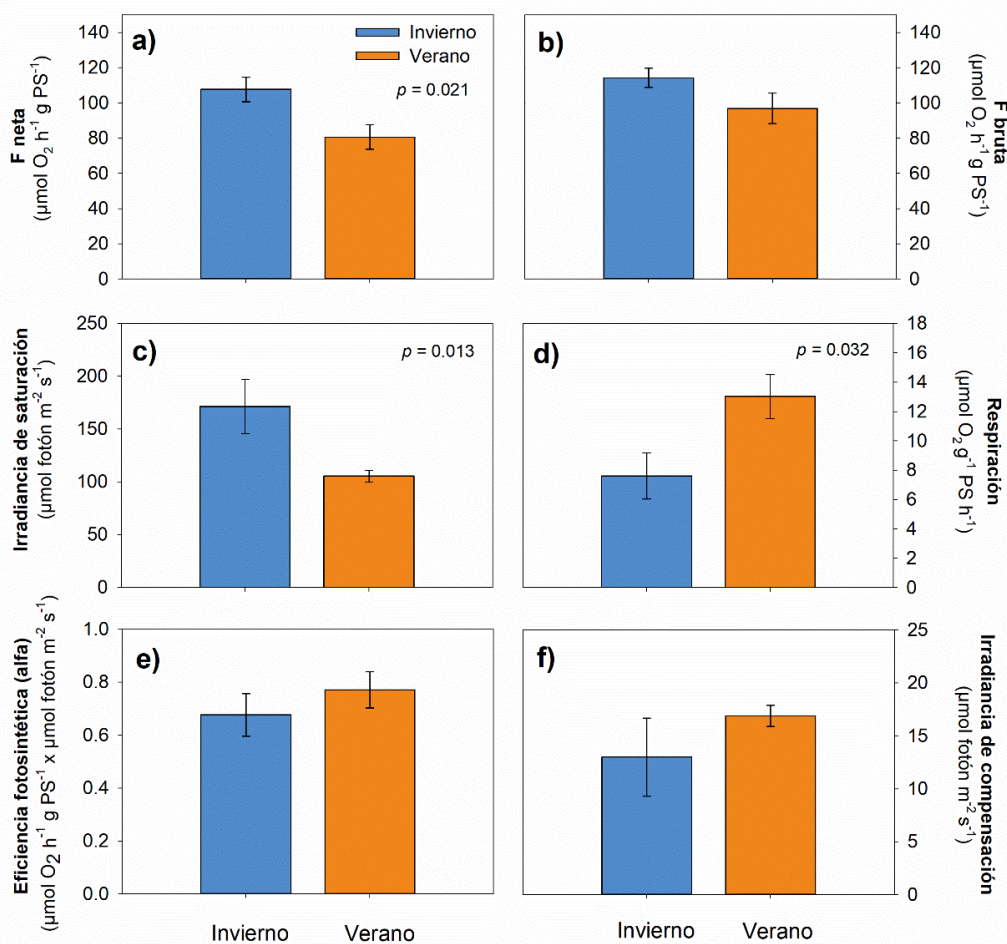


Figura 7. Valores de fotosíntesis neta (F_{neta} ; a), fotosíntesis bruta (F_{bruta} ; b), irradiancia de saturación (E_k ; c), respiración (d), eficiencia fotosintética (alfa; e) e irradiancia de compensación (E_c ; f) de *Phyllospadix* spp en cada muestreo (invierno y verano). Únicamente la F_{neta} presentó diferencias significativas entre estaciones. Los valores de significancia se indican en la esquina derecha de los gráficos. Los valores son medias y error estándar (n=6).

5.5. PRODUCTIVIDAD NETA DE CID

En ambas temporadas, las tasas de productividad de CID *versus* irradiancia (figura 6) reflejaron un comportamiento similar a las tasas de fotosíntesis (Figura 5a). Los valores de CF (cociente fotosintético) variaron a irradiancias crecientes, y se ajustaron significativamente a una curva hiperbólica (Fig. 5b). El cociente respiratorio calculado fue de 0.17. Las plantas de invierno reflejaron una mayor tasa de productividad de CID.

