



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL



**CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE
CIENCIAS MARINAS**

***“CICLO DE CRECIMIENTO Y FENOLOGÍA DE LA
FANERÓGAMA *Zostera marina* L. EN PUNTA ARENA,
BAHÍA CONCEPCIÓN, B.C.S., MÉXICO”***

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS,

CON LA ESPECIALIDAD EN
MANEJO DE RECURSOS MARINOS

PRESENTA:

EL HIDROBIÓLOGO
NOÉ ABRAHAM SANTA-MAMÁ GALLEGOS

LA PAZ, BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO.

2 DE DICIEMBRE DE 1996.

INDICE

I. Título	<i>i</i>
II. Acta de Revisión de Tesis	<i>ii</i>
III. Dedicatoria	<i>iii</i>
IV. Agradecimientos	<i>iv</i>
V. Índice	<i>vi</i>
VI. Glosario	<i>vii</i>
VII. Lista de Tablas	<i>xii</i>
VIII. Lista de Figuras	<i>xii</i>
IX. Resumen	<i>xiii</i>
X. Abstract	<i>xiv</i>
<hr/>	
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. ESTADO ACTUAL DEL CONOCIMIENTO DE LAS FANERÓGAMAS MARINAS	1
1.2. DIVERSIDAD DE LAS FANERÓGAMAS MARINAS	2
<hr/>	
2. ANTECEDENTES	5
2.1. ESTUDIOS SOBRE <i>Zostera marina</i>	5
2.2. ASPECTOS BIOLÓGICOS DE <i>Zostera marina</i>	6
2.3. ESTUDIOS EN MÉXICO	13
2.4 ESTUDIOS EN BAHÍA CONCEPCIÓN	14
<hr/>	
3. JUSTIFICACIÓN E IMPORTANCIA DEL ESTUDIO	16
<hr/>	
4. OBJETIVO	18
4.1. HIPÓTESIS.	18
4.2. OBJETIVO GENERAL.	18
4.3. OBJETIVOS PARTICULARES.	19
<hr/>	

5. ÁREA DE ESTUDIO	20
5.1. CARACTERÍSTICAS GEOGRÁFICAS	20
5.2. FACTORES CLIMÁTICOS E HIDROGRÁFICOS	22
5.3. FACTORES OCEANOGRÁFICOS	24
5.4. HIDROLOGÍA	24
5.5. ASPECTOS BIOGEOGRÁFICOS	27
6. MATERIAL Y MÉTODOS	28
6.1. MUESTREOS	28
6.2. DENSIDAD Y COBERTURA	28
6.3. COLECTA DE PLANTAS Y SEDIMENTO	29
6.4. MORFOMETRÍA	29
6.5. BIOMASA Y PRODUCCIÓN MÍNIMA	30
6.6. ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS	31
6.7. TERMINOLOGÍA	31
.....	
7. RESULTADOS	32
7.1. VARIABLES AMBIENTALES	32
7.2. ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD	33
7.3. MORFOLOGÍA	36
7.4. BIOMASA Y PRODUCCIÓN	37
7.5. REPRODUCCIÓN	38
8. DISCUSIÓN	47
8.1. DENSIDAD	47
8.2. MORFOLOGÍA	50
8.3. BIOMASA Y PRODUCCIÓN	55
8.4. REPRODUCCIÓN	59
8.5. RELACIÓN CON LOS FACTORES AMBIENTALES	65
8.6. RELACIÓN DE <i>Z. marina</i> CON <i>Argopecten ventricosus</i> (SOWERBY II, 1842)	70
8.7. DISCUSIÓN GENERAL	72
9. CONCLUSIONES	76
10. RECOMENDACIONES PARA EL MANEJO Y GESTIÓN DE <i>Zostera marina</i> EN BAJA CALIFORNIA SUR	79
11. SUGERENCIAS PARA TRABAJO FUTURO	81
12. BIBLIOGRAFÍA	83

GLOSARIO

acropétalo. Cerca de la punta o extremo distal, opuesto a cerca de la base o extremo proximal; procedimiento que se realiza del extremo proximal hacia el distal

antesis. El momento de abrirse el botón floral (florescencia), bien la floración; es decir el conjunto de todo el desarrollo floral desde el instante de abrirse el botón hasta la marchitez de la flor.

anual. Adjetivo referente a plantas que verifican toda su vida en un solo año o en periodo más corto. Las plantas anuales viven por una estación de crecimiento y después mueren. Una planta anual de invierno germina en el otoño, sobrepasa el invierno, produce semillas en la primavera, y después muere.

ápice. Término usual en botánica para referirse al extremo geométrico del órgano respectivo, en este estudio el extremo distal de la hoja.

basipétalo. Término opuesto a **acropétalo**.

biomasa. Es el peso de la materia viva, o bien la energía acumulada como material vivo. En este estudio se refiere a la materia de la planta que se encuentra tanto dentro del sedimento como por encima del mismo. Usualmente se expresa en gramos de peso seco por metro cuadrado (gr p.s./m^2). Puede expresarse también en gramos de peso húmedo, gramos de peso seco sin cenizas, gramos de Carbono o en unidades de energía (p.ej. **Kcal**), (Odum, 1972).

biomasa epigea. Biomasa de cualquier órgano vegetal que se desarrolla sobre el suelo o sedimento. En el caso de las fanerógamas marinas es equivalente al término standing

crop. Lo constituyen, ramas, peciolos, limbos foliares, inflorescencias y ocasionalmente parte del rizoma. Para *Zostera marina*, no se incluye nada del rizoma.

biomasa hipogea. Biomasa de cualquier órgano que se halla dentro del suelo o el sedimento, y que crece subterráneo. La conforman las raíces y el rizoma.

biomasa relativa. Biomasa de cualquier órgano en relación a la biomasa total de la planta.

bráctea. Una hoja muy reducida o altamente modificada situada en la inflorescencia o bajo una flor. Es distinta por su forma, tamaño, consistencia y/o color a las hojas normales. De las brácteas transformadas se forma el cáliz y la corola. Cuando en la axila de las brácteas brota una flor se le conoce como bráctea florífera.

ceibadal. 1. Conjunto de vegetales acuáticos con forma de cinta que crecen en el océano. 2. Tipo de vegetación en forma de prado constituido por fanerógamas, propio del fondo marino de algunas zonas litorales (Lot-Helgueras, 1971).

cobertura. Tanto por ciento de una superficie muestreada que se encuentra recubierta por la proyección vertical de la vegetación o de las colonias animales de una o muchas especies (Margalef, 1980). En el presente trabajo se considera como el tanto por ciento del sustrato cubierto por la pradera en estudio.

densidad. Cantidad de haces por metro cuadrado de pradera. La **densidad global** se entiende como el número de haces presentes por metro cuadrado del fondo marino, y se

obtiene al multiplicar la densidad de haces por metro cuadrado en la pradera por la cobertura (Sánchez Lizaso, 1993).

epifito. Los vegetales u otros organismos que viven sobre plantas sin sacar de ellas su nutrimento, por tanto, no se trata de parásitos, ya que el hospedero no presta mas que soporte.

espádice. Inflorescencia **racemosa** cuyas flores son pequeñas y agrupadas sobre un eje engrosado, generalmente con flores unisexuales y rodeadas por una espata.

espata. Vaina. Bráctea amplia y alargada o par de brácteas que envuelven la inflorescencia o eje florífero. En el espádice la inflorescencia se halla rodeada por una espata a menudo muy grande y vistosa. La espata puede ser monofila o **dífila**; es decir, puede estar constituida por una o dos brácteas.

fenología. Es el estudio de la sincronización de los eventos biológicos recurrentes con respecto a sus influencias **bióticas** y **abióticas**; las causas que la producen y la **interrelación** entre las diferentes fases (fenofases) de la misma especie o diferentes especies (Phillips, 1980). Etimológicamente, fenología (término derivado de la contracción de fenomenología) se define como es el estudio de los aspectos que se suceden en la vegetación de una especie o de una **sinecia** (definida como una asociación vegetal). La fenología de una especie depende de su propio comportamiento y de las características del medio, sobre todo y más generalmente del ciclo climático. La fenología de una **sinecia** depende, no sólo de la naturaleza de sus componentes y del dinamismo del medio, sino de la influencia recíproca entre los componentes. La definición de fenología establece que el crecimiento y desarrollo de los organismos incluyen eventos estacionales cíclicos.

genet. Término que se aplica en organismos **clonales** para referirse a individuos genéticos. Un genet o clon es un conjunto de ramets que mantienen una identidad genética entre sí. En plantas **clonales** un genet es un grupo de

ramets que se originaron de la misma semilla (Cook, 1985).

hábito. Porte o aspecto exterior de una planta.

haz. Es el conjunto de tallo y hojas que se desarrollan en un mismo meristemo de una planta. En plantas que se reproducen modularmente, como las fanerógamas marinas, un **genet o clon**, puede consistir de uno o más **ramets**. Fisiológicamente el término haz equivale al término ramet. En *Zostera marina* son los grupos de hojas (en plantas vegetativas) o ripidios (en plantas reproductivas) que tienen un mismo origen (meristemo) a partir **del** rizoma. En este estudio, al ser muy baja la ramificación de los rizomas, los haces coinciden prácticamente con las plantas o **genets** (individuos genéticos) (Roberson y Mann, 1984, Cook, 1985).

haz vegetativo. Haz de una planta que realiza funciones vitales cualesquiera, pero no las reproductoras.

haz reproductivo. Haz de una planta que produce inflorescencias y realiza la reproducción sexual.

índice foliar. Superficie de un lado de las hojas de la vegetación, expresado en relación al área de **sustrato** que ocupan las plantas. En inglés se **suele** expresar como L.A.I. (Leaf Area Index). Es una medida de la superficie fotosintética y por ello de la productividad potencial de la vegetación, así como de la superficie disponible para organismos epífitos y de la riqueza y complejidad potencial del hábitat para dichos **epífitos** (Hillman *et al.* 1989).

inflorescencia. Todo sistema de ramificación que se resuelve en flores, cuando la flor nace solitaria no existe inflorescencia.

infructescencia. Inflorescencia en la que los frutos han reemplazado a las flores. Sería equivalente inflorescencia fructífera.

laguna costera. Es una depresión de la zona costera por debajo del promedio mayor de las mareas más altas (MHHM) teniendo una

comunicación con el mar, ya sea permanente o efímera pero protegida de las fuerzas del mar por algún tipo de barrera (Lankford, 1977).

limbo foliar. La parte plana y amplia de la hoja, que constituye propiamente la hoja, también conocida como lámina. La hoja se conforma de dos partes; el peciolo y el limbo foliar o lámina.

morfología. Estudio de la forma y la estructura de los organismos en cualquier nivel de organización. La morfología botánica estudia la forma y estructura de las plantas.

ovario. Recipiente formado por la base de una o más hojas carpelares, en donde se contienen el primordio o los primordios seminales. Constituye la parte basal del pistilo y después de la polinización se transforma en fruto.

peciolo. Talluelo que sostiene el limbo de la hoja.

pedicelo. El tallo de una sola flor individual dentro de la inflorescencia.

pedúnculo. Es el tallo de una flor individual que es solitaria o de toda una inflorescencia.

planta. Un organismo individual fotosintetizador considerado por ello productor primario. En este estudio se define como el conjunto de haces de *Zostera* marina unidos a un mismo rizoma y que se originaron de una misma semilla.

planta anual. Ver **anual.** En este estudio se emplea para referirse a una planta de ciclo anual, que por sus características morfológicas (escasa ramificación del rizoma) se emplea para evaluaciones de densidad en analogía al término **haz.**

planta perenne. Una planta perenne es aquella que vive por varios años; en plantas herbáceas el sistema de haces muere cada invierno.

pradera. La acepción de esta palabra no coincide con un concepto geobotánico bien definido. En este estudio se emplea en el

sentido más amplio; es decir, una planicie llana cubierta por hierba.

pradera perenne. El conjunto de plantas de una planicie que presentan un hábito perenne, por lo que se halla presente todo el año, en la mayoría de los casos presentando variaciones estacionales.

producción primaria. Se define como la rapidez con la que la energía radiante se transforma en sustancias orgánicas por acción fotosintética de organismos productores. Es importante reconocer los siguientes cuatro pasos sucesivos del proceso de producción de una comunidad: **producción primaria bruta**, **producción primaria neta**, producción primaria neta de la comunidad y producción secundaria o asimilación de consumidores. La producción se expresa en unidades de peso (húmedo, seco, seco sin cenizas, de Carbono) o de energía por unidad de superficie y tiempo (Odum, 1985).

producción primaria bruta. Es la asimilación real de las plantas; es decir la incorporación de energía química total a partir de energía luminosa por efecto de fotosíntesis (Odum, 1985).

producción primaria mínima. Se considera p.p.m. a la producción primaria neta **obtenida** al restar la biomasa presente en un momento dado de la biomasa presente un tiempo después y dividiendo entre la longitud de tiempo transcurrido. Esta medida no consideran las pérdidas por pastoreo y/o desprendimiento de porciones de las plantas durante el tiempo considerado.

producción primaria neta. Es la biomasa que queda, descontando la respiración de los propios vegetales; es decir, la producción que queda verdaderamente a disposición de los siguientes niveles tróficos (Odum, 1985).

productividad. Definida como una medida de la eficiencia, es la producción en relación con alguno de los factores de la misma. Es adecuado el término para expresar la relación **Producción Neta/Biomasa (PN/B)**, conocida también como tasa de renovación o bien su

inversa, conocida como tiempo de renovación de la biomasa, usualmente expresado en días o años (Margalef, 1980).

raíz. Órgano de las plantas que crece en dirección opuesta al tallo, no toma color verde por la acción de la luz, e introducido en un **sustrato** absorbe de éste las sustancias necesarias para el crecimiento y desarrollo del vegetal y le sirve de sostén. Sus caracteres más generales se refieren al origen endógeno y a su incapacidad para formar hojas y flores.

rama. Cada una de las partes en que se divide el tronco o tallo de una planta.

ramet. Término derivado del latín “rama” que se aplica a organismos clonales. Se define como un organismo fisiológicamente distinto pero genéticamente idéntico a otros. En plantas **clonales** se refiere a las plantas individuales que forman parte de un clon y que pueden tener vida independiente (Cook, 1985).

ripidio. Inflorescencia **cimosa** unípara cuyas **ramitas** caen todas en un mismo plano y por detrás de sus ejes madres respectivos. Vista de lado esta inflorescencia muestra sus **ramitas** sucesivas como naciendo alternativamente a

derecha e izquierda con todas las ramas de un mismo plano. Tiene una cima helicoidal que muestra todas las ramas en un mismo plano.

rizoma. Metamorfosis **caulinar** (del tallo) debida a la adaptación a la vida subterránea; es decir, se trata de un tallo subterráneo. El rizoma como el tallo epigeo, posee yemas y echa vástagos foliíferos y floríferos, suele producir también raíces. Como vive en ausencia de luz carece de hojas propiamente dichas (**nomófilos**), en su lugar se hallan **catáfilos**, las más veces en forma de escamas membranosas. Difiere de la raíz por sus **catáfilos** y sus yemas, y **principalmente** por su estructura que es **caulinar** no radical.

tallo. El tallo es el eje principal de las plantas superiores (helechos y fanerógamas). En los antofitos, tiene geotropismo negativo. Se desarrolla a partir del **caulículo** de la plántula, por la actividad del punto vegetativo, situado en su ápice. El tallo puede permanecer simple o bien dividirse, en este caso en ramas. Los brotes, cuando los hay, se forman en la axila de las hojas. Los tallos pueden ser **epigeos**, si se desarrollan fuera del sustrato, o bien **hipogeos** o subterráneos, cuando lo hacen enterrados.

A excepción de donde se indica lo contrario, las definiciones de este glosario fueron obtenidas de: Cronquist, 1988; Font Quer, 1979 y Jones y Luchsinger, 1988.

LISTA DE TABLAS

Tabla 1.1.	Clasificación de las fanerógamas marinas	3
Tabla 8.1.	Densidad de praderas anuales de <i>Z. marina</i>	48
Tabla 8.2.	Densidad de praderas perennes de <i>Z. marina</i>	50
Tabla 8.3.	Biomasa foliar de <i>Z. marina</i>	56
Tabla 8.4.	Producción de <i>Z. marina</i>	59
Tabla 8.5.	Morfología de las estructuras reproductivas en <i>Z. marina</i>	61
Tabla 8.6.	Potencial reproductivo de <i>Z. marina</i>	62

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.1.	Mapa de los registros de fanerógamas marinas en México.	4
Figura 2.1.	Mapa de distribución de <i>Zostera marina</i> en el mundo.	7
Figura 2.2.	Esquema de Setchel 1.	8
Figura 2.3.	Patrón de crecimiento y morfología de <i>Z. marina</i> .	9
Figura 2.4.	Tipos de inflorescencias en un haz reproductivo.	10
Figura 2.5.	Patrón de aparición de ripidios en un haz reproductivo.	11
Figura 5.1.	Localización del área de estudio.	21
Figura 5.2.	Hidrografía y batimetría de Bahía Concepción.	23
Figura 5.3.	Distribución de los sedimentos en Bahía Concepción.	25
Figura 7.1.	Temperatura del agua de mar.	32
Figura 7.2.	Clasificación textural del sedimento en Punta Arena.	34
Figura 7.3.	Mapa de algunos límites de la pradera de Punta Arena.	34
Figura 7.4.	Densidad de la pradera.	35
Figura 7.5.	Cobertura de la pradera.	36
Figura 7.6.	Número de limbos y peciolos sin limbo por haz.	37
Figura 7.7.	Altura de la pradera y número de espádices por haz.	38
Figura 7.8.	Morfología de limbos foliares	38
Figura 7.9.	Índice foliar.	39
Figura 7.10.	Estado del ápice.	40
Figura 7.11.	Biomasa hipogea y epigea.	41
Figura 7.12.	Biomasa relativa de hojas, espádices y biomasa hipogea .	41
Figura 7.13.	Producción mínima anual.	42
Figura 7.14.	Relación Producción/Biomasa .	43
Figura 7.15.	Porcentaje de haces reproductivos	43
Figura 7.16.	Proporción de hojas con espádice.	44
Figura 7.17.	Número de espádices por haz.	44
Figura 7.18.	Número de ovarios por espádice.	45
Figura 7.19.	Proporción de frutos por espádice.	46
Figura 7.20.	Número de flores, frutos y semillas por m ² .	46
Figura 8.1.	Coincidencia de <i>Z. marina</i> con <i>A. ventricosus</i> .	71

FENOLOGÍA Y CICLO DE CRECIMIENTO DE LA FANERÓGAMA
Zostera marina L. EN PUNTA ARENA, BAHÍA CONCEPCIÓN, B.C.S.

Resumen

En la mayor parte de su **área** de distribución las poblaciones de *Zostera marina* forman praderas perennes, en las que predominan el crecimiento y reproducción vegetativos, En Bahía Concepción, existe una población en el límite sur de su distribución en la costa oriental de la península de Baja California, su patrón de crecimiento es anual como el de otras praderas dentro del Golfo de California, permaneciendo la pradera sólo durante la estación invernal, durante los meses de diciembre a mayo y pasando la parte más cálida del año en forma de semillas. En el ciclo muestreado se presentó una temperatura de 18.5°C en enero que fue aumentando hasta alcanzar los 25°C en mayo. La densidad máxima de haces fue de 2,672 por m² en enero y un mínimo de 6 16 en mayo, mostrando un decremento durante el transcurso de la estación de crecimiento. La cobertura de la pradera mostró un aumento de haces de enero (75%) a marzo (95%), en que comenzó a aparecer una mortalidad masiva (en mayo menos del 30% del fondo mantenía plantas vivas), y para julio, con una temperatura del agua de 28°C, ya no había plantas vivas. Distintos parámetros de crecimiento tales como la biomasa epigea, la dinámica de aparición y caída de hojas, la morfología de limbos foliares y el índice foliar mostraron un crecimiento intenso durante los meses de diciembre a febrero. A fines de enero aparecieron las primeras plantas con inflorescencias, y entre los meses de febrero a marzo las flores se comenzaron a transformar en frutos. La aparición de flores nuevas se mantuvo mas o menos constante desde su inicio (7 fl/haz) hasta la muerte de las plantas (9 fl/haz), mientras que la producción de frutos tuvo un máximo al final de marzo (21 fr/haz) y disminuyó de entonces a mayo (hasta 8 fr/haz). La producción de semillas se estimó en 30,000 semillas por m² La biomasa hipogea sólo aumentó al inicio del crecimiento (diciembre), manteniendo un nivel estable el resto del tiempo (de 10 a 16 gr/haz). Las plantas canalizan su esfuerzo a la producción de semillas, reduciendo el periodo de crecimiento para facilitar el inicio de un nuevo ciclo de crecimiento después de la época desfavorable (verano).

PHENOLOGY AND GROWTH CYCLE OF THE EELGRASS *Zostera marina* L. AT
PUNTA ARENA, BAHÍA CONCEPCIÓN, MÉXICO

Abstract

Perennial meadows of the eelgrass *Zostera marina* is the main form in almost all places where the species exists, where vegetative growth predominates. A population, which is the most southern one on the east coast of the Gulf of California, is in Bahía Concepción. That meadow exists in the year's coldest season, from December to May and survives the warmest season in the form of seeds. Temperature rose in the period sampled, from 18°C in January to 25°C in May. The maximum shoot density was 2,672 shoots m^{-2} in January with the minimum recorded being 616 shoots m^{-2} in May. Shoot abundance declined during the growing season. An increase of the meadow cover was seen from January (75%) to March (95%) after which massive mortality began. In May, less than 30% of sediment had live plants, and in July, when the water temperature was 28°C, there were no live plants. Several growth variables, such as above-ground biomass, the dynamics of appearance and dying of leaves, leaf-blade morphology, and leaf-area index, showed an intensive increase during December to February. The main vegetative growth was in the period December-January. The appearance of the first flowering shoots was in late January and the first fruit appearance was between February and March. An almost constant appearance of new flowers was seen from beginning (7 flowers per shoot) to the end (9 flowers per shoot), while fruit production was a maximum in late March (21 fruits per shoot), and then decreased to 8 fruits per shoot. Seed production was estimated at 30,000 seeds m^{-2} . An increase in below-ground biomass was seen just at the beginning of growth (December). It was uniform the rest of season (10 to 16 g per shoot). It could be plants direct their effort to seed production, reducing the growth period and thus make sure of the growth of a new meadow after the adverse season (summer) is finished.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. ESTADO ACTUAL DEL CONOCIMIENTO DE LAS FANERÓGAMAS MARINAS

Las fanerógamas marinas, también conocidas como pastos marinos (del inglés *seagrasses*) o, en los estados del sureste de México, como ceibadales (Lot-Helgueras, 1971) son plantas adaptadas a vivir sumergidas en el mar, que se desarrollan en aguas marinas bien iluminadas. Pueden existir desde la zona intermareal hasta cerca de los 80 metros de profundidad, dependiendo de la transparencia de las aguas (Duarte, 1991). *Halophila engelmanni* se ha encontrado a 73.2 m de profundidad en aguas muy claras (Taylor 1928, en: Lot-Helgueras, 1971).

Este tipo de vegetación se considera un elemento muy importante dentro del ecosistema marino (Wood, *et al.* 1969; Phillips y Meñez, 1988; Meñez *et al.* 1983; Lot-Helgueras, 1971; Fortes, 1989; Ibarra-Obando y Ríos, 1993). Las praderas de fanerógamas marinas ocupan importantes extensiones en zonas litorales templadas y tropicales del mundo, particularmente en las aguas protegidas, bahías y lagunas costeras (Wood, *et al.* 1969). Sus comunidades presentan altas tasas de producción primaria (Zieman y Wetzel, 1980; McRoy y McMillan, 1977; Duarte, 1989; Thom, 1990), que a su vez estimulan la producción secundaria a través de las cadenas tróficas, principalmente las basadas en organismos detritívoros (Kikuchi, 1980; Ogden, 1980; van Montfranz *et al.* 1984; Wolf, 1980; Bach *et al.* 1986). La estructura de estas praderas proporcionan un **sustrato** para el establecimiento de organismos epífitos y diversifican la estructura del hábitat (Harlin, 1980; Siqueiros-Beltrones e Ibarra-Obando, 1985; Sánchez-Lizaso y Riosmena-Rodríguez (en prensa); den Hartog, 1983; Bell y Westoby, 1986; Schneider

y Mann, 1991a, 1991 b; Harrison, 1987; Heck *et al.* 1989). Forman áreas de refugio, cría y alimentación para numerosas especies de animales marinos, son especialmente importantes para peces, camarones, cangrejos, pectínidos y otros organismos de gran importancia económica (Blaber *et al.* 1992; Perkins-Visser *et al.* 1996; Pohle *et al.* 1991; García-Esquivel y Bricelj, 1993).

Las fanerógamas marinas juegan un papel fundamental en el **reciclaje** de nutrientes puesto que a diferencia de las algas pueden captarlos tanto por las hojas como por las raíces (McRoy y McMillan, 1977; Short, 1987; Hemminga *et al.* 1991; McRoy y Goering, 1974; Penhale y Thayer, 1980). Las raíces de estas plantas favorecen la consolidación del sedimento y su follaje atenúa el efecto de las corrientes de agua, favoreciendo la sedimentación (Rasmussen, 1977; Jeudy-de-Grissac, 1984)

1.2. DIVERSIDAD DE LAS FANERÓGAMAS MARINAS

Las fanerógamas marinas se comenzaron a diferenciar de las angiospermas terrestres en el periodo Cretácico (aproximadamente hace 100 millones de años), y aunque su evolución no está del todo clara, debido a la **escasez** del registro fósil, se les considera un grupo polifilético (Brasier, 1975; Larkum y den Hartog, 1989). En comparación con el elevado número de especies de angiospermas (cientos de miles de ellas) y de algas que existen en todo el mundo, sólo se conocen menos de 60 especies de **fanerógamas** marinas (Kuo y McComb, 1989). Las especies conocidas, de acuerdo a la clasificación actual, se agrupan en 4 familias y 12 géneros, de los cuales 6 se han registrado en México (Tabla 1.1) con 9 especies. De estas, 5 se encuentran en las costas del Golfo de México y el Mar Caribe, 3 en la costa del Océano Pacífico y una en ambos litorales (Ibarra-Obando y Ríos, 1993); Figura 1.1.

Tabla 1.1. Clasificación de las Fanerógamas Marinas			
División MAGNOLIOPHYTA			
Clase LILIOPSIDA			
Subclase ALISMATIDAE, Superorden ALISMATIFLORAE			
Familias	Géneros	Número de especies en el mundo	Número de especies en México
Orden NAJADALES			
Zosteraceae	<i>Zostera</i>	11	<i>Z. marina</i> P
	<i>Phyllospadix</i>	5	<i>P. scouleri</i> P <i>P. torreyi</i> P
	<i>Heterozostera</i>	1	-
Posidoniaceae	<i>Posidonia</i>	9	
Cymodoceaceae	<i>Halodule</i>	7	<i>H. wrightii</i> PyG <i>H. beua'ettei</i> G
	<i>Cymodocea</i>	4	
	<i>Syringodium</i>	3	<i>S. filiforme</i> G
	<i>Amphibolis</i>	2	-
	<i>Thalassodendron</i>	2	-
Orden HYDROCHARITALES			
Hydrocharitaceae	<i>Enhalus</i>	1	
	<i>Thalassia</i>	2	<i>T. testudinum</i> G
	<i>Halophila</i>	12	<i>H. decipiens</i> G <i>H. engelmanni</i> G
Total		59	9
P = registros en la costa del Pacífico; G = registros en la costa del Golfo de México y Mar Caribe. Fuente: Cronquist, 1988; Ibarra-Obando y Ríos, 1993, Kuo y McComb, 1989; y Phillips, 1992.			

La costa del Pacífico Mexicano por ser la zona de transición entre dos Provincias Biogeográficas: la Californiana (**templado-cálida**) y la Panárnica (subtropical-tropical) muestra características particulares en las especies de fanerógamas marinas que allí habitan (Liining, 1990). Se han registrado especies típicas de zonas templadas tales como *Zostera marina*, *Phyllospadix torreyi* y *P. scouleri* (Dawson, 1966) y una especie común de zonas tropicales: *Halodule wrightii*, descubierta recientemente en las costas de Sonora y Sinaloa (Dawson, 1966, McMillan y Phillips, 1979; Aguilar Rosas y López Ruelas, 1985), Todas en uno de sus límites de distribución latitudinal, las primeras en su límite sur y la última en su extremo norte (Ramírez-García y Lot, 1994; Sánchez Lizaso y Riosmena Rodríguez, 1996; Phillips, 1992; Phillips y Meñez, 1988).

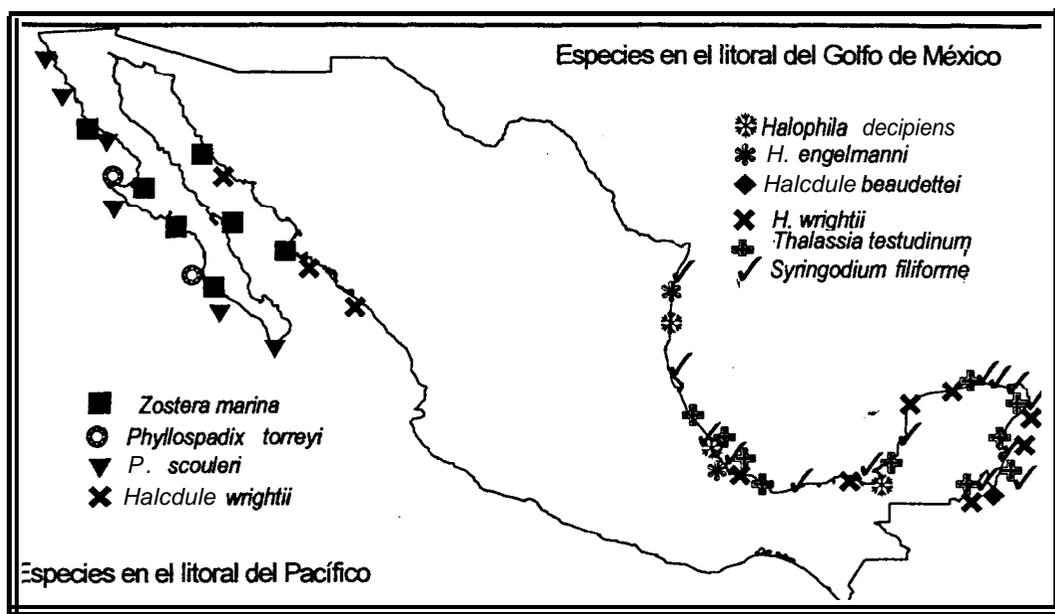


Figura 1.1. Localidades de registro de fanerógamas marinas en México. Tomada de Romeu (1996).

2. ANTECEDENTES

2.1. ESTUDIOS SOBRE *Zostera marina*

La amplia distribución de *Z. marina* en las costas de países con grandes recursos económicos (Figura 2.1) ha favorecido que dentro del grupo de las fanerógamas marinas sea la especie más estudiada a nivel mundial (Phillips y Meñez, 1988). Los estudios realizados sobre esta especie abordan una gran variedad de temas y abarcan la mayor parte de los mares del litoral norteamericano, europeo y asiático. Los primeros estudios en que se abordan aspectos de la ecología de fanerógamas marinas fueron realizados sobre *Z. marina* por investigadores daneses, entre los que destacan por su importancia: Petersen, 1891, 1913, 1915, 1918; Oestenfeld, 1905, 1908; Petersen y Boysen-Jensen, 1911; Boysen-Jensen, 1914 y Blegvad, 1914, 1916. Posteriormente, entre los años de 1929 a 1935; Setchell (1929, 1934 y 1935) publicó trabajos sobre la fenología de *Z. marina* y la distribución de las fanerógamas marinas en general. En los años de 1933 hasta casi 1950 casi todos los estudios se enfocaron hacia la “epifitotia”, una enfermedad epidémica en plantas, también conocida en *Z. marina* como “*wasting disease*”; que se generalizó por casi todas las costas del Atlántico y que afectó cerca del 90% de las poblaciones en esa región (Phillips y Meñez, 1988). La mayor parte de los estudios referentes a estos aspectos fueron llevados a cabo en el oriente de Estados Unidos y en Europa, principalmente en Inglaterra y Francia (Cottam, 1934; Dexter, 1944, 1950; Tutin, 1938). Hacia 1950 los estudios comenzaron a abordar una mayor variedad de temas. Así fue como Arasaki (1950a, b) estudió aspectos de la ecología de la especie en aguas japonesas.

