



El Colegio de la Frontera Sur

Recuperación parcial de los pastos marinos
después de la marea marrón de *Sargassum* de 2015
en el Caribe mexicano

TESIS

presentada como requisito parcial para optar al grado de
Maestra en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural
Con orientación en Ecología y Sistemática

Por

Stephany Manzo Melchor

2019



El Colegio de la Frontera Sur

Chetumal, Quintana Roo, 02 de diciembre de 2019.

Las personas abajo firmantes, miembros del jurado examinador de: **Stephany Manzo Melchor**. Hacemos constar que hemos revisado y aprobado la tesis titulada: **“Recuperación parcial de los pastos marinos después de la marea marrón de *Sargassum* de 2015 en el Caribe mexicano”**. Para obtener el grado de **Maestra en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural**.

	Nombre	Firma
Director	M. en C. Alejandro Vega Zepeda	_____
Codirectora	Dra. Brigitta Ine van Tussenbroek	_____
Asesora	Dra. Mariana Elvira Callejas Jiménez	_____
Sinodal adicional	Dra. Teresa Álvarez Legorreta	_____
Sinodal adicional	Dra. Laura Elena Carrillo Bibriezca	_____
Sinodal adicional	Dra. Neidy Pauline Cetz Navarro	_____
Sinodal suplente	Dr. Juan Carlos Alcérreca Huerta	_____

DEDICATORIA

A mis padres, Teresa de Jesús Melchor Ortiz y Jesús Armando Manzo Sánchez, por todo el apoyo que siempre me han brindado a lo largo de mi carrera. ¡Muchas gracias por todo, los amo!

Al Dr. Julio Espinoza Ávalos, a pesar de que ya no está con nosotros, me brindó siempre todo su apoyo, logrando concretar esta etapa. ¡Muchas gracias Dr. Julio!

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Julio Espinoza Avalos por todo su apoyo y confianza.

A mi Comité Tutelar conformado por el M. en C. Alejandro Vega-Zepeda y las Dras. Brigitta I. van Tussenbroek y Mariana Elvira Callejas Jiménez por toda su ayuda y apoyo; especialmente al M. en C. Vega y a la Dra. van Tussenbroek por su dirección.

A la Dra. Neidy P. Cetz Navarro, por su gran trabajo, participación y dedicación brindada.

A los sinodales por sus aportaciones realizadas al manuscrito

A Julio Espinoza-Avalos, Alejandro Vega-Zepeda, H. Bahena-Basave y Neidy P. Cetz Navarro de El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), y a Brigitta I. van Tussenbroek, Guadalupe Barba-Santos, Marta García-Sánchez, Elisa Vera-Vázquez, Hunahpu Marcos-Benítez y Ricardo Wong del laboratorio de Pastos Marinos del ICMYL-Puerto Morelos, UNAM, por toda su ayuda en el trabajo de campo y laboratorio.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por otorgarme la beca No. 721932 para cursar la maestría en ECOSUR.

Al CONACyT por su financiamiento parcial a través del proyecto de Ciencia Básica-2015 (No. 257855) titulado “Efecto de las macroalgas de tapete en etapas tempranas del coral masivo *Orbicella annularis* en el Caribe mexicano”, cuyos recursos fueron asignados a los Drs. J. Espinoza-Avalos y M. A. Ruiz-Zárte. A la UNAM que financió parcialmente este trabajo con recursos fiscales asignados a la Dra. B. I. van Tussenbroek. Al financiamiento personal de N. P. Cetz-Navarro y A. Vega-Zepeda.

A la SAGARPA por el Permiso de Pesca de Fomento otorgado a la Dra. B. I. van Tussenbroek (PPF/DGOPA-012/17).

TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN.....	6
INTRODUCCIÓN.....	7
ARTÍCULO.....	10
RESUMEN (INGLÉS).....	12
INTRODUCCIÓN	13
MATERIALES Y MÉTODOS.....	16
RESULTADOS.....	22
DISCUSIÓN	36
AGRADECIMIENTOS.....	41
RESUMEN (ESPAÑOL)	42
REFERENCIAS	43
CONCLUSIONES GENERALES	51
LITERATURA CITADA	53

RESUMEN

Las costas del Caribe mexicano fueron afectadas por la Marea marrón de *Sargassum* (denominada "Sbt") en 2015. En 2018, la granulometría, densidad, biomasa y profundidad de arraigo (PA) de los pastos marinos, y la edad de *T. testudinum* fueron evaluadas en Cancún y Xahuayxol en tres zonas (Z1: 0-20 m, Z2: 30-50 m y Z3: 60-100 y 60-200 m, respectivamente)). La biomasa (Cancún) y la densidad (Xahuayxol) de los pastos marinos fueron comparados con datos previos. La pradera de Cancún tuvo menor extensión (100 m) que la de Xahuayxol (200 m). En Cancún, la densidad, la biomasa y la PA fueron diferentes entre zonas. En la Z1, *H. wrightii* fue especie exclusiva, con la mayor densidad. En la Z2, *S. filiforme* tuvo mayor densidad y biomasa que *T. testudinum*, mientras que en la Z3 ocurrió lo opuesto. El 84 % de los haces de *T. testudinum* se reclutaron desde 2017 en la Z2 y el 53 % desde 2016 en la Z3. En Xahuayxol, la densidad y la biomasa fueron diferentes entre zonas; la PA en la Z1 fue menor a las Z2 y Z3. En la Z1, *H. wrightii* fue la única especie presente, con baja densidad y biomasa entre zonas. En la Z2, *T. testudinum* y *S. filiforme* presentaron mayor densidad y biomasa que en la Z3. Desde 2016 se reclutaron el 100 % de los haces de *T. testudinum* en la Z2 y el 71 % en la Z3. Las comparaciones entre años sugiere la recuperación parcial de las praderas de ambos sitios. *H. wrightii* se pudo recuperar por semillas; *T. testudinum* con haces sobrevivientes; y *S. filiforme* con haces sobrevivientes y/o semillas. Aunque los pastos marinos pueden recuperarse del impacto de la Sbt, la llegada de futuros arribos masivos de *Sargassum* puede disminuir su resiliencia.

Palabras clave: disturbio; *Thalassia testudinum*; *Sargassum fluitans*; *Sargassum natans*; Quintana Roo.

INTRODUCCIÓN

Las zonas costeras son altamente productivas en las que interactúan diversos factores ambientales y procesos físicos, químicos y biológicos, que al ser alterados influyen sobre el ambiente y los seres vivos que ahí coexisten (Czerny y Dunton, 1995; Hammerstrom et al. 2007; Guimaraes, 2013). A partir de 2011 surgieron arribazones masivas inusuales de algas pardas pelágicas (*Sargassum fluitans* y *S. natans*) en varias zonas del Mar Caribe (Smetacek y Zingone, 2013). El arribo de *Sargassum* pelágico y su descomposición generaron lixiviados con materia orgánica, lo que fue denominado por van Tussenbroek et al. (2017) como “Marea marrón de *Sargassum*” o “*Sargassum* brown tide” (llamado a partir de ahora “Sbt”). En 2014 y 2015 se registraron inesperados arribos de *Sargassum* pelágico en el Mar Caribe mexicano (Rodríguez-Martínez et al. 2016), los cuales ejercieron múltiples perturbaciones en un plazo de tiempo relativamente corto (van Tussenbroek et al. 2017).

La Sbt se presentó como la afluencia masiva de recale de macroalgas que ha provocado efectos negativos en los ambientes costeros, originados por la acumulación de grandes cantidades de algas a lo largo de la costa. Este exceso de algas y su descomposición provocaron el aumento de la temperatura en el agua de mar, la disminución del pH y de la disponibilidad de oxígeno disuelto (con el surgimiento de zonas con hipoxia o cercanas a la anoxia; van Tussenbroek et al. 2017), y el aumento de las concentraciones de amonio y fósforo (Rodríguez-Martínez et al. 2019). Estos cambios (e.g., la eutrofización) modifican el dominio de pastos marinos y macroalgas perennes y efímeras (McGlathery et al. 2007); además, contribuye a la alteración permanente de la estructura y función de las comunidades (Bauman et al. 2010).