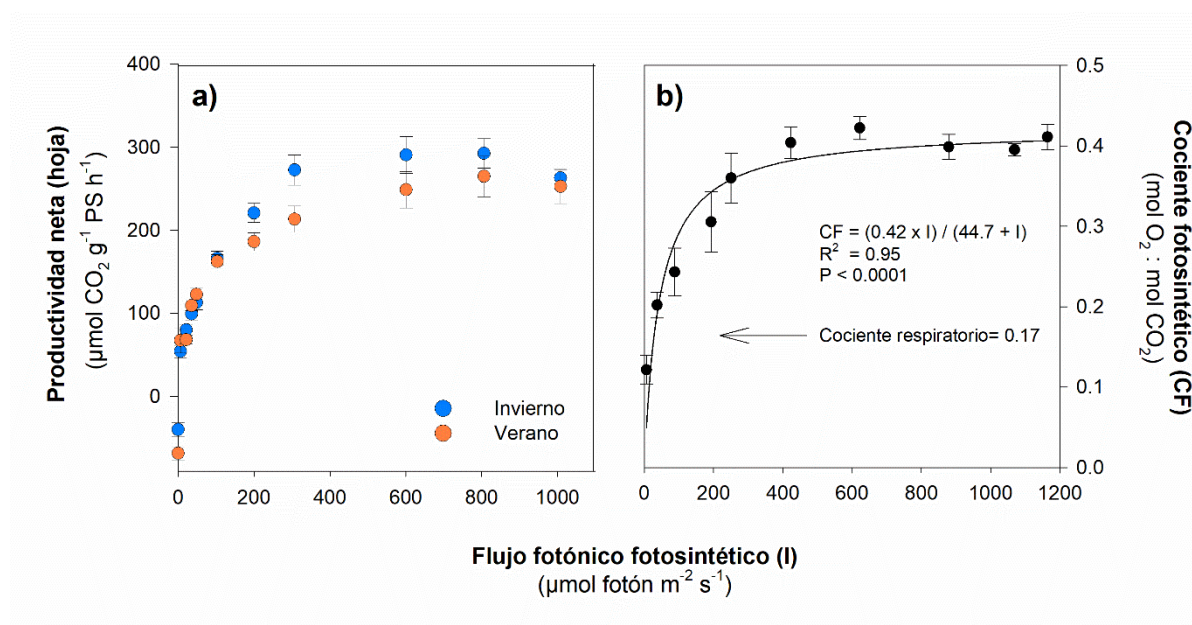


Figura 8. Tasas de productividad neta *versus* irradiancia (a, curvas P-E), en unidades de evolución de carbono inorgánico disuelto. Valores de cocientes fotosintéticos en cada irradiancia y el cociente respiratorio (b).

5.6. FIJACIÓN NETA DE CID A NIVEL DE PRADERA

Las tasas de fijación de CID a nivel pradera fueron mayores en verano que en invierno. El promedio de fijación de CID fue de $279 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en invierno (Figura 8a) y $\sim 1160 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ en verano (Figura 8b). En invierno hubo una mayor variabilidad en la disponibilidad de luz a comparación de verano. Se observó un día en que la tasa de productividad fue negativa ($\sim -100 \text{ mmol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ día}^{-1}$), coincidiendo la menor disponibilidad de luz diaria registrada.

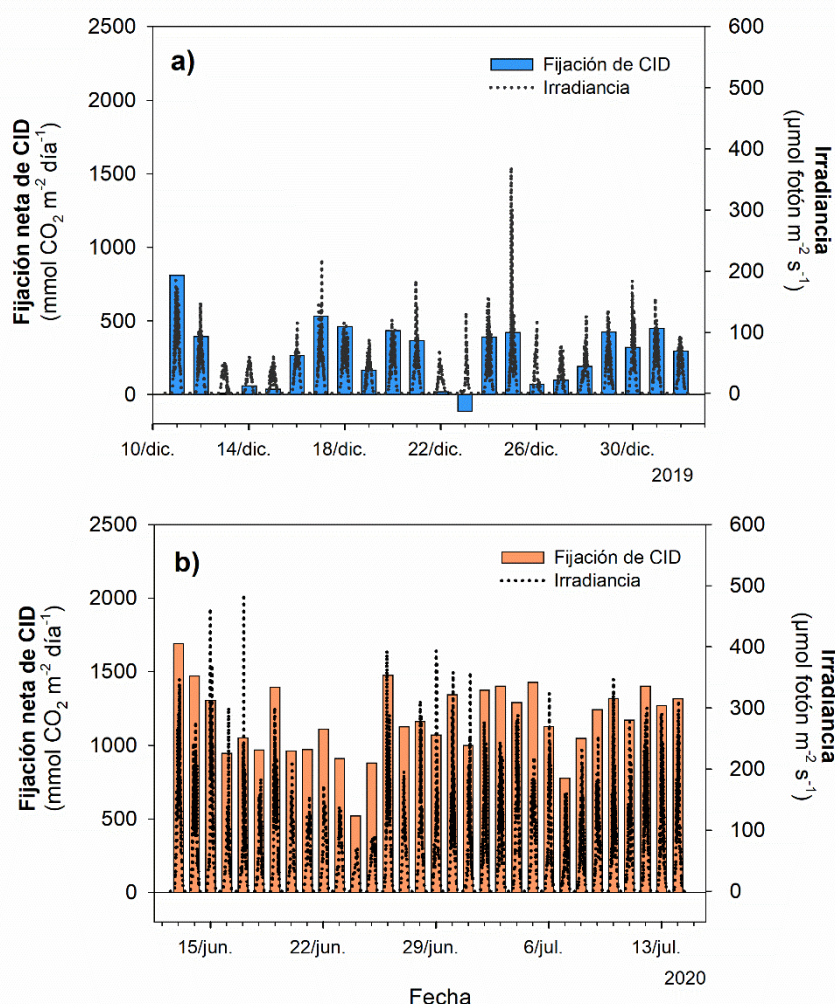


Figura 9. Fijación neta de carbono inorgánico disuelto (CID) a nivel pradera e irradiancia *in situ* registrada a una profundidad de ~ 5 m, para ambas estaciones. Invierno (a) y verano (b).