Desde entonces los temas que se han estudiado abarcan aspectos ecológicos (Orth y Moore, 1983, 1986; Hamburg y Homann, 1986; Thom, 1990; Nomme y Harrison, 1991, Kenworthy y Fonseca, 1992), de su desarrollo (Churchill y Riner, 1978; de Cock, 1980, 1981a, 1981b, 1981c), ecofisiología (Backman y Barilotti, 1976; Dennison y Alberte, 1986; Marsh, *et al.* 1986; Zimmerman *et al.* 1987, Zimmerman *et al.* 1989; Zimmerman *et al.* 1991; van Lent y Verschuure, 1995; van Lent *et al.* 1995), sus estrategias reproductivas (Phillips y Backman, 1983; Phillips *et al.* 1983; Keddy, 1987), sobre su comunidad asociada (den Hartog, 1967; Siqueiros-Beltrones e Ibarra-Obando, 1985; Sánchez-Lizaso y Riosmena-Rodríguez (en prensa); Sogard y Able, 1991), su relación con especies de interés comercial (Perkins-Visser *et al.* 1996; Pohle *et al.* 1991; García-Esquivel y Bricelj, 1993; Eckman, 1987; Ambrose *et al.* 1992; Peterson *et al.* 1989), los ecotipos en el Pacífico oriental (Backman, 1991), y problemas de regresión y reimplantación (Harrison, 1990; Fonseca *et al.* 1982; Kenworthy y Fonseca, 1992; Dennison y Alberte, 1986).

2.2. ASPECTOS BIOLÓGICOS DE *Zostera marina*

Z. marina es una especie circunhemisférica que se distribuye en las aguas frías y templadas del hemisferio norte, tanto en el Océano Pacífico como en el Atlántico, Figura 2.1 (Phillips y Meñez, 1988). Es una especie eurihalina que se presenta en salinidades tan bajas como 6 ‰, pero que puede desarrollarse completamente en agua marina. La profundidad a la que puede vivir depende de la claridad del agua, del material suspendido, el intervalo y estado de la marea, acción del oleaje, el tipo de fondo, presencia de tormentas y la estación del año (Phillips y Meñez, 1988). En aguas claras puede vivir hasta los 30 m, pero donde el agua es turbia se limita a una profundidad máxima de 1.2 a 2 m.

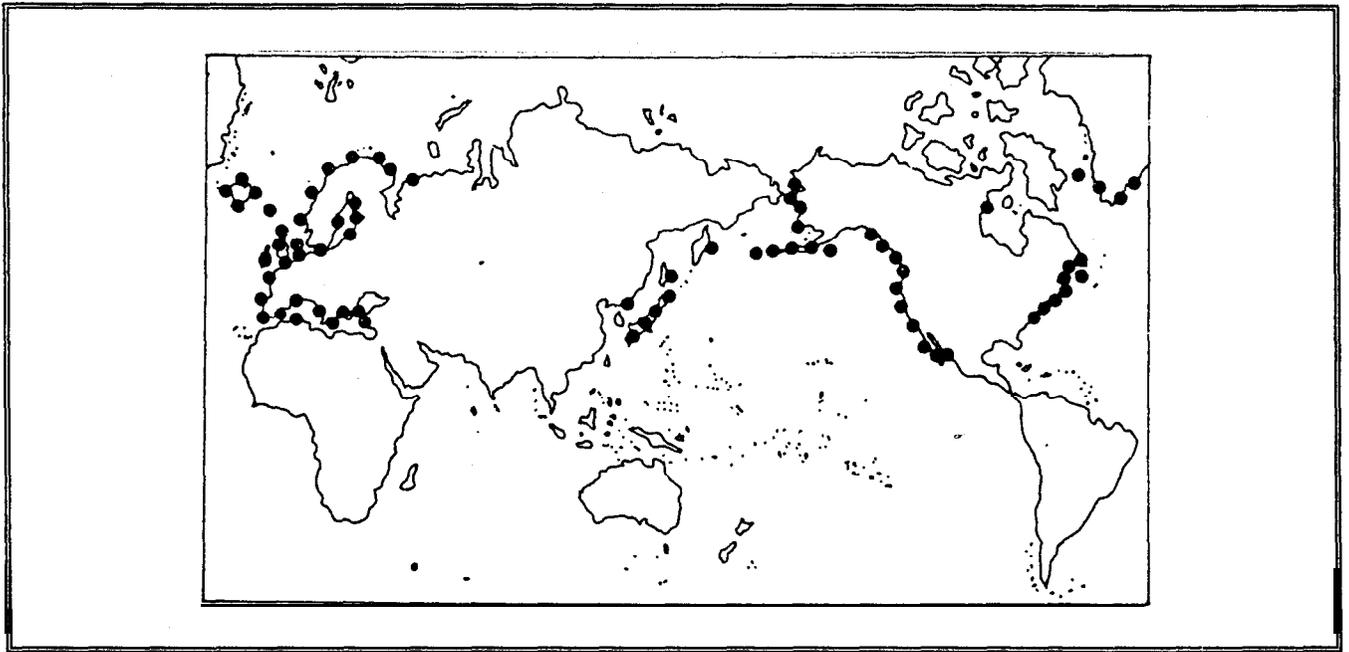
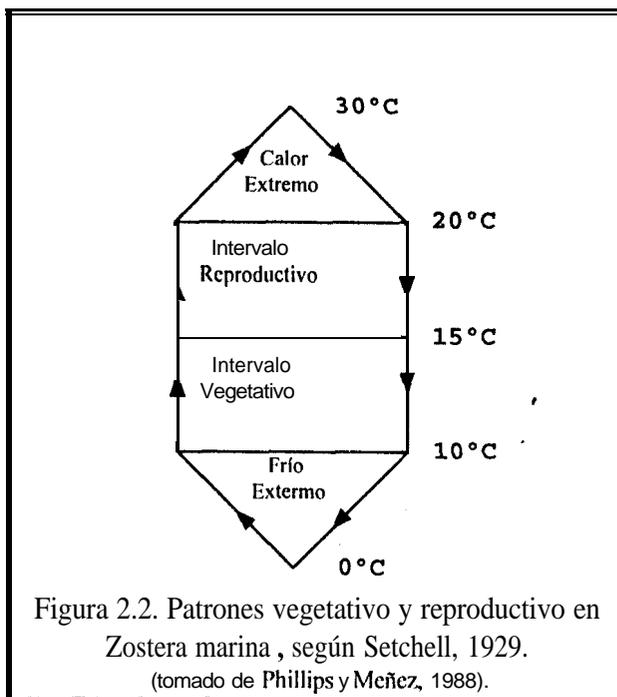


Figura 2.1. Registros de *Zostera marina* en el mundo. Tomada de Phillips y Meñez, 1988

El factor más estudiado que limita su desarrollo es la temperatura. Setchell, en 1929, propuso un modelo para el tipo de crecimiento y desarrollo de *Z. marina*, según el cual los límites de resistencia térmica de la especie están a 0 y 30 °C inferior y superior respectivamente. Entre 20 y 30°C se considera la zona de resistencia al calor y entre 0 y 10 °C la zona de resistencia al frío. El óptimo se encuentra entre 10 y 20 °C, y mientras que de 10 a 15°C predomina el crecimiento y división vegetativos; de 15 a 20°C se presenta el intervalo de reproducción sexual (Figura 2.2). Estudios posteriores han confirmado el modelo en lo general, pero se ha observado que las poblaciones están adaptadas a sus regímenes de temperatura locales, por lo que los intervalos descritos varían de un lugar a otro (Phillips y Meñez, 1988).



Las fanerógamas marinas son plantas clonales que forman praderas perennes mediante propagación vegetativa (Tomlinson, 1974; den Hartog, 1970). La permanencia de las praderas depende fundamentalmente del reclutamiento de haces a través de la ramificación y expansión del rizoma (Olesen y Sand-Jensen, 1994). En poblaciones perennes de *Z. marina* el número máximo de haces con flores raramente excede el 30 % del total de haces (McRoy, 1970; Backman y Barilotti, 1976; Jacobs, 1984). El crecimiento de *Z. marina* se realiza en cuatro etapas (Setchell, 1929; Burkholder y Dohoney, 1968). La primera se inicia con la germinación de la semilla, la segunda corresponde al desarrollo del rizoma y su ramificación, la tercera corresponde a la transformación de su haz principal en reproductivo (Figura 2.3); y la última, después de la muerte del haz reproductivo, se refiere al desarrollo de las ramas laterales como rizomas independientes. En aguas templadas el ciclo completo es bianual, produciéndose flores hasta el inicio del segundo año de crecimiento. Un haz reproductivo se distingue de un haz vegetativo en que posee un tallo erguido y sin raíces adventicias (Setchell, 1929; Tomlinson, 1974). En la Figura 2.3 se muestra la forma típica de una plántula, un haz vegetativo y un haz reproductivo.

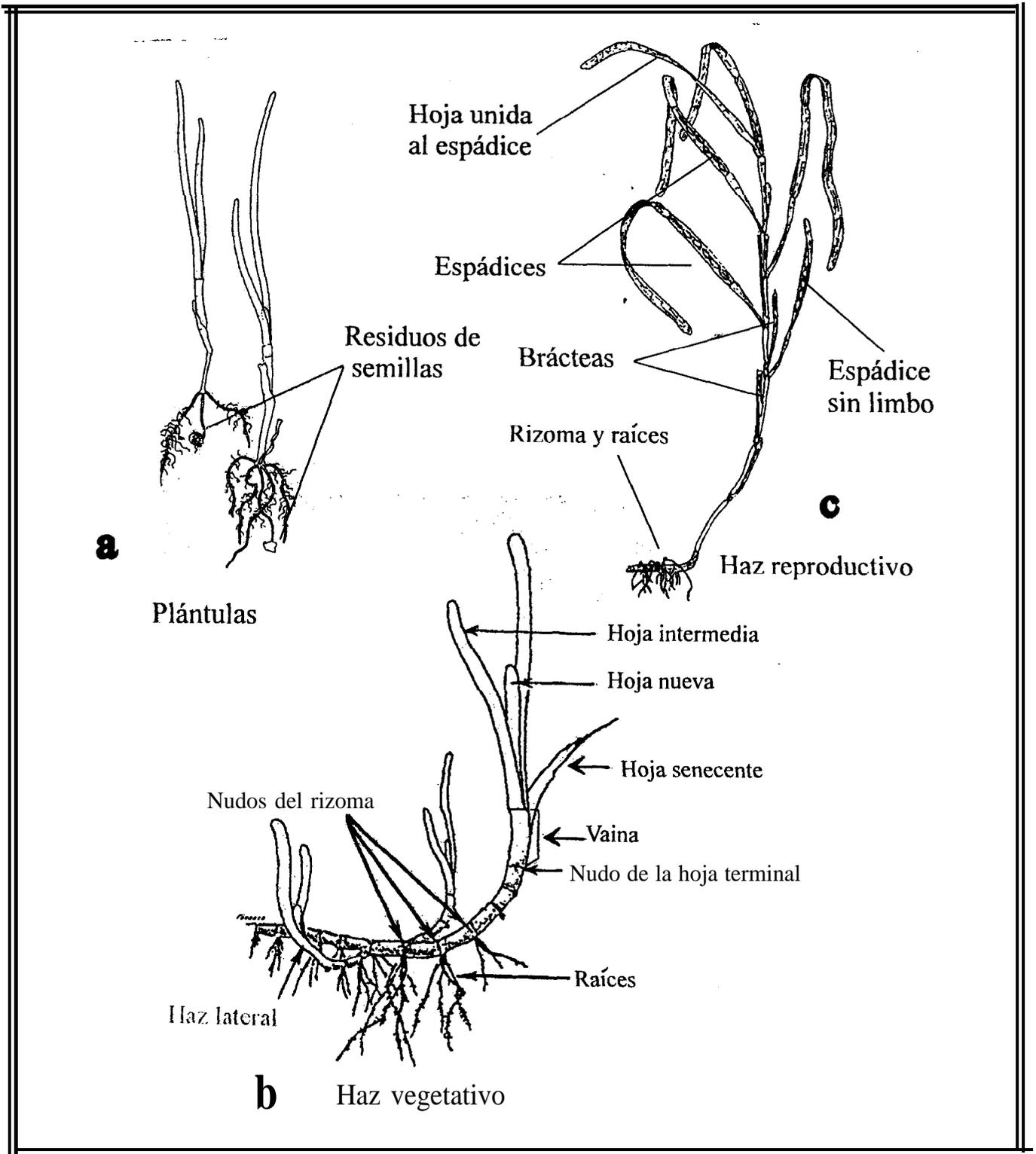


Figura 2.3, Patrón de crecimiento y algunas características morfológicas de *Zostera marina*. a) plántula, b) haz vegetativo y c) haz reproductivo. Tomado de a) Dawson, 1966; b) Backman, 1991 y c) Felger y Moser, 1980.

La aparición de inflorescencias se puede observar a tres niveles (Figura 2.4): *a*. el haz reproductivo completo conocido también como haz generativo, haz fértil o haz con flores; *b*. el ripidio, una inflorescencia compuesta, también conocida como rama floral, que consiste de varios espádices; y *c*. la “inflorescencia” en sentido estricto, la unidad más pequeña que se conoce como espádice, está compuesta por la vaina y el pedúnculo, y en su base crece una bráctea. El espádice está completamente envuelto en una espata. Las flores femeninas constan de un ovario con un óvulo cada una, por lo que cada fruto da origen a una sola semilla (de Cock, 1980; 1981). El haz reproductivo produce tanto hojas como ripidios en un patrón único, según se observa en la Figura 2.5, cada espádice crece a su vez con un limbo foliar en su parte terminal y una bráctea en su base (de Cock, 1980; Churchill y Riner, 1978).

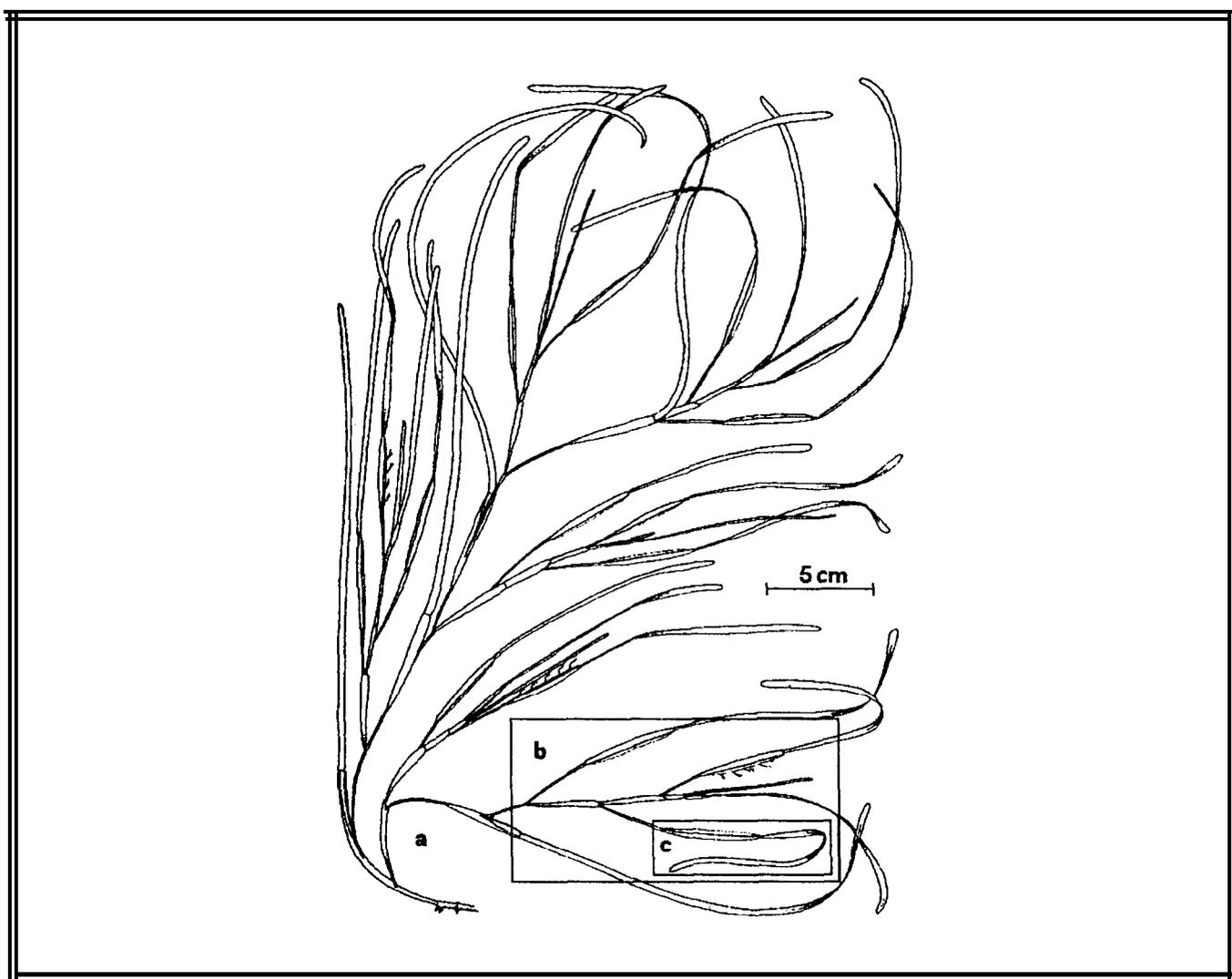


Figura 2.4. Tipos de estructuras florales de *Z. marina*. a) haz reproductivo, b) ripidio, c) inflorescencia (espádice con limbo y pedúnculo). Tomado de de Cock, 1981.

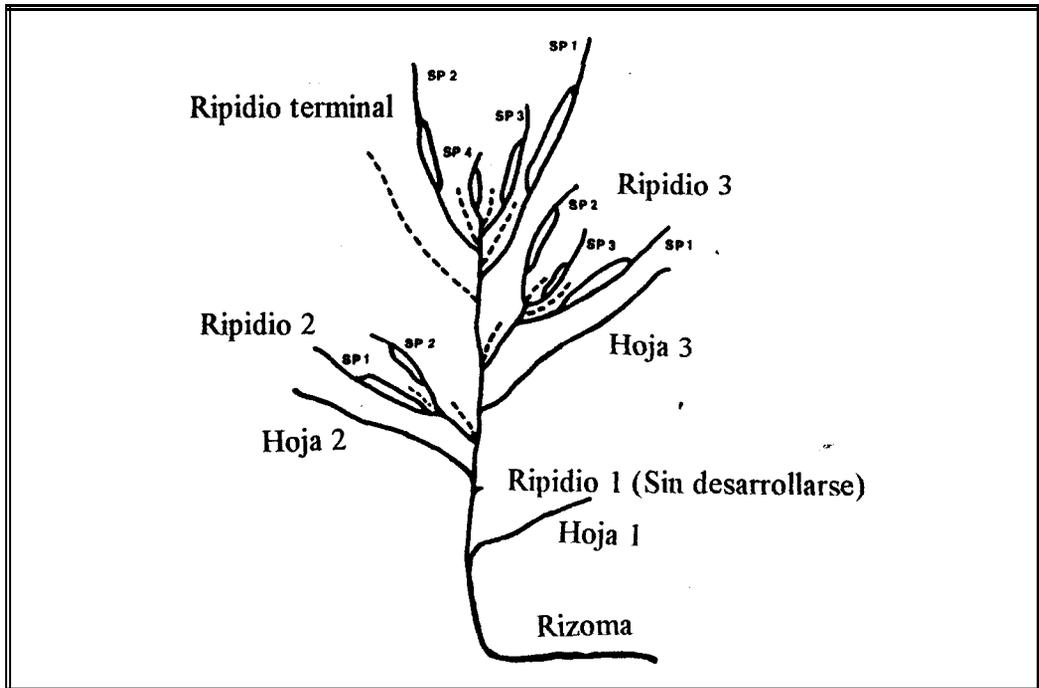


Figura 2.5. Representación esquemática de un haz reproductivo de *Z. marina*. Los espádices (sp) en cada ripidio están numerados secuencialmente de acuerdo a su orden de maduración en la costa oriental de Norteamérica. Las líneas punteadas representan las brácteas que envuelven sucesivamente los pequeños grupos de espádices durante su desarrollo inicial. Tomado de Churchill y Riner, 1978.

El ciclo de reproducción sexual (por medio de inflorescencias) está muy relacionado con el estrés ambiental, en especial con la temperatura (Burrell y Shubel, 1977; Phillips y Meñez, 1988), y aunque se ha demostrado que en otras especies como *Halophila engelmanni*, *Cymodocea rotundata* y *Syringodium filiforme* el fotoperíodo tiene una influencia notable en la reproducción no se ha visto que éste factor tenga una influencia sobre la reproducción de *Z. marina*, (McMillan, 1976, 1979 y 1980). Experimentalmente se ha determinado que un ritmo diurno de 16 horas de luz y 8 horas de oscuridad a una temperatura de 20°C parece ser lo más adecuado para el desarrollo de haces fértiles de *Z. marina* (de Cock, 1977).

Los estudios indican que la respuesta al estrés ambiental es debida en parte a la alteración de su metabolismo y en parte a la plasticidad genética de la especie (Phillips *et al.* 1983a; Keddy y Patriquin, 1978; Backman, 1991).

En algunas localidades de Norteamérica y Europa existen poblaciones anuales que completan su ciclo de vida en unos meses, se reproducen sexualmente y permanecen la temporada adversa del año en forma latente como semillas (Keddy y Patriquin, 1978; Gagnon *et al.* 1980; Phillips y Backman, 1983; de Cock, 1981, van Lent y Verschuure, 1994a y b).

Las observaciones en campo sugieren la posibilidad de que el hábito. anual esté inducido por el ambiente y no por un patrón genético fijo (van Lent y Verschuure, 1994a), sin embargo han sido pocas las investigaciones tanto en campo como en laboratorio que pudieran demostrar con claridad este hecho (Keddy y Patriquin, 1978; Gagnon *et al.* 1980; Phillips y Lewis, 1983, van Lent y Verschuure, 1995). En el Golfo de California, donde hay menor cantidad de estudios realizados, las poblaciones de *Z. marina* además de ser anuales se desarrollan bajo condiciones ambientales muy particulares, es decir; en la zona submareal y su temporada adversa se presenta en el verano, por lo que el principal factor del ambiente que afecta a las plantas parece ser la temperatura (Phillips y Backman, 1983; Phillips *et al.* 1983a), mientras que en el resto de las localidades las plantas anuales se desarrollan en la zona intermareal y su temporada adversa es el invierno, donde los factores que producen condiciones adversas pueden ser más diversos. En lugares como Nueva Escocia y Alaska varios factores que se presentan durante la temporada invernal como la congelación del agua superficial, las temperaturas extremas y la baja salinidad son los que limitan el desarrollo de las plantas anuales (Robertson y Mann, 1984; Keddy, 1987; McRoy, 1966).

Las especies de gran extensión geográfica, como el caso de *Z. marina*, tienden a desarrollar poblaciones localmente adaptadas que se designan como **ecotipos** y poseen grados óptimos y límites de tolerancia adaptados a las condiciones del lugar, ya sea produciendo subespecies genéticas, lo cual se puede manifestar morfológicamente, o simplemente aclimatación fisiológica (Odum, 1972). Las poblaciones de *Z. marina* en el Pacífico oriental muestran una alta plasticidad fenotípica, básicamente en la morfología de sus láminas foliares y en el desarrollo de un patrón reproductivo anual, esta variación existe tanto entre localidades como entre estaciones del año. En base a estas características Backman (1991) ha propuesto la existencia de 5 **ecotipos** en esta región. Dos de ellos se distinguen por su localización latitudinal, *Z. marina* var. *izembekensis* en el extremo norte, en la Laguna Izembek, Alaska y *Z. marina* var. *atàm* en el extremo sur, en el Golfo de California, México; ambas exhiben la

En algunas localidades de Norteamérica y Europa existen poblaciones anuales que completan su ciclo de vida en unos meses, se reproducen sexualmente y permanecen la temporada adversa del año en forma latente como semillas (Keddy y Patriquin, 1978; Gagnon *et al.* 1980; Phillips y Backman, 1983; de Cock, 1981, van Lent y Verschuure, 1994a y b).

Las observaciones en campo sugieren la posibilidad de que el hábito anual esté inducido por el ambiente y no por un patrón genético fijo (van Lent y Verschuure, 1994a), sin embargo han sido pocas las investigaciones tanto en campo como en laboratorio que pudieran demostrar con claridad este hecho (Keddy y Patriquin, 1978; Gagnon *et al.* 1980; Phillips y Lewis, 1983, van Lent y Verschuure, 1995). En el Golfo de California, donde hay menor cantidad de estudios realizados, las poblaciones de *Z. marina* además de ser anuales se desarrollan bajo condiciones ambientales muy particulares, es decir; en la zona submareal y su temporada adversa se presenta en el verano, por lo que el principal factor del ambiente que afecta a las plantas parece ser la temperatura (Phillips y Backman, 1983; Phillips *et al.* 1983a), mientras que en el resto de las localidades las plantas anuales se desarrollan en la zona intermareal y su temporada adversa es el invierno, donde los factores que producen condiciones adversas pueden ser más diversos. En lugares como Nueva Escocia y Alaska varios factores que se presentan durante la temporada invernal como la congelación del agua superficial, las temperaturas extremas y la baja salinidad son los que limitan el desarrollo de las plantas anuales (Robertson y Mann, 1984; Keddy, 1987; McRoy, 1966).

Las especies de gran extensión geográfica, como el caso de *Z. marina*, tienden a desarrollar poblaciones localmente adaptadas que se designan como **ecotipos** y poseen grados óptimos y límites de tolerancia adaptados a las condiciones del lugar, ya sea produciendo subespecies genéticas, lo cual se puede manifestar morfológicamente, o simplemente aclimatación fisiológica (Odum, 1972). Las poblaciones de *Z. marina* en el Pacífico oriental muestran una alta plasticidad fenotípica, básicamente en la morfología de sus láminas foliares y en el desarrollo de un patrón reproductivo anual, esta variación existe tanto entre localidades como entre estaciones del año. En base a estas características Backman (1991) ha propuesto la existencia de 5 **ecotipos** en esta región. Dos de ellos se distinguen por su localización latitudinal, *Z. marina* var. *izembekensis* en el extremo norte, en la Laguna Izembek, Alaska y *Z. marina* var. *atàm* en el extremo sur, en el Golfo de California, México; ambas exhiben la

plasticidad fenotípica más baja, y en el caso de la var. *atàm* un patrón reproductivo anual. Los restantes tres **ecotipos** están asociados con el área media del intervalo latitudinal. *Z. marina* var. *latifolia* se encuentra en bahías, en costas expuestas a mar abierto, mientras que *Z. marina* var. *phillipsi* dentro del estuario Puget Sound en Washington, EE.UU.; ambos **ecotipos** son submareales. *Z. marina* var. *typica* ocurre en la zona intermareal tanto en Puget Sound como en bahías de costas expuestas. Estos últimos tres **ecotipos** exhiben plasticidad fenotípica estacional en las dimensiones de las hojas y en las densidades de haces vegetativos.

2.3. ESTUDIOS EN MÉXICO

El primer informe de la presencia de fanerógamas marinas en las costas de México es el de Ostenfeld, 1927 (Lot-Helgyeras, 1971) con registros de las especies *Thalassia testudinum*, *Halophila engelmanni* y *Halodule wrightii*; en la Laguna de Términos, Campeche. Desde *entonces* la mayoría de los trabajos que se han realizado; tratan sobre especies del Golfo de México y el Mar Caribe, destacando los que se refieren a la Laguna de Términos y el Arrecife Alacranes (Lot-Helgueras, 1971; Yáñez Arancibia, 1988); y muy poco sobre las poblaciones de las especies que habitan en las costas del Pacífico (Lot-Helgueras, 1977; Ibarra-Obando, 1989).

A pesar de ser *Z. marina* la especie con mayor cantidad de estudios a nivel mundial, en México el conocimiento de esta especie es apenas incipiente. En 1941 Steinbeck y Ricketts publicaron el primer registro de la existencia de una pradera de *Z. marina* en aguas mexicanas, se trata de la descripción de las praderas frente a las costas de Sonora, las cuales observaron cuando realizaron un viaje exploratorio por las costas del Golfo de California. Los trabajos de Dawson (1951, 1962, 1966) son los primeros estudios conocidos que hacen mención de la **presencia** de dos especies de fanerógamas marinas en el noroeste del país, *Zostera marina* y *Phyllospadix torreyi*. Dawson (1966) menciona que en las costas del Pacífico Oriental *Z. marina* se distribuye desde Port Clarence, Alaska hasta Baja California y Sinaloa en México. Los primeros estudios de *Z. marina* en México tratan sobre macroalgas y diatomeas asociadas (Siqueiros-Beltrones e Ibarra-Obando; Siqueiros-Beltrones et al.; Ibarra-Obando y Aguilar Rosas, 1985). Posteriormente se han realizado sobre la producción primaria y la estacionalidad de las

praderas de la Bahía de San Quintín, en la costa occidental de la Península de Baja California (Ibarra-Obando y Huerta Tamayo, 1987; Ibarra-Obando, 1992; Poumian Tapia, 1995).

Las praderas de San Quintín están constituidas por plantas perennes, con un porcentaje muy bajo de haces reproductivos (Ibarra-Obando, 1992; Poumian Tapia, 1995).

Steinbeck y Ricketts (1941) en su registro de *Z. marina* en el Golfo de California solamente mencionan que algunas plantas estaban en florecimiento y hacen una descripción de la fauna asociada a las praderas en Bahía Kino la cual no parecía tan exuberante como la que se conocía en praderas de Estados Unidos. Felger y Moser (1973) realizaron un estudio sobre la utilización que hacen los Seris de estas plantas en las costas de Sonora. Los Seris emplean las semillas como fuente de alimento, y las hojas como ornamento entre otros usos (Felger et al. 1980). Con respecto a la biología de la especie, existen sólo dos estudios puntuales sobre la germinación de semillas (McMillan, 1983) y su fenología reproductiva dentro del Golfo de California (Phillips y Backman, 1983).

Las poblaciones de *Z. marina* en el Golfo de California se encuentran en el límite sur de distribución en las costas del Océano Pacífico oriental. Ahí esta especie, de acuerdo a los datos existentes sobre las localidades de Punta Chueca y Bahía Kino, Sonora (Phillips y Backman, 1983), muestra un desarrollo estacional. Las temperaturas del agua en verano en esta región, en ocasiones mayores a 32°C, exceden el límite letal para la especie (Bulthuis, 1987; Marsh et al., 1986), por lo que las plantas completan su ciclo de vida en menos de 6 meses: producen y liberan las semillas durante los meses de abril a mayo, antes de que la temperatura alcance dicho punto letal, después de lo cual las plantas mueren y la pradera desaparece. Las semillas germinan y las plántulas comienzan a desarrollarse al final del otoño siguiente (Phillips y Backman, 1983).

2.4. ESTUDIOS EN BAHÍA CONCEPCIÓN

En Bahía Concepción no hay ningún estudio publicado sobre fanerógamas marinas, tal como ocurre en la mayor parte de la península de Baja California, solo se tiene un estudio de macroalgas epífitas de *Zostera marina* (Sánchez-Lizaso y Riosmena-Rodríguez, en prensa). En cambio existe una

importante variedad de estudios que incluyen aspectos sobre geología y **oceanografía** física (Cruz Orozco *et al.* 1991; Obeso Nieblas *et al.* 1996), hidrología (Reyes Salinas, 1994; Magallanes, 1992; Magallanes *et al.* 1993); plancton (Gárate Lizárraga, 1992; Morquecho Escamilla, 1996), macroalgas, (Casas Valdez *et al.* 1993; Mateo Cid, 1993; Nuñez López, 1993; Steller, 1993; Nuñez López y Casas Valdez, 1996), crustáceos (Campos y Rosa, 1990; Leija Tristán y Sánchez Vargas, 1988; Ramírez Guillén, 1983), reproducción y pesquería de almeja catarina *Argopecten ventricosus=circularis* (Villalejo-Fuerte y Ochoa-Báez, 1992; Félix Pico *et al.* 1992; Félix Pico *et al.* 1995), y otros moluscos (Villalejo-Fuerte *et al.* 1994; Baqueiro Cárdenas, 1983), la comunidad de peces (Rodríguez Romero, 1992; Rodríguez Romero *et al.* 1992), los hábitos alimenticios de algunos peces (Abitia Cárdenas *et al.* 1990) y el estudio sobre un caso de parasitismo de un picnogónido sobre una especie de poliqueto (Salazar Vallejo y Stock, 1987).