Las costas del Mar Caribe poseen aguas claras y someras en las que se desarrollan las praderas de pastos marinos (Lara-Lara et al. 2008), con grandes extensiones de este ecosistema (van Tussenbroek 2011). Estas praderas son importantes componentes estructurales y funcionales de los ecosistemas costeros

tropicales, debido a que sustentan una red alimentaria trófica por ser productores primarios. Además, actúan como estabilizadores del sedimento, son áreas de crianza de organismos como peces y crustáceos (Short y Wyllie-Echeverria 1996), ofrecen protección y refugio a muchas especies que viven dentro y fuera de la pradera y contribuyen a la captación de carbono (Orth et al. 2006; Duarte et al. 2010).

En el Caribe mexicano, *Thalassia testudinum* es el pasto marino dominante, que forma extensas praderas, junto con *Syringodium filiforme* y *Halodule wrightii* que le siguen en abundancia (Espinoza-Avalos 1996; Romeu 1996). Las praderas de *T. testudinum* son ecosistemas estables, resistentes a eventos de perturbación como la eutrofización (Guimaraes et al. 2013; Hammerstrom et al. 2007; Burkholder et al. 2007), erosión y enterramiento por sedimentos (Cruz-Palacios y van Tussenbroek 2005; Cabaço y Santos 2007; Cabaço et al. 2008) debido a su estructura y forma de crecimiento vegetativo (Di Carlo y Kenworthy 2008). Las modificaciones del ambiente pueden generar cambios en el crecimiento, la cobertura y la estructura de las poblaciones de los pastos marinos, en los que la recuperación podría ser interrumpida, ralentizada o bloqueada indefinidamente, dependiendo de la magnitud del disturbio.

Aunque los pastos marinos tienen mecanismos de adaptación y de resistencia ante los disturbios, es posible que los efectos provocados por la Sbt podrían sobrepasar su resiliencia si se considera que el efecto de un disturbio está en función de su magnitud y permanencia (Di Carlo y Kenworthy 2008). Estudios previos (Ruíz-Zárte et al. 2000; van Tussenbroek 2011; van Tussenbroek et al. 2014) y posteriores al arribo masivo de sargazo en el 2015 (van Tussenbroek et al. 2017) demuestran que hubo cambios en la cobertura y estructura de los pastos marinos a lo largo del Caribe mexicano. Sin embargo, no existen estudios que reporten si las praderas de pastos marinos del Caribe mexicano se están recuperando de la presencia de la Sbt en 2015. Las praderas de pastos marinos con afectaciones severas pueden llegar a tener tasas de recuperación muy lentas (Dawes et al. 1997). En algunos casos, la recuperación de las praderas puede ser

mayor a 10 años; sin embargo, éstas pueden no llegar a recuperarse (van Tussenbroek et al. 2014; van Tussenbroek et al. 2017). Debido a que las arribaciones masivas de *Sargassum* pelágico en el Caribe mexicano podrían ser recurrentes, aunque a intervalos interanuales impredecibles (Wang et al., 2019), y probablemente, sea la nueva dinámica natural, es importante conocer la recuperación de las praderas de pastos marinos ante estos eventos. Se visitaron dos praderas (Cancún y Xahuayxol) del Caribe mexicano en 2017 y 2018 que fueron afectadas por la Sbt para conocer su recuperación. El presente trabajo brinda información que puede ser útil en futuros estudios sobre el impacto de la Sbt en los pastos marinos.

ARTÍCULO

**Recuperación parcial de los pastos marinos después de una marea marrón
de *Sargassum* spp. en el Caribe mexicano**

Sometido en *Revista Biología Tropical*

Recuperación parcial de los pastos marinos después de una marea marrón de *Sargassum* spp. en el Caribe mexicano

Stephany Manzo-Melchor¹, Neidy P. Cetz-Navarro^{*1,2}, Alejandro Vega-Zepeda¹, Brigitta I. van Tussenbroek³, Marta García-Sánchez³, Elisa Vera-Vázquez³ & Julio Espinoza-Avalos^{1†}

1. El Colegio de la Frontera Sur, Av. Centenario km 5.5 s/n, Chetumal, Quintana Roo 77014, México; smanzo.melchor@gmail.com, alvegaz@ecosur.mx, ncetz@ecosur.edu.mx
jespino@ecosur.mx
2. Dirección actual: Freelance. Chetumal 77025, Quintana Roo, México; pauline.cetz@gmail.com
3. Unidad Académica de Sistemas Arrecifales-Puerto Morelos, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal 1152, Cancún, 77500 Quintana Roo, México; vantuss@cmarl.unam.mx, martagarciasanchez81@gmail.com, elisa.verav@gmail.com

* Correspondence

Abstract: Partial recovery of seagrasses after a *Sargassum* spp. brown tide in the Mexican

Caribbean. The coasts of the Mexican Caribbean are characterized by wide meadows of seagrass, which were directly affected in 2015 by the massive arrival of pelagic *Sargassum* (*S. fluitans* and *S. natans*) and its decomposition, generating the *Sargassum* brown tide (hereafter "Sbt"). In 2018, the granulometry of sediment, density, biomass (above and below) and anchorage depth of three seagrasses species, and the age structure of *T. testudinum* were evaluated at different distances from the coastline (Z1, Z2 and Z3) from Cancun and Xahuayxol, in the Mexican Caribbean. In addition, data of biomass at Cancun and density at Xahuayxol were compared with previous data (published and unpublished) to determine changes in seagrass beds. Seagrass meadow at Cancun showed lower extension (100 m) than Xahuayxol (200 m), where sand was the predominant sediment. In Cancun, density, biomass and anchorage depth were different among zones. In Z1 (0-20 m), *H. wrightii* showed the highest density, its biomass above was greater than below and its anchorage depth was intermediate. In Z2 (30-50 m), *S. filiforme* had higher density and biomass than *T. testudinum*, although with less anchorage depth than in Z3. In Z3 (60-100 m), *T. testudinum* presented higher density and biomass than *S. filiforme*. The 84 % of *T. testudinum* shoots was recruited since 2017 in Z2, while the 53% shoots was recruited since 2016 in Z3. At Xahuayxol, density and biomass were different among zones, while anchorage depth in the Z1 was lower than Z2 and Z3 (60-200 m). In Z1, *H. wrightii* presented the lowest density and biomass. In Z2, *T. testudinum* and *S. filiforme* showed higher density and biomass than in Z3. The 100% of *T. testudinum* shoots was recruited since 2016 in Z2, while 71% of shoots was recruited since 2016 in Z3. According to previous records, seagrass meadows of both study sites have partially recovered. Thus, it is suggest that *H. wrightii* was recovered through seeds (Z1); *T. testudinum* by surviving shoots and *S. filiforme* through surviving shoots and/or seeds (Z2 and Z3). The Sbt had negative effects on seagrasses, but they have the ability to recover. Nonetheless, future massive arrivals of

Sargassum may decrease their resilience, so this study provides baseline information for future comparisons.

Key words: disturbance; *Thalassia testudinum*; *Sargassum fluitans*; *Sargassum natans*; seagrasses recruitment; Quintana Roo.