5.7. CONTENIDO DE C EN TEJIDOS

El contenido de C a nivel pradera fue mayor en verano (Fig. 9b) que en invierno (Fig. 9a). En invierno se obtuvo un promedio de $5.52 \text{ Mg C ha}^{-1}$ en biomasa aérea y de $3.44 \text{ Mg C ha}^{-1}$ biomasa subterránea. Mientras que en verano fue de 8.36 (aérea) y $5.33 \text{ Mg C ha}^{-1}$ (subterránea).

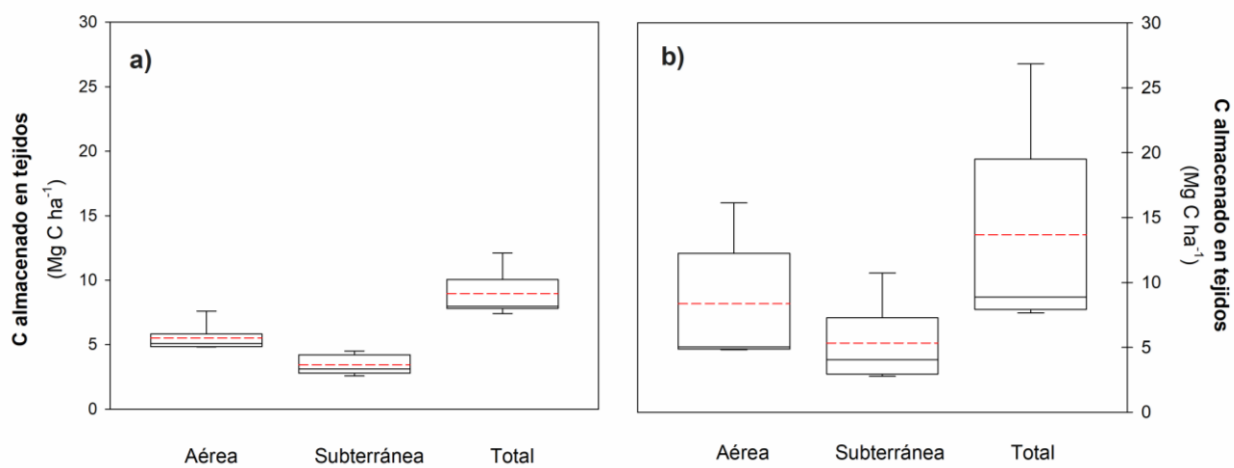


Figura 10. Almacenamiento de carbono (Mg C ha^{-1}) por diferentes tejidos vegetales de *Phyllospadix* spp. Calculado para invierno (a) y verano (b). La línea dentro de la caja representa la mediana de los 5 transectos (ver Fig. 1). La caja representa los percentiles 25 y 75, y las líneas negras punteadas (bigotes) el rango total de los datos.

6. DISCUSIÓN

En este estudio desarrollamos un plan de monitoreo piloto con el principal objetivo de obtener descriptores de productividad y examinar el papel potencial de la pradera mixta de *Phyllospadix scouleri* y *Phyllospadix torreyi* como sistemas fijadores de carbono azul en dos estaciones del año, invierno y verano. Además, el trabajo propuso el reto particular de incluir todo el rango batimétrico de la pradera (hasta 5 m de profundidad) para examinar su variación zonal, cuando otros estudios solo consideran la franja intermareal en muestreos durante mareas bajas (*p.ej.* Pearse et al., 2015).

Nuestros resultados demuestran que la naturaleza perenne de la biomasa foliar de *Phyllospadix* y la persistencia anual del área y cobertura de sus poblaciones son factores que pueden sustentar el papel de estas praderas como eficientes sistemas fijadores/almacenadores de carbono azul, de forma similar (o mayor) que para otras especies en México.

Dinámicas de crecimiento con relación a la estacionalidad y profundidad

Las condiciones de irradiancia y temperatura de la columna de agua son factores determinantes para el metabolismo y productividad de las plantas (Lee *et al.*, 2007). El efecto de las condiciones de irradiancia (calidad y cantidad) en los pastos marinos actúa en diferentes escalas de espacio-tiempo. Respuestas como la variación estacional del crecimiento, el rango de distribución de los pastos o las tasas de productividad fotosintética, son directamente condicionadas por dichos factores (Olesen *et al.*, 2002; Ralph *et al.*, 2007).

En nuestro estudio, la pradera presentó una fuerte variación estacional en la productividad, biomasa y densidad. Dichas variables aumentaron en verano y

disminuyeron en invierno, siguiendo el patrón reportado por Ramírez *et al.* (2002). En verano, la dosis lumínica fue tres veces mayor que en invierno, mientras que se observó un aumento de $\sim 2^{\circ}\text{C}$ en la temperatura promedio. Además de presentar una alta persistencia anual, reflejada en términos de densidad de haces, en verano la pradera se extendió notablemente, alcanzando casi el doble que invierno sobre todo hacia la zona submareal. De igual manera, en verano también se observó un incremento en la cobertura. Lo anterior caracteriza a las praderas de *Phyllospadix* spp como un pasto marino perenne, al igual que lo reportado para las poblaciones de *Zostera marina* de las localidades del Pacífico (Santa-María Gallegos *et al.*, 2007; Santa-María Gallegos, 2016). Independientemente de la estacionalidad, se midieron valores de entre 1800-2800 g PS m^{-2} de biomasa foliar, y 1000-1800 g PS m^{-2} de biomasa rizomática, lo que las sitúa alrededor de diez veces más productivas que las praderas de *Zostera marina* en lagunas costeras de Baja California (148 y 93 g PS m^{-2} ; Sandoval-Gil *et al.*, 2015).