Actualmente en el CICIMAR se desarrollan otros proyectos sobre aspectos de la reproducción de bivalvos tales como *Dosinia ponderosa*, *Chione californiensis*, *Cardita affinis* y *Arca pacifica*; así como un estudio sobre ciclos de materia orgánica y marcas rojas (Gárate Lizárraga, com pers.).

3. JUSTIFICACION E IMPORTANCIA DEL ESTUDIO

La mayoría de los pocos estudios llevados en México sobre *Z. marina* han sido realizados sobre localidades con condiciones ambientales distintas al Golfo de California, es decir; la costa pacífica de la península. Las poblaciones de *Z. marina* en el Golfo de California son las únicas praderas submareales en el mundo que presentan un tipo de crecimiento anual (Phillips y Meñez, 1988), y todos los estudios realizados en esta región están apoyados en muestreos que consisten de visitas aisladas, de tal manera que sus datos son parciales y puntuales (Phillips y Backman, 1983); por lo que es necesario contar con información mas precisa y detallada sobre el comportamiento de la especie en el limite sur de su distribución en el Pacífico oriental.

El presente trabajo es el primero en estudiar de modo sistemático una de las praderas de fanerógamas marinas del Golfo de California. El estudio de esta especie hasta la fecha no había sido abordado en Bahía Concepción, ni en todo el estado de Baja California Sur, a pesar de existir importantes poblaciones en su litoral (Riosmena-Rodríguez y Sánchez-Lizaso, 1996). El conocimiento de esta pradera dará una mejor perspectiva para comprender el funcionamiento global de la bahía.

Los estudios **fenológicos** aportan valiosa información para una mejor comprensión de la estacionalidad de los procesos biológicos en relación a su ambiente. Cuando se trata de una fanerógama marina la fenología es importante para hacer mejores evaluaciones de la producción primaria, dinámica de nutrientes, dinámica trófica e incluso para desarrollar adecuados programas de conservación del

recurso en general (Phillips, 1980; Phillips, 1990). El conocimiento de la fenología de *Z. marina* sentará las bases para poder plantear nuevos estudios tanto de carácter teórico (aspectos biológicos y ecológicos tanto de esta especie como de su comunidad asociada, comparación con poblaciones del pacífico, variaciones interanuales) como aplicado (interacción con especies de interés comercial, conservación, gestión, impacto ambiental, etc.). El ciclo de crecimiento y reproducción y la estimación de los niveles de producción de *Z. marina* en Bahía Concepción otorgará también la oportunidad de poder establecer las posibles causas en las fluctuaciones de su abundancia y la incidencia de éstas sobre otros recursos de la zona.

4. OBJETIVO

4.1. HIPÓTESIS

Las observaciones realizadas en Bahía Kino, los registros sobre las condiciones ambientales en Bahía Concepción y observaciones recientes, permitieron sustentar la hipótesis de que el ciclo de vida en esta área es similar al observado en las costas de Sonora, es decir completamente anual, completando su crecimiento durante la temporada invernal, mostrando desarrollo de estructuras reproductivas y liberando sus semillas antes de la llegada del verano.

4.2. OBJETIVO GENERAL

El Objetivo General del presente estudio es:

*“DETERMINAR LA FENOLOGÍA Y DESCRIBIR LOS CICLOS DE CRECIMIENTO Y DE REPRODUCCIÓN DE LA PRADERA DE **Zostera marina** L. EN LAS AGUAS ADYACENTES A LA PLAZA PUNTA ARENA, BAHÍA CONCEPCIÓN”*

4.3. OBJETIVOS PARTICULARES

Como objetivos particulares se plantearon los siguientes:

- Determinar el momento de aparición y desaparición de la pradera.
- Estimar la densidad de haces de *Z. marina* en la pradera a través de la estación de crecimiento.
- Describir el ciclo de crecimiento y reproducción de la especie.
- Determinar las variaciones de biomasa e Índice Foliar durante la estación de crecimiento.
- Estimar la producción mínima anual de la pradera.
- Determinar el potencial reproductivo de la especie.

5. ÁREA DE ESTUDIO

5.1. CARACTERÍSTICAS GEOGRÁFICAS

Bahía Concepción se localiza en la costa oriental de la Península de Baja California entre los paralelos 26°33' y 26°53' de latitud norte y los meridianos 111°42' y 111°56' de longitud oeste (Figura 5.1). La unidad morfotectónica en que se ubica (Carranza Edwards, et al. 1975 en: Contreras Espinosa, 1988) posee principalmente rocas ígneas intrusivas y extrusivas del cenozoico medio. La extensión aproximada de Bahía Concepción es de unas 26,400 hectáreas. Su comunicación con el mar se encuentra en el extremo norte y es permanente. Tiene forma ovalada, en dirección norte-sur, con aproximadamente 40 km de largo y una anchura entre 10 y 3.5 km, su profundidad media es de 17 metros y la máxima, localizada al sur de la bahía, es ligeramente mayor a 30 metros, y en la porción noreste posee un canal de 30 metros contiguo a tierra, Figura 5.2 (Cruz Orozco *et al.* 1991). Por su origen esta clasificada por Lankford (1977) como una laguna **tectónica-estructural**. Su barrera es muy ancha, de forma irregular y está constituida por levantamientos rocosos.

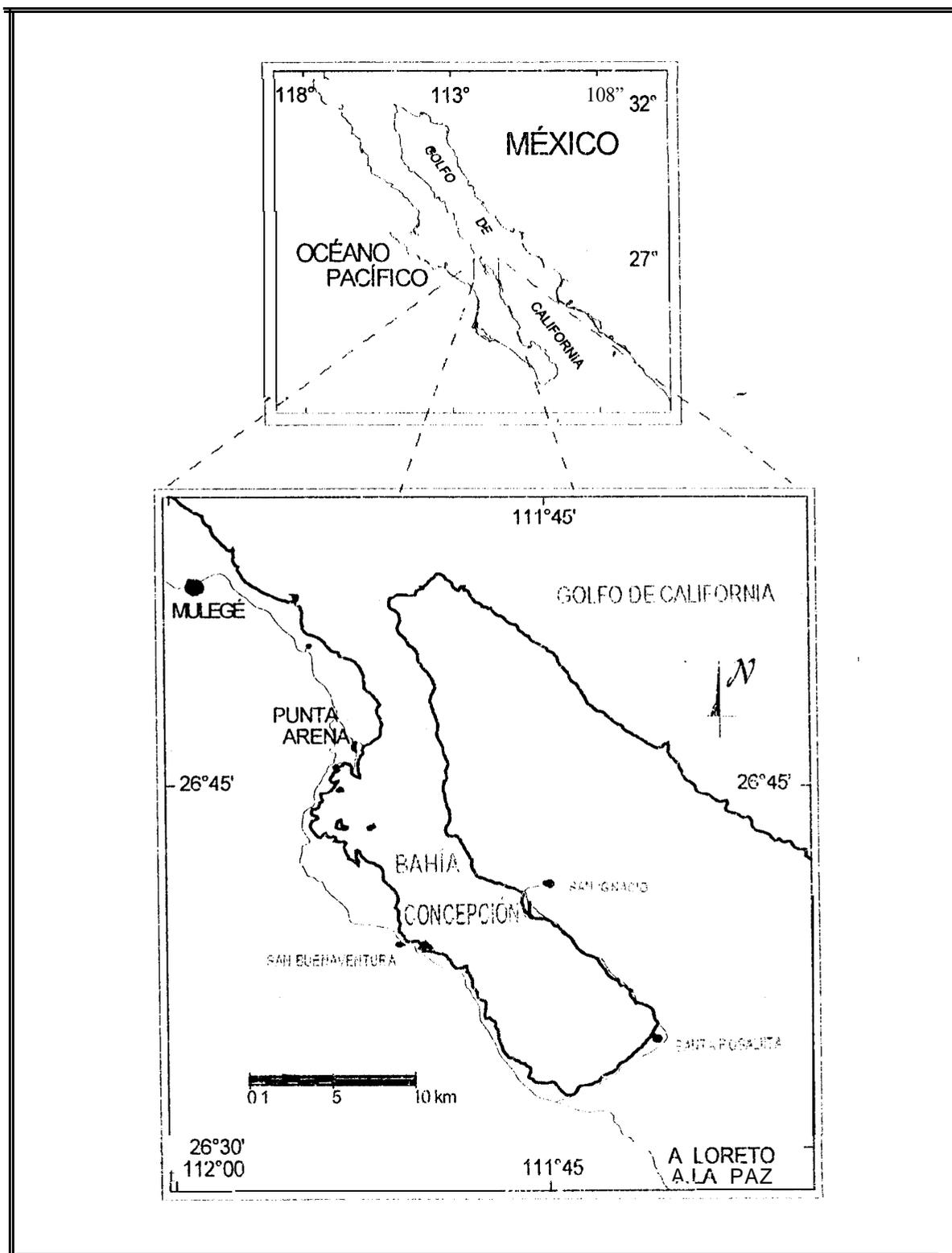


Figura 5. 1. Localización geográfica del área de estudio: Bahía Concepción.

5.2. FACTORES CLIMÁTICOS E HIDROGRÁFICOS

El clima de la región de acuerdo al sistema de clasificación de Köepen, modificado a la República Mexicana es del tipo **BW(h)hw(x')(e')**, es decir **semicálido**, muy seco; con temperatura media anual de 23°C y del mes mas frío por debajo de los 18°C; lluvias en verano, con una precipitación muy variable, cuya media anual es de 126 mm, con un máximo de 394 mm y un mínimo de 0.7 mm; y una oscilación térmica mayor de 14°C (INEGI, 1983; García, 1981). Los vientos dominantes son del NW de diciembre a febrero y del SW de marzo a octubre (Reyes Salinas, 1994).

La cuenca hidrológica a la que pertenece Bahía Concepción se localiza en el extremo norte de la Región Hidrológica numero 6, una región que abarca toda la zona sureste de la península de Baja California (SRH, 1975). La cuenca, formada por las subcuencas de los arroyos “Santa Rosaliita” y “El Frijol”, tiene una superficie de drenaje de 2,418 km² (Fig. 5.2) y un volumen de lluvia media anual muy variable que oscila entre 2 y 953 millones de m³, con una media lamina anual de precipitación de 132 mm. De acuerdo a datos al sur de la Región (RH6) el 73% de la lluvia anual ocurre en los meses de julio a octubre y el 22% de noviembre a enero. La cuenca asociada a Bahía Concepción esta caracterizada por una temperatura media anual de 23°C, precipitación media entre 97 y 167 mm anuales, una evaporación anual de 2067.6 mm y un gasto máximo de 4100 m³/seg (INEGI, 1983).

En esta región los factores **fisiográficos** que determinan las condiciones hidrometeorológicas son los cuerpos marítimos (como fuentes de humedad), en particular el Golfo de California; las condiciones orográficas derivadas de la Sierra de Juárez y su posición geográfica al paso de huracanes que provienen de las zonas ecuatoriales del Océano Pacífico; estos huracanes muestran trayectorias más o menos paralelas al litoral sur occidental mexicano y ocasionalmente siguen rumbo hacia el norte del Golfo, a su paso producen fuertes lluvias con volúmenes en uno o dos días superiores a la lluvia total media anual (INEGI, 1983).

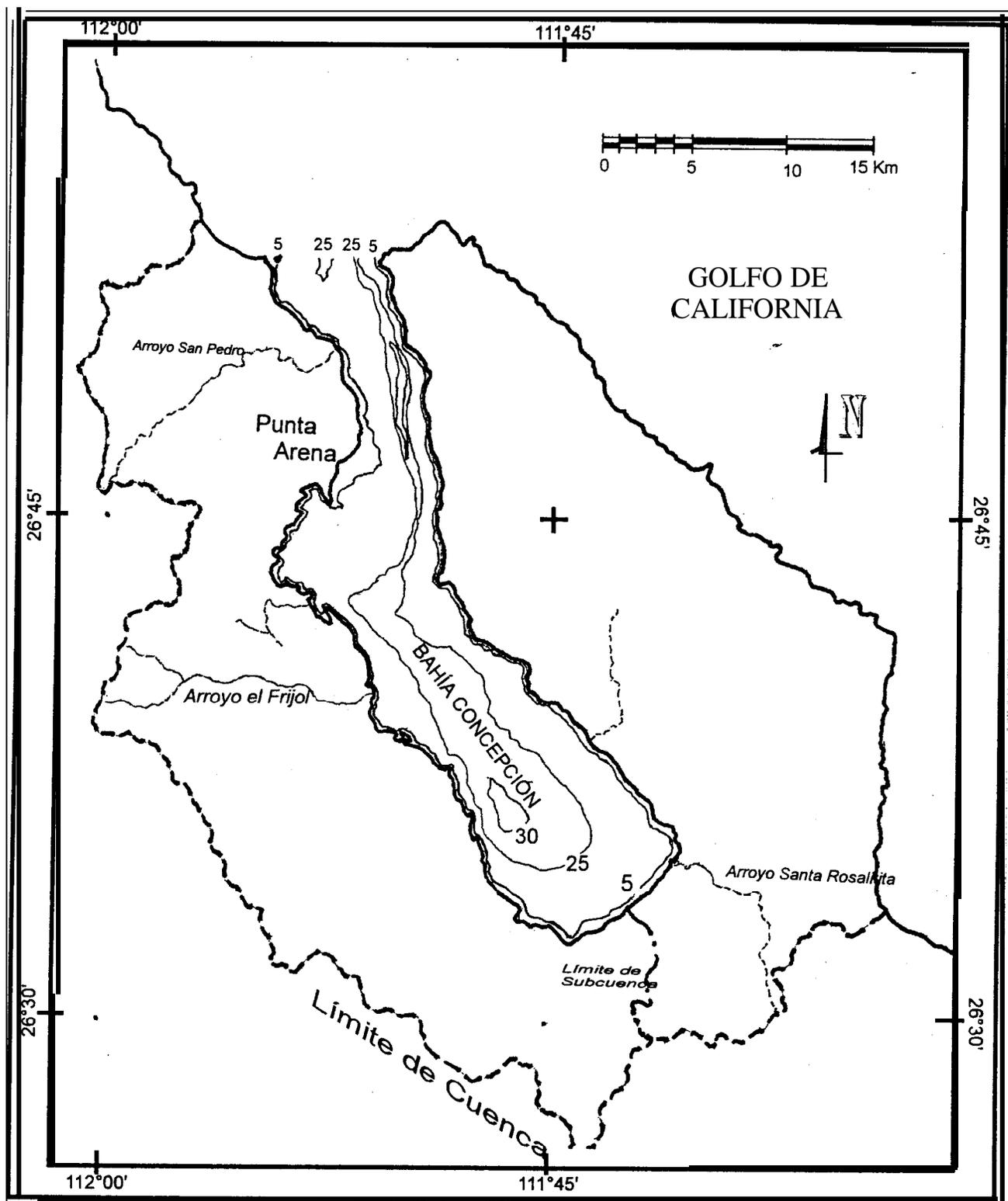


Figura 5.2. Cuenca hidrográfica y batimetría de Bahía Concepción. El límite de subcuenca separa las del Arroyo el Frijol y Santa Rosalita. La batimetría se muestra con las isóbatas de 5, 25 y 30 metros. Datos tomados de INEGI (1983) y Cruz Orozco et al. (1991).

5.3. FACTORES OCEANOGRÁFICOS

La boca de Bahía Concepción está influida por la corriente del Golfo de California, la cual fluye predominantemente hacia el noroeste en los meses de mayo a octubre y hacia el sureste de noviembre a abril, mostrándose como respuesta al patrón estacional del viento (de la Lanza-Espino, 1991). El patrón de corrientes dentro de la laguna está determinado casi en su totalidad por las mareas (Obeso-Nieblas *et al.* 1996), mostrando dos flujos y dos reflujos diarios puesto que el tipo de marea es mixto, con una desigualdad diurna en las bajamares. Las mareas vivas se presentan en los meses de noviembre a febrero del medio día al atardecer (Instituto de Geofísica, 1994). El prisma de mareas tiene un valor muy bajo con respecto al volumen de la laguna al Nivel Medio del Mar, apenas un 3.9% y un tiempo de evacuación de 25.5 ciclos de marea. Por lo que se considera que sus aguas están semiaisladas de las del Golfo (Santa-María Gallegos y Jiménez Illescas, en preparación). La masa de agua que conforma la laguna presenta un periodo de estratificación en los meses de marzo a octubre, en el que se presenta una fuerte termoclina por debajo de los 10 metros de profundidad. En el resto del año se producen cambios notables en la hidrodinámica que permiten la homogenización térmica de la columna de agua (Reyes Salinas, 1994).

El transporte de sedimentos hacia el Golfo en la región de Bahía Concepción se realiza en menor proporción por los escurrimientos peninsulares, mientras que el viento y la circulación costera son responsables de la carga sedimentaria en la zona costera (de la Lanza Espino, 1991). El sedimento dominante dentro de la bahía es arenoso y limo-arenoso, Figura 5.3 (Cruz Orozco *et al.* 1991).

5.4. HIDROLOGÍA

5.4.1. Temperatura

Las temperaturas del Golfo de California, tanto del agua como del aire, son más variables que las que se presentan en la costa pacífica de la Península (en el agua: 19 a 29°C al sur y 13 a 32°C en el extremo norte). En las lagunas costeras se pueden alcanzar valores muy extremos: 32, 33 o

incluso a 36°C en el agua. En Bahía Concepción la temperatura superficial del agua oscila anualmente entre los 18 y los 32 °C aproximadamente (Contreras Espinosa, 1988). En marzo se aproxima a los 15°C a una profundidad de 20 metros, el resto del año se mantiene entre los 20 y 28 °C en su estrato profundo (Reyes Salinas, 1994).

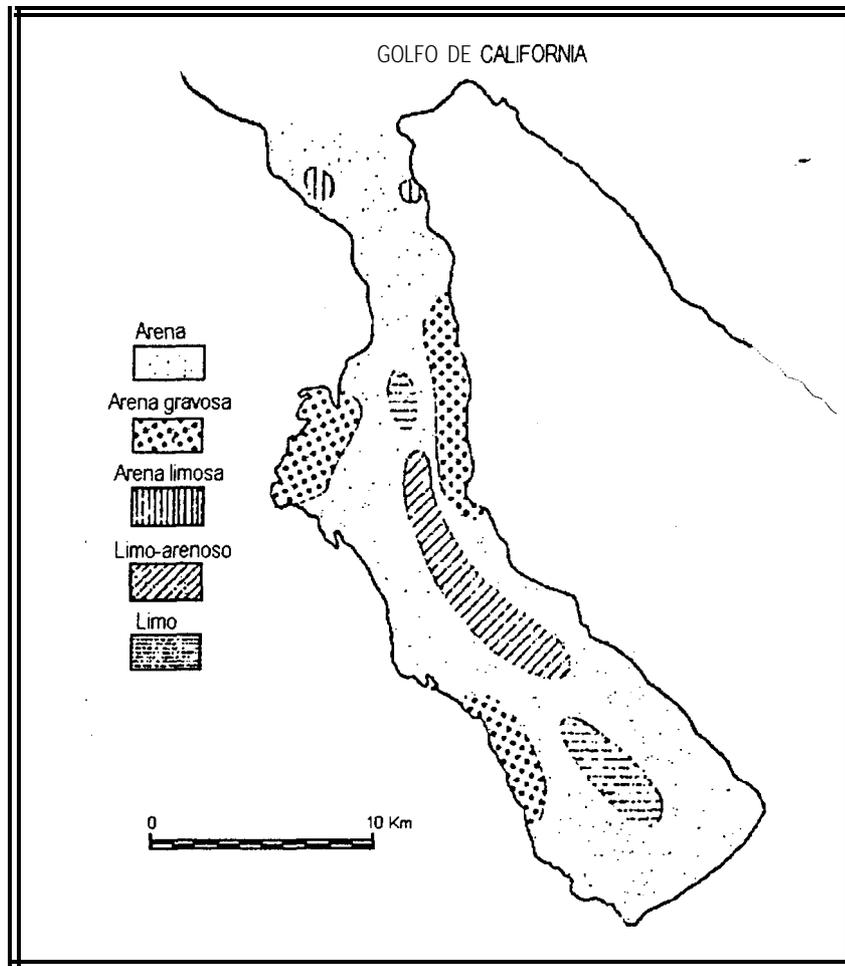


Figura 5.3. Distribución del tipo de sedimento en Bahía Concepción.
Tomado de Cruz Orozco et al. (1991).

Dentro de la bahía, la temperatura del agua en la zona costera presenta variaciones importantes entre localidades y presenta un comportamiento estacional, mostrando la influencia de las corrientes internas y el intercambio de aguas con el Golfo (Magallanes *et al.* 1993). De acuerdo con registros entre los años de 1988 y 1990, la temperatura osciló entre 16 y 31.2 °C (Castro Ortiz

com. pers.). El caso excepcional se presentó en febrero de 1989, cuando la temperatura del agua de la bahía fue 16°C (Gárate Lizárraga, 1991; Villalejo-Fuerte y Ochoa-Báez, 1993).

Sobre el margen occidental, en las localidades conocidas como Santispac y El Coyote se ubican manantiales hidrotérmicos con temperaturas que oscilan de 38°C a 51°C (Cruz Orozco *et al.* 1991). El estero Santispac ubicado 5 km al sur de Punta Arena presenta una extensión aproximada de 4 ha con vegetación de manglar en un 60% de su superficie y se comunica con la bahía a través de un canal de 4 m de ancho con baja profundidad. En este estero la temperatura varía entre 32°C y 30.5°C (máxima y mínima diurnas respectivamente) en julio y en febrero entre 27°C y 24°C (Magallanes, 1992).

5.4.2. Salinidad

Casi todas las lagunas de esta región reciben una muy baja precipitación (menor a 200 mm anuales), y carecen de aporte de ríos, estas características favorecen que predomine la evaporación y su salinidad llegó a ser mayor a la del Golfo, particularmente en aguas confinadas; pero la profundidad y el elevado volumen interior de Bahía Concepción (4.5 km³) y la dinámica producida por las corrientes de marea el contenido de sales presenta variaciones mínimas por lo que su valor es similar a la salinidad marina C (35 ‰). Gárate Lizárraga (1991) registró en febrero de 1989 una salinidad de 34.5 a 35.4 ‰.

5.5. ASPECTOS BIOGEOGRÁFICOS

Desde el punto de vista biogeográfico Bahía Concepción se ubica en la Región Costera Templado Cálida Oriental (Región Californiana), en el área media del Golfo dentro de la Provincia de Cortés. La Provincia de Cortés se extiende desde la parte sur de la Península de Baja California (Bahía de La Paz) hasta la desembocadura del Río Yaqui en Sonora según la NOAA (1988), y hasta Topolobampo, Sinaloa, de acuerdo a Lüning (1990). Las isotermas que limitan la Región Templado Cálida son los 10 a 12°C en invierno en su extremo norte y los 24 a 25°C en verano al sur (Lüning, 1990), aunque las temperaturas dentro de las lagunas costeras de la región suelen ser mas extremas.

El Golfo Medio, donde se localiza el área de estudio, está reconocido como una región de transición entre el Área del Alto Golfo y la Provincia San Dieguense, con especies tropicales que no se hallan presentes al norte, donde las temperaturas son mas extremas (NOAA, 1988). Esta Provincia está separada de la Provincia San Dieguense (la porción de la Región Californiana que se encuentra en la costa del Pacífico) por una parte de la Región Costera del Pacífico Tropical Oriental (Provincia Panámica) que abarca el extremo sur de la Península de Baja California, desde Bahía Magdalena hasta Bahía de La Paz. (Lüning, 1990).

6. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1. MUESTREOS

Se hicieron 9 muestreos, mediante buceo autónomo, en intervalos de aproximadamente **tres** semanas (20 días) entre los meses de diciembre de 1994 a mayo de 1995. En cada salida se midió temperatura del agua, la densidad de haces y la cobertura, y se colectaron muestras de plantas y sedimentos. Posterior a la muerte de la pradera en julio se realizó un muestreo adicional para la toma de muestras de sedimento. También se registró la temperatura tanto en julio como en septiembre de 1995. La temperatura se midió al nivel de la pradera con un termómetro de cubeta con precisión de 0.5°C.

6.2. DENSIDAD Y COBERTURA

La evaluación conjunta de la densidad y la cobertura es necesaria para realizar una adecuada estimación de la cantidad de haces presentes por unidad de superficie. La densidad esta considerada como el numero de haces por metro cuadrado de pradera, mientras que la cobertura es el porcentaje de la superficie del fondo cubierta por la pradera (Sánchez-Lizaso, 1993). Para evaluar la densidad se aplicó la metodología propuesta por Harrison (1990b) adaptada para este estudio reduciendo las dimensiones del cuadro debido a alta densidad de la pradera. De esta manera se empleó un cuadrado de 25 x 25 cm, con un mínimo de 4 réplicas. El numero de haces contados se extrapoló para conocer su cantidad por metro cuadrado multiplicando por 16 como factor de conversión. La

cobertura se evaluó con una cinta métrica en transectos de 20 metros con 4 réplicas, registrando la distancia cubierta por plantas y la que mostraba ausencia de plantas y posteriormente expresar estos valores en términos porcentuales (Sánchez-Lizaso, 1993). No se consideró la presencia de distintos tipos de sustratos porque no se observó en éste ninguna diferencia y de la misma manera no se consideró otra especie de fanerógama debido a que la pradera siempre estuvo constituida sólo por *Z. marina*. Los límites de la pradera se estimaron mediante un posicionador por satélite (GPS) desde la superficie del agua.

6.3. COLECTA DE PLANTAS Y SEDIMENTO

Al muestrear plantas se colectaron un mínimo de 30 individuos, procurando no maltratarlos y de manera que se incluyera la parte formada por raíces y rizomas. Las muestras de sedimento se tomaron con auxilio de un nucleador de 10.8 cm de diámetro (90.8 cm^2 de superficie) con 3 réplicas. Las muestras se tamizaron a través de una malla de 1.18 mm ($\phi=16$). Del material retenido en el tamiz se separaron manualmente las semillas presentes, se contaron y se extrapolaron el valor para estimar la cantidad de semillas existentes por metro cuadrado, aplicando un factor de 110.18. De estas muestras de sedimento se obtuvieron submuestras para evaluar la textura del sedimento mediante el método de los momentos (Shepard, 1963). Las plantas colectadas se utilizaron para evaluar su morfología y biomasa, así como las estructuras reproductivas, como se describe a continuación.

6.4. MORFOMETRÍA

Se contó el porcentaje de individuos (plantas) que estaban divididas en más de un haz, y se contó el número de haces en cada planta. De la misma manera se contó el número de hojas por haz, y el número de peciolo que han perdido su lámina foliar (limbo foliar). De cada haz se midió la longitud y anchura de cada limbo foliar, la longitud total de la planta y se registró el estado del ápice de cada hoja. A partir de estos datos se estimó el Índice Foliar, (LAI: Leaf Area Index), expresado en metros cuadrados de superficie foliar por metro cuadrado de superficie de pradera (unidad adimensional), este valor es un indicador de 'la actividad fotosintética de la pradera

(Bulthuis, 1990); y la proporción de hojas enteras, mordidas y rotas, esto último como indicador del **envejecimiento** y la intensidad de pastoreo sobre la pradera (Ibarra-Obando, 1992).

6.5. BIOMASA Y PRODUCCIÓN MÍNIMA

La evaluación de la biomasa se realizó distinguiendo las estructuras de la planta que se encuentran dentro del sedimento: rizoma y raíces (biomasa **hipogea**) y la parte expuesta al agua: tallos, pedicelos, hojas e **inflorescencias** (biomasa epigea) la cual, en el caso de las fanerógamas marinas, es equivalente al “**Standing crop**” (Ibarra-Obando, 1985). Por otra parte se consideró la biomasa conformada por los organismos epífitos. Los **epífitos** se eliminaron mediante raspado con una navaja, después de lo cual los haces fueron fraccionados en raíces, rizoma, tallo, peciolos, limbos foliares y espádices por separado, para posteriormente secar a 60°C por 48 horas y evaluar el peso seco de cada una de estas partes por cada haz, mediante una balanza analítica con precisión de 0.1 mg. Con los datos de peso seco se calculó la biomasa **hipogea**, sumando la biomasa de raíz y rizoma; la biomasa epigea o **standing crop**, sumando la biomasa del resto de las estructuras de los haces: tallo, peciolos, espádices y limbos foliares (Ott, 1990). Separadamente también se obtuvo la biomasa de limbos foliares, espádices y epífitos.

Para estimar la producción se aplicó el concepto de Producción primaria neta, es decir la biomasa que queda descontando a la asimilación real de las plantas la respiración de los propios vegetales (Odum, 1972; Margalef, 1980). De la misma manera se aplicaron los conceptos de productividad como el cociente **Producción/Biomasa**, también considerado como Tasa de Crecimiento Relativo o *RGR* (Van Lent y Verschuure, 1994a).

El método más extendido para estimar la producción primaria de las fanerógamas marinas es el método de marcaje propuesto por Ziemman (1974), que ha sido modificado en función de la especie estudiada (Bédhomme et al. 1983; Sánchez-Lizaso, 1993; Ibarra-Obando y Bourdoresque, 1994). Éste método no se pudo aplicar a la pradera estudiada debido a la pequeña anchura de las hojas después de la germinación de las semillas y posteriormente por la rápida transformación de los haces en reproductivos. Fue por eso que a partir de los datos de biomasa se estimó la producción

primaria neta mínima de los mismos, esto se hizo restando la biomasa de cada muestreo del valor siguiente, y sumando los niveles de producción mínima de cada periodo. Los valores negativos obtenidos al hacer las restas se consideraron como cero en la suma final. Una estimación similar fue la que realizaron Robertson y Mann (1984) en Nueva Escocia. La producción así calculada es apenas una estimación que no considera la biomasa que se pierde por pastoreo, por liberación de semillas y por desprendimiento de hojas **senescentes**, por lo que el nivel de producción real es en realidad superior al que aquí se estima, por eso se le nombra producción mínima anual.

6.6. ESTRUCTURAS REPRODUCTIVAS

Las técnicas empleadas para evaluar las características reproductivas de *Zostera marina* se adaptaron según lo propuesto por Harrison (1990b). En primer término se observó si existía presencia de inflorescencias, cuando así ocurrió se registró el número de espádices por haz y su estado de desarrollo. En los espádices completamente formados se evaluó la cantidad de flores femeninas (ovarios) y frutos (ovarios fecundados). De aquí se estimó la cantidad de flores y frutos por metro cuadrado y la proporción de frutos presentes por espádice.

6.7. TERMINOLOGÍA

El término planta se usa en este estudio para referirse a-un organismo de *Z. marina* con identidad genética propia. El término haz se emplea de acuerdo a su definición mas general (ver glosario), siendo equivalente al término ramet, es decir, un individuo que es capaz de realizar todas las funciones metabólicas básicas por si mismo pero que es miembro de un organismo clonal (Cook, 1985). En el caso de plantas anuales, dado que el rizoma no se divide en varios haces de manera significativa, los términos planta (genet) y haz (ramet) son equivalentes desde el punto de vista cuantitativo.

7. RESULTADOS

7.1. VARIABLES AMBIENTALES

7.1.1. Temperatura del agua de mar

Durante la estación de desarrollo de la pradera la temperatura presentó valores entre 18.5°C y 25°C (Figura 7.1). La temperatura mas baja se observó en enero (18.5°C), con una ligera tendencia de aumento desde entonces hasta abril (22.5°C). De abril a mayo se presentó un aumento mas rápido (22.5 a 25°C), contrastando con la relativa estabilidad observada en los meses anteriores. Para el mes de julio, cuando la pradera había decaído totalmente, alcanzó el valor de 28°C, y en septiembre 30°C.