Total words: 9,939

INTRODUCCIÓN

Las costas del mar Caribe se caracterizan por tener grandes extensiones de praderas de pastos marinos. Las praderas de pastos marinos tienen gran valor e importancia, debido a las funciones ecológicas que cumplen y los múltiples servicios ambientales que ofrecen (Costanza et al., 1997; Hatcher et al., 1989), como la protección y refugio a diversas especies de fauna (Orth et al., 2006; Nagelkerken et al., 2002), la retención y estabilización de sedimentos (Hammerstrom et al., 2007), mejorar la claridad del agua (Kenworthy et al., 1982), la captación de carbono (Duarte et al., 2010; Kennedy et al., 2010) y el aporte de nutrientes hacia hábitats adyacentes (Orth et al., 2006). En el Caribe, el pasto marino *Thalassia testudinum* generalmente es la especie dominante y *Syringodium filiforme* y *Halodule wrightii* le siguen en abundancia (Espinoza-Avalos, 1996; Romeu, 1996). Durante el proceso de sucesión primaria, el sustrato se coloniza primeramente por especies pioneras, que son las algas rizofíticas o los pastos marinos *H. wrightii* o *S. filiforme*, terminando en una vegetación clímax dominada por *T. testudinum* (Williams, 1990). En este proceso, no solo se

incrementa la biomasa total, sino también la abundancia relativa de la biomasa subterránea (Cortés et al., 2019). A mayor biomasa subterránea en la vegetación climax, mayor profundidad de anclaje de sus rizomas y raíces, que le permite resistir a fuertes corrientes y erosión (Cruz-Palacios & van Tussenbroek, 2005), y mayor capacidad de almacenamiento de nutrientes y carbohidratos en sus rizomas (Dawes & Lawrence, 1979), que le confiere mayor resiliencia en sus praderas (Burkholder et al., 2007; Hammerstrom et al., 2007; Guimaraes et al., 2013). Incluso, Di Carlo & Kenworthy (2008) demostraron la importancia de la biomasa subterránea al evaluar la recuperación de pastos marinos, sugiriendo que la métrica apropiada para valorarla es a través de la biomasa subterránea, además de la biomasa acuática. El principal mecanismo de proliferación de los pastos marinos a distancias cortas es la clonación, a través de la expansión lateral de su rizoma (Duarte & Sand-Jensen, 1990). La recuperación de una pradera puede ocurrir por medio de expansión clonal de plantas sobrevivientes o praderas adyacentes, o alternativamente por medio de semillas. De las tres especies de pastos marinos común en el Caribe mexicano *H. wrightii* y *S. filiforme* pueden formar bancos de semillas persistentes, porque tienen una cobertura seminal dura (Orth et al., 2000).

Diversos disturbios pueden afectar la dinámica de las poblaciones de pastos marinos, generando cambios en el crecimiento, la cobertura y la estructura, ya sean ralentizados o bloqueados indefinidamente (Czerny & Dunton, 1995; Cruz-Palacios & van Tussenbroek, 2005; Hammerstrom et al., 2007; Cabaço et al., 2008; Guimaraes et al., 2013). Por ejemplo, la erosión por acción mecánica como huracanes (Dawes et al., 1997; Cabaço et al., 2008; Guimaraes et al., 2013; van Tussenbroek et al., 2014; 2017), la turbidez o sombreado (Czerny & Dunton, 1995), eutrofización (Breininger et al., 2016) que provocan la disminución de pastos, aumentando la probabilidad de que el rizoma sea desarraigado por las corrientes de agua (Cruz-Palacios & van

Tussenbroek, 2005), debido al debilitamiento, la pérdida de estructura y fuerza de sus rizomas (McGlathery, 1995). Además, las altas concentraciones de amonio, la reducción de la luz por sombreado, la suspensión de sedimentos y otras partículas generan la turbidez del agua y las condiciones anóxicas provocadas por la eutrofización pueden reducir o inhibir su crecimiento (Han & Liu, 2014; Burkholder et al., 2007).

El arribo masivo de *Sargassum fluitans* y *S. natans* es un fenómeno nuevo en el Atlántico tropical que comenzó a partir del 2011 (Wang et al., 2019). Sin embargo, hasta 2015 se registraron arribos masivos de *Sargassum* pelágico en las costas del Mar Caribe mexicano (van Tussenbroek et al., 2017; Rodríguez-Martínez et al., 2019). *S. natans* y *S. fluitans* son macroalgas pelágicas que forman grandes masas en la superficie del océano abierto, donde es un hábitat para una gran diversidad de organismos (Webster et al., 2008). Este evento se presentó como un disturbio con múltiples perturbaciones conjuntas y en un plazo relativamente corto de tiempo (van Tussenbroek et al., 2017). Las acumulaciones de grandes cantidades de *S. fluitans* y *S. natans* a lo largo de la costa y su posterior descomposición provocó la producción de lixiviados (coloreando el mar cerca de la costa de color café), el aumento de la temperatura del agua de mar, la disminución de la disponibilidad de oxígeno disuelto, generando una zona de muerte para los organismos bentónicos como ocurrió con los pastos marinos y la pérdida de playa; nombrando a este fenómeno Marea Marrón de Sargazo (*Sargassum* brown tide, denominado a partir de ahora “Sbt”, por sus siglas en Inglés) (van Tussenbroek et al., 2017).

Debido a que las arribaciones masivas de *Sargassum* pelágico en el Caribe mexicano podrían ser recurrentes, aunque a intervalos interanuales impredecibles (Wang et al., 2019), y probablemente, la nueva dinámica natural, es importante conocer la recuperación de las praderas de pastos marinos ante estos eventos. Se visitaron dos praderas del Caribe mexicano en 2017 y

2018 que fueron afectadas por la Sbt para conocer su recuperación. El presente trabajo brinda información que puede ser útil en futuros estudios sobre el impacto de la Sbt en los pastos marinos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitios de estudio: El estudio se llevó a cabo en dos sitios del Caribe mexicano: en Cancún-Mirador Nizuc (llamado a partir de ahora Cancún; 21°01'28" N & 86°48'43" O) y en Xahuayxol (18°30'20" N & 87°45'34" O), localizados al Norte y Sur de Quintana Roo, respectivamente (Fig. 1). Cancún, antes del Sbt presentó una pradera de pastos marinos costera continua hasta aprox. 120m de la costa; la laguna arrecifal con fondo arenoso, con ~ 2000 m de amplitud y con profundidad máxima de 3 m. Después de esta franja costera de pradera, esta laguna arrecifal presentó parches de pastos marinos en arenales antes de la Sbt. Xahuayxol presentó camas de pastos marinos, parches arrecifales y arenales y una laguna arrecifal, que en conjunto son ~ 500 m de amplitud y con profundidad máxima de 2.5 m. En los dos sitios, las praderas crecieron casi hasta la playa antes de la llegada masiva de *Sargassum* en 2015, las cuales se vieron seriamente afectadas (i.e., disminuyendo la cobertura de pastos marinos en las zonas cercanas a las costas debido a este evento) (van Tussenbroek et al., 2017).