Existen diversos estudios que evalúan la variabilidad del crecimiento de los pastos marinos en función del gradiente batimétrico (William *et al.*, 1995; Yabe *et al.*, 1996; Olesen *et al.*, 2000 y Lee *et al.*, 2007). A pesar de que nuestros resultados no presentaron diferencias estadísticamente significativas, se muestra una clara disminución de la biomasa, cobertura y densidad de haces con la profundidad, similar a lo reportado por Ramírez *et al.* (1998) para *P. soculeri* y *P. torreyi* y por Yabe *et al.* (1996) para *Phyllospadix iwatensis*. Esto indica que el crecimiento de las plantas está probablemente limitado por la disponibilidad de la luz. Yabe *et al.* (1996) reportaron que las plantas del intermareal mostraron una mayor productividad en comparación de las plantas del submareal, a pesar de todos los factores potencialmente estresantes que dominan en el intermareal (*p.ej.*, alta exposición al sol, cambios térmicos extremos y desecación). Aparentemente, *Phyllospadix* spp presenta grandes capacidades adaptativas/aclimatativas

frente a los factores ambientales extremos del intermareal. Por ejemplo, Ruiz-Montoya *et al.* (2020), reportaron mecanismos de aclimatación de *Phyllospadix* relacionados fuertemente con la estructura del dosel y la morfología de las hojas (*p.ej.*, longitud y anchura) para sobrellevar ciclos de emersión. Ruiz-Montoya *et al.* (2021) sugieren que la estructura del dosel de las plantas del intermareal actúa como barrera autoprotectora frente a la desecación y exposición de la radiación solar directa durante las mareas bajas, amortiguando el estrés fisiológico en los haces protegidos.

Únicamente en verano se encontró la presencia de haces reproductores y flores, lo que coincide con el trabajo de Ramírez *et al.* (1998), quienes de octubre de 1996 a agosto de 1997 estudiaron la distribución batimétrica, biomasa y dinámica de crecimiento de *Phyllospadix scouleri* y *Phyllospadix torreyi* dentro de la franja intermareal en la localidad de Mesquitito, Baja California. Estos autores encontraron que el periodo reproductivo para dicha pradera mixta comienza en primavera y se prolonga durante el verano, cuando se reportan los valores más altos de biomasa de flores en ambas especies. Esta respuesta fenológica de las plantas podría estar influenciada principalmente por los cambios estacionales de la temperatura del agua. Sin embargo, este resultado puede ser efecto de una combinación de distintos factores (*p.ej.*, salinidad, nutrientes, etc.), tal como lo indican en diferentes estudios (Reed, D. *et al.*, 2009; Santamaría-Gallegos, 2016) y se necesita más investigación para aclarar este aspecto.

Variabilidad de los parámetros fotosintéticos y respiración

Los pastos marinos son capaces de mostrar ajustes en sus parámetros fotosintéticos (*p.ej.*, fotoaclimatación) para optimizar su desempeño metabólico bajo condiciones variables de irradiancia (Lee *et al.*, 2007). En nuestro estudio, encontramos una disminución significativa de las tasas de fotosíntesis máximas y la irradiancia de

saturación (F_{\max} y E_k) de *Phyllospadix* en verano, lo que aparentemente contrasta con una mayor disponibilidad de irradiancia. De forma hipotética, la mayor disponibilidad de luz debería reflejarse en mayores F_{\max} y E_k , como mecanismo típico de fotoaclimatación que permitiría a la planta aprovechar altas condiciones de irradiancia. Nuestros resultados claramente difieren de este patrón de respuesta, lo que pudo deberse a que las medidas de fotosíntesis se realizaron en la parte intermedia de las hojas, donde puede existir una posible limitación de luz por efecto del auto-sombreo ocasionado por el incremento de la biomasa y densidad de la pradera reportados para este periodo estival.

Las respuestas de pastos marinos frente a una condición de limitación por luz suelen ser un incremento de la eficiencia fotosintética (α) y una reducción en la irradiancia de compensación (E_c), aunque estos cambios no fueron estadísticamente significativos en nuestros resultados. El auto-sombreo es un efecto típico de períodos máximos de crecimiento en las praderas, y es reportado para otras especies (p.ej., para *Thalassia testudinum*; Enríquez *et al.*, 2002). En ocasiones, se ha visto que los patrones de fotoaclimatación no han sido los esperados en pastos marinos a lo largo de su gradiente batimétrico de distribución, lo que se ha relacionado con la estructura de la pradera y el efecto de auto-sombreo de tejidos fotosintéticos (Sandoval-Gil *et al.*, 2014). Debido a que nuestros sensores se encontraban fuera del dosel y en el límite batimétrico de la pradera (donde existe una mayor claridad en la columna de agua), y desafortunadamente no obtuvimos este registro de irradiancia dentro de nuestra caracterización ambiental.