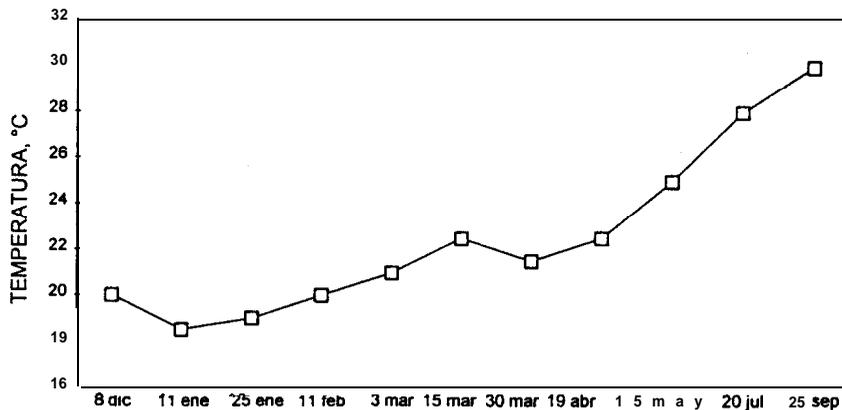


Figura 7.1. Temperatura del agua de mar durante el periodo de estudio

7.1.2. Sedimentos

En el sedimento predomina la fracción arenosa (57%) sobre la fracción de lodos (43%), Figura 7.2a. Los sedimentos mostraron un valor promedio entre 110 y 180 μm , es decir; entre 3.1 y 2.5 ϕ respectivamente, sin ninguna tendencia durante la estación de crecimiento de la pradera. Por los altos valores de variación observados (desviación estándar > 1) se considera que el sedimento tiene una gran variedad de tamaños de grano. La mayor variedad de tamaños se observó en las muestras con menor abundancia de lodos. Por otra parte al observar la distribución de tamaños de grano en la fracción arenosa se ve que la mayor abundancia del material se presenta en las partículas mas pequeñas (arena *fin*a), en especial entre 90 y 125 μm (3.5 y 3 ϕ).

Durante las visitas al área de estudio se pudo también observar que **cuando** la intensidad del oleaje es mayor se produce una importante suspensión de material fino en el agua, mismo que se sedimenta unas horas después que ha cesado el oleaje, lo que permite suponer que los lodos están constituidos en mayor proporción por limos (Godínez Orta, com. pers.). Esta observación coincide con los sedimentos descritos en los alrededores del punto de muestreo. En las zonas mas profundas, hacia el sureste de Punta Arena, predomina el material limoso y limo-arenoso (Figura 5.3). Estos datos permiten describir al sedimento de Punta Arena como areno-limoso, es decir; presenta una predominancia de arena y en segundo término de limo.

7.2. ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD

7.2.1. Extensión de la pradera

En la Figura 7.3 se muestra la posición aproximada de algunos de los límites de la pradera. Estos puntos corresponden a los límites de la zona en que se observó mayor densidad de haces. Los límites exactos no se pudieron determinar con claridad, en especial hacia Santispac, al sur de Punta Arena, donde se observó la existencia de *Z. marina*, pero se trata sólo de manchas dispersas. La pradera se desarrolla en la zona de Bahía Concepción con una pendiente mas suave. Se puede observar en la Figuras 7.3 y 5.2 que la isóbata de 5 metros esta mas distante de la costa **frente** a Punta Arena que en cualquier otra parte de la bahía.

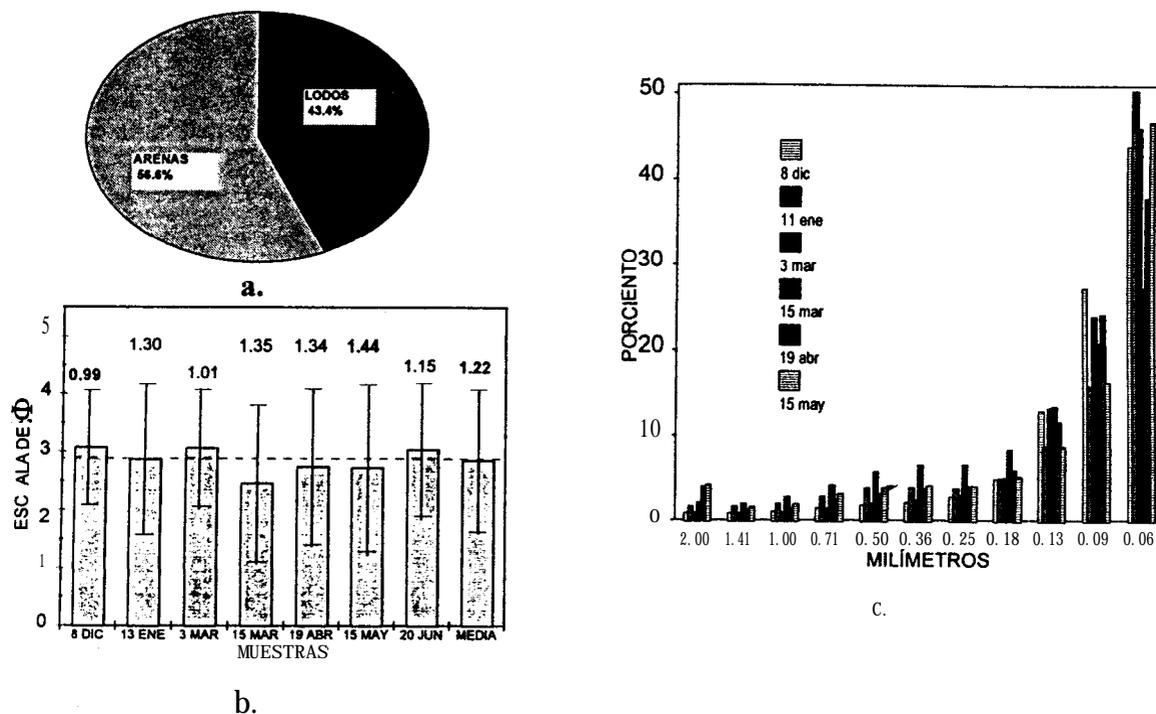


FIGURA 7.2. Clasificación del sedimento: a), proporción media de lodos y arenas; b), valores medios de Φ durante el periodo de estudio y c), histograma de frecuencias del tamaño de grano en el sedimento.

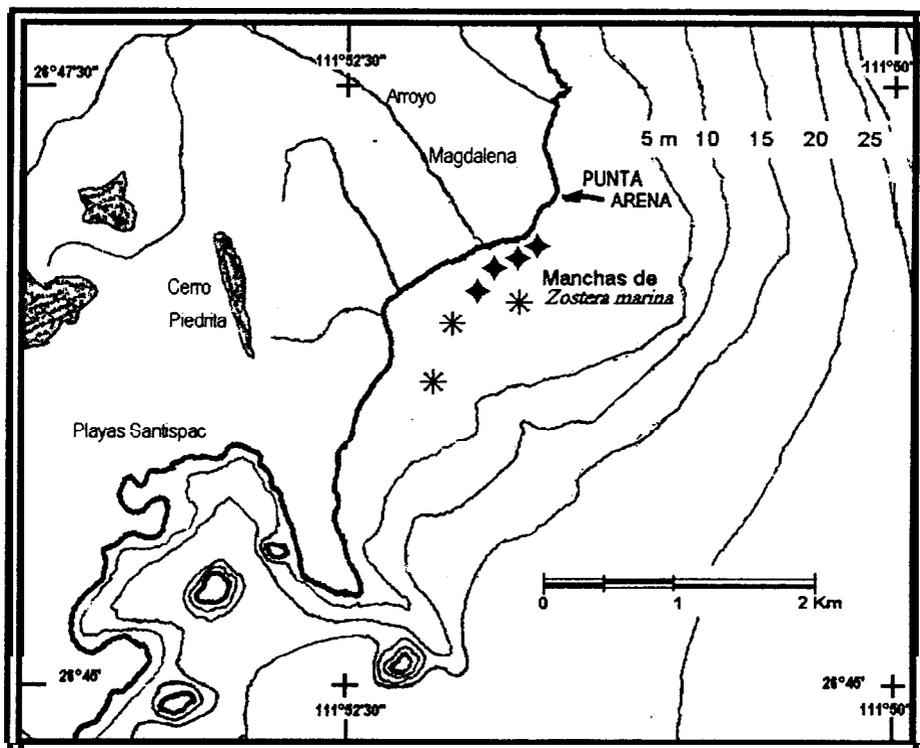


Figura 7.3 Posición aproximada de algunos puntos donde se observó mayor abundancia de *Z. marina* (estrellas). Los asteriscos indican la ubicación de algunas manchas de plantas hacia el sur de la pradera.

7.2.2. Densidad y Cobertura

En la Figura 7.4 se muestra la variación de la abundancia de haces en la pradera. Como se puede observar el número de haces por metro cuadrado mostró un incremento de diciembre a enero, y a excepción de los muestreos del 25 de enero y 11 de febrero, cuando se observó una ligera reducción en la densidad de haces -al parecer a consecuencia de arrastres de red camaronera-, se mantuvo estable desde febrero hasta fines de marzo, fecha en la que comenzó a presentarse una mortalidad masiva de estos organismos.

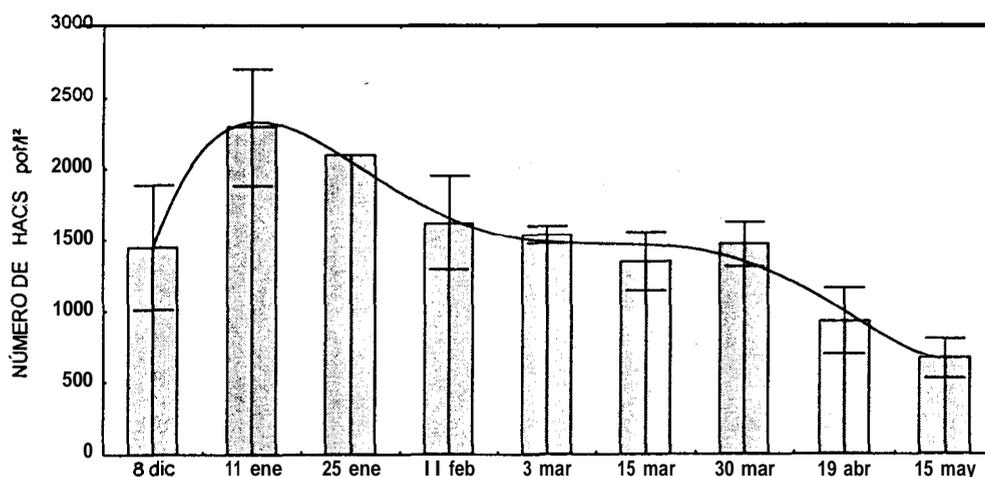


FIGURA 7.4. Densidad de la pradera. Se muestran la media, desviación estándar y función polinomial.

Con respecto a la cobertura en la Figura 7.5 podemos ver la superficie del fondo ocupada por la pradera, por arena descubierta y por haces muertos de *Z. marina*. Los haces vivos ocuparon entre el 83 y el 98 % durante la mayor parte del tiempo (diciembre a marzo), a excepción del muestreo del 25 de enero, cuyo valor (72%) coincide con la observación de indicios de un reciente arrastre de red camaronera. En términos generales el nivel de cobertura se mantuvo estable durante los meses mencionados. Posteriormente, en abril, se comenzó a observar una reducción en la superficie cubierta por haces vivos, acompañado de un aumento en el área ocupada por haces muertos. En abril el porcentaje ocupado por haces muertos fue de 16.1%, y para mayo dicho valor alcanzó el 70.5%. En el transcurso del mes siguiente murió el resto de haces que formaban la pradera.

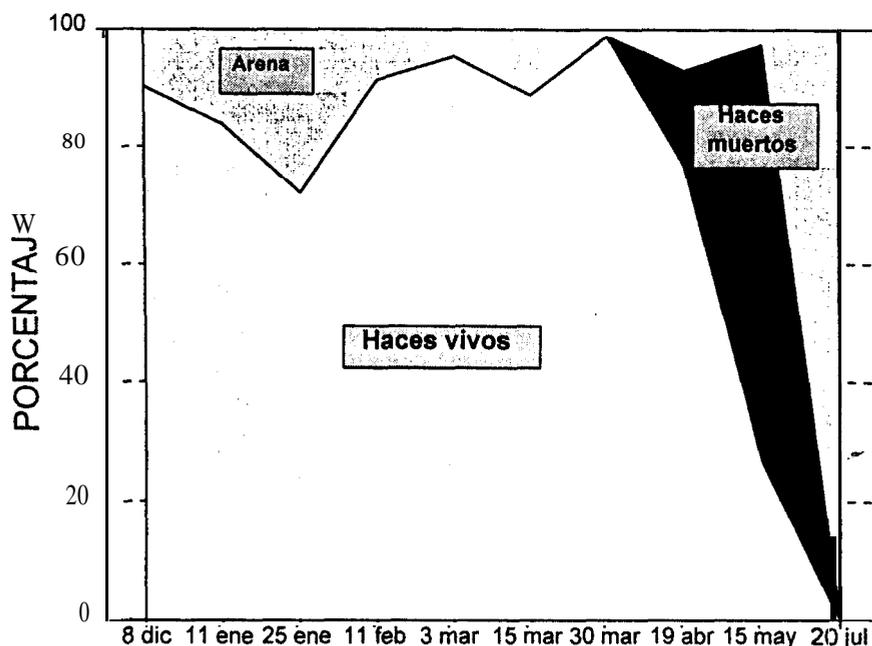


FIGURA 7.5. Cobertura de la pradera. Se muestran valores porcentuales de superficie cubierta por haces vivos, arena desnuda y haces muertos, durante el periodo de estudio.

7.2.3. División vegetativa

Los valores observados de división vegetativa fueron de 1.07 haces por planta en promedio. El número máximo observado fue de dos haces por planta, esto indica que sólo se dividieron aproximadamente el 6.5% de las plantas. Después de que empezó la reproducción sexual no se observó división vegetativa reciente, y todos los haces se transformaron en reproductivos.

7.3. MORFOLOGÍA

7.3.1. Número de hojas por haz

En la Figura 7.6 se muestra el número de hojas presentes y de peciolos sin limbo foliar por haz durante el transcurso del periodo estudiado. En los meses de diciembre a febrero, cuando solamente se observan plántulas no se presenta desprendimiento significativo de limbos. En marzo se observa un máximo de hojas presentes (8.9), justo cuando el número de peciolos sin hoja comienza a incrementarse desde 1.3 (el 3 de marzo) hasta 8.8 en mayo. De acuerdo con lo anterior

podemos decir que de diciembre a marzo se presenta un incremento en el número de **hojas por haz** (periodo de crecimiento de **plántulas**), después del cual el número de **peciolos sin limbo** excede el número de **hojas nuevas en cada haz**. En la misma figura 7.6 se muestra el incremento en el número total de hojas por haz, incluyendo los peciolo sin limbo (que permanecen unidos al tallo). Se observa un aumento constante desde diciembre a marzo, y de marzo a mayo este aumento es más atenuado.

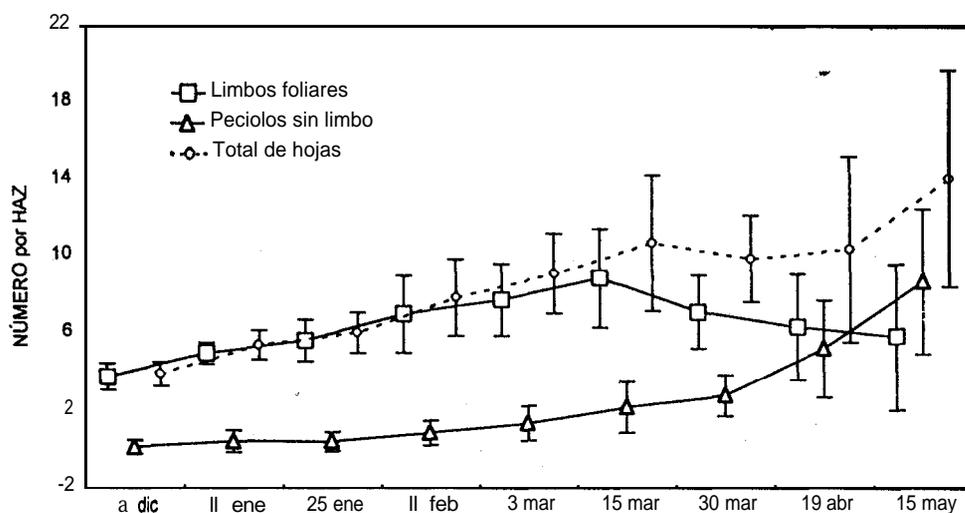


FIGURA 7.6. Número de limbos foliares, peciolo de los que se ha desprendido el limbo y número total de hojas por haz. Se muestran la media y desviación estándar de cada caso.

7.3.2. Altura.

La altura total presentó un rápido incremento (Figura 7.7) desde la germinación de las semillas, en diciembre, hasta marzo (70.5 cm), en un periodo de 90 días, después de lo cual ya no se observan incrementos y más aún se presenta una paulatina disminución. El mayor incremento en altura se produce al aparecer las estructuras reproductivas. La elevada dispersión de los valores en febrero se debe a que algunos haces todavía no se transformaban en reproductivos.

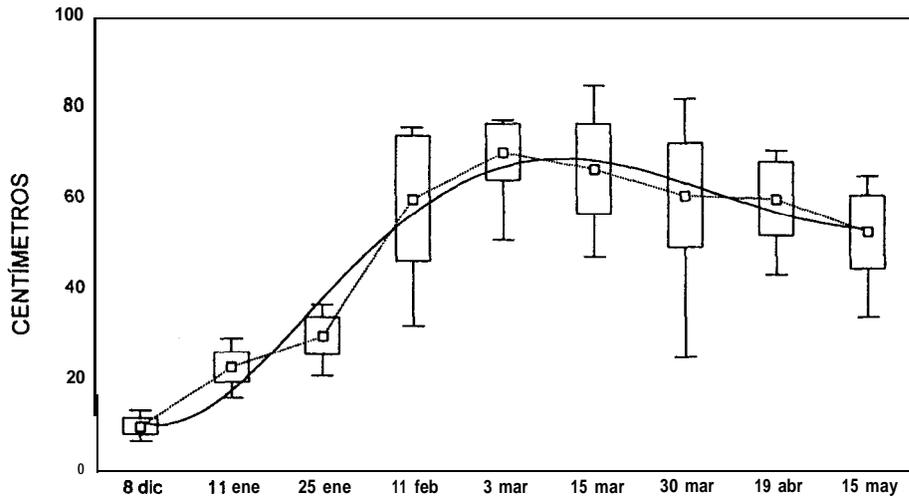


FIGURA 7.7. Altura de la pradera. Se muestran la media, el error estándar y la función polinomial.

7.3.3. Longitud y Anchura de Hojas

La longitud promedio de los limbos presenta un claro incremento (Figura 7.8) desde diciembre (5.5 cm) hasta febrero (17 cm), lo que indica la estación de mayor crecimiento foliar. En febrero la longitud comienza un drástico descenso hasta mayo (4.3 cm). Por el contrario, en la anchura de las hojas se mantiene un crecimiento incluso cuando los haces ya están senescentes (Figura 7.8).

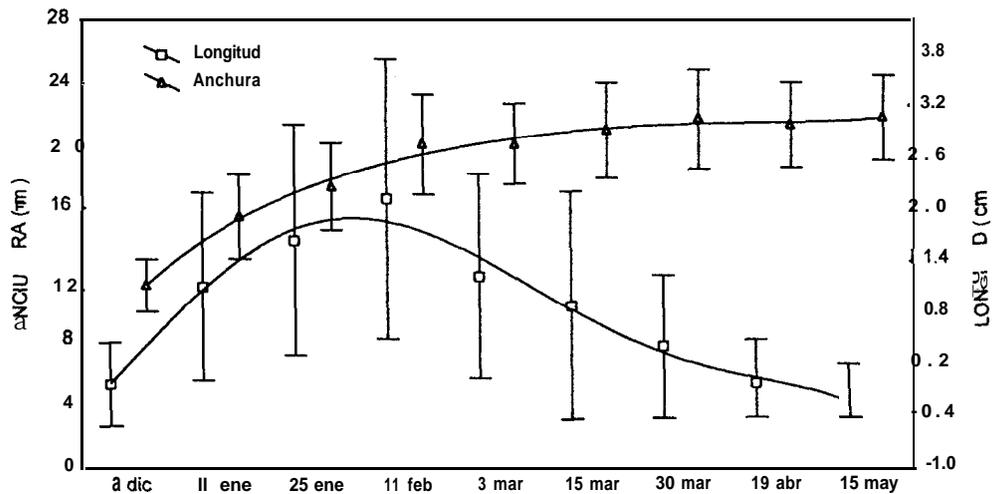


FIGURA 7.8. Morfología de limbos foliares. Se muestran la media y desviación estándar, Las líneas representan en cada caso una función polinomial.

7.3.4. Índice Foliar.

El Índice Foliar (I.F.) como se ve en la Figura 7.9, mostró una variación similar a la del número de hojas presentes pero, a diferencia de aquellas, el valor máximo (5.1) se presentó en febrero, comenzando a declinar desde este mes hasta mayo (0.25). Aunque en esos meses (febrero a marzo) el número de hojas presentes sigue creciendo, el I.F. disminuye, porque disminuye la longitud media de los limbos (Fig. 7.8), lo que repercute en la reducción de la superficie fotosintética. Sin tomar en cuenta la densidad, es decir, tomando los valores de superficie foliar por haz, se observa un periodo de estabilidad en la primera quincena de marzo, con valores entre 24.9 y 25.5 $\text{cm}^2 \text{ haz}^{-1}$.

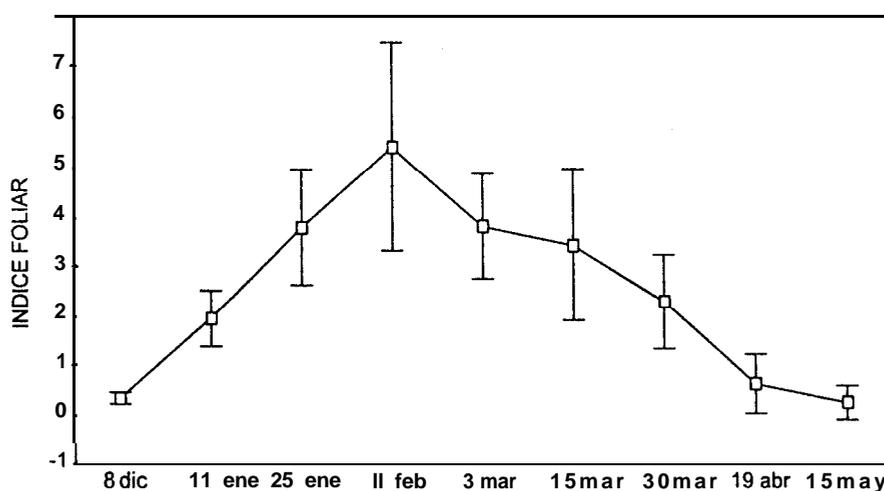


FIGURA 7.9. Índice Foliar en unidades adimensionales (m^2m^{-2}). Se muestran la media y la desviación estándar.

7.3.5. Estado del Ápice

Como se observa en la Figura 7.10, la proporción de hojas con el limbo entero varió entre 84% (en diciembre) y 31.9% (en mayo) mostrando una tendencia al aumento de hojas con el ápice roto y/o mordido, debido al envejecimiento de las hojas. Aunque en el periodo comprendido entre enero y abril muestra variaciones sin tendencia clara ni al aumento ni a la disminución de ambas proporciones, manteniéndose alrededor del 55% para hojas enteras y 45% para hojas con ápice roto o mordido.



FIGURA 7.10. Variación del porcentaje de hojas con el ápice entero, roto o mordido.

7.3. BIOMASA Y PRODUCCIÓN

7.4.1. Biomasa

La evolución de la biomasa durante el ciclo de crecimiento presentó dos patrones distintos entre la biomasa **hipogea** y la **epigea** (Figura 7.11). La biomasa de raíces y rizomas se incrementa rápidamente desde la germinación hasta enero (40 días) aproximadamente a 10 mg haz⁻¹ manteniéndose casi constante hasta la muerte de los haces (mayo). En lo que respecta a la biomasa epigea, ésta mantiene incrementos importantes desde la germinación hasta el mes de marzo, cuando alcanza 172 mg haz⁻¹, a excepción del muestreo del 3 de marzo, donde se presenta un valor de 108 mg haz⁻¹. Posteriormente la biomasa se presenta más o menos constante hacia el final del ciclo.

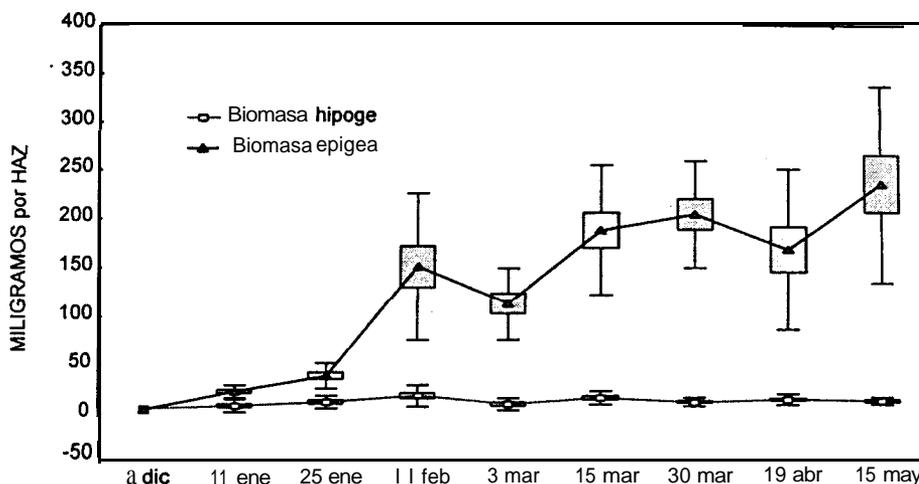


FIGURA 7.11. Biomasa epigea y biomasa hipogea por haz. Se muestran la media, el error estándar y la desviación estándar.

Los cambios en biomasa epigea están muy ligados a la aparición de inflorescencias (espádices). La biomasa de los limbos foliares se incrementa de diciembre a febrero, mientras que en marzo comienza a disminuir. En el caso de las espádices comienzan a incrementar su biomasa desde que aparecen (en febrero) hasta fines de marzo (68 mg haz^{-1}), cuando comienza a disminuir por la liberación de semillas. En la Figura 7.12 se muestra la biomasa relativa de hojas y espádices por haz (en porcentaje). Se puede observar que cuando la biomasa de los espádices comienza a incrementarse la biomasa relativa de los limbos foliares comienza a disminuir.

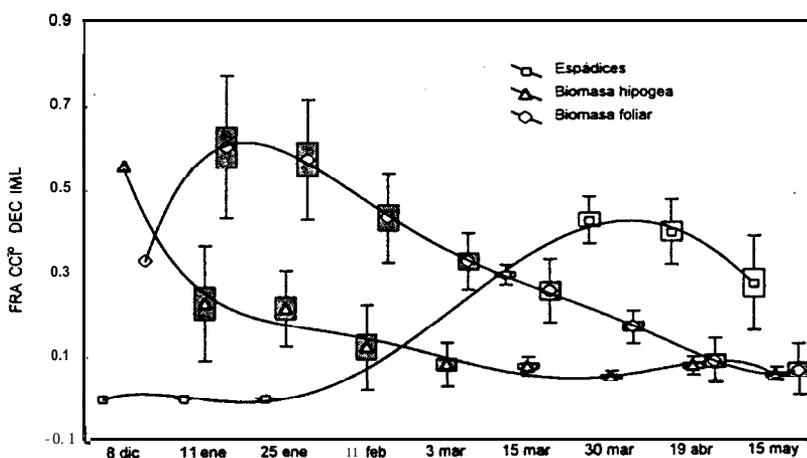


FIGURA 7.12. Biomasa relativas en fracción decimal de la biomasa total por haz. Se indican la media, error estándar, desviación estándar y la línea de función polinomial.

7.4.2. Producción Mínima Anual

Los niveles de producción anual mínima (Figura 7.13), alcanzan los 461 gr m^{-2} (4.61 Ton Ha^{-1}), correspondiendo 39.5 gr m^{-2} a la biomasa hipogea y 421.6 gr m^{-2} a la biomasa epigea. Los epífitos por su parte mostraron un valor de 39.9 gr m^{-2} (399 Kg Ha^{-1}). El cociente P/B mostró el valor mas alto (10%) al inicio del crecimiento, después de lo cual disminuyó aproximadamente a 2% manteniéndose estable hasta mayo (Figura 7.14). La productividad (P/B) mas alta fue la de los epífitos, y la menor la de la biomasa hipogea. El tiempo de renovación mas alto fue de 500 días para la biomasa hipogea, además de algunos valores infinitos determinados por productividades de cero, tanto en la biomasa hipogea como en la epigea. El tiempo de renovación de los epífitos osciló entre 10 y 160.

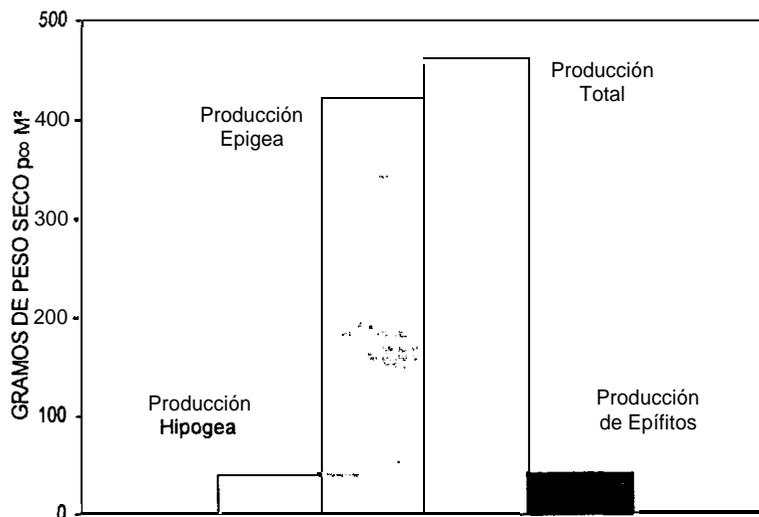


FIGURA 7.13. Producción mínima anual.

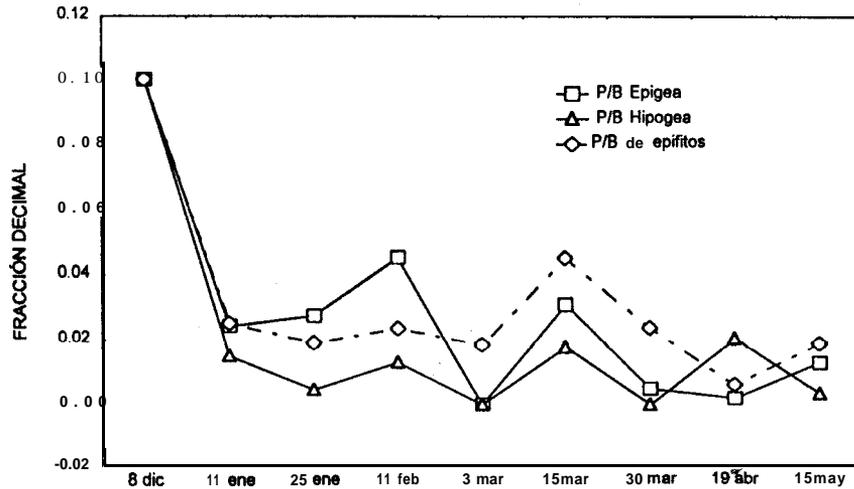


FIGURA 7.14. Relación Producción/Biomasa en cada fecha de muestreo. Las unidades corresponden a fracciones de la biomasa que se renuevan por día. Se indican valores medios.

7.5. REPRODUCCIÓN

7.5.1. Tipos de haces

La aparición inicial de haces con inflorescencias se presentó en el mes de enero, cuando se observó 13% (Figuras 7.15 y 7.16), desde entonces se incrementó hasta alcanzar entre el 95% y el 100% de marzo hasta el final de la temporada (mayo).

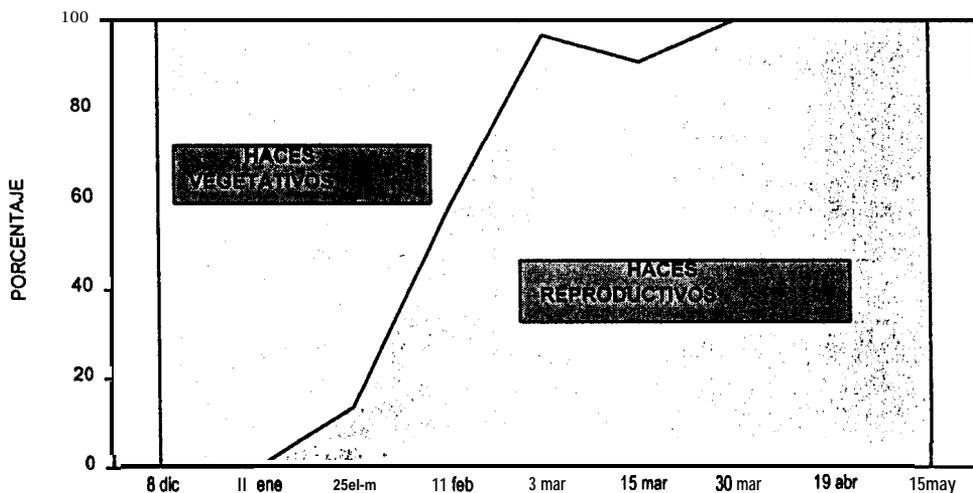


FIGURA 7.15. Porcentaje de haces vegetativos y de haces con inflorescencias durante el periodo estudiado.