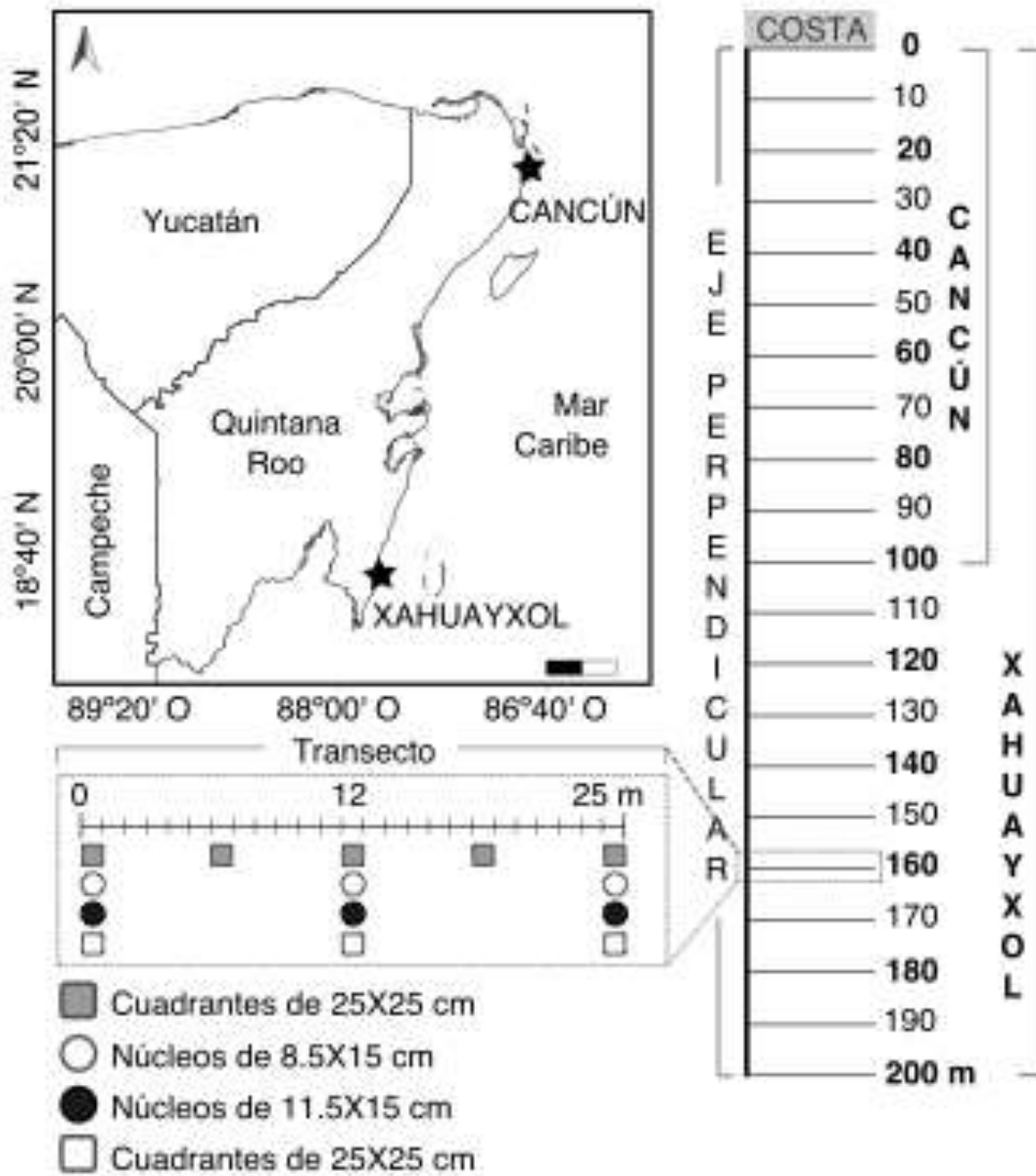


Fig. 1. Sitios de estudio (Cancún y Xahuayxol) y diseño del trabajo de campo. En Cancún, la pradera fue de 100 m y en Xahuayxol de 200m (desde la costa hacia mar adentro). A lo largo de cada pradera se determinó la densidad de pastos y algas marinas (cuadros grises), el porcentaje de sedimentos (círculos blancos), la biomasa foliar y no foliar (círculos negros) y la estimación de las edades de *Thalassia testudinum* (cuadros blancos). Escala: 50 km.

Fig. 1. Study site (Cancun y Xahuayxol) and fieldwork design. At Cancun, the seagrass meadow measured 100 m and at Xahuayxol measured 200 m (from the coast to the sea). Along each meadow, seagrasses and macroalgae density (gray boxes), percentage of sediments (white circles), foliar and no photosynthetic biomass (dark circles) and the estimation of *Thalassia testudinum* ages (white boxes). Scale: 50 km.

Método de muestreo: Muestras de sedimentos y vegetación sumergida (pastos marinos y algas) fueron recolectados el 13 y 14 de marzo en Xahuayxol, y del 11 al 14 de abril de 2018 en Cancún para estimar la granulometría de los sedimentos y la densidad, biomasa y profundidad de arraigo de los pastos marinos. Posteriormente, muestras de *T. testudinum* fueron recolectadas el 12 de junio en Xahuayxol y el 28 de junio de 2018 en Cancún para estimar la estructura de edades (Fig. 1).

En cada sitio de estudio se colocó un eje perpendicular a la línea de costa, en dirección hacia mar adentro. En Cancún, el eje perpendicular fue de 0 a 100 m y en Xahuayxol fue de 0 a 200 m. Cada eje perpendicular fue marcado cada 10 m y sobre él se colocó un transecto de 25 m paralelo a la línea de costa. La pradera de cada sitio de estudio fue dividida en tres zonas (Z1-Z3), dependiendo su distancia de la costa, asumiendo que las praderas más cercanas a la costa fueron las más afectadas por las mareas marrones de *Sargassum*. Los transectos de 0 y 20 m pertenecieron a la zona 1 (Z1), los transectos de 30 a 50 m correspondieron a la zona 2 (Z2) m para ambos sitios. Aunque la zona 3 (Z3) inició a los 60 m, en Cancún finalizó a los 100 m, mientras que en Xahuayxol a los 200 m.

Sedimento (granulometría): Tres núcleos (8.5 cm de diámetro y 15 cm de profundidad) fueron extraídos con tubos de PVC, cada 20 m del eje perpendicular, a los 0, 12 y 24 m de cada transecto paralelo. En total, 18 núcleos fueron extraídos en Cancún y 33 núcleos en Xahuayxol (Fig. 1; círculos blancos). Los tubos de PVC con las muestras fueron transportadas al laboratorio, donde se mantuvieron en posición vertical durante 2 días para eliminar el exceso de agua por decantación. Posteriormente, los sedimentos extraídos de los tubos fueron secados en la estufa a 60° C durante 12 h.

Para evaluar la granulometría, los sedimentos secados fueron tamizados a través de 8 tamices certificados (U.S.A. STANDARD TESTING SIEVE A.ST.M.E.-11) de 2.26 mm (No. 8), 1.18 mm (No. 16), 710 μm (No. 25), 355 μm (No. 45), 150 μm (No. 100), 106 μm (No. 140), 75 μm (No. 200) y 45 μm (No. 325) de luz de malla. Las porciones de sedimento fueron pesadas en una balanza Scout Pro SP2001 HOAUS (2000 g; d= 0.1 g) para obtener el porcentaje de arena, grava y lodo en cada núcleo con el programa GRADISTATv7 (Blott & Pye, 2001).

Densidad de pastos y algas marinas: La densidad de los pastos marinos se determinó cada 10 m del eje perpendicular, en los 0, 6, 12, 18 y 24 m de cada transecto paralelo, en un cuadrante de 25 x 25 cm (Fig. 1; cuadrados grises). En cada cuadrante se contabilizó el número de haces de las especies de pastos marinos presentes para estimar la densidad por m^{-2} . Cada cuadrante fue dividido en cuatro subcuadrantes (de 12.5 x 12.5 cm); si una especie de pasto marino presentaba ≥ 15 haces en el primer subcuadrante, se consideró este dato para determinar la densidad, sin contar los haces de los 3 subcuadrantes restantes. En total, 55 cuadrantes fueron colocados en Cancún y 105 en Xahuayxol. Adicionalmente, se registró el número de macroalgas arraigadas, la altura del dosel (altura promedio de la especie de pasto o alga marina más alta; cm) y el porcentaje del área ocupado por epífitas creciendo sobre los pastos marinos en cada cuadrante.