Otro factor que pudo haber alterado la fisiología de *Phyllospadix* es la variación estacional de la temperatura. Particularmente, el aumento de la respiración que observamos en verano pudo estar asociado a este incremento térmico. Vivanco-Bercovich *et al.* (2022) detectaron un incremento en la R de *P. torreyi* bajo condiciones experimentales de exposición a olas de calor. En otras especies de pastos marinos también se han reportado

efectos similares (Lee *et al.*, 2007). Por ejemplo, para *Zostera marina*, autores como Zimmerman *et al.* (1989) y Marsh *et al.* (1986) observaron una clara reducción de las tasas de respiración en condiciones altas de temperatura en periodos cortos de tiempo (15 minutos). Del mismo modo, Masini *et al.* (1995) reportaron que *Posidonia sinuosa* presentó mayores tasas de respiración con el aumento en la temperatura del agua.

En este estudio, dos semanas antes del monitoreo de verano, la pradera estuvo sometida a una ola de calor marina que podría también haber afectado al desempeño fisiológico de *Phyllospadix*. La ola de calor marina tuvo una duración de 36 días y en escala de intensidad, fue categorizado como “fuerte” por Schlegel (2020). Aunque no disponemos de datos empíricos para establecer relaciones entre dicha ola de calor y la fotobiología de *Phyllospadix*, estudios experimentales recientes demostraron que éstos existen (Vivanco-Bercovich *et al.*, 2022), y que pudieron afectar a nuestros resultados.

Papel de *Phyllospadix* spp como fijador de carbono azul

La evaluación de las tasas fotosintéticas y respiratorias son de gran relevancia para la cuantificación/estimación de los flujos de C en los sistemas de pastos marinos (Nellemann *et al.*, 2019). Pese a su importancia, en México solo se han calculado flujos de C de manera indirecta a partir de datos de productividad fotosintética en escasos trabajos llevados a cabo con dos especies de pastos: *Zostera marina* en el Pacífico Norte (Sandoval-Gil *et al.*, 2015; Cabello Pasini *et al.*, 2002 y Cabello-Pasini *et al.*, 2003) y *Thalassia testudinum* en la Península de Yucatán (Cayabyab y Enríquez, 2007). Este estudio representa la primera evaluación de las tasas de fijación netas de CID basadas en tasas de fotosíntesis y respiración en las praderas marinas de *Phyllospadix* spp. Los valores de productividad neta calculados en este estudio indican que la pradera mixta de *Phyllospadix* supera sustancialmente las tasas cuantificadas para otros pastos marinos que

desempeñan un papel importante como almacén de carbono azul en México, *p.ej.* *Zostera marina* y *Thalassia testudinum* (300-800 mmol C m⁻² día⁻¹; Herrera-Silveira *et al.*, 2019). Teniendo en cuenta que la estimación para las tasas netas de CID se calculó utilizando únicamente la disponibilidad de luz en la parte superior del dosel y en la parte más profunda de la pradera, subrayamos la necesidad de incluir en próximos estudios el monitoreo de este parámetro en diferentes secciones de la pradera, incluso dentro del dosel de las plantas para una mayor precisión de los flujos de incorporación/liberación de C.

La pradera presentó una reserva total de C en biomasa de hasta 8.36 Mg C ha⁻¹, el cual también es superior al rango reportado por Fourqurean *et al.* (2012) en su revisión para pastos marinos a nivel mundial (0.001 - 5.548 Mg C ha⁻¹). Sin importar la estacionalidad, los valores de contenido en biomasa foliar fueron muy superiores a los reportados para otras praderas de otras regiones de México (~1 Mg C ha⁻¹; Herrera-Silveira *et al.*, 2019). Por otro lado, el almacén de C correspondiente a los tejidos rizomáticos fue muy inferior a los reportados en otras especies, donde también se incluye el C orgánico secuestrado en sedimentos (~20-100 Mg C ha⁻¹; Herrera-Silveira *et al.*, 2019). Esto último fue esperado ya que, en comparación con otras especies, *Phyllospadix* presenta una biomasa rizomática reducida que presumiblemente supone una baja retención/almacenamiento de C en los tejidos inferiores y en el sustrato circundante, generalmente rocoso. No obstante, los resultados de este estudio indican que la naturaleza perenne de la biomasa foliar de *Phyllospadix* y la estabilidad anual del área/cobertura de las poblaciones son factores que pueden sustentar el papel de estas praderas como eficientes sumideros/reservorios de carbono azul.