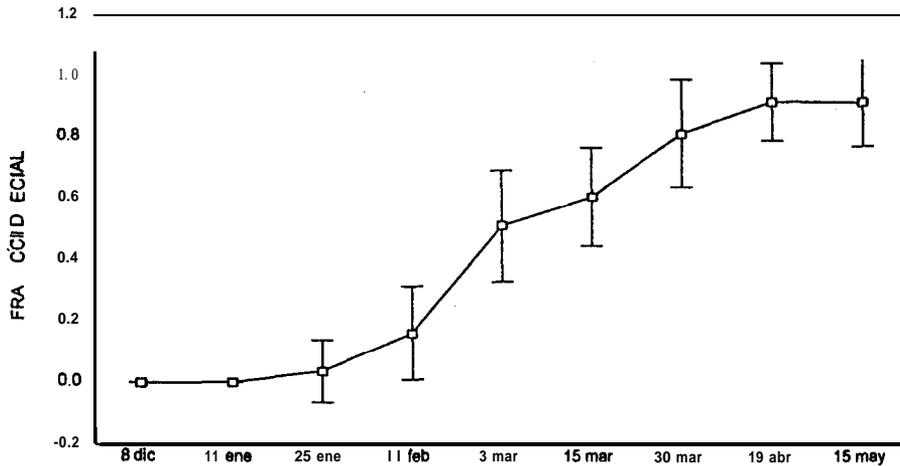


FIGURA 7.16. Proporción de hojas con espádice.

7.5.2. Ripidios por haz

El número máximo de ripidios por haz fue de 1.7, el la mayoría de los casos tenían 1 mientras que el numero máximo fue 4. La proporción de hojas con espádice, tomado como un índice de maduración de la planta (Figura 7.17), presenta un incremento más intenso en los meses de febrero (16%) a marzo (51%), después de lo cual se sigue incrementando pero con menor intensidad de 51%, en marzo, a 91%, en mayo, para entonces casi la totalidad de las hojas poseía inflorescencia. El número de inflorescencias por haz se incrementa de la misma manera, alcanzando un periodo de mayor producción entre marzo (5.4 espádice haz^{-1}) y mayo (5.8 espádice haz^{-1}), cuando prácticamente todos los haces están en estado reproductivo.

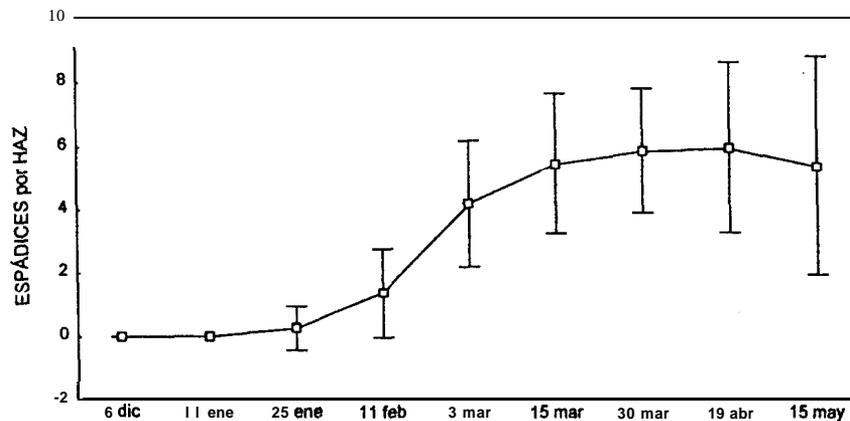


FIGURA 7.17. Número de espádices por haz. Se muestran la media y la desviación estándar.

7.5.3. Número de ovarios por espádice

El numero promedio de ovarios (incluyendo flores y frutos) que presenta un **espádice** (Figura 7.18) mostró un máximo de 7.4 en el mes de febrero, justo al principio de la temporada de reproducción, Antes de febrero las únicas inflorescencias presentes estaban iniciando su desarrollo, por lo que no se observaba el número preciso de ovarios en cada una de ellas. Después de febrero el numero de ovarios disminuyó. En el mes de marzo presentó un valor de 6.7, en abril 5 y en mayo 4.1, coincidiendo con la temporada mas intensa de liberación de semillas [abril-mayo).

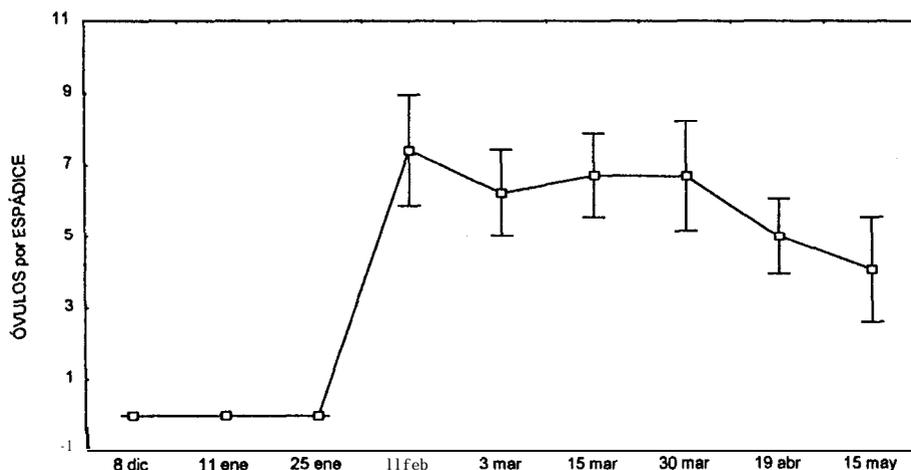


FIGURA 7.18 Número de ovarios por espádice (flores y frutos). Se muestran media y desviación estándar.

7.5.4. Proporción de frutos por espádice.

En la Figura 7.19 se observa que en los meses de febrero a mayo, cuando se presentan las inflorescencias, el porcentaje de frutos (flores fecundadas) tiene su máximo en abril (67%). Del 25 de enero al 11 de febrero sólo se presentan flores, pero desde marzo aparecen frutos. Respecto a la parte final de la temporada vemos que de marzo a abril la proporción promedio de frutos por espádice va del 49 al **67%**, aunque el nivel de abril está influenciado por las semillas que se han liberado en ese mes. En el caso de mayo este **índice** disminuye a 48%.

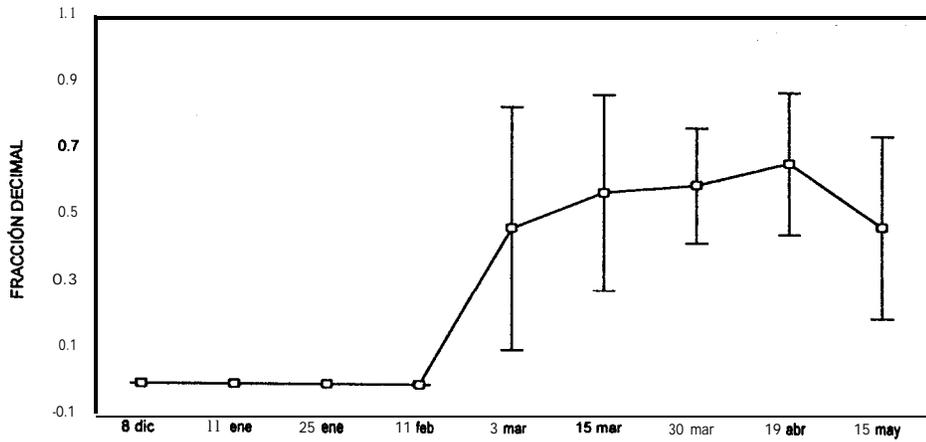


FIGURA 7.19. Proporción de frutos/óvulos totales por espádice (óvulos fecundados). Se muestran la media y desviación estándar.

7.5.5. Numero de Flores, Frutos y Semillas por metro cuadrado.

Tal como se puede observar en la Figura 7.20 las flores comienzan a distinguirse en febrero, los frutos, al igual que las semillas, lo hacen el 3 de marzo. El valor máximo de flores femeninas (óvulos) por m^2 ocurrió el 30 de marzo, muy próximo a las 19,000 flores por m^2 . Los frutos tuvieron su máximo en la misma fecha que las flores (30 de marzo), pero con mayor cantidad, más de 30,000 frutos por m^2 . La mayor cantidad de semillas observada en el sedimento fue de 32,000 por m^2 el 15 de mayo, cuando las plantas ya estaban muriendo. Todos estos valores disminuyeron después de alcanzar su correspondiente valor máximo.

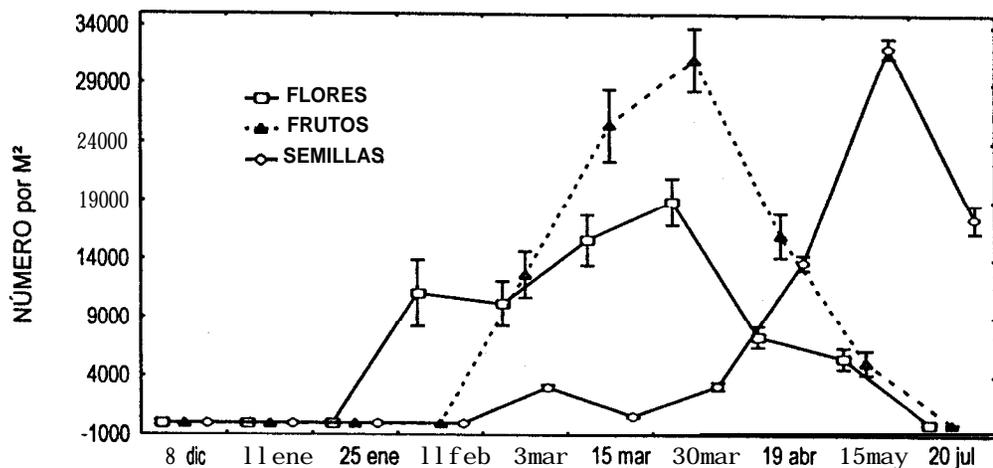


FIGURA 7.20. Flores, frutos y semillas por m^2 de pradera. Se indican la media y error estándar.

8. DISCUSIÓN

8.1. DENSIDAD

Como prácticamente todos los haces que constituyeron la pradera se originaron a partir de semillas y tuvieron una mínima división del rizoma para este análisis se les considera plantas. Esta consideración ya fue propuesta antes por Keddy (1987) para algunas localidades de Nueva Escocia; y aunque en los estudios realizados en Bahía Kino se les considera haces (Felger y McRoy, 1975; Phillips y Backman, 1983), aquí las consideramos como plantas por las **características** que tienen y por la similitud con la población de Bahía Concepción (Tabla 8.1).

Los niveles máximos de densidad observados en este estudio (2672 plantas m^{-2}) se encuentran entre los más altos que se han encontrado en praderas formadas exclusivamente por plantas anuales (Tabla 8.1), e incluso también se encuentra entre los valores más altos que se han registrado en la densidad de haces en praderas perennes (Tabla 8.2). La densidad de las poblaciones anuales es diferente tanto entre años como entre localidades (Tabla 8.1). En las costas de Sonora, por ejemplo, las densidades varían entre localidades, observándose mayor densidad en agua somera con respecto a sitios más profundos (Phillips y Backman, 1983). Las variaciones observadas indican que estas poblaciones son muy sensibles a los cambios ambientales, tanto en el tiempo como en el espacio. Van Lent y Vershuure (1994a) han observado que la alta variabilidad interanual es una de las características que distinguen a una población anual. Entre los factores que se han propuesto como determinantes de la abundancia de haces reproductivos y plantas anuales se

mencionan la irradiancia, la disponibilidad de nutrientes en el sedimento y, en el caso de plantas anuales, la abundancia de semillas viables en el sedimento (Backman y Barilotti, 1976; Short, 1987; Hootsmans *et al.* 1987; van Lent y Vershuure, 1994b; van Lent *et al.* 1995). Este aspecto se analiza más adelante en el apartado 8.5.

La división vegetativa máxima observada fue 1.16 haces por planta, lo que significaría un aumento del 16% más de haces en la pradera, mientras que el incremento total de diciembre a enero corresponde a un 62%. Este aumento ocurre mayormente por la reciente germinación de semillas y en mínima proporción por la división del rizoma. A partir de la aparición de estructuras reproductivas no se observó división reciente.

Tabla 8.1. Comparación de los valores de densidad de praderas anuales de *Z. marina* en el mundo. Número de plantas anuales por m². Se presentan **máximos** valores observados en cada caso.

Localidad	Densidad	Referencia
Bahía Kino, Sonora, México		
Punta Chueca (1-4 m), 1974	203 - 907	
" , 1977	2393 - 2878	Phillips y Backman, 1983
Canal del Infiernillo (7 m), 1977	658 - 766	
Nueva Escocia, Canadá		
Petpeswick Inlet (varias localidades)	14 - 806	Keddy, 1987
estuarios del suroeste de los Países Bajos		
Zandkreek, 1987	2700	
" , 1988	600	Van Lent y Vershuure, 1994a
Veerse Meer *, 1987	1550	
" , 1988	750	
Bahía Concepción, B.C.S., México		
Punta Arena, 1995	2672	Este estudio

* Consideradas plantas semi-anuales, ya que algunos haces vegetativos pueden sobrevivir al invierno.

Las plantas anuales de *Z. marina* suelen crecer en praderas que constituyen poblaciones homogéneas. Tanto en las localidades estudiadas del Golfo de California (Phillips y Backman, 1983), como en otras localidades de Nueva Escocia (Keddy y Patriquin, 1978; Keddy, 1987), Maine (Gagnon *et al.* 1980) y los Países Bajos (van Lent y Vershuure, 1994a), el porcentaje de plantas anuales es 100%, por lo que se les considera poblaciones anuales. Existen localidades como Yaquina Bay y Willapa Bay, en la costa occidental de Estados Unidos; o en los Países Bajos, donde las plantas anuales aparecen conjuntamente con plantas perennes, particularmente cuando se trata de praderas intermareales, estas localidades presentan más del 90% de plantas anuales, pero algunos

haces vegetativos sobreviven la temporada adversa: el invierno (Phillips *et al.* 1983a; Harrison, 1993; van Lent y Vershuure, 1994a). En general se sabe poco de estos casos (Phillips *et al.* 1983a), pero se plantea que los ciclos de vida de las poblaciones de *Z. marina* presentan diferencias graduales desde el hábito anual hasta el totalmente perenne, de tal manera que pueden cambiar su comportamiento de acuerdo a la influencia de los factores ambientales dentro de los límites que determina su genotipo (Jacobs, 1982; van Lent y Vershuure, 1994a).

En praderas perennes no sólo es rara la ocurrencia de plantas anuales, sino que también el porcentaje de haces reproductivos, que se desarrollan a partir del segundo año de vida de las plantas, es muy bajo. En la costa occidental de Norteamérica la mayor proporción de haces reproductivos, 36%, se registró en una población intermareal de la laguna Izembek, Alaska (McRoy, 1970); este valor es bastante alto si consideramos que en poblaciones perennes el porcentaje promedio de haces reproductivos generalmente no excede el 20% (Jacobs, 1984). La incidencia de haces reproductivos en praderas perennes intermareales se ha asociado, al igual que con las poblaciones anuales con el estrés ambiental causado por la temperatura extrema y desecación producidos por la exposición al aire, la congelación, la fricción del hielo y el pastoreo (McRoy, 1970).

Según los datos publicados, el porcentaje de haces reproductivos en praderas submareales en el litoral norteamericano muestra una tendencia, en términos generales, a disminuir desde Alaska hacia California (Tabla 8.2). Sin embargo hay localidades que no siguen este patrón, entre las que se encuentran la de San Quintín, Baja California, donde el máximo observado fue de 23% en 1982 y 5% en 1987 (Poumián-Tapia, 1986; Poumián-Tapia, 1995). Las causas de la relación con la latitud pueden atribuirse a la irradiancia (Backman y Barilotti, 1976) o a la temperatura (McRoy, 1970; Phillips *et al.* 1983b), aunque no es fácil establecer el efecto independiente de cada uno de estos factores. Otra posible causa es la diferenciación genética entre poblaciones, al menos así se ha sugerido entre las poblaciones del Atlántico y Pacífico de Norteamérica (Phillips *et al.* 1983b).

Tabla 8.2. Comparación de valores de densidad de praderas perennes del litoral occidental de **Norteamérica**. Número de haces por m². Se indican la medias anuales o los valores mínimo y máximo entre diferentes sitios.

Región	Densidad	Haces	
		Reproductivos	Referencia
Alaska, varios lugares	599 - 4576	3.3 - 4.5	McRoy, 1970
Roberts Bank, British Columbia	25-150	0 - 8.6	Moody, 1978
Puget Sound, Washington	43 - 1323	0.9 - 18.3	Phillips, 1972
Netarts Bay, Oregon	500 - 3845	2.6	Kentula, 1983
Yaquina Bay, Oregon	0- 164	17	Bayer, 1979
Agua Hedionda, California	56-210	33	Backman y Barilotti, 1976
San Quintín, Baja California, 1982	220 - 2585	1-23	Poumian-Tapia, 1986
San Quintín, Baja California, 1987	389 - 1104	5	Poumian-Tapia, 1995

8.2. MORFOLOGÍA

La máxima anchura de hojas en las plantas de Punta Arena (3.4 mm) es una de las más bajas que se han observado en la costa occidental de **Norteamérica**, los valores de esta medida en dicha región varían entre 1 y 20 mm (Backman, 1991). La anchura de las hojas que observamos en este estudio es bastante uniforme y su única variación está dada por el crecimiento. Las plántulas recién germinadas presentan hojas muy cortas y estrechas que progresivamente van incrementando tanto su anchura como su longitud. La longitud de los limbos se reduce considerablemente al aparecer las inflorescencias de 16.9 a 12.1 cm, pues se trata de estructuras anatómicas distintas. Se ha observado que los limbos que crecen de las espádices llegan a tener menos de la mitad de longitud que las hojas vegetativas de un mismo haz (Mukai *et al.* 1979).

Para la población de Bahía Kino no se dispone de datos sobre la anchura de las hojas por lo que no se conoce como se comporta esta variable entre los niveles somero y profundo dentro del Golfo de California, en cambio si se presentan datos de la longitud de las hojas, observándose que estas estructuras son notablemente más cortas en el nivel somero (28.8 cm) con respecto al nivel mas profundo, a los 7 metros en el Canal El Infiernillo; donde se alcanzan hasta 134.4 centímetros en promedio (Phillips y Backman, 1983). La longitud media de los limbos foliares en Punta Arena (4.5 a 16.9 cm) resultó ser menor a la de Bahía Kino, menor incluso que en el nivel somero.

Las poblaciones que habitan la costa del Atlántico en Norteamérica se diferencian de las de la costa del Pacífico por presentar hojas más estrechas, y en las latitudes extremas de este último litoral también se presentan poblaciones con hojas más estrechas que en la parte central. De la misma manera, las poblaciones de aguas someras e intermareales tienen hojas más angostas que las habitantes de la región sublitoral. Las causas de estas variaciones se han atribuido a las condiciones del ambiente tales como temperatura, salinidad e intervalo de mareas (Setchell, 1929, Phillips y Lewis, 1983) y se ha tomado la morfología de las hojas de *Z. marina* como un indicador de la respuesta de la especie a las condiciones ambientales, tanto estacionalmente como con respecto a la profundidad (Phillips, 1972). De acuerdo con esto las reducidas dimensiones de las hojas en Punta Arena indican un ambiente poco favorable. El permanente y continuo crecimiento en la anchura de las hojas indica que una de las causas de que las plantas no alcancen mayor anchura es el corto tiempo del que disponen para el crecimiento vegetativo, es decir; la duración de las condiciones óptimas de crecimiento, tal como se ha propuesto que ocurre en las poblaciones de la costa Atlántica de Norteamérica (Setchell, 1929). En Norteamérica la temperatura del agua varía más en la costa del Atlántico que en la del Pacífico y como consecuencia el ritmo de ascenso y descenso es más acelerado en la primera, de tal manera que en el Pacífico existe más tiempo para el desarrollo vegetativo; esta misma relación se ha visto en poblaciones de Europa (den Hartog, 1970).

Se ha considerado la posibilidad de que las variedades fenotípicas en la morfología foliar de las diferentes poblaciones de *Z. marina* se deban tanto a diferencias genéticas como a la respuesta de la especie ante las condiciones ambientales. En tal caso se trataría de variedades ecogenéticas o ecotipos (Setchell, 1929; Phillips y Lewis, 1983; Backman, 1991). Otro de los factores con los que se han asociado las hojas angostas en el nivel submareal es el contenido de amonio en el sedimento (Short, 1983).

La relación que existe entre la morfología foliar y las diferencias entre las poblaciones de Bahía Concepción y Bahía Kino se discuten con mayor profundidad en el apartado 8.5.

De diciembre a principios de marzo la aparición de hojas nuevas por planta es superior al número de hojas desprendidas (con un máximo de 8.9 hojas planta⁻¹). En marzo comienza un

periodo de decadencia que se extiende hasta mayo, en este la cantidad de peciolos con limbo desprendido es superior cada vez en mayor magnitud al número de hojas que permanecen en la planta. El incremento en el número de hojas por planta coincide con un periodo de paulatino aumento de temperatura (19 a 21 °C), después de lo cual, cuando la temperatura tiene un súbito incremento a 22.5°C, a fines de marzo, empieza la reducción del número promedio de hojas que presenta cada planta. El número de peciolos sin limbo foliar por planta, en abril (22.5°C) casi iguala el número de hojas presentes (5.2 y 6.4 respectivamente) y en mayo (25°C) lo supera (8.8 por 5.9). Lo anterior hace suponer que la aparición y desprendimiento de hojas en las plantas son eventos relacionados con la temperatura del agua, aunque también podría haber una relación con la producción de flores de las plantas.

En praderas perennes de *Z. marina* el número de hojas por haz se incrementa cuando se aproxima el verano, a los 18°C (Phillips, 1972). Orth y Moore (1986) observaron en Chesapeake Bay que el mayor incremento en el número de hojas por haz se presentó cuando la temperatura se mantuvo entre 20 y 25°C, y que la pérdida significativa de hojas ocurrió entre 25 y 30°C, después de lo cual, cuando la temperatura regresa a valores inferiores a 20°C, aparece un rápido crecimiento de hojas nuevas. Para *Z. marina* en Bahía Concepción se puede inferir que la temperatura de mejor crecimiento de hojas es por debajo de 22°C, y que a partir de ese valor comienza el desprendimiento significativo de limbos.

El número de hojas por haz para la especie varía entre 3 y 8 hojas haz⁻¹ (den Hartog, 1970), mientras que la mayoría de las poblaciones de *Z. marina* en el mundo tienen entre 3 y 5 hojas haz⁻¹ (Jacobs, 1984). El número promedio máximo de hojas por planta en Punta Arena antes de la aparición de inflorescencias fue de 5.6 hojas planta⁻¹. Este es un valor alto si lo comparamos con los datos anteriores, pero esta referencia se debe ver con precaución, puesto que por tratarse de plantas anuales el incipiente desarrollo de las inflorescencias podría influir de diferente manera en el número de hojas con respecto a plantas perennes.

La proporción de hojas que han perdido el ápice es un indicador de la intensidad del pastoreo sobre ellas y el hidrodinamismo que soporta la pradera. La reducción de la proporción de hojas que

conservan su ápice (del 84% al 32%) es **continua** mientras transcurre la estación de crecimiento. De enero a marzo se observa una estabilidad alrededor del 55% de hojas enteras, mientras que para los meses de abril y mayo se manifiesta un claro decremento en el porcentaje de hojas enteras.

En la Bahía de San Quintín se observaron variaciones anuales entre 0 y 38% de hojas que han perdido su ápice, pero estas fueron muy irregulares por lo que no se observa una relación definida con el tiempo (Ibarra-Obando, 1992). En Punta Arena la tendencia al aumento en la proporción de hojas con el ápice roto y/o mordido **evidencia** en cierta medida el envejecimiento de las plantas. afectadas principalmente por la intensidad con la que algunos animales **pastorean** sobre ellas, al no lograr compensar mediante la aparición de hojas nuevas las que resultan dañadas. El único patrón definido es que en la parte intermedia de la estación de crecimiento se establece un equilibrio entre las hojas que resultan afectadas por el pastoreo o el daño físico y las hojas nuevas que van apareciendo y a partir de abril la aparición de hojas nuevas ya no fue suficiente para igualar a las que resultaban afectadas. La creciente falta de vigor para producir hojas nuevas indica el decaimiento de la pradera.

La altura de la pradera de Punta Arena está determinada fundamentalmente porque la conforman plantas anuales, las cuales se caracterizan por levantarse a un nivel mayor que los haces vegetativos mediante el estiramiento del tallo como una estrategia para aumentar las probabilidades de polinización de las flores, tal como ocurre en los haces reproductivos de praderas perennes (Cox *et al.* 1992).

El valor máximo de la pradera en Punta Arena, 70.5 cm a principios de marzo, fue inferior a la altura de las plantas de la costa de Sonora, los que alcanzan una altura de 1 a 3 m a una profundidad de 8 a 10 m (Felger y McRoy, 1975). Phillips y Backman (1983) no indican la altura de las plantas que encontraron en su estudio pero podemos inferir, a partir de los valores de longitud de las hojas que mencionan; 29 cm para el nivel somero y 134 cm para los 7 m de profundidad, que las plantas crecen mucho más en aguas profundas que en aguas someras.

La altura que alcanzaron las plantas en Punta Arena es similar a la observada en Nueva Escocia para las plantas anuales, que fue de 70 cm, a pesar de encontrarse en la zona intermareal (Keddy y Patriquin, 1978).

En plantas perennes los haces reproductivos suelen presentar valores inferiores a los de plantas anuales: en Great South Bay, Nueva York alcanzan entre 19 y 48 cm, en Chesapeake Bay de 21 a 34 cm y en los Países Bajos de 15 a 40 cm (Churchill y Riner, 1978; Silberhorn *et al.* 1983; de Cock, 1981). Sin embargo en algunos sitios alcanzan valores similares, como en Roscoff, Francia, con 65 cm en el nivel somero y de 77 a 55 cm en el nivel profundo (Jacobs y Pierson, 1981). Ostenfeld (1908) encontró, en aguas danesas, haces reproductivos con más de 2.5 m a una profundidad de 8 m.

Setchell (1929) menciona que los haces reproductivos de *Z. marina* alcanzan diferentes alturas en las variedades de la especie que él reconoce. De 30 a 120 cm para la variedad *typica*, es decir; las poblaciones de las costas del Atlántico, el Mediterráneo, el Mar de Bering y el sur de California; y hasta 3 m o más para la variedad *latifolia*, es decir; la parte central de la costa occidental de Norteamérica. Sin embargo la altura de los haces reproductivos, al igual que la longitud de las hojas, parece tener más relación con las condiciones locales del ambiente, en particular la profundidad a la que se desarrollen (Churchill y Riner, 1978; Jacobs y Pierson, 1981).

El máximo desarrollo en altura de la pradera en Punta Arena coincide con el registro de temperaturas menores a 22°C, por ello es posible que la temperatura haya contribuido a frenar el aumento en la altura de las plantas, como consecuencia de la disminución del número de limbos foliares por planta, además del incremento en el número de hojas con ápice ramoneado influyó también en la reducción de la altura de la pradera.

El Índice Foliar, por expresar la superficie fotosintética de las plantas, es un buen indicador de la producción primaria potencial de una población (Hillman *et al.* 1989), además representa la superficie disponible para el establecimiento de epífitos (Bulthuis, 1990), y resume los datos que determinan la biomasa foliar, como son la densidad de haces, el tamaño de hoja y el número de

hojas por haz (Jacobs, 1984). Los valores de este índice en Punta Arena estuvieron por encima de 3 durante los meses de enero a marzo, antes de su abatimiento, y están determinados en los últimos meses por que los limbos foliares asociados a espádices suelen ser más cortos que los de las hojas propiamente dichas (Mukai et **al.** 1979). En comparación con los valores de Índice foliar en praderas perennes, como en Bahía de San Quintín (Poumián-Tapia, 1995), cuyo nivel más alto fue de 3.2, los índices en Punta Arena resultan mayores hasta en un 55%, ya que el valor máximo observado fue 5.1, sin embargo el Índice Foliar de *Z. marina* más alto registrado es en Alaska, variando entre 12, en febrero y 21, en agosto (McRoy, 1970), lo cual representa de dos a cuatro veces el valor máximo observado en este estudio. El Índice Foliar también muestra variaciones importantes con respecto a la profundidad, lo cual está muy relacionado con el tamaño de las hojas, pues en aguas más profundas las hojas tienden a ser más grandes. Esto, al igual que ocurre en Alaska, parece ser una adaptación a condiciones de menor luminosidad, (McRoy y McMillan, 1977).

En Punta Arena el índice presenta una variación en la parte intermedia de la estación de crecimiento de la pradera (Figura 7.9). Después de alcanzar su nivel máximo en febrero comienza a disminuir, lo cual corresponde a una disminución en la longitud promedio de las hojas. La reducción en la longitud de las hojas está asociada con el incremento de espádices por planta: las hojas tienden ser más cortas debido a que las plantas canalizan una parte importante de su energía hacia la reproducción (Figura 7.8).

8.3. BIOMASA Y PRODUCCIÓN

Para hacer análisis correctos de la biomasa en *Z. marina* es necesario considerar la morfología general básica de la especie, así como sus características de crecimiento, ya que el almacenamiento de la energía de una planta se realiza en órganos distintos dependiendo de la etapa de su ciclo de vida en que se encuentre (Setchell, 1929; Churchill y Riner, 1978; Jacobs, 1982; Jacobs, 1984; Phillips, 1980). Esto es especialmente importante cuando se trata de plantas anuales, ya que el almacenamiento de la energía producida se realiza preferentemente en órganos reproductivos más que en vegetativos (Robertson y Mann, 1984; van Lent y Verschuure, 1994a).

La máxima biomasa epigea total observada en este estudio (249.5 g peso seco m⁻²) representa un valor intermedio al compararlo la biomasa epigea total máxima que se han encontrado en praderas perennes, los cuales se encuentran entre 67 g peso seco m⁻² y 962 g peso seco m⁻² (van Lent y Verschuure, 1994a), o mayor (Tabla 8.3), pero en estos casos la biomasa epigea está compuesta casi en su totalidad por hojas. La única población anual de la que se tienen datos de biomasa epigea total es la de Zandkreek, la cual presenta un máximo de 73 g peso seco m⁻², y de la misma manera la de Veerse Meer (considerada semianual), 170 g peso seco m⁻², ambas en los Países Bajos (van Lent y Verschuure, 1994a). Otras poblaciones de plantas anuales no están bien estudiadas en este aspecto pero por las características indicadas de morfología y densidad es de esperarse que muestren niveles similares a los de Punta Arena.

La biomasa foliar máxima (87.7 g peso seco m⁻²), de acuerdo con los datos publicados, se encuentra entre los valores más bajos de praderas perennes, este valor se presenta en el mes de febrero, cuando las hojas que lo forman son vegetativas (no asociadas a espádices) y son aún muy angostas (2.5 mm). Sin embargo está muy próximo a la biomasa foliar máxima observada en aguas someras de la Bahía San Quintín en 1987 (Poumián Tapia, 1995), a pesar de ser ésta última una población perenne (Tabla 8.3).

Tabla 8.3. Algunos valores de biomasa foliar de *Zostera marina* en el mundo. gr peso seco m⁻² de hojas en la máxima biomasa epigea.