Biomasa arriba y debajo del sedimento de *Halodule wrightii*, *Syringodium filiforme* y

***Thalassia testudinum*:** En cada 20 m del eje perpendicular, tres núcleos (11.5 cm de diámetro x 15 cm de profundidad) fueron extraídos a los 0, 12 y 24 m, para estimar la biomasa de los pastos marinos (Fig. 1; círculos negros). En total, 18 núcleos de biomasa fueron recolectados en Cancún y 33 en Xahuayxol. Se eliminó el exceso de sedimento de la muestra en el campo, antes de almacenarlo en una bolsa ziploc previamente etiquetada. Las muestras fueron trasladadas al laboratorio para limpiar y separar a los pastos marinos en dos partes: arriba del sustrato (sección verde de las hojas) y debajo del mismo (vainas, rizomas y raíces); el tejido muerto no fue considerado. Las dos fracciones (arriba y debajo del sustrato) se secaron en la estufa a 60° C durante 72 h (i.e., hasta que el peso fue constante). Posteriormente, éstas fueron enfriadas en la desecadora y pesadas en una balanza analítica ER-120A A&D Mercury (d= 0.1 mg).

Profundidad de arraigo: En los núcleos de biomasa, 10 haces de pastos marinos por especie fueron seleccionados aleatoriamente para medir, con una regla (cm), la distancia entre la parte inferior del rizoma horizontal y la parte superior de la vaina, que fue considerado como una medida de la profundidad de arraigo del haz (Cruz-Palacios & van Tussenbroek, 2005).

Estructura de edades de *Thalassia testudinum*: En cada 20 m, a lo largo del eje perpendicular, se colectaron 5 haces de *T. testudinum* a los 0, 12 y 24 m, cortando estos con un cuchillo abajo el sedimento, incluyendo una sección del rizoma horizontal (Fig. 1; cuadrados blancos), resultando en 15 haces por transecto paralelo. Las muestras se almacenaron en bolsas ziploc previamente etiquetadas y se trasladaron al laboratorio. En el laboratorio, las hojas muertas y las raíces fueron eliminadas de los rizomas verticales. Los rizomas verticales se colocaron en charolas de aluminio para su secado en la estufa a 60 °C durante 3 días. Después, las muestras se depositaron en bolsas ziploc y se refrigeraron para su conservación. Se utilizó un microscopio

estereoscópico para contar el número de cicatrices a lo largo del rizoma vertical. Posteriormente, la edad de *T. testudinum* fue estimada a través del número promedio de cicatrices anuales (media = 15 ± 3) reportada para el Caribe Mexicano (van Tussenbroek, 1994). Una vez que se estimaron las edades de los haces de *T. testudinum*, éstas fueron separadas en cuatro categorías. La primera corresponde a los pastos que sobrevivieron al arribo masivo de *Sargassum* pelágico en 2015 (S 2015) y las otras tres corresponden a los pastos que se reclutaron en 2016 (R 2016), 2017 (R 2017) y los de reciente reclutamiento (R 2018; 1-10 cicatrices por haz). Posteriormente, se determinó el porcentaje por categoría de edades de *T. testudinum* por zona.

Registros históricos: La biomasa de los pastos marinos de Cancún y la densidad de los pastos marinos de Xahuayxol de este estudio fue comparada con información previa y posterior al arribo masivo de sargazo de 2015 (publicada y no publicada) para evaluar la recuperación parcial de la pradera de pastos marinos en cada sitio de estudio. En Cancún, la biomasa de los pastos marinos fue comparada con datos no publicados obtenidos en 2008 y 2016 para *H. wrightii* en la Z1 y *T. testudinum* en la Z2. Debido a la falta de datos de la Z3 en Cancún, esta zona no fue comparada. En Xahuayxol, la densidad de pastos marinos de las Z2 y Z3 obtenida en septiembre y octubre de 1996 (Ruíz-Zárate et al. 2000) y la obtenida en marzo de 2017 para la Z3 (datos no publicados) fueron comparados con los datos de este estudio. Debido a la falta de datos de la Z1 en Xahuayxol, esta zona no fue comparada.

Análisis estadísticos: Debido a la falta de normalidad y homocedasticidad de los datos, análisis permutacionales multivariados de varianza (PERMANOVA, en inglés) de una vía (factor: zona) fueron utilizados para evaluar el porcentaje de sedimentos, la densidad, la biomasa (foliar y no foliar) y la profundidad de arraigo de tres especies de pastos marinos (*H. wrightii*, *S. filiforme* y *T. testudinum*) y el porcentaje por categoría de edades de *T. testudinum* en cada sitio de estudio.

Los PERMANOVAs utilizaron matrices de Bray-Curtis, suma de cuadrados tipo III, datos crudos y 4999 permutaciones; la comparación de pares fue observada para determinar las diferencias ($P < 0.05$) entre las zonas de cada sitio de estudio. Análisis de componentes principales (PCA, en inglés) fueron realizados en la densidad y la biomasa (arriba y debajo) de los pastos marinos para establecer las variables que marcaron las diferencias entre las zonas. Los PERMANOVAs y los PCAs fueron realizados en el programa PAST 3.16 (Hammer et al., 2001).

RESULTADOS

Sedimento (granulometría): La arena fue el mayor aporte de los sedimentos de todas las zonas de ambos sitios de estudio. Sin embargo, el porcentaje de arena fue mayor en la Z1 comparado con las Z2 y Z3 para Cancún y Xahuayxol. Por su parte, el lodo (sedimentos más finos) y la grava (los sedimentos más gruesos) aumentaron en las Z2 y Z3 de ambos sitios de muestreo (Tabla 1). De acuerdo al PERMANOVA, la Z1 fue diferente a las Z2 y Z3 en ambos sitios de estudio (Cancún: $F = 4.49$, $P = 0.020$; Xahuayxol: $F = 14.70$, $P = 0.001$).

TABLA 1

Porcentaje promedio (\pm EE) de los sedimentos (grava, arena y lodo) encontrados en las zonas (Z1-Z3) de Cancún y Xahuayxol, Quintana Roo ($n = 3$)

TABLE 1

Mean percentage (\pm SE) of sediments (gravel, sand and mud) found in the zones (Z1-Z3) at Cancun and Xahuayxol, Quintana Roo ($n = 3$)

SEDIMENTO (%)	CANCÚN			XAHUAYXOL		
	Z1	Z2	Z3	Z1	Z2	Z3
Grava	4.2±3.4	16.4±1.9	19.5±2.8	1.6±0.5	5.1±1.7	6.2 ±0.4
Arena	92.1±3.9	78.0±4.1	74.5±2.5	96.0±1.1	89.8±2.3	84.8±0.9
Lodo	3.7±0.9	4.0±3.9	6.0±0.5	2.3±0.8	5.1±0.6	8.9±0.7

Densidad de pastos y algas marinas: Cancún presentó menor densidad de las especies de pastos marinos y mayor densidad de macroalgas comparado con Xahuayxol. En Cancún, *Halodule wrightii* sólo estuvo presente en la Z1 y fue la especie con la más alta densidad comparado con *Syringodium filiforme* y *Thalassia testudinum* en todas las zonas. En contraparte, *S. filiforme* y *T. testudinum* y las macroalgas no estuvieron en la Z1. La altura promedio del dosel fue de 9.3±1.1 cm y el porcentaje de epifitismo fue de 32.4±9.4. La Z2 presentó alta densidad de *S. filiforme* y baja densidad de *T. testudinum*. En las macroalgas, *Halimeda* spp. tuvo altas densidades comparado con *Penicillus/Rhizocephalus* spp. y *Udotea/Avrainvillea* spp. La altura del dosel fue de 15.7±1.2 cm y el porcentaje de epifitismo fue de 15.5±2.4. En la Z3, *T. testudinum* presentó la más alta densidad comparado con *S. filiforme* y las macroalgas, siendo *Halimeda* el género predominante. La altura del dosel fue de 25.3±1.1 cm y el porcentaje de epifitismo fue de 13.0±3.6 (Tabla 2). De acuerdo al PERMANOVA, la densidad de pastos marinos fue diferente entre todas las zonas de Cancún (F = 36.6; P = 0.001). En la representación gráfica del ACP, los dos primeros componentes explicaron el 78 % de la variación de los datos. La densidad de *H. wrightii* (-0.8) estuvo negativamente correlacionada con la densidad de *T. testudinum* en el primer componente;

mientras que la densidad de *S. filiforme* (0.9) tuvo un alto coeficiente en el segundo componente (Fig. 2A). Es decir, la Z1 tuvo mayor densidad de *H. wrightii*, la Z2 de *S. filiforme* y la Z3 de *T. testudinum*.