7. CONCLUSIONES

- Las praderas de *Phyllospadix* presentan elevadas capacidades de fijación neta de carbono inorgánico disuelto, superior a lo cuantificado para otras especies de pastos marinos en Baja California y otras regiones de México.
- En términos de contenido en Carbono por área, las praderas de *Phyllospadix* se encuentran entre las especies con mayor almacenamiento de carbono en tejidos de México y otras regiones del mundo.
- Las tasas de fijación neta de CID a nivel de pradera fueron mayores en verano que en invierno, posiblemente relacionadas con la mayor disponibilidad de irradiancia en el periodo estival.
- La naturaleza perenne de la biomasa foliar de *Phyllospadix* y la estabilidad anual del área/cobertura de las poblaciones son factores que pueden sustentar el papel de estas praderas como eficientes sumideros de carbono azul.
- Se necesita incorporar la porción submareal de estas comunidades en planes de monitoreo, ya que la zona intermareal puede suponer menos de una tercera parte del área total de la pradera.
- La integración de planes de conservación y restauración de las praderas marinas de *Phyllospadix* de las costas de Baja California, pueden suponer una gran

oportunidad dentro del mercado de bonos de carbono por servicios ambientales en México.

8. REFERENCIAS

Barbier, E. B., Hacker, S. D., Kennedy, C., Koch, E. W., Stier, A. C., & Silliman, B. R. (2011). The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecological monographs*, 81(2), 169-193.

Beer, S., Björk, M., & Beardall, J. (2014). *Photosynthesis in the marine environment*. John Wiley & Sons.

Bull, J. S., Reed, D. C., & Holbrook, S. J. (2004). An experimental evaluation of different methods of restoring *Phyllospadix torreyi* (surfgrass). *Restoration Ecology*, 12(1), 70-79.

Cabello-Pasini, A., Lara-Turrent, C., & Zimmerman, R. C. (2002). Effect of storms on photosynthesis, carbohydrate content and survival of eelgrass populations from a coastal lagoon and the adjacent open ocean. *Aquatic botany*, 74(2), 149-164.

Cabello-Pasini, A., Muñiz-Salazar, R., & Ward, D. H. (2003). Annual variations of biomass and photosynthesis in *Zostera marina* at its southern end of distribution in the North Pacific. *Aquatic botany*, 76(1), 31-47.

Cayabyab, N. M., & Enríquez, S. (2007). Leaf photoacclimatory responses of the tropical seagrass *Thalassia testudinum* under mesocosm conditions: a mechanistic scaling-up study. *New Phytologist*, 176(1), 108-123.

CEC. 2016. *North America's Blue Carbon: Assessing Seagrass, Salt Marsh and Mangrove Distribution and Carbon Sinks*. Montreal, Canada: Commission for Environmental Cooperation. 54 pp.

Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, 2005. "Estudio Previo Justificativo para el establecimiento de la Reserva de la Biosfera Islas del Pacífico de California". México, D.F., pp. 169

Cooper, L. W., & McRoy, C. P. (1988). Anatomical adaptations to rocky substrates and surf exposure by the seagrass genus *Phyllospadix*. *Aquatic Botany*, 32(4), 365-381. doi:10.1016/0304-3770(88)90108-8

Cuellar-Martinez, T., Ruiz-Fernández, A. C., Sanchez-Cabeza, J. A., Pérez-Bernal, L., López-Mendoza, P. G., Carnero-Bravo, V., ... & Vázquez-Molina, Y. (2020). Temporal records of organic carbon stocks and burial rates in Mexican blue carbon coastal ecosystems throughout the Anthropocene. *Global and Planetary Change*, 103215.

- Duarte, C. M., Kennedy, H., Marbà, N., & Hendriks, I. (2013). Assessing the capacity of seagrass meadows for carbon burial: Current limitations and future strategies. *Ocean & Coastal Management*, 83, 32–38. doi:10.1016/j.ocecoaman.2011.09.001
- Enríquez, S., Merino, M., & Iglesias-Prieto, R. (2002). Variations in the photosynthetic performance along the leaves of the tropical seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Biology*, 140(5), 891-900.
- Enríquez, S., Pantoja-Reyes, N.I. Form-function analysis of the effect of canopy morphology on leaf self-shading in the seagrass. (2005). *Thalassia testudinum* . *Oecologia* 145, 234–242 <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0111-7>
- Fourqurean, J.W., C.M. Duarte, H. Kennedy, N. Marbà, M. Holmer, M.A. Mateo, E.T. Apostolaki, G.A. Kendrick, D. Krause-Jensen, K.J. McGlathery and O. Serrano. 2012. Seagrass ecosystems as a globally significant carbon stock. *Nature Geoscience* 5:505-509.
- Green, E. P., Short, F. T., & Frederick, T. (2003). *World atlas of seagrasses*. University of California Press.
- Herrera-Silveira, J. A., S.M. Morales-Ojeda, J.E. Mendoza-Martínez, I. Medina-Gómez, J. Ramírez-Ramírez, J.M. Sandoval-Gil and V.F. Camacho-Ibar. 2019. Pastos Marinos. pp. 150-177. In: Paz-Pellat, F., J. M. Hernández-Ayón, R. Sosa-Ávalos y A. S. Velázquez-Rodríguez. (eds). *Estado del Ciclo del Carbono: Agenda Azul y Verde*. Programa Mexicano del Carbono. Texcoco, Estado de México, México.
- Honig, S. E., Mahoney, B., Glanz, J. S., & Hughes, B. B. (2017). Are seagrass beds indicators of anthropogenic nutrient stress in the rocky intertidal?. *Marine Pollution Bulletin*, 114(1), 539–546. doi:10.1016/j.marpolbul.2016.10.020
- Jassby, A. D., & Platt, T. (1976). Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnology and oceanography*, 21(4), 540-547.
- Kennedy, H., Beggins, J., Duarte, C. M., Fourqurean, J. W., Holmer, M., Marbà, N., & Middelburg, J. J. (2010). Seagrass sediments as a global carbon sink: Isotopic constraints. *Global Biogeochemical Cycles*, 24(4).
- Lee, K. S., Park, S. R., & Kim, Y. K. (2007). Effects of irradiance, temperature, and nutrients on growth dynamics of seagrasses: a review. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 350(1-2), 144-175.
- Masini, R. J., Cary, J. L., Simpson, C. J., & McComb, A. J. (1995). Effects of light and temperature on the photosynthesis of temperate meadow-forming seagrasses in Western Australia. *Aquatic Botany*, 49(4), 239-254.