Región	Biomasa foliar	Referencia
Alaska	1047	McRoy, 1970
Chesapeake Bay, Estados Unidos	336	Orth y Moore, 1986
Vellerup Vig, Dinamarca	226	Sand-Jensen, 1975
Roscoff, Francia	260	Jacobs, 1979
San Quintín, México	304	Poumián-Tapia, 1996
San Quintín, México	94	Poumián-Tapia, 1996
Bahía Concepción, México	88	Este estudio

En la biomasa **hipogea** el máximo nivel observado en Punta Arena (26 g peso seco m^{-2}) es muy bajo y muy inferior a los de praderas perennes, que tienen valores entre 44 y 352 g peso seco m^{-2} (van Lent y Verschuure, 1994a). Sin embargo es muy similar al de la población (anual) de Zandkreek, cuyo valor máximo es de 23 g peso seco m^{-2} (van Lent y Verschuure, 1994a). La notable diferencia entre los valores de biomasa **hipogea** de poblaciones perennes y aquellos de poblaciones anuales estriba en que en una pradera perenne los rizomas se mantienen creciendo y **ramificando** por un tiempo mayor que las plantas anuales, además de que inicia su crecimiento de los rizomas que sobreviven a la anterior temporada adversa (invierno), por tanto se desarrolla más que en las plantas anuales (Robertson y Mann, 1984). En plantas **anuales** la función del rizoma parece estar restringida solamente a la de anclaje (Jacobs, 1982).

Al analizar la evolución de los niveles de biomasa durante el ciclo de crecimiento en Punta Arena vemos que la biomasa epigea se incrementa notablemente desde la germinación (diciembre) hasta febrero, especialmente de enero a febrero, mostrando un vigoroso crecimiento, después del cual muestra una estabilidad que comienza a declinar en abril por efecto de la mortalidad de individuos.

La mayor parte de los estudios sobre biomasa que se han realizado se refieren a poblaciones perennes, y de estos son escasos los que incluyen la biomasa formada por haces reproductivos (van Lent y Verschuure, 1994a) por lo que suelen considerarla como un porcentaje de la biomasa epigea total de la pradera, de tal manera que el total de biomasa epigea que conforma los haces reproductivos se considera como biomasa reproductiva, con valores entre 12% y 50% de la biomasa epigea total (Sand-Jensen, 1975; Robertson y Mann, 1984; Roman y Able, 1988). Desde esta perspectiva, cuando se alcanza la máxima biomasa epigea en Punta Arena está constituida en su totalidad por biomasa reproductiva.

Observando como contribuyen a la biomasa total los limbos foliares y las espádice podemos ver que al terminar el periodo de crecimiento más intenso (diciembre-febrero), se ha iniciado ya la aparición de las estructuras reproductivas y, correspondientemente, la biomasa relativa de los limbos foliares comienza a disminuir. El 25 de enero tuvo su máximo la biomasa constituida por

hojas en cada haz (52% de la biomasa total), después de lo cual comenzó a disminuir. Por el contrario, el porcentaje constituido por espádices en esa fecha fue cero y alcanzó el máximo en abril (41%), cuando la biomasa por limbos foliares era de tan sólo el 11%. Esto indica que las plantas han dejado de dedicar todo su esfuerzo energético al crecimiento vegetativo para dedicarlo ahora a la producción de semillas.

En el caso de la biomasa **hipogea** el crecimiento más intenso se presenta de diciembre a enero, justamente después de la germinación, momento en el cual es más importante el desarrollo de raíces y rizoma para su fijación. A partir de enero el nivel de la biomasa **hipogea** se mantuvo sin crecimiento hasta abril, con una ligera tendencia a su reducción que se hace manifiesta en mayo.

Se han evaluado y contrastado las tasas de producción **hipogea** y **epigea**, tanto en poblaciones perennes como en plantas anuales. En Nueva Escocia se determinó que las plantas anuales no sólo tienen un mayor esfuerzo reproductivo, sino que también destinan significativamente menos biomasa a las estructuras **hipogeas** que las plantas perennes, a pesar de tener la misma producción total por planta (Robertson y Mann, 1984). En coincidencia con esos resultados en Punta Arena la producción **hipogea** representa apenas el 8.6% de la producción total anual (estimada como producción mínima). En contraste, en el suroeste de los Países Bajos se observó que las plantas anuales tienen tanta actividad productiva en las estructuras **hipogeas** como las plantas perennes, a pesar de que su biomasa es proporcionalmente menor, y que el florecimiento se realiza a expensas de las estructuras **hipogeas** (van Lent y Verschuure, 1994a). Estos datos indican que las plantas anuales poseen tasas de producción **hipogea** menores o iguales que las plantas perennes, pero se requiere mayor investigación a este respecto dado que los factores que parecen estar involucrados en este proceso son varios (van Lent y Verschuure, 1994a, 1995). Así mismo en *Z. marina* se considera que algunos aspectos de la producción son distintivos de las poblaciones anuales con respecto a las poblaciones perennes, tales como la significativamente alta producción de partes reproductivas y la menor biomasa y la alta producción de las partes **hipogeas** (van Lent y Verschuure, 1994a).

La producción anual mínima observada, 461 g m⁻², representa un nivel muy bajo, dado que corresponde a sólo 5 meses (diciembre a abril) observamos que corresponde a unas tasas diarias altas (3 g m⁻² d⁻¹), similares a las registradas en Roscoff, Francia (Jacobs, 1979); Tabla 8.4. Cabe resaltar que si esta estimación hubiese tomado en cuenta las pérdidas de biomasa por pastoreo y caída de hojas (no consideradas en la producción mínima), la estimación de la producción sería mayor.

Tabla 8.4 Comparación de algunos valores de producción de *Zostera marina*, expresados en g peso seco m⁻² d⁻¹.

Región	Producción	Referencia
Vellerup Vig, Mar Báltico	7.9	Sand-Jensen, 1975
Roscoff, Francia	3.0	Jacobs, 1979
Cape Cod	10.8	Roman y Able, 1988
Nabeta Ray, C. Pacífica	2.3	Mukai <i>et al.</i> , 1979
San Quintín, C. Pacífica	12.8	Ibarra-O. y Huerta-T., 1987
San Quintín, C. Pacífica	2.5	Ibarra-Obando, 1992
Bahía Concepción, Golfo de California	3.0	El presente estudio

8.4. REPRODUCCIÓN

En praderas anuales de *Z. marina* es notable la rapidez con que se desarrollan las plantas desde su germinación hasta la aparición de inflorescencias, de diciembre a enero en el caso de Punta Arena, (Phillips y Backman, 1983; Keddy, 1987; de Cock, 1981; van Lent y Verschuure, 1994a). En praderas submareales como las de Sonora el proceso se retrasa aproximadamente un mes en las áreas más someras: de marea baja a 4 m de profundidad (Phillips y Backman, 1983).

En poblaciones anuales que habitan en las proximidades de plantas perennes, como en Nueva Escocia, se ha observado que el florecimiento de plantas anuales ocurre después de que lo hacen los haces reproductivos de plantas perennes. La explicación de este proceso es que, cuando se presentan las condiciones adecuadas para la reproducción, los haces vegetativos ya han completado su desarrollo vegetativo; mientras que las anuales, en aproximadamente el mismo tiempo necesitan

realizar completamente su crecimiento vegetativo antes de comenzar su florecimiento (Keddy y Patriquin, 1978).

Las plantas anuales, al igual que los haces reproductivos de plantas perennes, muestran una ramificación similar que oscila entre 1 y 5, de tal manera que el número de ripidios por planta o haz, según se trate de anuales o perennes es más o menos similar pero se observa que en plantas anuales el número tiende a ser menor que en haces de plantas perennes (Tabla 8.5). Esta diferencia puede estar determinada por el tiempo del que disponen las plantas para su desarrollo, resultando la mayor ramificación de un mayor tiempo de desarrollo. En el desarrollo de los ripidios se han observado diferencias más significativas, ya que en las poblaciones de Europa, como Francia y los Países Bajos se ha observado un desarrollo acropétalo (Jacobs y Pierson, 1981; de Cook, 1981), mientras que en las poblaciones de la costa oriental de Estados Unidos el desarrollo es basipétalo (Churchill y Riner, 1978; Orth y Moore, 1983). Al parecer esto no tiene relación con el carácter anual o perenne de las plantas, puesto que en Europa se observa el mismo rasgo para plantas anuales que para perennes, y de la misma manera casos como en Punta Arena el desarrollo es basipétalo, similar al de las plantas perennes del Atlántico norteamericano. Aún no se ha realizado ningún estudio para determinar las posibles causas de este proceso.

La cantidad de espádices que presentó cada planta (máximo de 5.9) es un número bajo al compararlo con el observado en otras localidades, en especial si se compara con praderas perennes (Tabla 8.5). Sin embargo no se observa con claridad esta relación, dado que los valores máximos se observan en plantas anuales de Nueva Escocia, donde se alcanzan hasta 47 espádices por planta, con un promedio de 35.4 espádices por planta (Keddy, 1987).

La máxima abundancia de espádices por planta en Bahía Kino, se estima entre 4.9 (abril de 1974) a 18.1 (abril de 1980) espádices planta⁻¹, y aunque no está bien cuantificada, dado que se tienen datos muy puntuales de muestreos aislados, de cualquier manera indican la posible variabilidad interanual (Phillips y Backman, 1983).

Tabla 8.5. Características morfológicas de las estructuras reproductivas. Se muestran el número de ripidios por planta (Rp), espádices por ripidio (Er), espádices por planta (Ep), ovarios por espádice (Oe) y semillas por espádice (Se).

Localidad	Rp	Er	Ep	Oe	Se	Ref
Bahía Kino, Sonora						
somero			18.1	-	7.3	Phillips y Backman, 1983
profundo			6.2		8.4	
Nueva Escocia						
Anuales			3.4 - 47.0	6.7-9.0	-	Keddy, 1987
Perennes			35.8	8.7-11.0		
Great South Bay, N.Y.	4 - 5	4	7.6	5.6-6.3	-	Churchill y Riner, 1978
Chesapeake Bay, Md.	3.3-3.4	1.8-5.0	5.7-6.3	7.3-9.1	-	Orth y Moore, 1983
Roscoff, Fra						Jacobs y Pierson 1981
Submareal somero	5.0	4.1-4.3	20.3	11.3	-	de Cock, 1981
profundo	5.0	4.1-4.3	20.9	13.1		
Región SW de los Países Bajos	1 - 4	6 - 9	7 - 32	-	-	
Punta Arena, Bahía Concepción, B.C.S.	1.7 (1 - 4)	-	5.9	7.4	5.0	Este estudio

El número de ovarios por inflorescencia (7.4) no resultó muy alto, pero queda incluido dentro del intervalo observado para plantas anuales. En Bahía Kino y su zona aledaña se estima entre 5.5 y 8.4 el número de semillas producidas por espádice (Phillips y Backman, 1983). Keddy (1987) observó que el número de espádices por planta, fue similar para plantas anuales que para plantas perennes, no así para el número de flores por espádice, donde las plantas anuales produjeron entre 3.7 y 10, menor cantidad que las plantas perennes, de 11.9 a 12.2. En Great South Bay, una pradera perenne, Churchill y Riner (1978) encontraron que el número de ovarios por espádice depende del ripidio en el que se desarrolle la inflorescencia, de tal manera que los ripidios más cercanos al rizoma tienen un promedio más bajo (3.5) que los más lejanos (6.0 para la tercera ramificación). Y a su vez el ripidio terminal presenta más ovarios por espádice que las ramificaciones (6.7 en promedio). En Punta Arena se observó una relación análoga.

De acuerdo al número de ovarios producido por espádice, el potencial reproductivo de *Z. marina* en Bahía Concepción fue bajo (43 semillas por planta), cuando en sitios como Nueva Escocia (Keddy, 1987) se alcanzan niveles del orden de 97 semillas por planta (en plantas anuales) a 161 semillas por haz (en plantas perennes), Tabla 8.6. Las plantas en Punta Arena solamente

desarrollaban la segunda y/o tercera ramificación y el ripidio terminal, este bajo número de ripidios desarrollados influyó en la baja cantidad de espádices por planta que produjo, ya que el número de espádices por ripidios laterales rara vez fue mayor a 4.

El porcentaje de frutos formados por espádice nunca llega al 100%, algunas flores de los espádices ya maduros permanecen sin ser fecundadas (se abortan), aun cuando algunos frutos ya se están transformando en semillas. La proporción de ovarios fecundados alcanzó el máximo de 67%, muy próximo al 68% y al 72% observados en plantas perennes de la costa Atlántica de Norteamérica (Orth y Moore, 1983; Churchill y Riner, 1978). La aparición de ovarios fecundados en las espádices, desde febrero y durante todo el mes de marzo, indica el inicio de la temporada de liberación del polen por las flores masculinas, la transformación de los frutos en semillas y su posterior liberación al medio.

Tabla 8.6. Potencial reproductivo de diferentes poblaciones de *Z. marina*.
Se muestran el número de ovarios por planta (anuales) o haz (perennes) (Op), el número de semillas producidas por planta o haz (Sp), el número de ovarios por m² (No) y el número de semillas producidas por m² (Ns).

Localidad	Tipo de plantas	Op	Sp	No	Ns	Ref
Roscoff, Francia						
Submareal somero	Perennes	230	10.8 ^b	16,100	756 ^b	Jacobs y Pierson, 1981
Submareal profundo		273		19,110		
Grevelingen, Países Bajos	Perennes	-	295	641	56	Van Lent y Verschuure, 1994a
1987			7,363	13,463	104	
1988						
Great South Bay, E.U.	Perennes	48	34	2,544	(72%) 1,800	Churchill y Riner, 1978
Chesapeake Bay, E.U.	Perennes	30-44	23	11,953	(68%) 8,127	Orth y Moore, 1983
Nueva Escocia, Canadá	Anuales	208	97	168,128	78,224	Keddy, 1987
Anuales	Perennes	316	161	23,232	11,328	
Perennes						
Zandkreek, Países Bajos	Anuales	-	21,714	50,214	376	Van Lent y Verschuure, 1994a
1987			21,454	26,764	128	
1988						
Bahía Kino, México						
Submareal somero	Anuales		-		37,286'	Phillips y Backman, 1983
Submareal profundo					37,068	
					(67%)	
Bahía Concepción, México	Anuales	43.7	29.3	64,632	43,304 ^b	Este estudio
					32,000''	
					17,300	

En praderas perennes transcurren hasta dos meses desde la aparición de los primeros signos de inflorescencias hasta la formación de los primeros frutos (Churchill y Riner, 1978; Orth y Moore, 1983), por ello es notable que en Punta Arena los frutos aparezcan un mes después, en la mitad de tiempo.

La temporada de liberación de semillas se extiende hasta mayo; y probablemente hasta los primeros días de junio, si se consideran las semillas maduras que permanecen en las espádices de las plantas muertas que quedan en el agua. El número máximo de **semillas** que se observaron en el sedimento fue de 32,000 semillas m^{-2} en el mes de mayo. La producción de semillas es muy variable de un sitio a otro. Se han encontrado más de 78,000 semillas m^{-2} en Nueva Escocia (Keddy, 1987), mientras que en Great South Bay apenas de 1,802 semillas m^{-2} (Churchill y Riner, 1978). En Bahía Kino se han registrado de 11,132 a 100,740 semillas m^{-2} (Phillips y Backman, 1983). Keddy (1987) observó que aunque un haz reproductivo de una pradera perenne produce más semillas que una planta anual, la mayor densidad de plantas anuales con respecto a la de haces reproductivos en el caso de las perennes hace que la producción de semillas por m^2 sea mayor en las anuales.

La liberación de semillas es más intensa que la producción de flores nuevas que aun continúan realizando las plantas, lo cual indica que la capacidad de producción de nuevas flores no tiene la rapidez con la que los frutos se desarrollan en semillas. Esta es una posible adaptación en la que se da preferencia a completar el desarrollo de los frutos ya formados sobre las flores que apenas empiezan su desarrollo y de las cuales no se tienen aseguradas las condiciones adecuadas para que logren completar su ciclo. De la producción potencial de semillas, que fue de 43,300 semillas m^{-2} , un 25% se dispersó al momento de liberarse de la planta. Posteriormente, de las semillas que quedaron en el lugar de la pradera después de la desaparición de ésta (32,000 m^{-2}), para el 20 de julio, aproximadamente 67 días después, unas 14,700 semillas m^{-2} se exportaron al exterior de dicho lugar, es decir; casi el 50%. Esta alta tasa de reducción en el banco de semillas es indicativo de que sólo un pequeño porcentaje del mismo logra permanecer en el sitio de la pradera hasta su tiempo germinación. Para poblaciones anuales intermareales de *Z. marina* Jacobs (1982) menciona

que la mayoría de las semillas permanecen en sus sitios de producción, para poder ocupar mas o menos la misma **área** cada **año**, dado que se trata de sitios donde las corrientes no son muy fuertes; pero los datos de este trabajo y los de otros autores (Hootsmans *et al.* 1987; van Lent y Verschuure, 1994a) muestran que la pérdida de semillas es muy grande. El principal mecanismo de dispersión se realiza cuando las semillas, todavía unidas a las espádice, son arrastradas con ayuda de las corrientes debido a que estas estructuras reproductoras poseen una mayor flotabilidad que les permite trasladarse grandes distancias (McRoy, 1968), o bien por flotación de las mismas mediante la ayuda de burbujas de gas (Churchill *et al.* 1985), estos mecanismos son los empleados para la dispersión al momento de la liberación de semillas y que en este estudio representa aproximadamente el 25%, es decir; la diferencia entre las semillas que potencialmente puede producir la pradera y las que quedan en el sedimento al morir las plantas. El resto del tiempo es probable casi la totalidad de semillas se pierdan por arrastre directo de la corriente, ya que Punta Arena es un lugar donde los flujos mareales son fuertes (Obeso-Nieblas *et al.* 1996). De cualquier manera no se deben descartar otros medios por los que se pueden perder semillas, talles como el abatimiento por condiciones anaerobias (Hootsmans *et al.* 1987) o depredación (McRoy y Helfferich, 1980; Robertson y Mann, 1984; Wigand y Churchill, 1988; Fishman y Orth, 1996)

En otros estudios se ha observado que en poblaciones anuales de *Z. marina* sólo menos del 2% de las semillas permanecen hasta la temporada de germinación en el área donde fueron producidas, y a su vez el porcentaje de germinación es apenas superior al 59% (van Lent y Verschuure, 1994a). Si algo similar ocurre en Punta Arena la exportación de semillas es tal, que al inicio del siguiente ciclo, quedarían en el sedimento menos de 800 semillas m^{-2} , y de éstas un número menor aun daría origen a plántulas. Sin embargo en todas las muestras de sedimento de los primeros meses del ciclo se observó que el 100% de las semillas presentes habían ya germinado, por lo que se considera que todas las semillas que permanecen en el área de la pradera son viables. En la mayoría de las poblaciones estudiadas de *Z. marina* el mayor éxito en la germinación de las semillas esta relacionado inversamente con la salinidad, y al parecer la reducción de salinidad es el factor que dispara la germinación de las semillas (Phillips *et al.* 1983a), sin embargo la germinación de las semillas producidas en Bahía Kino está más relacionada con la temperatura que con la salinidad. McMillan (1983) realizó algunos experimentos en los que observó que las semillas

provenientes de la costa de Sonora germinaban en la misma proporción a una salinidad de 15 ‰ que a 35‰. La germinación más temprana ocurrió entre 18 y 20 °C, mientras que a una temperatura entre 28 y 32°C la germinación se inhibió (estas condiciones son similares a las que se encuentran en las costas del Golfo de California en invierno y verano respectivamente), por lo que en este caso es la temperatura, mas que la salinidad, lo que parece inducir la germinación de semillas. Esta característica se considera una estrategia adaptativa de las plantas anuales de *Z. marina* que habitan en el Golfo de California, y se plantea que las plantas de esta región tengan una identidad genética propia (Phillips *et al.* 1983a).

Entre mayo y julio, cuando la pradera ya ha muerto y se desprenden del fondo los últimos restos de plantas, se observó una reducción en la abundancia de semillas en el sedimento. Este proceso de desaparición de semillas, que se prolonga durante el verano y primera mitad del otoño, termina cuando las semillas comienzan a germinar, estimándose que aproximadamente sólo un 7% de las semillas producidas logra permanecer en el área de la pradera para iniciar el siguiente ciclo de crecimiento de la pradera. Las causas de la desaparición de semillas no están bien definidas pero entre los factores que la causan están principalmente las corrientes y la **predación** por animales (den-Hartog, 1983; Fishman y Orth, 1996). La dispersión de semillas dentro de la bahía es un factor que podría favorecer, bajo condiciones particulares, la extensión de la pradera y el establecimiento de esta especie en otras localidades.

8.5. RELACIÓN CON LOS FACTORES AMBIENTALES

De los factores ambientales que se han descrito como los principales limitantes del desarrollo de *Z. marina*, es decir temperatura, salinidad, luz, nutrientes y nivel de marea (Phillips y Meñez, 1988; van Lent y Verschuure, 1994b), sólo la temperatura presenta una variación significativa en Bahía Concepción.

En Punta Arena, como en el resto de Bahía Concepción, la salinidad se mantiene durante todo el año entre 34 y 36 ‰. La pradera se desarrolla completamente en la zona submareal, entre los 3 y 3.5 metros de profundidad, por lo que el nivel de marea tampoco muestra variaciones importantes.

La temperatura presentó valores mayores a 18°C, superiores al mínimo registrado anteriormente en Bahía Concepción. En el invierno de 1988-1989 la temperatura bajó en Punta Arena hasta los 16°C (Villalejo-Fuerte y Ochoa-Báez, 1993), esta diferencia de temperatura pudo haber afectado la duración de la estación de crecimiento, así como el máximo desarrollo de las plantas. En 1989, coincidiendo con la baja temperatura, se observó un mayor desarrollo aparente de la pradera (Castro Ortiz, com. pers.), que pudo deberse a la menor temperatura observada.

En las aguas adyacentes a Bahía Kino la temperatura registrada entre los meses de enero a abril se mantuvo por debajo de los 19°C, en marzo de 1977 se midieron 15.9°C en Punta Viboras (Phillips y Backman, 1983). Estos valores son bastante más bajos que los observados en este estudio en Bahía Concepción, lo que puede explicar, al menos parcialmente el origen de las diferencias de morfología foliar observadas entre las poblaciones de *Z. marina* de ambas localidades.

La temperatura en julio fue de 28°C, para entonces la pradera había ya desaparecido, a pesar de que todavía no se alcanzaba el valor que se considera como el máximo de temperatura que resiste la especie (30°C). Incluso las poblaciones perennes que habitan en las costas del Atlántico Norteamericano, en particular la de Beaufort, Carolina del Norte: el límite sur de distribución de *Z. marina* en ese litoral, aparentemente toleran temperaturas de 29 y 30°C, aunque no se indica el periodo de duración de esas altas temperaturas (Phillips *et al.* 1983b). Experimentos en laboratorio han mostrado que la temperatura ambiental influye en las tasas de fotosíntesis y respiración en *Z. marina* (Marsh *et al.*, 1986; Bulthuis, 1987). Esos estudios indican que temperaturas de 30° y superiores conducen a un balance diario de C negativo que puede ser causa de mortalidad o reducción del crecimiento de las plantas. De acuerdo al esquema de Setchell (1929) y las experiencias en laboratorio (Marsh *et al.*, 1986), se establece que la temperatura letal de *Z. marina* son los 30°C, por lo que la especie puede seguir viviendo por encima de los 25°C. Sin embargo en

Woods Hole, Massachusetts, se ha observado que a temperaturas mayores a 25°C las tasas diarias de respiración foliar pueden rebasar la fotosíntesis neta, produciendo también un balance negativo de C, se considera que éste déficit puede ser la causa de la muerte de haces que se presenta en verano. El óptimo de temperatura para el crecimiento y sobrevivencia de *Z. marina* se presenta a temperaturas menores a la temperatura óptima de fotosíntesis (2530°C) (Marsh *et al.*, 1986). La diferencia entre los resultados experimentales y los de campo pueden deberse a que en cada caso se trata de diferentes tiempos de exposición a temperaturas altas. Los efectos de la temperatura por sí sola sobre la tasa de fotosíntesis no se expresa directamente en el crecimiento y biomasa, se ha observado que la biomasa máxima corresponde a valores de temperatura inferiores a ese intervalo, sin embargo las respuestas en el corto plazo dan idea de la respuesta en producción y potencial de sobrevivencia que presentaría la especie a largo plazo frente a los regímenes naturales o extremos de temperatura (Marsh *et al.* 1986).

De acuerdo con el estudio de Phillips *et al* (1983b), el fotoperiodo no se considera un factor que determine las temporadas de aparición de las estructuras reproductivas y se propone que la temperatura es el principal factor del ambiente que determina este evento. Esto es porque se ha notado que la fecha de aparición de estructuras reproductivas en Norteamérica es más tardía en las costas del Atlántico que en las del Pacífico, y que se presentan mas pronto en el sur que en el norte de la costa del Pacífico. De allí se infirió que por los registros de temperatura en las distintas localidades el aumento de la temperatura es el principal estímulo para la aparición de inflorescencias (Phillips *et al.* 1983b).

La densidad de haces ha mostrado tener una relación inversa con la biomasa epigea por haz, donde la disponibilidad de luz podría ser uno de los factores mas involucrado (van Lent y Verschuure, 1994a), en tal caso el efecto de sombra producido por una mayor densidad de haces (o plantas anuales) reduciría el desarrollo de las estructuras epigeas de la planta. Similarmente, en Nueva Escocia se ha observado que plantas anuales transplantadas a una pradera perenne producen menos semillas y tienen menor sobrevivencia que los controles transplantados (Keddy, 1987), estos dos procesos podrían deberse también al efecto de la reducción de luz.

Se ha determinado que la radiación luminosa que reciben las plantas de *Z. marina* es uno de los principales factores que afectan al número de haces en praderas perennes (Backman y Barilotti, 1976), y con este la transparencia del agua. Tanto la transparencia del agua como los cambios estacionales en la radiación solar son factores asociados con la profundidad que pueden influir en la densidad de la pradera bajo condiciones particulares. Si bien no se han determinado con precisión los mecanismos mediante los cuales la cantidad de luz regula la variación en la densidad de una pradera es posible que esto se logre estimulando la ramificación del rizoma (Tomlinson, 1974) y si es así, tal vez produciría también la ramificación de una planta anual en mayor número de ripidios, de tal manera que una pradera con menor densidad presentaría más ripidios por planta.

La relación existente entre las poblaciones de *Z. marina* y el tipo de sedimento en que se presentan es de dos maneras distintas. Por un lado está la influencia del sedimento en las plantas y por otra parte la influencia de la presencia de una pradera sobre las características físicas del sedimento. El tipo de sustrato que se considera óptimo para el crecimiento de la especie es una mezcla de arena y lodo, aunque no se indica la proporción de ambas fracciones (Phillips, 1972; Burrell y Shubel, 1977), por lo que se puede suponer que esta especie puede habitar en diferentes combinaciones de arena y lodo, variando las características de la planta según sea la textura del sedimento. En Punta Arena prácticamente se tienen partes iguales de arena y lodo, con una ligera tendencia de predominio de las arenas (arena fina), por lo que podemos considerar que las plantas crecen sobre un tipo de sustrato óptimo para la especie.

El nitrógeno y el fósforo son recursos del sedimento que requieren las plantas para su desarrollo y constituyen factores limitantes (Short, 1987), aunque también pueden obtenerlos directamente del agua por las hojas, en particular las plantas que poseen poca biomasa hipogea, como las anuales (van Lent y Verschuure, 1994b). De estos el nitrógeno se considera el más importante, demostrándose que influye en la morfología de las hojas, en la altura y crecimiento de la planta, así como en su biomasa y composición química. En general se sabe que en sustratos con nitrógeno escaso *Z. marina* tiende a un menor desarrollo en biomasa y a formar hojas más angostas (Short, 1987; van Lent y Verschuure, 1994b).

Se ha comprobado que en los sitios donde crecen las praderas de *Z. marina* favorecen la formación de sedimentos con mayor proporción de lodos con aproximadamente el 50% de granos menores a 125 μm (Orth, 1977). Esta relación no se ha estudiado en poblaciones anuales, por lo que se desconoce su comportamiento. En Punta Arena los muestreos realizados durante el desarrollo de la pradera, entre diciembre y mayo, no mostraron ninguna tendencia de incremento de la fracción lodosa, sin embargo no debe descartarse esa posibilidad. Aunque las diferencias no sean muy evidentes, la presencia de las plantas durante la mitad del año pueden jugar un papel importante en la estabilidad de los sedimentos, ya que se trata de una zona de intensa actividad hidrodinámica de flujo mareal (Obeso Nieblas et al. 1996).

En *Z. marina* se ha probado que las proporciones entre biomasa epigea y biomasa hipogea varían con la textura del sedimento, de modo que se forman más raíces en sedimentos lodosos que en sedimentos arenosos (Short, 1983), lo cual coincide con el presente estudio, pues se observan bajos niveles de biomasa hipogea en un sedimento predominantemente arenoso.

El potencial reproductivo de plantas anuales al parecer está más regulado por los factores ambientales más que por diferencias genéticas, aunque no se sabe con precisión que factores son los más involucrados (Keddy, 1987).

El conocimiento de los factores que determinan la presencia de la pradera de *Z. marina* en Bahía Concepción, así como de la manera en que estos influyen en las características de las plantas, es fundamental para comprender las posibles causas de variación interanual y prever las consecuencias de dichos cambios.

8.6. RELACIÓN DE *Z. marina* CON *Argopecten ventricosus* (SOWERBY II, 1842)

Z. marina en Bahía Concepción tiene una importancia indirecta para algunas pesquerías de esa región, en particular las de bivalvos. Una de las especies de mayor importancia económica y que posiblemente guarde mayor relación con la pradera es la almeja catarina (*Argopecten ventricosus=circularis*).

La almeja catarina, como otros pectínidos, es una especie que durante una parte de su ciclo de vida necesita fijarse de un substrato que esté elevado del sedimento. Este puede estar constituido por las hojas de fanerógamas marinas u otros tipos de vegetación sumergida. La importancia de *Z. marina* para la fijación de juveniles de este tipo de almeja ya ha sido demostrada en el litoral oriental de Estados Unidos, donde constituye áreas para el refugio de *Argopecten irradians* (Eckman, 1987; Peterson *et al.* 1989, Pohle *et al.* 1991, Ambrose *et al.* 1992; García-Esquivel y Bricelj, 1993).

En Bahía Concepción la presencia de la pradera de *Z. marina* en la temporada más fría del año coincide con la estación de reproducción y desarrollo larval de la almeja catarina (Villalejo-Fuerte y Ochoa-Báez, 1993).

Paralelamente al presente trabajo se tomaron también muestreos de zooplancton, para evaluar la abundancia de larvas veliger "D" y pediveliger (estadios larvales de *A. ventricosus*), y se registraron datos sobre la fijación de juveniles de almeja catarina a colectores artificiales (Santa-María *et al.* 1995), con lo que se pudo determinar que los mayores niveles de biomasa epigea, altura de las plantas e índice foliar de la pradera de *Z. marina* (Figura 8.1), coincidieron con los máximos de larvas de pectínidos (del 9 al 16 de marzo y ausentes o escasos el resto de la temporada) y el número de almejas juveniles captadas en los colectores por semana (más alto del

16 al 23 de marzo). Por otra parte la desaparición de la pradera se produce de manera brusca en mayo, coincidiendo con el momento en que los juveniles de *A. ventricosus* se liberan del sustrato al que se fijan para adoptar un modo de vida libre sobre el sedimento (Mazón-Suástegui *com.pers.*).

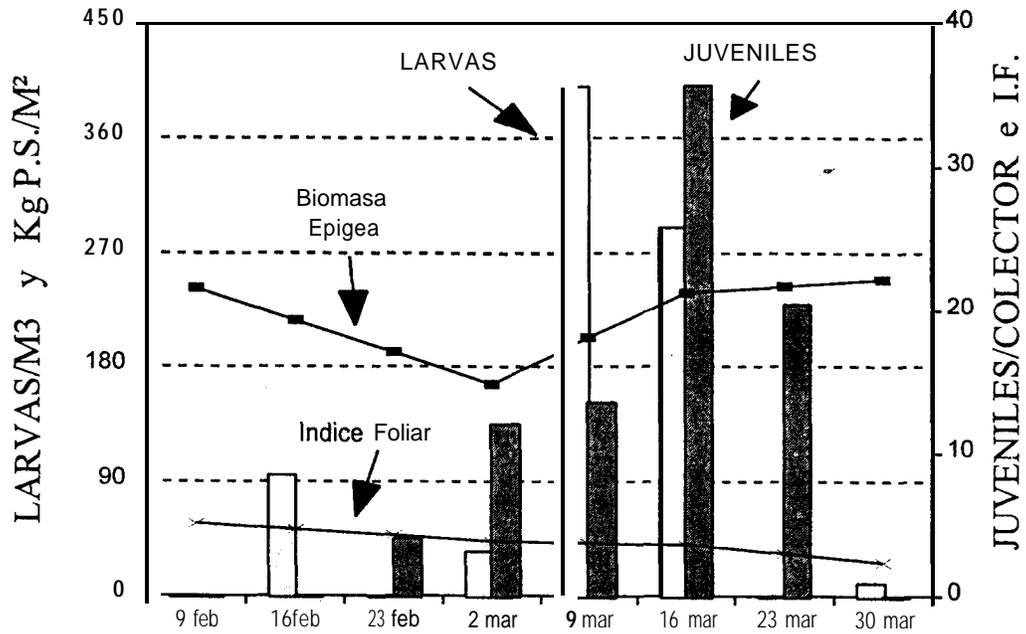


Figura 8.1. Coincidencia de la pradera de *Z. marina* y la abundancia de larvas y juveniles de *A. ventricosus*. Tomado de Santa-María *et al.* 1995.