En Xahuayxol, la Z1 presentó alta densidad de *H. wrightii* y ausencia de *S. filiforme* y *T. testudinum*. En las macroalgas, esta zona presentó las mayores densidades de *Halimeda* spp., *Penicillus/Rhipocephalus* spp. y *Udotea/Avrainvillea* spp. La altura del dosel fue de 14.6 ± 2.1 cm y el porcentaje de epifitismo fue de 42.5 ± 13.4 . La Z2 tuvo las mayores densidades de *S. filiforme* y *T. testudinum*; *H. wrightii* estuvo ausente. En las macroalgas, *Halimeda* spp. y *Udotea/Avrainvillea* spp. estuvieron presentes, pero en bajas densidades. La altura del dosel fue de 27.3 ± 2.8 cm y el porcentaje de epifitismo fue de 16.0 ± 3.5 . La Z3 tuvo bajas densidades de todas las especies de pastos marinos y macroalgas. La altura del dosel fue de 16.8 ± 0.6 cm y el porcentaje de epifitismo fue de 12.1 ± 1.4 . (Tabla 2). De acuerdo al PERMANOVA, las zonas también fueron diferentes entre sí con base en la densidad de pastos marinos ($F = 43.1$; $P = 0.001$). En el ACP, los dos primeros componentes explicaron el 82 % de la variación. En el primer componente, las densidades de *S. filiforme* (0.7) y *T. testudinum* (0.7) estuvieron correlacionadas positivamente entre ellas y negativamente con la densidad de *H. wrightii* (-0.3). Sin embargo, la densidad de *H. wrightii* (0.9) tuvo un alto coeficiente en el componente 2 (Fig. 2B). Es decir, la Z1 sólo tuvo *H. wrightii* y la Z2 tuvo mayor densidad de *S. filiforme* y *T. testudinum* comparado con la Z3.

TABLA 2

Densidad promedio (\pm EE) de haces de *Halodule wrightii*, *Syringodium filiforme*, *Thalassia testudinum* y talos de macroalgas por zona (Z1-Z3) en Cancún y Xahuayxol, Quintana Roo (n = 5)

TABLE 2

Mean density (\pm SE) of shoots of *Halodule wrightii*, *Syringodium filiforme*, *Thalassia testudinum* and thalli of macroalgae per zone (Z1-Z3) at Cancun and Xahuayxol, Quintana Roo (n = 5)

DENSIDAD (ind/m ²)	CANCÚN			XAHUAYXOL		
	Z1	Z2	Z3	Z1	Z2	Z3
<i>H. wrightii</i>	1510.4 \pm 619.4	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	433.1 \pm 325.8	0.0 \pm 0.0	95.6 \pm 42.9
<i>S. filiforme</i>	0.0 \pm 0.0	721.1 \pm 173.9	50.6 \pm 28.4	0.0 \pm 0.0	1014.4 \pm 250.8	519.8 \pm 54.4
<i>T. testudinum</i>	0.0 \pm 0.0	373.3 \pm 119.0	369.3 \pm 22.6	0.0 \pm 0.0	851.2 \pm 143.9	305.1 \pm 18.8
<i>Halimeda</i> spp.	343.5 \pm 80.6	322.1 \pm 43.0	239.4 \pm 38.0	94.9 \pm 37.6	99.2 \pm 25.3	64.6 \pm 7.2
<i>Penicillus</i> /	119.5 \pm 31.5	74.7 \pm 15.9	38.4 \pm 5.4	25.6 \pm 12.4	5.3 \pm 3.7	1.3 \pm 0.6
<i>Udotea</i> / <i>Avrainvillea</i> spp.	132.3 \pm 33.1	120.0 \pm 29.9	35.2 \pm 8.4	10.7 \pm 5.1	3.2 \pm 1.7	2.6 \pm 0.9

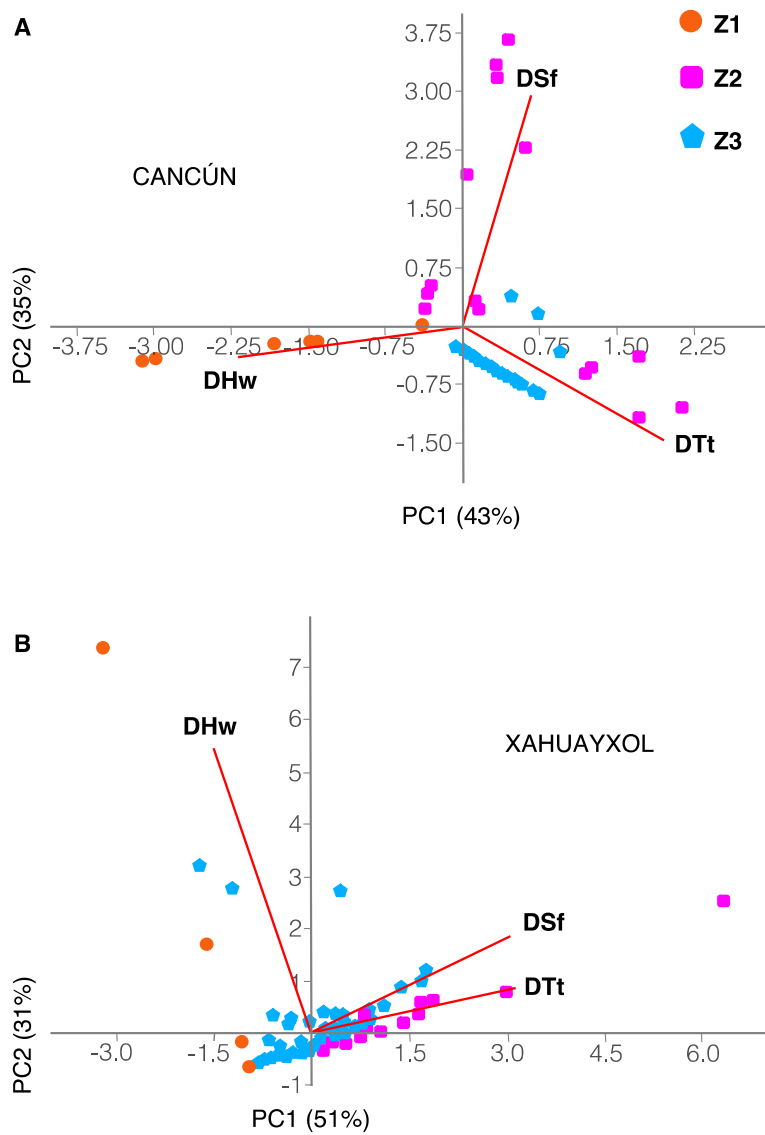


Fig. 2. Análisis de componentes principales (PCA) basado en la densidad de tres especies de pastos marinos en las zonas (Z1-Z3) de **(A)** Cancún y **(B)** Xahuayxol, Quintana Roo. DHw = densidad de *H. wrightii*; DSf = densidad de *S. filiforme*; DTt = densidad de *T. testudinum*.

Fig. 2. Principal component analysis (PCA) based in the density of three seagrasses species in the zones (Z1-Z3) at **(A)** Cancun and **(B)** Xahuayxol, Quintana Roo. DHw = densidad de *H. wrightii*; DSf = densidad de *S. filiforme*; DTt = densidad de *T. testudinum*.