- Marsh Jr, J. A., Dennison, W. C., & Alberte, R. S. (1986). Effects of temperature on photosynthesis and respiration in eelgrass (*Zostera marina* L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 101(3), 257-267.
- Nellemann, C., E. Corcoran, C. M. Duarte, L. Valdés, C. de Young, L. Fonseca and G. Grimsditch. (2009). Blue carbon. A rapid response assessment. United Nations Environment Programme, GRIDArendal.
- Olesen, B., Enríquez, S., Duarte, C. M., & Sand-Jensen, K. (2002). Depth-acclimation of photosynthesis, morphology and demography of *Posidonia oceanica* and *Cymodocea nodosa* in the Spanish Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 236, 89-97.
- Pearse, J. S., Doyle, W. T., Pearse, V., Gowing, M. M., Pennington, J. T., Danner, E., & Wasser, A. (2015). Long-term monitoring of surfgrass meadows in the Monterey Bay National Marine Sanctuary: Recovery followed by stability after the termination of a domestic sewage discharge
- Ramírez-García, P., A. Lot, C. M. Duarte, J. Terrados y N. S. R. Agawin. (1998). Bathymetric distribution, biomass and growth dynamics of intertidal *Phyllospadix scouleri* and *Phyllospadix torreyi* in Baja California (Mexico). *Marine Ecology Progress Series* 173: 13-23.
- Ramírez-García, P., J. Terrados, F. Ramos, A. Lot, D. Ocaña y C. M. Duarte. (2002). Distribution and nutrient limitation of surfgrass, *Phyllospadix scouleri* and *Phyllospadix torreyi*, along the Pacific coast of Baja California (México). *Aquatic Botany* 74(2): 121-131.
- Ramírez-García P., K. Pedraza-Venegas y A. Granados-Barba, (2019). Los Pastos Marinos y la Captura de Carbono Azul una Razón para Estudiar los en el CASGM, p. 281-300. En: A. Granados-Barba, L. Ortiz-Lozano, C. González-Gándara y D. Salas-Monreal (eds.). *Estudios Científicos en el Corredor Arrecifal del Suroeste del Golfo de México*. Universidad Autónoma de Campeche. 376 p. ISBN 978-607-8444-54-0. doi 10.26359/epomex0319
- Ralph, P. J., Durako, M. J., Enriquez, S., Collier, C. J., & Doblin, M. A. (2007). Impact of light limitation on seagrasses. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 350(1-2), 176-193.
- Riosmena-Rodríguez, R. y P. Rodríguez-Salinas. (2014). “¿Es posible la recuperación de praderas de fanerógamas marinas en zonas impactadas?” en *Bioma*, vol. 18, pp. 25–47.
- Reed, D. C., Holbrook, S. J., Solomon, E., & Anghera, M. (1998). Studies on germination and root development in the surfgrass *Phyllospadix torreyi*: implications for habitat restoration. *Aquatic Botany*, 62(2), 71–80. doi:10.1016/s0304-3770(98)00088-6