Los presentes datos indican una fuerte correspondencia en los tiempos de ambos ciclos. Villalejo-Fuerte y Ochoa-Báez (1993) encontraron que la temporada de desove de almeja catarina en Bahía Concepción ocurre en los meses más fríos del año (temperatura menor a 22°C); y la temporada de aparición y desarrollo de la pradera de *Z. marina* en Bahía Concepción se presenta también en torno a la temporada invernal, registrando una temperatura entre 18°C y 25.5°C. En los últimos años se ha presentado una significativa reducción de la población de almeja catarina en la bahía (Félix *et al.* 1995), esto podría ser la razón por la que no se observaron fijaciones de almeja en la pradera. La temperatura es un factor determinante tanto para la pradera como para la reproducción de almeja catarina, y puede influir de la misma manera

en ellos, así tenemos que en años fríos la temporada, tanto de reproducción de *A. ventricosus* como la de aparición de la pradera ocurrirían más tempranamente, si esto aumentara en tiempo y espacio la abundancia de plantas de *Z. marina* podría también beneficiar a la población de almeja. En el año de 1989, cuando la temperatura mínima registrada fue de 16°C (Villalejo-Fuerte y Ochoa-Báez, 1993), se observó una importante abundancia tanto de este bivalvo como de la pradera, coincidiendo ambos en el invierno más frío registrado en los últimos 8 años (Castro-Ortiz, com. pers.).

Las diferencias interanuales en la temperatura registrada muestran **que** dicha variabilidad puede llegar a ser un factor determinante en la abundancia de almejas dentro de la bahía.

8.7. DISCUSIÓN GENERAL

Todas las plantas que conforman la pradera de *Zostera marina* en Bahía Concepción presentaron un habito anual, caracterizado por un rápido y limitado crecimiento vegetativo con un mínimo desarrollo del rizoma (muy poca ramificación y aumento en su biomasa sólo al inicio del crecimiento de las plantas). Los distintos **parámetros** de crecimiento **tales** como la biomasa epigea, la dinámica de aparición y caída de hojas, la morfología de limbos foliares y el **índice** foliar muestran un crecimiento intenso durante los primeros meses del ciclo. Los dos meses en que se completan las primeras dos etapas es de su desarrollo representa un tiempo muy corto; esta misma etapa se demora un año en praderas perennes (Setchell, 1929). La transformación de las plantas en reproductoras ocurre por tanto a los dos meses, mientras que la longevidad máxima observada fue de seis meses; muy inferior a la longevidad promedio observada en la especie, que es de dos **años** para el haz principal de cada planta (Setchell, 1929). A consecuencia de su rápido desarrollo, el patrón de reproducción mostró ser también bastante rápido, además de intenso. Aproximadamente a los dos meses de la germinación de las semillas aparecieron los primeros indicios de inflorescencias, y un mes después las flores se comenzaron a transformar en frutos. La producción de semillas se inicia unas semanas después de la aparición de los primeros frutos y se mantiene mas o menos constante los últimos meses que dura la pradera viva antes de su súbito abatimiento. Se

empezaron a producir semillas antes de que se cumplieran cuatro meses de haber surgido las plántulas.

Las estaciones de crecimiento y reproducción de *Z. marina* en la costa Pacífica de Norteamérica presenta un desfase con respecto a la latitud (Phillips *et al.* 1983b). En Puget Sound, Washington el crecimiento de los haces se inicia a principios de la primavera y alcanza su máximo en julio (Phillips, 1972). Hacia el norte el crecimiento se inicia más tarde, al terminar la primavera (McRoy, 1970). En el extremo sur el ciclo se inicia más tempranamente, tanto en Bahía Kino (Phillips y Backman, 1983) como en Bahía Concepción, el crecimiento ~~se~~ *inicia* a fines del otoño. En estas localidades dentro del Golfo de California el máximo crecimiento de las plantas se alcanza entre los meses de marzo y mayo.

La característica anual ha hecho que se considere a las poblaciones que viven dentro del Golfo de California como una variedad ecogenética de la especie en la costa del Pacífico oriental, a pesar de que se cuenta con escasa información que sustente esta afirmación (Backman, 1991).

Al acercarse el verano la pradera presenta una súbita mortalidad masiva de plantas. Las poblaciones de *Z. marina* en el Golfo de California presenta un ciclo anual sobreviviendo el verano en forma de semillas. Dadas sus características de corta vida y elevado porcentaje de biomasa destinada a la reproducción, las plantas de forma anual de *Z. marina* se pueden considerar de estrategia *r*, en el intervalo de selección r-K (Jacobs, 1982; Keddy, 1987). De la misma manera las poblaciones de *Zostera japonica* (=americana) que crecen en la zona intermareal del Pacífico Norteamericano también han sido descritas con estrategia *r* (Harrison, 1979). En ambos casos el ciclo de crecimiento se completa en 6 o 7 meses y pasan la época desfavorable en forma de semillas. En este tipo de estrategia, las poblaciones responden a un ambiente poco predecible, cuyas presiones son independientes de la densidad (poca presión por competencia). Se ha propuesto otro sistema para tipificar las estrategias de vida de las plantas, dado que el sistema r-K puede aplicarse en una misma especie de diferentes maneras, como en el caso de la forma perenne de *Z. marina*, la cual se considera con estrategia *K*. En ese otro sistema propuesto por Grime (Jacobs, 1982; Phillips *et al.* 1983a) se consideran las características de desarrollo de las plantas como adaptaciones al

ambiente en que se desarrollan, es decir; que se aplica considerando una población particular con un papel activo en el aprovechamiento de su hábitat. En ese sistema; la forma anual de *Z. marina* es considerada dentro de la estrategia ruderal (Jacobs, 1982; Keddy, 1987). En el caso de las plantas anuales del Golfo de California, ningún individuo sobrevive a las altas temperaturas del verano, por lo que este factor es considerado como perturbación mas que como estrés (Phillips *et al.* 1983a); las plantas ruderales se definen como aquellas que están bajo la influencia de poco estrés y alta perturbación (Jacobs, 1982).

En diferentes estudios se ha tratado de demostrar si las poblaciones anuales de *Z. marina* son genéticamente distintas de las perennes (Keddy y Patriquin, 1978; Gagnon *et al.* 1980; Cox *et al.* 1992; van Lent y Verschuure, 1994a y b), encontrando que las dos estrategias parecen ser sólo diferentes respuestas fenoplásticas de una misma identidad genética. Se ha propuesto que las poblaciones anuales se distinguen de las perennes en que tienen muy baja biomasa hipogea, un cociente Producción/Biomasa epigeo alto y un esfuerzo de reproducción sexual y producción de semillas altos (van Lent y Verschuure, 1994a), y se considera que entre la forma anual y la perenne se presenta un continuo en el que se pueden encontrar poblaciones con características intermedias (o que se comparten algunas características) entre ambas estrategias de vida, siendo que son los factores ambientales (van Lent y Verschuure, 1994b; 1995). La población estudiada en Bahía Concepción cumple con las características descritas para plantas anuales, por lo que se puede considerar que sus causas son también ambientales. De cualquier manera, en todos los casos que se han estudiado, se trata de poblaciones anuales intermareales que poseen interacción reproductiva con poblaciones perennes que habitan en su vecindad submareal (Cox *et al.* 1992). La forma anual de las plantas en el Golfo de California presentan algunas características que las distinguen del resto de poblaciones anuales estudiadas en otras partes del mundo; se desarrolla en la region submareal y su temporada adversa se presenta en el verano, por lo que el principal factor del ambiente que afecta a las plantas es la temperatura, mientras que la salinidad no parece afectar el éxito de germinación de las semillas, además de que no se han observado poblaciones perennes en su cercanía (Phillips y Backrnan, 1983; Phillips *et al.* 1983a).

Se ha planteado la posibilidad de que las plantas que forman la pradera de Bahía Kino sean plantas anuales de origen completamente genético con una estrategia que ha respondido así a las condiciones locales del ambiente (Phillips y Backman, 1983). Las diferencias fisiológicas observadas en la germinación de semillas procedentes de las costas de Sonora con respecto a las poblaciones del pacífico de EE.UU. sugieren que las plantas del Golfo de California son una raza genética distinta, posiblemente iniciando un proceso de especiación cuasi-simpátrica (McMillan, 1983; Phillips *et al.* 1983a). Phillips y Backman (1983) consideran que es probable que las altas temperaturas del verano en las aguas del Golfo de California hayan seleccionado las plantas anuales que con el tiempo dominaron la población entera y las plantas perennes fueron gradualmente diezmadas. Si esta hipótesis se confirmara se aplicaría también a la población de Bahía Concepción dada la gran semejanza observada entre ambas poblaciones.

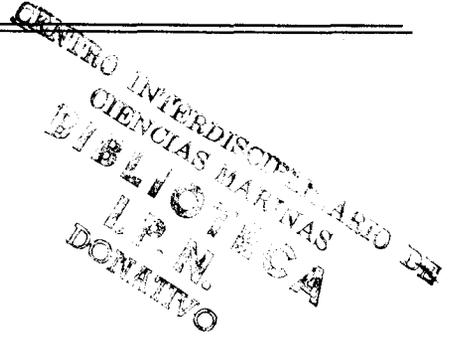
Sin embargo aún no se puede descartar la posibilidad de que la causa sea una influencia ambiental, ya que las variaciones interanuales observadas en Bahía Concepción podrían estar influenciadas por la temperatura del agua, y más aún es posible que la respuesta adaptativa de las plantas sea debida tanto a un control genético como a la plasticidad fenotípica de la especie como propusieron Phillips y Lewis (1983).

9. CONCLUSIONES

1. La pradera de Punta Arena presenta una forma anual que comenzó su crecimiento a finales del otoño (a principios del mes de diciembre) y desapareció completamente al final de la primavera (a fines de mayo), presentándose solamente durante 6 meses. El porcentaje de haces reproductivos es del 100%. Todos ellos corresponden a plantas anuales y logran completar su ciclo reproductivo antes de su muerte. La pradera sobrevive a la época desfavorable (verano) en forma de semillas, que funcionan como estructuras de resistencia ante las altas temperaturas,
2. La densidad de la pradera de Punta Arena presentó niveles cercanos a los más altos reportados en otras praderas formadas por *Z. marina*. Las variaciones observadas en la estructura responden más a la aparición de nuevas plántulas al inicio de la estación de crecimiento y en menor proporción al crecimiento propio de las plantas (aumento de ramificaciones) y al final de la estación por la mortalidad masiva de plantas que se presenta, alcanzando el 100%.
3. La transformación de las plantas en reproductoras se produce apenas a los dos meses de la germinación de las semillas, después de una mínima ramificación del rizoma.
4. El mayor desprendimiento de limbos foliares coincide con temperaturas mayores a los 22°C.

5. La **disminución** de la capacidad para producir hojas nuevas que mantenga un equilibrio entre las hojas que han resultado rotas o mordidas puede emplearse como un indicador del posterior decaimiento de la pradera.
6. Las dimensiones de las hojas de *Z. marina* siempre se mantienen entre los valores más bajos reportados en la literatura, sin embargo esto se explica más por la corta duración de la temporada de crecimiento vegetativo que por el estrés ambiental, factor al que se atribuye este efecto en otras localidades.
7. Los cambios en el **índice** foliar, determinados fundamentalmente por la longitud de los limbos foliares, indica la temporada de mayor crecimiento vegetativo, de tal manera que cuando este **índice** empieza a decrecer la planta comienza una intensa producción de inflorescencias.
8. La biomasa foliar y biomasa epigea tienen valores altos, mientras que los de biomasa **hipogea** bajos. Los niveles de biomasa **hipogea** sólo muestran un incremento en los primeros meses de la estación de crecimiento, por lo que no se observa que las plantas almacenen reservas nutritivas, existe además una relación inversa entre la biomasa foliar y la biomasa de los espádice, de tal manera que esta relación entre biomasa relativa indica que las plantas dejan de dedicar esfuerzo energético al crecimiento vegetativo para canalizarlo a la producción de semillas.
9. La producción total anual de la pradera, que se logra en solo 5 meses, significa que la producción diaria cuando menos se aproxima a la de otras localidades. *Zostera marina* en Bahía Concepción es una importante fuente de materia orgánica.
10. Las primeras inflorescencias aparecieron a fines de enero, en febrero las flores ya se podían distinguir; para fines de febrero aparecieron los primeros frutos y casi inmediatamente se comenzaron a liberar semillas. La aparición de **inflorescencias** coincide con el ascenso de la temperatura.

11. El número de espádices por planta y el de ovarios (semillas) por planta son de los más bajos reportados en la literatura. La capacidad productora de semillas de la pradera es alta en términos generales, pero esto se debe más a la alta densidad de haces ya que el 100% de las plantas están en reproducción, que al número de óvulos producidos por inflorescencia.
12. La estrategia de vida de *Z. marina* en Punta Arena, ante el ambiente desfavorable (efecto densoindependiente), es completar su ciclo de crecimiento en 6 meses y producir semillas para resistir el verano. En el intervalo **r-k** la población de Bahía Concepción tiene un tipo de estrategia **r**, mientras que en el sistema de Grime muestra una estrategia ruderal.
13. Se reconoce que las causas de la característica anual de *Z. marina* son los factores adversos del ambiente, pero en el Golfo de California se considera que puede haber una componente genética importante que influye en la forma anual de las plantas.
14. En Bahía Concepción la temporada en que se presenta la pradera de *Z. marina* coincide con la principal temporada de reproducción, desarrollo larval y fijación de juveniles de almeja catarina (*Argopecten ventricosus*), una de las especies de mayor importancia económica de la región.



10. RECOMENDACIONES PARA EL MANEJO Y **GESTIÓN** DE *Zostera* marina EN BAJA CALIFORNIA SUR

Las praderas de fanerógamas marinas están consideradas en todo el mundo comunidades de gran importancia en los ecosistemas litorales por la extensión que ocupan, por su elevada producción primaria, por la complejidad del ecosistema que conforman, por su influencia en la dinámica sedimentaria y por su relación con especies de interés comercial. como además se trata de comunidades muy sensibles a las actividades humanas existe un consenso generalizado en la comunidad científica sobre la necesidad de protegerlas.

Las praderas de *Z. marina* de Bahía Concepción presentan además unas particularidades que se deben considerar. Son, por el momento, las únicas estudiadas en la costa oriental de la península de Baja California y las que se encuentran más al sur en dicha costa, aunque existen referencias de que anterior existencia en la Ensenada de La Paz, donde hace algunos años se observaron todavía agregaciones de la especie (Félix Pico y García-Domínguez, com.pers.), y como el resto de poblaciones del Golfo de California presenta una forma de crecimiento anual de gran interés científico. Por otra parte las observaciones realizadas durante este estudio indican que las fluctuaciones en la abundancia de *Z. marina* podrían estar relacionadas con la abundancia de almeja catarina, uno de los recursos económicos mas importantes en la región.

Durante la **realización** de este estudio se observó que la pesca de arrastre para camarón en Bahía Concepción produjo una reducción de la cobertura y densidad de la pradera.

Observaciones similares se han realizado en la costa occidental, en Bahía Magdalena (Riosmena-Rodríguez, *com. pers.*).

Una de las acciones más urgentes para la conservación de las praderas de *Z. marina* en la región sería evitar que se realice pesca de arrastre en los lugares donde crecen dichas praderas, tal y como se ha propuesto en otras localidades (Guillén *et al.* 1994).

Si se confirma en trabajos futuros la relación entre la pesquería de almeja catarina y la pradera de *Z. marina*, se podría plantear como una medida de gestión la extensión de la superficie que ocupa mediante actividades de repoblación submarina a partir de semillas recolectadas en Punta Arena.

II. SUGERENCIAS PARA TRABAJO FUTURO

Es necesario realizar estudios de una amplia variedad de temas sobre fanerógamas marinas, tanto en el Pacífico de la península de Baja California, como en las costas del Golfo de California.

Entre los principales está determinar las causas de variabilidad interanual en la abundancia y producción de la pradera en Bahía Concepción y los factores ambientales asociados a ella. Este estudio deberá considerar no sólo la temperatura, sino también otros aspectos que se han asociado a este tipo de fluctuaciones en otros sitios como la incidencia de tormentas, los efectos de **predación**, la actividad sedimentaria en la bahía y las actividades humanas en la bahía y su zonas aledañas (den Hartog, 1987).

Realizar estudios en laboratorio con plantas de Bahía Concepción para determinar la influencia de los factores ambientales sobre su desarrollo, conjuntamente con estudios sobre trasplantes recíprocos, como podría ser entre Bahía Concepción y Bahía Magdalena para determinar si la causa de los patrones de crecimiento y reproducción entre localidades es genética o influencia del ambiente.

También se requiere conocer las características **fenológicas**, de producción y la comunidad asociada en otros sitios de Baja California Sur donde *Z.marina* conforma extensas praderas de

las que no se tiene información básica sobre ningún aspecto. Bahía Magdalena, Laguna de San Ignacio y Laguna Ojo de Liebre se encuentran entre los más importantes.

El registro de *Z. marina* en la Bahía Topolobampo, Sinaloa parece ser el límite más al sur de la especie en el Golfo de California por lo que el conocimiento de esas praderas mejoraría la comprensión de su **comporamiento** dentro del Golfo.

Se sugiere que se continúen realizando las investigaciones sobre la relación de esta fanerógama con la almeja **catarina** que permitan confirmar y evaluar la importancia de la fijación de los juveniles en las hojas de *Z. marina* y la protección que estas plantas les proporcionan para aumentar su sobrevivencia. Los estudios **pueden** realizarse **mediante** experimentos en laboratorio o bien en observaciones de campo, tanto en Bahía Concepción como en Bahía Magdalena.

Por último se sugiere llevar a cabo estudios de otras especies de fanerógamas de la región del Golfo y Península de California tales como ***Phyllospudix torreyi*, *P. scouleri* y *Hulodile wrightii***, las cuales no han sido estudiadas hasta la fecha,

12. BIBLIOGRAFÍA

- Abitia Cárdenas, L. A., J. Rodríguez Romero y F. Galván Magaña. 1990. Observaciones tróficas de 3 especies de importancia comercial en Bahía Concepción, B.C.S. México, *Inv. Mar. CICIMAR*. 5 (1): 55-61.
- Aguilar Rosas, R. y J. López Ruelas. 1985. *Halodule wrightii* Aschers (Potamogetonales: Cymodoceae) en la Bahía Topolobampo, Sinaloa, México. *Ciencias Marinas* 11 (2): 87-91 (5).
- Ambrose Jr., W. G., C. H. Peterson, H. C. Summerson y J. Lin. 1992. Experimental test of **factors** affecting recruitment of bay scallops (*Argopecten irradians*) to spat collectors. *Aquaculture* 108: 67-86.
- Arasaki, M. 1950a. The Ecology of Amamo (*Zostera marina*) and Koamamo (*Zostera nana*). *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries* 15: 567-572.
- Arasaki, M. 1950b. Studies on the Ecology of *Zostera marina* and *Zostera nana*, II. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries* 16: 70-76.
- Bach, S. D., J. W. Thayer y M. W. LaCroix. 1986. Export of detritus from eelgrass (*Zostera marina*) beds near Beaufort, North Carolina, USA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 28: 265-278.
- Backman, T. W. 1991. Genotypic and phenotypic variability of *Zostera marina* on the west coast of North America. *Can. J. Bot.* 69: 136 1.137 1.
- Backman, T. W. y D. C. Barilotti. 1976. Irradiance reduction: effects on standing crops of the eelgrass *Zostera marina* in a coastal lagoon. *Mar. Biol.* 34: 33-40.
- Balber, S. J. M., D. T. Brewer, J. P. Salini, J. D. Kerr y C. Conacher. 1992. Species composition and biomasses of fishes in tropical seagrasses at Groote Eylandt, Northern Australia. *Estuar. Coastal Shelf Sci.*, 35: 605-620.
- Baqueiro Cárdenas, E., J. A. Massó R. y A. Vélez B. 1983. Crecimiento y reproducción de una población de caracol chino *Hexaplex erythrostomus* (Swainson, 183 1) de Bahía Concepción, B. C. S. *Cienc. Pesq. Inst. Nal. Pesca. Sria Pesca. México*, (4): 19-3 1.

- Bayer, R. D. 1979. Intertidal zonation of *Zostera marina* in the Yaquina Estuary, Oregon. *Syesis*, 12: 147-154.
- Bédhomme, A. L., 1. Thélin y Ch. F. Bourdoresque. 1983. Mesure de la production primaire des feuilles de *Posidonia oceanica*: modifications de la méthode de Zieman. *Bot. Mar.*, 26: 35-43.
- Bell, J. D. y M Westoby. 1986. Variation in seagrass height and density over a wide spatial scale: effects on common fish and decapods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 104: 275-295.
- Blegvad, H. 1914. Food and Conditions of Nourishment among the Communities of Invertebrate Animals Found on or in the Sea Bottom in Danish Waters. *Report of the Danish Biological Station*, 22: 46-88.
- Blegvad, H. 1916. On the Food of Fish in the Danish Waters within the Skaw. *Report of the Danish Biological Station*. 24: 17-72.
- Boysen-Jensen, P. 1914. Studies Concerning the Organic Matter of the Sea Bottom. *Report of the Danish Biological Station*. 22: 1-39.
- Brasier, M. D. 1975. An outline history of seagrass communities. *Palaeontology*, 18 (4): 681-702.
- Bulthuis, D. A. 1987. Effects of temperature on photosynthesis and growth of seagrasses. *Aquat. Bot.*, 27: 27-40.
- Bulthuis, D. A. 1990. Leaf surface area. En: Phillips, R. C. y C. P. McRoy (eds.). *Seagrasses Research Methods*. UNESCO. Francia. pp. 69-70.
- Burkholder, P. R. y T. E. Dohoney. 1968. The biology of eelgrass, with special reference to Hempstead and South Oyster Bays, Nassau County, Long Island, New York. Contr. No. 3, Department of Conservation and Waterways. Town Hempstead, Long Island, Nueva York. 120 pp.
- Burrell, D. C. y J. R. Shubel. 1977. Seagrass Ecosystem Oceanography. En: McRoy, C. P. y C. Helfferich (eds.). *Seagrass Ecosystems. A scientific perspective*. Ed. Marcel Dekker, Nueva York. pp. 196-232.
- Campos, E. y A. Rosa de Campos. 1990. Taxonomic remarks on *Schizohopyrina* Markham. 1985, with the description of *S. bruscai* (Crustacea: Isopoda: Bopyridae). *Proc. Biol. Soc. Wash.* 103 (3): 633-642.
- Carranza Edwards, A., M. Gutierrez Estrada y R. Rodríguez Torres. 1975. Unidades costeras de la República Mexicana. *An. Centro Cienc. Mar Limnol. UNAM*. 2(1): 81-88.
- Casas Valdez, M., 1. Sánchez Rodríguez y G. Hernández Carmona. 1993. Evaluación del *Sargassum* spp en la costa oeste de Bahía Concepción, B.C.S. México. *Inv. Mar. CICIMAR*. 8 (2): 61-69.
- Contreras Espinosa, F. 1988. Las lagunas costeras mexicanas. CECODES/SEPESCA. 263 pp.

- Cook, R. E. 1985. Growth and development in clonal plant populations. En: Jackson, J. B.C., L. W. Buss y R. E. Cook. (eds.). *Population biology and evolution of clonal organisms*. pp. 259-282.
- Cottam, C. 1934. The Eelgrass Shortage in Relation to Waterfowl. *American Game Conference Transactions*. 20: 272-279.
- Cox, P. A., R. H. Laushman y M. H. Ruckelshaus. 1992. Surface and submarine pollination in the seagrass *Zostera marina* L. *Bot. J. Linnean Soc.*, 109: 281-291.
- Cronquist, A. 1988. *The evolution and classification of flowering plants*. The New York Botanical Garden. 2a. ed. Nueva York, EE.UU. 55.5 pp.
- Cruz Orozco, R., L. Godínez Orta, E. Nava Sánchez y S. Solís Nuñez. 1991. Algunos aspectos geológicos de Bahía Concepción, B. C. S. En: *Oceanotas*, UABCS-Depto. de Geología Marina. 1 p.
- Churchill, A. C. y M. L. Riner. 1978. Anthesis and seed production in *Zostera marina* L. from Great South Bay, New York, U.S.A. *Aquat. Bot.*. 4: 83-93.
- Churchill, A. C., G. Nieves y A. H. Brenowytz. 1985. Flotation and dispersal of eelgrass seeds by gas bubbles. *Estuaries*, 8 (4): 352-354.
- Dawson, E. Y. 1951. A further study of upwelling and associated vegetation along Pacific Baja California, Mexico. *J. Mar. Res.*, 10: 39-58.
- Dawson, E. Y. 1962. Marine and marsh vegetation. Benthic marine exploration of Bahía de San Quintín, Baja California. 1960-1961. *Pac. Nat.* 3: 275-280.
- Dawson, E. Y. 1966. *Marine Botany, an introduction*. Ed. Holt Rinehart and Winston. Nueva York. 371 pp.
- De Cock, A.W.A.M. 1977. Culture of *Zostera marina* L. in the laboratory. *Aquaculture*, 12: 279-281.
- De Cock, A.W.A.M. 1980. Flowering, pollination and fruiting in *Zostera marina* L. *Aquat. Bot.*. 9:201-220.
- De Cock, A.W.A.M. 1981a. Development of the flowering shoot of *Zostera marina* L. under controlled conditions in comparison to the development in two different natural habitats in the Netherlands. *Aquat. Bot.*. 10: 99-113.
- De Cock, A.W.A.M. 1981b. Influence of light and dark on flowering in *Zostera marina* L. under laboratory conditions. *Aquat. Bot.*. 10: 115-123.
- De Cock, A.W.A.M. 1981c. Influence of temperature and variations in temperature on flowering in *Zostera marina* L. under laboratory conditions. *Aquat. Bot.* 10: 125-131.
- De la Lanza Espino, G. (compilador). 1991. *Oceanografía de mares mexicanos*. AGT Editores S.A. México. 569 p.
- Den Hartog, C. 1967. The structural aspect in the ecology of seagrass communities. *Helgoländer wiss. Meeresunters*, 15(1-4): 648-659.

- Den Hartog, C. 1970. *The seagrasses of the world*. North Holland Publ. Co. Amsterdam. 275 pp.
- Den Hartog, C. 1977. **Structure, function and classification in seagrass communities**. En: *Seagrass Ecosystems, a Scientific perspective*. C.P. McRoy y C. Helfferich (eds.). Ed. Marcel Dekker, Nueva York. pp. 89-121.
- Den Hartog, C. 1983. **Structural uniformity and diversity in *Zostera*-dominated communities in western Europe**. *Mar. Tech. Soc. J.*, 17 (2): 6-14.
- Den Hartog, C. 1987. "Wasting disease" and other dynamic phenomena in *Zostera* beds. *Aquat. Bot.*, 27: 3-14.
- Dennison, W. C. y R. S. Alberte. 1986. Photoadaptation and growth of *Zostera marina* L. (eelgrass) transplants along a depth gradient. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 98: 265-282.
- Dexter, R. W. 1944. Ecological Significance of the Disappearance of Eelgrass at Cape Ann, Massachusetts. *Journal of Wildlife Management* 8: 173-176.
- Dexter, R. W. 1950. Restoration of the *Zostera* Faciation at Cape Ann, Massachusetts. *Ecology* 31:286-288.
- DGG (Dirección General de Geografía). 1983. Carta topográfica. Mulegé, G12A57 y G12A67. Escala 1:50,000. SPP. 1 a. ed.
- Duarte, C. M. 1989. Temporal biomass variability and production/biomass relationships of seagrass communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 51: 269-276.
- Duarte, C. M. 1991. Seagrass depth limits. *Aquatic Botany* 40 (4): 363-362.
- Eckman, J. E. 1987. The role of hydrodynamics in recruitment, growth, and survival of *Argopecten irradians* (L.) and *Anomia simplex* (D'Orbigny) within eelgrass meadows. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 106: 165-191.
- Felger, R. S. y C. P. McRoy. 1975. Seagrasses as potential food plants. En: G. Fred Somers (ed.), Seed Bearing Halophytes as Food Plants. Proceedings of a Conference at the University of Delaware. NOAA Office of Seagrass, Dept of Commerce (Grant No. 2-35223).
- Felger, R. S. y M.B. Moser. 1973. Eelgrass (*Zostera marina* L.) in the Gulf of California: Discovery of its nutritional value by the Seri Indians. *Science* 181: 355-356.
- Felger, R. S. Moser, M. B. y Moser, E. W. 1980. The seagrasses in Seri indian culture. En: R. C. Phillips y C. P. McRoy (eds.), *A Handbook of Seagrasses Biology: An ecosystem perspective*. Garland STPM Press. Nueva York. pp. 263-276.
- Félix Pico, E. F., G. Bojorquez Verástica, R. Morales Hernández y F. García Domínguez. 1992. Settlement, recruitment and yields available for the scallop *Argopecten circularis* fisheries in Bahías Magdalena and Concepción, Baja California Sur, México. *Aquaculture '92: Growing toward the 21st century*. pp.90-91.

- Félix Pico, E., A. Tripp Q., J. Castro O., G. Serrano C., P. González R., M. Villalejo F., R. Palomares G., F. García D., M. Mazón S., G. Bojorquez V. y G. López G. 1995. Repopulation and culture of the scallop *Argopecten circularis* in Bahía Concepción, B.C.S., México. Proceedings of the 10th International Pectinid Workshop, Cork, Irlanda. 28 de abril al 2 de mayo de 1995 pp. 77-78.
- Fishrnan, J. R. y R. J. Orth. 1996. Effects of predation on *Zostera marina* L. seed abundance. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 198: 11-26.
- Fonseca, M. S., W. J. Kenworthy y R. C. Phillips. 1982. A cost-evaluation technique for restoration of seagrass and other plant communities. *Environ. Conserv.*, 9 (3): 237-241.
- Font Quer, P. (director). 1979. *Diccionario de botánica*. Ed. Labor. Barcelona. 1244 pp.
- Fortes, M. D. 1989. *Seagrasses: A resource unknown in the ASEAN region*. ICLARM Education Series 5. International Center for Living Aquatic Resources Management, Manila Philippines. 46 pp.
- Gagnon, P. S., R. L. Vadas, D. B. Burdick y B. May. 1980. Genetic identity of annual and perennial forms of *Zostera marina* L. *Aquat. Bot.*, 8: 157-162.
- Gárate Lizárraga, I. 1991. Análisis de una marea roja causada por *Noctiluca scintillans* (Macartney) Ehr. en Bahía Concepción, Baja California Sur, en febrero de 1989. *Rev. Inv. Cient.* 2 (1): 35-43.
- García, E. 1981. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (Adaptada para la República Mexicana)*. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 243 p.
- García-Esquivel, Z. y M. Bricelj. 1993. Ontogenic changes in microhabitat distribution of juvenile bay scallops, *Argopecten Irradians irradians* (L.), in eelgrass beds, and their potential significance to early recruitment. *Biol. Bull.* 185: 42-55.
- Guillén, J. E., A. A. Ramos, L. Martínez y J. L. Sánchez Lizaso. 1994. Antitrawling reefs and the protection of *Posidonia oceanica* (L.) dillile meadows in the western mediterranean sea: demand and aims. *Bull. Mar. Sci.* 55(2-3): 645-650.
- Hamburg, S. P. y P. S. Homann. 1986. Utilization of growth parameters of eelgrass, *Zostera marina*, for productivity estimation under laboratory and *in situ* conditions. *Mar. Biol.* 93: 299-303.
- Harlin, M. A. 1980. Seagrass epiphytes. En: Phillips, R. C. y C. P. McRoy (eds.), *A Handbook of Seagrasses Biology: An ecosystem perspective*. Garland STPM Press. Nueva York. pp. 117-151.
- Harrison, P. G. 1979. Reproductive strategies in intertidal populations of two co-occurring *Zostera* spp. *Can. J. of Bot.*, 57: 2635-2638.
- Harrison, P. G. 1987. Natural expansion and experimental manipulation of seagrass (*Zostera* spp.) abundance and the response of infaunal invertebrates. *Estuar. Coastal Shelf Sci.* 24: 799-812.