Biomasa arriba y debajo del sedimento de *Halodule wrightii*, *Syringodium filiforme* y *Thalassia testudinum*: En Cancún, *H. wrightii* sólo fue encontrada en la Z1, siendo nueve veces mayor su biomasa arriba que su biomasa debajo del sustrato. *S. filiforme* y *T. testudinum* mostraron valores similares en la biomasa arriba y debajo del sustrato en la Z2. En la Z3, *T. testudinum* presentó alta biomasa arriba y debajo del sustrato; mientras que la biomasa de *S. filiforme* fue menor a la encontrada en la Z2. De acuerdo al PERMANOVA, la biomasa (arriba y debajo) de las tres especies de pastos marinos fue diferente entre todas las zonas de Cancún ($F = 13.77$; $P = 0.001$), lo cual también se observó el gráfico del ACP. Los dos primeros componentes del ACP explicaron el 82 % de la variación de los datos. Se observó que los dos tipos de biomasa (arriba y debajo) presentaron una fuerte correlación dentro de cada especie; *T. testudinum* y *H. wrightii* en el primer componente y *S. filiforme* en el segundo. Adicionalmente, las biomásas de *T. testudinum* contra las de *H. wrightii* registraron una correlación negativa en el primer componente (Fig. 3A). Es decir, la Z1 estuvo representada por la biomasa de *H. wrightii*, la Z2 por la mayor biomasa de *S. filiforme* y la Z3 por la mayor biomasa de *T. testudinum*.

En Xahuayxol, *H. wrightii* fue encontrada en las Z1 y Z3; sin embargo, la biomasa (arriba y debajo) fue mayor en la Z1. *T. testudinum* presentó la mayor biomasa (arriba y debajo) comparado con *S. filiforme* en las Z2 y Z3 (Tabla 3). El PERMANOVA reveló que la biomasa (arriba y debajo) de las tres especies de pastos marinos fue diferente entre todas las zonas de Xahuayxol ($F = 15.73$; $P = 0.001$). En Xahuayxol, los dos primeros componentes del ACP explicaron el 75 % de la variabilidad de los datos. En el primer componente, las biomásas *T. testudinum* (arriba= 0.8 y debajo= 0.7) y las de *S. filiforme* (arriba= 0.7 y debajo= 0.7) estuvieron positivamente correlacionadas; mientras que las biomásas de *T. testudinum* y *H. wrightii* (arriba= -0.7 y debajo= -0.6) registraron una correlación

negativa. En el componente 2, la biomasa de *S. filiforme* (arriba= 0.7 y debajo= 0.6) estuvo correlacionada con la biomasa de *H. wrightii* (arriba= 0.6 y debajo= 0.6) (Fig. 3B). Es decir, la Z1 estuvo representada por la biomasa de *H. wrightii* y la Z2 por la mayor biomasa de *S. filiforme* y *T. testudinum* a diferencia de la Z3.

TABLA 3

Datos promedio (\pm EE) de la biomasa arriba (Ba) y debajo (Bd) del sustrato de *Halodule wrightii*, *Syringodium filiforme* y *Thalassia testudinum* por zona (Z1-Z3) en Cancún y Xahuayxol, Quintana Roo (n = 3)

TABLE 3

Mean biomass value (\pm SE) of above (Ba) and below (Bd) the substrate of *Halodule wrightii*, *Syringodium filiforme* and *Thalassia testudinum* per zone (Z1-Z3) at Cancun and Xahuayxol, Quintana Roo (n = 3)

BIOMASA	CANCÚN			XAHUAYXOL		
	Z1	Z2	Z3	Z1	Z2	Z3
Ba <i>H. wrightii</i>	33.8 \pm 17.7	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	12.1 \pm 9.2	0.0 \pm 0.0	1.0 \pm 0.7
Bd <i>H. wrightii</i>	163.9 \pm 78.5	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	51.9 \pm 44.6	0.0 \pm 0.0	14.9 \pm 10.4
Ba <i>S. filiforme</i>	0.0 \pm 0.0	20.0 \pm 7.3	1.8 \pm 1.6	0.0 \pm 0.0	59.3 \pm 19.8	11.9 \pm 1.8
Bd <i>S. filiforme</i>	0.0 \pm 0.0	115.0 \pm 47.5	5.3 \pm 4.6	0.0 \pm 0.0	256.7 \pm 84.1	68.0.1 \pm 10.6
Ba <i>T. testudinum</i>	0.0 \pm 0.0	22.3 \pm 3.6	123.5 \pm 16.6	0.0 \pm 0.0	269.3 \pm 69.7	68.3 \pm 10.1
Bd <i>T. testudinum</i>	0.0 \pm 0.0	132.0 \pm 30.0	649.3 \pm 69.2	0.0 \pm 0.0	758.3 \pm 330.3	497.1 \pm 45.1

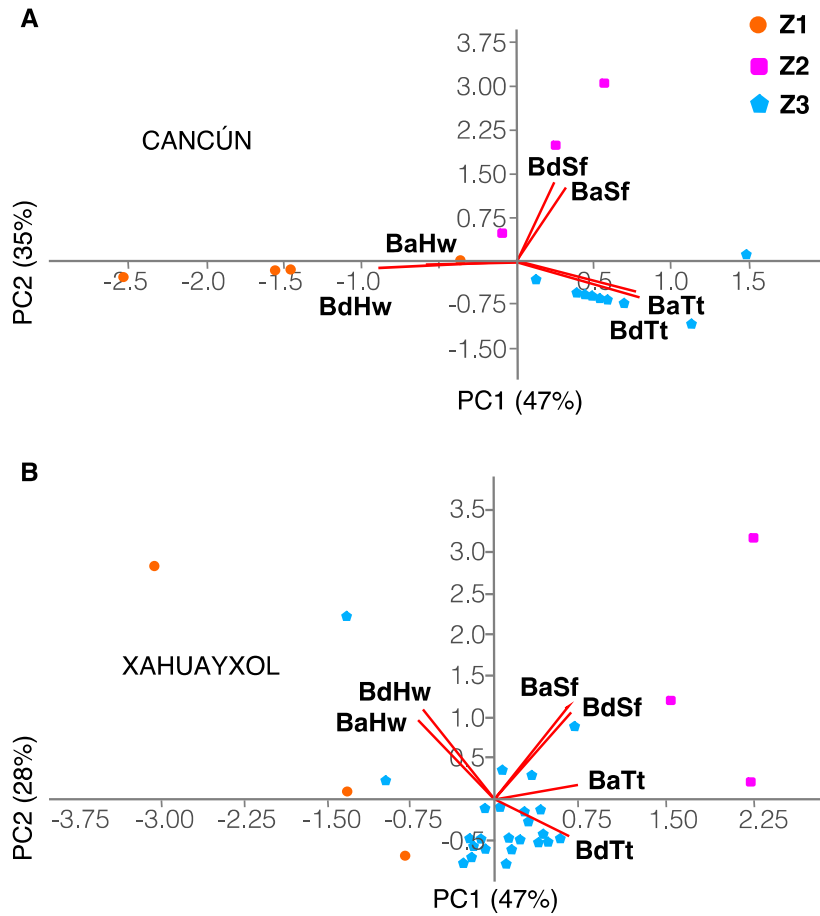


Fig. 3. Análisis de componentes principales (PCA) basado en la biomasa arriba (Ba) y debajo (Bd) del sustrato de *Halodule wrightii* (Hw), *Syringodium filiforme* (Sf) y *Thalassia testudinum* (Tt) en las zonas (Z1-Z3) de **(A)** Cancún y **(B)** Xahuayxol, Quintana Roo (n = 3).

Fig. 3. Principal component analysis (PCA) based on the biomass above (Ba) and below (Bd) the substrate of *Halodule wrightii* (Hw), *Syringodium filiforme* (Sf) and *Thalassia testudinum* (Tt) in the zones (Z1-Z3) at **(A)** Cancun and **(B)** Xahuayxol, Quintana Roo (n = 3).