- Reed, D. C., Holbrook, S. J., Blanchette, C. A., & Worcester, S. (2009). Patterns and sources of variation in flowering, seed supply and seedling recruitment in surfgrass *Phyllospadix torreyi*. *Marine Ecology Progress Series*, 384, 97-106
- Ruiz-Montoya, L., Sandoval-Gil, J. M., Belando-Torrenes, M. D., Vivanco-Bercovich, M., Cabello-Pasini, A., Rangel-Mendoza, L. K., ... & Guzmán-Calderón, J. M. (2021). Ecophysiological responses and self-protective canopy effects of surfgrass (*Phyllospadix torreyi*) in the intertidal. *Marine Environmental Research*, 172, 105501.
- Samaniego-Herrera, A., Peralta-García, A., & Aguirre-Muñoz, A. (2007). Vertebrados de las islas del Pacífico de Baja California. Guía de campo. Grupo de Ecología y Conservación de Islas, AC: Ensenada, Mexico, 178.
- Sandoval-Gil, J. M., Ruiz, J. M., Marín-Guirao, L., Bernardeau-Esteller, J., & Sánchez-Lizaso, J. L. (2014). Ecophysiological plasticity of shallow and deep populations of the Mediterranean seagrasses *Posidonia oceanica* and *Cymodocea nodosa* in response to hypersaline stress. *Marine environmental research*, 95, 39-61.
- Sandoval-Gil, J. M., V.F. Camacho-Ibar, M.C. Ávila-López, J. Hernández-López, J.A. Zertuche-González and A. Cabello-Pasini (2015). Dissolved inorganic nitrogen uptake kinetics and $\delta^{15}\text{N}$ of *Zostera marina* L.(eelgrass) in a coastal lagoon with oyster aquaculture and upwelling influence. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*472:1-13
- Santamaría Gallegos. (2016) Estudio de las praderas de fanerógamas marinas en Baja California Sur (México): Ciclo de vida y estrategias reproductivas de *Zostera marina*, *Halodule wrightii* y *Halophila decipiens*. Tesis de Doctorado. Universidad de Alicante.
- Santamaría-Gallegos, N. A., Félix-Pico, E. F., Sánchez-Lizaso, J. L., & Riosmena-Rodríguez, R. (2007). Ecología de la fanerógama *Zostera marina* en el sistema lagunar Bahía Magdalena-Bahía Almejas. Estudios ecológicos en Bahía Magdalena. CICIMAR-IPN, La Paz, 101-112.
- SEMARNAT. (2003). Norma Oficial Mexicana NOM-022-SEMARNAT-2003. Que establece las especificaciones para la conservación, aprovechamiento sustentable y restauración de los humedales costeros en zonas de manglar. Diario Oficial de la Federación.
- SEMARNAT. (2010). Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. SEMARNAT. Diario Oficial de la Federación.
- Short, F. T., Duarte, C. M., Shorts, F. T., Coles, R., & Short, C. A. (2001). Methods for the measurements of seagrass abundance and depth distribution. *Global seagrass research methods*, 155, 182.

Schlegel, R. W. (2020). Marine Heatwave Tracker. <http://www.marineheatwaves.org/tracker>. doi: 10.5281/zenodo.3787872

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

Umanzor, S., Ramírez-García, M. M., Sandoval-Gil, J. M., Zertuche-González, J. A., & Yarish, C. (2020). Photoacclimation and Photoprotection of Juvenile Sporophytes of *Macrocystis pyrifera* (Laminariales, Phaeophyceae) Under High-light Conditions During Short-term Shallow-water Cultivation1. *Journal of Phycology*, 56(2), 380-392.

Vivanco-Bercovich, M., Belando-Torrenetes, M. D., Figueroa-Burgos, M. F., Ferreira-Arrieta, A., Macías-Carranza, V., García-Pantoja, J. A., ... & Sandoval-Gil, J. M. (2022). Combined effects of marine heatwaves and reduced light on the physiology and growth of the surfgrass *Phyllospadix torreyi* from Baja California, Mexico. *Aquatic Botany*, 178, 103488.

Williams, S.L., (1995). Surfgrass (*Phyllospadix torreyi*) Reproduction: Reproductive Phenology, Resource Allocation, and Male Rarity. *Ecology* 76:1953-1970.

Yabe, T., Ikusima, I., & Tsuchiya, T. (1996). Production and population ecology of *Phyllospadix iwatensis* Makino. II. Comparative studies on leaf characteristics, foliage structure and biomass change in an intertidal and subtidal zone. *Ecological Research*, 11(3), 291-297.

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

9. ANEXOS

Tabla II. Resultados del análisis de ANOVA de 1 y 2 vías para los descriptores biológicos en respuesta a los cambios de estación (invierno-verano) y el gradiente de profundidad (0- 1, 1- 3 y 3- 5 m). En el caso de la variable cobertura, se evaluaron las diferencias entre dos profundidades (Somero: 0 - 3 m y Profundo: 3 – 5m) para cada estación con ANOVAS de 1 vía.

Descriptor	fuelle	GI	F	P
Biomasa total c/haces reproductores	Estación	1	2.692	0.115
	Profundidad	2	0.427	0.658
	Estación vs Profundidad	2	0.0159	0.984
Densidad de haces (no. de haces reproductores por m ²)	Estación	1	0.259	0.616
	Profundidad	2	0.662	0.526
	Estación vs Profundidad	2	0.00964	0.990
Biomasa foliar	Estación	1	1.836	0.189
	Profundidad	2	0.414	0.666
	Estación vs Profundidad	2	0.00508	0.995
Biomasa rizomática	Estación	1	2.971	0.099
	Profundidad	2	0.670	0.522
	Estación vs Profundidad	2	0.0371	0.964
Biomasa material muerto	Estación	1	0.792	0.383
	Profundidad	2	0.382	0.687
	Estación vs Profundidad	2	1.709	0.204
Biomasa haces reproductivos	Estación	2	0.456	0.644
F_{neta}	Estación	1	7.468	0.021
F_{bruta}	Estación	1	2.872	0.121
Respiración	Estación	1	6.208	0.032
Irradiancia de compensación	Estación	1	2.282	0.162
Irradiancia de saturación	Estación	2	9.092	0.013
Alfa	Estación	1	0.812	0.389
Cobertura	Estación	1	8.490	0.019
	Profundidad (verano)	1	35.357	<0.001
	Profundidad (invierno)	1	34.249	<0.001