- Harrison, P. G. 1990a. Variations in success of eelgrass transplants over a five-years' period. *Environ. Conserv.*, 17 (2): 157-163.
- Harrison, P. G. 1990b. Population dynamics. En: Phillips, R. C. y C. P. McRoy (eds.). *Seagrasses Research Methods*. UNESCO. Francia. pp. 27-32.
- Harrison, P.G. 1993. Variations in demography of *Zostera marina* and *Z. noltii* on an intertidal gradient. *Aquat. Bot.*, 45: 63-77.
- Heck Jr., K. L., K. W. Able, M. P. Fahay y C. T. Roman. 1989. Fishes and decapod crustaceans of Cape Cod eelgrass meadows: Species composition seasonal abundance patterns and comparison with unvegetated substrates. *Estuaries*, 12 (2): 59-65.
- Hemminga, M. A., P. G. Harrison y F. van Lent. 1991. The balance of nutrient losses and gains in seagrass meadows. *Mar Ecol. Prog. Ser.*, 71: 85-96.
- Hillman, K., D. I. Walker, A. W. D. Larkum y A. J. McComb. 1989. Productivity and nutrient limitation. En: Larkum, A.W.D., A.J. McComb y S.A. Shepherd (eds.). *Biology of seagrasses, a treatise on the biology of seagrasses with special reference to the Australian region*. Ed. Elsevier Science Pub. Amsterdam. pp. 635-685.
- Hootsmans, M. J. M., J. E. Vermaat y W. van Vierssen. 1987. Seed-bank development, germination and early seedling survival of two seagrass species from the Netherlands: *Zostera marina* L. and *Z. noltii* Hornem. *Aquat. Bot.*, 28: 275-285.
- Ibarra-Obando, S. E. 1985. Introducción al método de marcado para medir la producción en pastos marinos. U.A.B.C. 30 pp.
- Ibarra-Obando, S. E. 1989. Las praderas de pastos marinos del Pacífico mexicano con énfasis en *Zostera marina* Linneo. En: Rosa-Vélez, J. de la y F. González Farias (eds.). *Temas de Oceanografía en México*. U.A.B.C. Ensenada. pp. 1-20.
- Ibarra-Obando, S. E. 1992. Contribution a la connaissance de l'herbier a *Zostera marina* L. en Baja California Mexique: biologie et production primaire. Tesis de Doctorado. Univesite D'Aix-Marseille II. 286 pp.
- Ibarra-Obando, S. E. y R. Aguilar Rosas. 1985. Macroalgas flotantes y epífitas asociadas con *Zostera marina* en Bahía San Quintín (B.C., México), durante verano-otoño 1982; biomasa y composición taxonómica. *Ciencias Marinas*, 11(3): 89-104.
- Ibarra-Obando, S. E. y Ch. F. Bourdoresque. 1994. An improvement of the Zieman leaf marking technique for *Zostera marina* growth and production assessment. *Aquat. Bot.*, 47: 293-302.
- Ibarra-Obando, S. E. y Huerta Tamayo, R.. 1987. Blade production of *Zostera marina* L. during the summer-autumn period on the pacific coast of Mexico. *Aquat. Bot.* 28: 301-315.
- Ibarra-Obando, S. E. y R. Ríos. 1993. Ecosistemas de fanerógamas marinas. En: Salazar Vallejo, S. I. y N. E. González (eds.). *Biodiversidad Marina y Costera de México*. Com. Nal. Biodiversidad y CIQRO, México. pp 54-65.

- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 1983. Carta de aguas superficiales. Loreto: G12-5 y San Isidro: G12-4. Escala 1:250,000. SPP. 1a. ed.
- Instituto de Geofísica. 1994. *Calendario Gráfico de Mareas 1994*. UNAM. México. 72 pp.
- Jacobs, R. P. W. M. 1979. Distribution and aspects of the production and biomass of eelgrass, *Zostera marina* L., at Roscoff, France. *Aquat. Bot.*, 7: 151-172.
- Jacobs, R. P. W. M. 1982. Reproductive strategies of two seagrasses species (*Zostera marina* and *Z. noltii*) along west european coast. En: Symoens, J. J., S. S. Hooper y P. Compere (eds.). *Studies on aquatic vascular plants*. Royal Botanical Society of Belgium. Bruselas. pp. 150-155.
- Jacobs, R. P. W. M. 1984. Biomass potential of eelgrass (*Zostera marina* L.). En: *CRC Critical Reviews in Plant Sciences*. Vol. 2, No. 1 CRC Press. pp. 49-70.
- Jacobs, R. P. W. M. y E. S. Pierson. 1981. Phenology of reproductive shoots of eelgrass, *Zostera marina* L., at Roscoff (France). *Aquat. Bot.*, 10: 45-60.
- Jeudy de Grissac, A. 1984. effets des herbiers a *Posidonia oceanica* sur la dynamique marine et la sedimentologie littorale. En: Boudouresque, C. F., A. Jeudy-de-Grissac y J. Oliver (eds.). *International Workshop Posidonia oceanica Beds*. GIS Posidonie publ., Francia. pp. 437-443.
- Jones, S. B. y A. E. Luchsinger. 1988. *Plant Systematics*. McGraw-Hill, Inc. 2a. ed. 488 pp.
- Keddy, C. J. 1987. Reproduction of annual eelgrass: variation among habitats and comparison with perennial eelgrass (*Zostera marina* L.). *Aquat. Bot.* 27: 243-256.
- Keddy, J. y D. G. Pattiquin. 1978. An annual form of eelgrass in Nova Scotia. *Aquat. Bot.*, 16: 1-20.
- Kentula, M. E. 1983. Population dynamics of a *Zostera marina* L. bed in Netarts Bay, Oregon. Tesis de Doctorado. Oregon State University, Corvallis. 158 pp.
- Kenworthy, W. J. y M. S. Fonseca. 1992. The use of fertilizer to enhance growth of transplanted seagrass *Zostera marina* L. and *Halodule wrightii* Aschers. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 163: 141-161.
- Kikuchi, T. 1980. Faunal relationships in temperate seagrass beds. En: Phillips, R. C. y C. P. McRoy (eds.), *A Handbook of Seagrasses Biology: An ecosystem perspective*. Garland STPM Press. Nueva York. pp. 153-172.
- Krebs, C. J. 1985. *Ecología, estudio de la distribución y la abundancia*. Ed. Harla. México. 753 pp.
- Kuo, J. y A.J. McComb. 1989. Seagrasses taxonomy, structure and development. En: Larkum, A.W.D., A. J. McComb y S. A. Shepherd (eds.). *Biology of seagrasses, a treatise on the biology of seagrasses with special reference to the Australian region*. Ed. Elsevier Science Pub. Amsterdam. pp. 6-73.
- Lankford, R. R. 1977. Coastal lagoons of Mexico their origin and classification. En: Wiley, M. (ed.) *Estuarine Processes*. Academic Press Inc. pp. 182-215.

- Larkum, A.W.D. y C. Den Hartog. 1989. Evolution and biogeography of seagrasses. En: Larkum, A. W. D., A. J. McComb y S. A. Shepherd (eds.). *Biology of seagrasses, a treatise on the biology of seagrasses with special reference to the Australian region*. Ed. Elsevier Science Pub. Amsterdam. pp. 112- 156.
- Leija Tristán, A. y D. P. Sánchez Vargas. 1988. Biology and ecology of the mud shrimp *Upogebia dawsoni* (Crustacea: Thalassionoidea) from the Requeson mangrove swamp, Conception Bay and Mulege River estuary, Baja California Sur, México. *Rev. Biol. Trop.* 36 (1) 107-114.
- Lot-Helgueras, A. 1971. Estudios sobre fanerógamas marinas en las cercanías de Veracruz, Ver. *An. Inst. Biol. UNAM* 42, ser. Botánica (1): 1-48.
- Lot-Helgueras, A. 1977. General status of research on seagrass ecosystems in Mexico. En: McRoy, C. P. y C. Helfferich (eds.). *Seagrass ecosystems, a scientific perspective*. Marcel Dekker, Nueva York. pp. 233-246.
- Lüning, K. 1990. *Seaweeds. Their environment, biogeography and ecophysiology*. John Wiley & Sons. USA. 527 pp.
- Magallanes O., V. R. 1992. Estudio del comportamiento de los procesos fisicoquímicos de estero de Santispac en B. C. S., a través de una serie de 24 horas. *Res. IX Congr. Nal. Oceanogr.* 21. En: Castañeda López, O. y F. Contreras Espinosa. (compiladores). 1993. Serie: Bibliografía comentada sobre Ecosistemas Costeros Mexicanos. Vol. 1: Baja California Norte y Sur. CONABIO/UAM-I/CDELM. 489 pp.
- Magallanes O., V. R., M. M. Grajeda M. y H. Arce O. 1993. Variabilidad de parámetros fisicoquímicos en la zona costera de de Bahía Concepción, B. C. S., México. *Res. V Congr. Latinoamer. de Cienc. del Mar.* 245. En: Castañeda López, O. y F. Contreras Espinosa. (compiladores). 1993. Serie: Bibliografía comentada sobre Ecosistemas Costeros Mexicanos. Vol. 1: Baja California Norte y Sur. CONABIO/UAM-I/CDELM. 489 pp.
- Margalef, R. 1980. *Ecología*. Ed. Omega. Barcelona. 951 pp.
- Marsh, J. A., Dennison, W. C. y R. S. Alberte. 1986. Effects of temperature on photosynthesis and respiration in eelgrass (*Zostera marina* L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 101: 257-267.
- Mateo Cid, L. E., I. Sánchez Rodríguez, Y. E. Rodríguez Montesinos y M. Casas Valdez. 1993. Estudio florístico de las algas marinas bentónicas de Bahía Concepción, B. C. S., México. *Cienc. Mar.* 19 (1): 41-60.
- McMillan, C. 1976. Experimental studies on flowering and reproduction in seagrasses. *Aquat. Bot.*, 2: 87-92.
- McMillan, C. 1979. Differentiation in response to chilling temperatures among populations of three marine spermatophytes, *Thalassia testudinum*, *Syringodium filiforme* and *Halodule wrightii*. *Am. J. Botany*, 6: 810-819.
- McMillan, C. 1980. Isozymes of tropical seagrasses from the Indo Pacific and the Gulf of Mexico-Caribbean. *Aquat Bot.*, 8: 163-172.

- McMillan, C. 1983. Seed germination for an annual form of *Zostera marina* from the Sea of Cortez, Mexico. *Aquat. Bot.* 16: 105-110.
- McMillan, C. y R.C. Phillips. 1979. *Halodule wrightii* Aschers in the Sea of Cortez, Mexico. *Aquat. Bot.* 6:393-396.
- McRoy, C. P. 1966. The standing stock and ecology of eelgrass, *Zostera marina*, in Izembek lagoon, Alaska. Tesis de Maestría, University of Washington, Seattle. 138 pp.
- McRoy, C.P. 1968 The distribution and biogeography of *Zostera marina* (eelgrass) in Alaska. *Pac.Sci.* 22: 507-513.
- McRoy, C. P. 1970. On the biology of eelgrass, *Zostera marina*, in Alaska. Tesis de Doctorado. University of Alaska, Fairbanks, Alaska. 156 pp.
- McRoy, C. P. y J. J. Goering. 1974. Nutrient transfer between the seagrass *Zostera marina* and its epiphytes. *Nature*, 248: 173-174.
- McRoy, C.P. y C. Helfferich. 1980. Applied aspects of seagrasses. En: Phillips, R. C. y C. P. McRoy (eds.), *A Handbook of Seagrasses Biology: An ecosystem perspective*. Garland STPM Press. Nueva York. pp. 297-343.
- McRoy, C. P. y C. McMillan. 1977. Production ecology and physiology of seagrasses. En: McRoy, C. P. y C. Helfferich (eds.). *Seagrass ecosystems: A scientific perspective*. Ed. Marcel Dekker, Nueva York. pp. 53-87.
- Meñez, E. G., R. C. Phillips y H. P. Calumpang. 1983. Seagrasses of Philippines. Smithsonian contributions to the marine sciences. No. 21. Smithsonian Institution Press. Washington. 40 pp.
- Moody, R. 1978. Habitat population and leaf characteristics of *Zostera marina* L. on Robert's Bank, British Columbia. Tesis de Maestría. University of British Columbia, Vancouver, Canadá. 104 pp.
- Morquecho Escamilla, M. L. 1996. Fitoplancton tóxico y actividad de ficotoxinas en la almeja catarina *Argopecten circularis* (Sowerby, 1835) en Bahía Concepción, Golfo de California. Tesis de Maestría. CICIMAR. IPN. La Paz, B.C.S. 74 pp.
- Mukai, H., K. Aioi, I. Koike, H. Iizumi, M. Ohtsu y A. Hattory. 1979. Growth and organic production of eelgrass (*Zostera marina* L.) in temperate waters of the Pacific coast of Japan. 1. Growth analysis in spring-summer. *Aquat. Bot.*, 7: 47-56.
- NOAA (National Oceanic and Atmospheric Administration). 1988. *West Coast of North America, Coastal & Ocean Zones, Strategic Assessment: Data Atlas*. United States Department of Commerce. EE.UU. s/p.
- Nomme, K. M. y P. G. Harrison. 1991. Evidence for interaction between the seagrasses *Zostera marina* and *Zostera japonica* on the Pacific coast of Canada. *Can. J. Bot.* 2004-2010.
- Núñez López, R. A. 1993. Biomasa estacional específica de *Sargassum* (Sargassaceae, Phaeophyta) en tres zonas en Bahía Concepción, B.C.S. Tesis Lic. Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Xochimilco. México. 55 pp.

- Núñez López, R. A. y M. M. Casas Valdez. 1996. Fenología de las especies de *Sargassum* (Fucales: Sargassaceae) en tres zonas de Bahía Concepción, B. C. S., México.
- Obeso Nieblas, M., M. A. Alatorre Mendieta y A. R. Jiménez Illescas. 1996. Modelación de la marea en Bahía Concepción, B.C.S., México. *Oceánides*, II (1): 1-8
- Odum, E. P. 1972. *Ecología* Ed. Interamericana. México 3a. de. 639 pp.
- Odum, E. P. 1985. *Fundamentos de Ecología*. Ed. Interamericana. México. 1 ed. 422 pp.
- Ogden, J. C. 1980. Faunal relationships in caribbean seagrass beds. En: R. C. Phillips y C. P. McRoy (eds.), *A Handbook of Seagrasses Biology: An ecosystem perspective*. Garland STPM Press. Nueva York. pp. 173-198.
- Olesen, B. y K. Sand-Jensen. 1994. Demography of shallow eelgrass (*Zostera marina*) populations - shoot dynamics and biomass development. *J. Ecology*, 82: 379-390.
- Orth, R. J. 1977. The importance of sediment stability in seagrass communities. En: B. C. Coull (ed.). *Ecology of marine benthos*. University of South Carolina Press, Columbia, pp. 281-300.
- Orth, R. J. y K. A. Moore. 1983. Seed germination and seedling growth of *Zostera marina* L. (eelgrass) in the Chesapeake Bay. *Aquat. Bot*, 15: 117-131.
- Orth, R. J. y K. A. Moore. 1986. Seasonal and year-to-year variations in the growth of *Zostera marina* L. (eelgrass) in the lower Chesapeake Bay. *Aquat. Bot*, 24: 335-341.
- Ostenfeld, C. H. 1905. Preliminary Remarks on the Distribution and Biology of the *Zostera* of the Danish Seas. *Botanica Tidsskrift*, 27:123-125.
- Ostenfeld, C. H. 1908. On the Ecology and Distribution of the Grass Wrack (*Zostera marina*) in Danish Waters. *Report of the Danish Biological Station*. 16: 1-62.
- Ostenfeld, C. H. 1927. Meeresgräser 1, Marine Hydrocharitaceae. En: Hannig & Winkler, *Pflanzenareale*, 1 (39): 35-38.
- Ott, J. A. 1990. Biomass. En: Phillips, R. C. y C. P. McRoy (eds.). *Seagrasses Research Methods*. UNESCO. Francia. pp. 55-60.
- Penhale, P. A. y G. W. Thayer. 1980. Uptake and transfer of carbon and phosphorus by eelgrass *Zostera marina* L.) and its epiphytes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 42: 113-123.
- Perkins-Visser, E., T. G. Wolcott y D. L. Wolcott. 1996. Nursery role of seagrass beds: enhanced growth of juvenile blue crabs (*Callinectes sapidus* Rathbun). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 198: 155-173.
- Petersen, C. G. J. 1891. Fiskenes biologiske Forhold y Holbaek Fjord. *Report of the Danish Biological Station*. 1:1-63.
- Petersen, C. G. J. 1913. Valuation of the Sea, II: The Animal Communities of the Sea Bottom and Their Importance for Marine Zoogeography. *Report of the Danish Biological Station*. 21:1-44.

- Petersen, C. G. J. 1915. On the Animal Communities of the Sea Bottom in Skagerak, the Christiania Fjord and the Danish Waters. *Report of the Danish Biological Station*. 23: 29-32.
- Petersen, C. G. J. 1918. The Sea Bottom and Its Production of Fish Food; a Survey of the Work Done in Connection with Valuation of the Danish Waters from 1883-1 917. *Report of the Danish Biological Station*. 25: 1-82.
- Petersen, C. G. J. y P. Boysen-Jensen. 1911. Valuation of the Sea, I: Animal Life of the Sea Bottom, Its Food and Quantity. *Report of the Danish Biological Station*. 20: 1-81.
- Peterson, C. H., H. C. Summerson, S. R. Fegley y R. C. Prescott. 1989. Timing, Intensity and sources of autumn mortality of adult bay scallops *Argopecten irradians concentricus* Say. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 127: 121-140.
- Phillips, R. C. 1972. The ecological life history of *Zostera marina* L. (eelgrass) in Puget Sound, Washington. Tesis de Doctorado. University of Washington, Seattle. 154 pp.
- Phillips, R.C. 1980. Phenology and Taxonomy. En: R. C. Phillips y C. P. McRoy (eds.), *A Handbook of Seagrasses Biology: An ecosystem perspective*. Garland STPM Press. Nueva York. pp. 29-40.
- Phillips, R.C. 1990. Phenology. En: Phillips, R. C. y C. P. McRoy (eds.). *Seagrasses Research Methods*. UNESCO. Francia. pp. 33-35.
- Phillips, R. C. 1992. The seagrass ecosystem and resources in Latin America. En: Seeliger U. (ed.). *Coastal Plant Communities of Latin America*. Academic Press. San Diego. pp. 107-121.
- Phillips, R. C. y T. W. Backman. 1983. Phenology and reproductive biology of eelgrass (*Zostera marina* L.) at Bahia Kino, Sea of Cortez, Mexico. *Aquat. Bot.* 17: 85-90.
- Phillips, R. C., W. S. Grant y C. P. McRoy. 1983a. Reproductive strategies of eelgrass (*Zostera marina* L.). *Aquat. Bot.* 16: 1-20.
- Phillips, R. C. y R. L. Lewis. 1983. Influence of environmental gradients on variations in leaf widths and transplant success in North American seagrasses. *Mar. Tech. Soc. J.*, 17 (2): 59-68.
- Phillips, R. C., C. McMillan y K. W. Bridges. 1983b. Phenology of eelgrass, *Zostera marina* L., along latitudinal gradients in North America. *Aquat. Bot.* 15: 145-156.
- Phillips, R. C. y E. G. Meñez. 1988. Seagrasses. Smithsonian contributions to the marine sciences. No. 34. Smithsonian Institution Press. Washington. 104 pp.
- Pielou, E. C. 1976. Population and community ecology, principles and methods. Gordon and Breach. Nueva York. pp. 73-96.
- Pohle, D. G., V. M. Bricelj y Z. García-Esquivel. 1991. The eelgrass canopy: an above-bottom refuge from benthic predators for juvenile bay scallops *Argopecten irradians*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 74: 47-59.

- Poumián Tapia, M. 1986. Biomasa aérea de *Zostera marina* y sus **epífitos** microscópicos en Bahía Falsa, San Quintín, B. C. de junio a diciembre de 1982. Tesis de Licenciatura. UABC, Escuela Superior de Ciencias Marinas. Ensenada, B.C. 87 pp.
- Poumián Tapia, M. 1995. Sobre la cuantificación de la biomasa de *Zostera marina* L. en Bahía San Quintín, B. C. durante un ciclo anual. Tesis de Maestría. CICESE, División de Oceanología, Ensenada, B.C. 152 pp.
- Ramírez García, P. y A. Lot. 1994. La distribución del manglar y de los “pastos marinos” en el Golfo de California, México. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot.*, 65(1): 63-72.
- Ramírez Guillén, P. A. 1983. Sistemática, ecología y biogeografía de los crustáceos decápodos **anomuros** de Bahía Concepción, Baja California Sur, México. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas. U. A. N. L. 133 pp.
- Rasmussen, E. 1977. The wasting disease of eelgrass (*Zostera marina*) and its **effects on environmental factors** and fauna. En: **McRoy C. P. y C. Helfferich (eds.), Seagrass Ecosystems. A scientific perspective.** Ed. Marcel Dekker, Nueva York. pp.1-51.
- Reyes Salinas, A. 1994. Relación entre estructura hidrográfica y la abundancia, distribución y origen de diferentes expresiones de biomasa del seston orgánico en Bahía Concepción, Golfo de California. Tesis de Licenciatura. ENEP- Ixtacala. UNAM. La Paz, B.C.S., México. 53 pp.
- Riosmena-Rodríguez, R. y J. L. Sánchez-Lizaso. 1996. El límite sur de distribución de *Zostera marina* L. y *Phyllospadix torreyi* Watson para el noroeste mexicano. *Oceánides*, 11 (1): 45-48.
- Robertson A. 1. y K. H. Mann. 1984. Disturbance by **ice** and life-history adaptations of eelgrass *Zostera marina*. *Mar. Biol.*, 80: 131-141.
- Rodríguez Romero, J. 1992. Composición, abundancia y riqueza específica de peces de fondos blandos en Bahía Concepción, Baja California Sur, México durante el periodo Febrero-Septiembre de 1989. Tesis de Maestría. CICIMAR. IPN. La Paz. B.C.S. pp.
- Rodríguez Romero, J., L. A. Abitia Cárdenas, J. de la Cruz Agüero y F. Galván Magaña. 1992. Lista sistemática de los peces marinos de Bahía Concepción, Baja California Sur, México. *Cienc. Mar.* 18 (4): 85-95.
- Roman, C. T. y K. W. Able. 1988. Production ecology of eelgrass (*Zostera marina* L.) in a Cape Cod salt marsh-estuarine system, Massachusetts. *Aquat. Bot.*, 32: 353-363.
- Romeu, E. 1996. Pastos marinos: una cuna para la biodiversidad. *Biodiversitas*, 2(5):11-14.
- Salazar Vallejo, S. 1. y J. H. Stock. 1987. Apparent parasitism of *Sabella melanostigma* (Polychaeta) by *Ammothella spinifera* (Pycnogonida) from the Gulf of California. *Rev. Biol. Trop.* 35 (2): 269-275.

- Sánchez-Lizaso, J. L. 1993. Estudio de la Pradera de ***Posidonia oceanica*** (L.) Delile en la Reserva Marina de Tabarca (Alicante): Fenología y Producción Primaria. Tesis de Doctorado. Universidad de Alicante. España. pp.
- Sánchez-Lizaso, J. L. y R. Riosmena-Rodríguez. Macroalgas epífitas de ***Zostera marina*** L. en Bahía Concepción, B.C.S. México. ***Oceánides (en prensa)***.
- Sand-Jensen, K. 1975. Biomass, net production and growth dynamics in an eelgrass (***Zostera marina*** L.) population in Vellerup Vig, Denmark. ***Ophelia***, 14: 185-201.
- Santa-María Gallegos, N. A., E. F. Félix Pico, J. L. Sánchez Lizaso, J. R. Palomares García y J. M. Masón Suástegui. 1995. Posible efecto de protección de las praderas de ***Zostera marina*** para juveniles de ***Argopecten circularis*** en Bahía Concepción, B.C.S., México. ***I Congreso Nacional de Ciencias Ambientales***. La Paz, B. C. S. nov-dic 1995. En: ***Rev. Int. Contam. Ambient***, vol. II (suplemento 1): 41.
- Santa-María Gallegos, N. A. y A. Jiménez Illescas (***en preparación***). Notas sobre el prisma de marea en Bahía Concepción.
- Schneider, F. 1. y K. H. Mann. 1991a. Species specific relationships of invertebrates to vegetation in seagrass bed. I. Correlational studies. ***J. Exp. Mar. Biol. Ecol.***, 145: 101-117.
- Schneider, F. 1. y K. H. Mann. 1991b. Species specific relationships of invertebrates to vegetation in seagrass bed. II. Experiments on the importance of macrophyte shape, epiphyte cover and predation. ***J. Exp. Mar. Biol. Ecol.***, 145: 119-139.
- Setchell, W. A. 1929. Morphological and Phenological Notes of ***Zostera marina*** L. ***University of California Publications in Botany***, 14: 389-452.
- Setchell, W. A. 1934. Marine Plants and Pacific Paleogeography. En: ***5th Pacific Science Congress***, pp. 3 117-3 131.
- Setchell, W. A. 1935. Geographic Elements of the Marine Flora of the North Pacific Ocean. ***American Naturalist***, 69: 560-577.
- Shepard, F.P. 1963. ***Submarine geology***. Ed. Harper International. Nueva York. 557 pp.
- Short, F. T. 1983. The seagrass, ***Zostera marina*** L.: Plant morphology and bed structure in relation to sediment ammonium in Izembek Lagoon, Alaska. ***Aquat. Bot.***, 16: 149-161.
- Short, F. T. 1987. Effects of sediment nutrients on seagrasses: literature review and mesocosm experiment. ***Aquat. Bot.***, 27: 41-57.
- Silberhom, G. M., R. J. Orth y K. A. Moore. 1983. Anthesis and seed production in ***Zostera marina*** L. (eelgrass) from the Chesapeake Bay. ***Aquat. Bot.***, 15: 133-144.
- Siqueiros-Beltrones, D. y S. E. Ibarra-Obando. 1985. Lista florística de las diatomeas epífitas de ***Zostera marina*** en Bahía Falsa, San Quintín, B. C. ***Ciencias Marinas***, 1 1(3): 21-67.

- Siqueiros-Beltrones, D., S. E. Ibarra-Obando y D. Loya Salinas. 1985. Una aproximación a la estructura florística de las diatomeas epífitas de *Zostera marina* y sus variaciones temporales en Bahía Falsa, San Quintín, B. C. **Ciencias Marinas**, 11(3): 69-88.
- Sogard, S. M. y K. W. Able. 1991. A comparison of eelgrass, sea lettuce macroalgae and marsh creeks as habitats for epibenthic fishes and decapods. **Estuar. Coastal Shelf Sci.**, 33: 501-519.
- SRE (Secretaría de Recursos Hidráulicos). 1975. **Lluvias anuales por cuencas, regiones hidrológicas y estados de la República Mexicana**. México. SRI-I.
- Steinbeck, J. y E. Ricketts. 1941. **Sea of Cortez**. Paul A. Appel. Pub. Nueva York. 577 pp.
- Steller, D. L. 1993. Ecological studies of rodoliths in Bahía Concepción, Baja California Sur México. Tesis de Maestría. Moss Landing Marine Laboratories. 89 pp.
- Taylor, W. F. 1928. The marine algae of Florida, with special reference to the Dry Tortugas, **Pap. Tortugas Lab. Carnegie Inst. Wash.** 25 (1): 1-129.
- Thom, R. M. 1990. Spatial and temporal patterns in plant standing stock and primary production in a temperate seagrass system. **Bot. Mar.** 33: 497-510.
- Tomlinson, B. P. 1974. Vegetative morphology and meristem dependence-the foundation of productivity in seagrasses. **Aquaculture**, 4: 107-130.
- Tutin, T. G. 1938. The Autecology of *Zostera marina* in Relation to Its Wasting Disease. **New Phytologist** 37: 50-71.
- Van Lent, F. y J. M. Verschuure. 1994a. Intraspecific variability of *Zostera marina* L. (eelgrass) in the estuaries and lagoons of the south western Netherlands: 1. Population dynamics. **Aquat. Bot.**, 48: 31-58.
- Van Lent, F. y J. M. Verschuure. 1994b. Intraspecific variability of *Zostera marina* L. (eelgrass) in the estuaries and lagoons of the south western Netherlands: II. Relation with environmental factors. **Aquat. Bot.**, 48: 59-75.
- Van Lent, F. y J. M. Verschuure. 1995. Comparative study on populations of *Zostera marina* L. (eelgrass): experimental germination and growth. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, 185: 77-91.
- Van Lent, F., J. M. Verschuure y M. L. J. van Veghel. 1995. Comparative study on populations of *Zostera marina* L. (eelgrass): in situ nitrogen enrichment and light manipulation. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, 185: 55-76.
- Van Montfranz, J., R. L. Wetzel y R. J. Orth. 1984. Epiphyte-grazer relationships in seagrass meadows: Consequences for seagrass growth and production. **Estuaries**, 7 (4A): 289-309.
- Villalejo-Fuerte, M. y R. 1. Ochoa-Báez. 1993. El ciclo reproductivo de la almeja catarina, *Argopecten circularis* (Sowerby, 1835), en relación con temperatura y fotoperiodo, en Bahía Concepción, B.C.S., México. **Cienc. Mar.** 19(2): 181-202.

- Villalejo-Fuerte, M., F. García-Domínguez y R. I. Ochoa-Báez. 1995. **Reproductive cycle of *Glycymeris gigantea* (Reeve, 1843) (Bivalvia: Glycymerididae) in Bahía Concepción, Baja California Sur, Mexico.** *The Veliger* 38 (2): 126-132.
- Wigand, C. y A. C. Churchill. 1988. Laboratory studies on eelgrass seed and seedling predation. *Estuaries*, 11 (3): 180-183.
- Wolf, T. 1980. **Animals associated with seagrass in the deep sea.** En: R. C. Phillips y C. P. McRoy (eds.), *A Handbook of Seagrasses Biology: An ecosystem perspective.* Garland STPM Press. Nueva York. pp. 199-224.
- Wood, E. J. F., Odum, W. E. y Zieman, J. C. 1969. **Influence of sea grasses on the productivity of coastal lagoons.** En: Ayala-Castañares, A. (ed.). *Lagunas Costeras, un Simposio. Mem. Simp. Int. Lagunas Costeras*, UNAM-UNESCO, Nov. 28-30. 1967. México, pp. 495-502.
- Yañez Arancibia, A. y J.W. Day Jr. (eds.). 1988. *Ecología de los ecosistemas costeros en el sur del Golfo de México: La región de la Laguna de Términos.* U.N.A.M. México. 518 pp.
- Zieman, J. C. 1974. Methods for the study of the growth and production of turtle grass, *Thalassia testudinum* Köing. *Aquaculture*, 4: 139-.
- Zieman, J.C. y R. G. Wetzel. 1980. Productivity in seagrasses: Methods and rates. En: Phillips, D. C. y C. P. McRoy (eds.) *Handbook of seagrass biology: An ecosystem perspective.* Garland STPM Nueva York, pp. 87-118.
- Zimmerman, R. C., R. D. Smith y R. S. Alberte. 1987. Is growth of eelgrass nitrogen limited? A numerical simulation of the effects of light and nitrogen on the growth dynamics of *Zostera marina*. *Mar. Biol.* 41: 167-176.
- Zimmerman, R. C., R. D. Smith y R. S. Alberte. 1989. Thermal acclimation and whole-plant carbon balance in *Zostera marina* L. (eelgrass). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 130: 93-109.
- Zimmerman, R. C., J. L. Reguzzoni, S. Wyllie Echeverría, M. Josselyn y R. S. Aíberte. 1991. Assessment of environmental suitability for growth of *Zostera marina* L. (eelgrass) in San Francisco Bay. *Aquat. Bot.* 39: 353-366.