Profundidad de arraigo de *Halodule wrightii*, *Syringodium filiforme* y *Thalassia testudinum*: En Cancún, la profundidad de arraigo estuvo representada por diferentes especies de pastos marinos en cada zona: *H. wrightii* fue exclusiva de la Z1; mientras que los valores de profundidad de arraigo de *S. filiforme* y *T. testudinum* fueron menores en la Z2 que en la Z3 (Tabla 4). La profundidad de arraigo de las tres especies de pastos marinos fue diferente entre todas las zonas (F = 19.7; P = 0.001).

En Xahuayxol, *H. wrightii* presentó la mayor profundidad de arraigo en la Z1 y *T. testudinum* tuvo la mayor profundidad de arraigo, seguido de *S. filiforme* en las Z2 y Z3 (Tabla 4). La profundidad de arraigo fue diferente en la Z1 comparado con las Z2 y Z3 (F = 17.55 P = 0.001).

TABLA 4

Valores promedio (\pm EE) de la profundidad de arraigo (cm) de *Halodule wrightii*, *Syringodium filiforme* y *Thalassia testudinum* en las zonas (Z1-Z3) de Cancún y Xahuayxol, Quintana Roo (n = 3)

TABLE 4

Mean values (\pm SE) of the anchorage depth (cm) of *Halodule wrightii*, *Syringodium filiforme* and *Thalassia testudinum* in the zones (Z1-Z3) at Cancun and Xahuayxol, Quintana Roo (n = 3)

PROFUNDIDAD DE ARRAIGO (cm)	CANCÚN			XAHUAYXOL		
	Z1	Z2	Z3	Z1	Z2	Z3
<i>H. wrightii</i>	4.5 \pm 0.6	0.0 \pm 0.0	0.0 \pm 0.0	4.1 \pm 0.3	0.0 \pm 0.0	2.2 \pm 0.2
<i>S. filiforme</i>	0.0 \pm 0.0	4.2 \pm 0.3	6.5 \pm 0.7	0.0 \pm 0.0	6.0 \pm 0.3	4.1 \pm 0.1
<i>T. testudinum</i>	0.0 \pm 0.0	9.7 \pm 0.5	12.3 \pm 0.7	0.0 \pm 0.0	11.0 \pm 0.4	7.7 \pm 0.4

Estructura de edades de *Thalassia testudinum*: *T. testudinum* sólo se presentó en las Z2 y Z3 de ambos sitios de estudio, con haces de hasta 9.1 años de edad. En Cancún, la Z2 registró tres de cuatro categorías: el 14 % correspondió a pastos que sobrevivieron al recale masivo de *Sargassum* spp. (S 2015) y el 86 % correspondió a pastos que se reclutaron después de este evento (el 63 % corresponde a reclutas del 2017 (R 2017) y el 23 % a reclutas del 2018 (R 2018)). En la Z3 se registraron todas las categorías: el 47 % de los individuos correspondió a la categoría S 2015, el 24 % a la categoría R 2016, el 23 % a la categoría R 2017 y el 6 % a la categoría R 2018 (Fig. 4A). El porcentaje por categoría de edades de *T. testudinum* fue diferente en todas las zonas de Cancún ($F = 38.58$; $P = 0.002$).

En Xahuayxol, la Z2 presentó tres categorías, las cuales corresponden a individuos que se reclutaron después del arribo masivo de *Sargassum* spp.: el 11 % pertenecen a la categoría R 2016, el 36 % a R 2017 y el 53 % a R 2018. La Z3 fue la única zona que presentó todas las categorías: el 29 % pertenecieron a pastos que sobrevivieron en el 2015 (R 2015, con haces de hasta 5.7 años) y el 71 % corresponden a pastos que se reclutaron después de 2015 (el 22 % correspondió a la categoría R 2016, el 37 % a la categoría R 2017 y el 12 % a R 2018) (Fig. 4B). El porcentaje por categoría de edades de *T. testudinum* fue diferente entre las zonas de Xahuayxol ($F = 8.91$; $P = 0.001$).

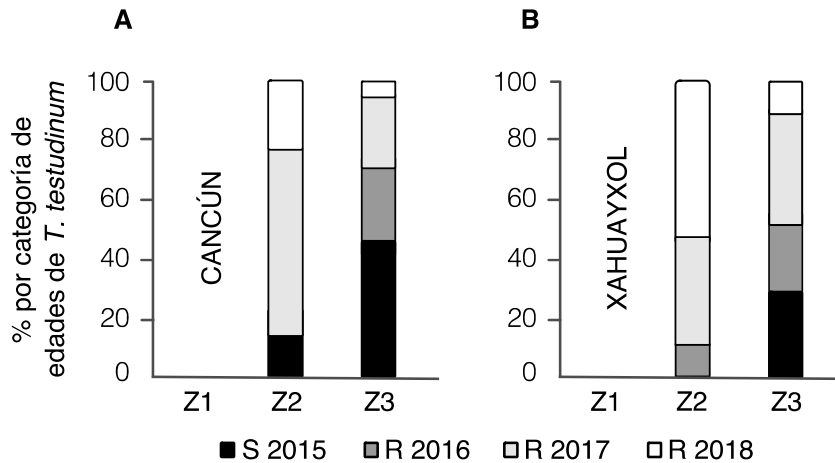


Fig. 4. Porcentaje por categoría de edades de *Thalassia testudinum* por zona (Z1-Z3) en (A) Cancún y (B) Xahuayxol, Quintana Roo. Cuatro categorías fueron registradas: los haces que sobrevivieron al arribo masivo de *Sargassum* en 2015 (S 2015) y los que se reclutaron después de este evento en 2016 (R 2016), 2017 (R 2017) y 2018 (R 2018). *T. testudinum* estuvo ausente en la Z1.

Fig. 4. Percentage of age category of *Thalassia testudinum* per zone (Z1-Z3) at (A) Cancun and (B) Xahuayxol, Quintana Roo. Four categories were classified: shoots that survived to the massive arrival of pelagic *Sargassum* in 2015 (S 2015) and shoots that were recruited after this event in 2016 (R 2016), 2017 (R 2017) and 2018 (R 2018). *T. testudinum* was absent in Z1.

Registros históricos: En Cancún, datos no publicados de la biomasa (arriba y debajo) de *H. wrightii* y *T. testudinum* (en peso seco) de las Z1 y Z2 obtenidos en 2008 y 2016 fueron comparados con los de este estudio (Tabla 5). La presencia de *H. wrightii* se restringe a la Z1 y fue encontrada en 2008 y 2018, mas no en 2016. Sin embargo, las biomاسas (arriba y debajo) de *H. wrightii* fueron tres veces mayor en 2008 comparado con 2018. *T. testudinum* es una especie que se encontró en la Z2, mas no en la Z1. La biomasa de *T. testudinum* fue mayor en 2008 comparado

con 2018 (la biomasa de arriba fue 15 veces mayor y la biomasa debajo fue nueve veces mayor). En contraste, en 2016, un año después del arribo de *Sargassum* a las costas de Q. Roo, *T. testudinum* estuvo ausente en la Z2. Aunque no hay registros previos de la biomasa de *S. filiforme*, en nuestro estudio reportamos su biomasa (arriba y debajo) en las Z2 y Z3 y su ausencia en la Z1 (Tabla 5). Adicionalmente, no se obtuvieron datos para la Z3.

TABLA 5

Valores promedios (\pm EE) de la biomasa arriba y debajo (gr/m^2) de *Halodule wrightii*, *Syringodium filiforme* y *Thalassia testudinum* obtenidos en los años 2008, 2016 y en este estudio (2018) en tres zonas (Z1-Z3) de Cancún, Quintana Roo

TABLE 5

Mean biomass value (\pm SE) of above (Ba) and below (Bd) the substrate of *Halodule wrightii*, *Syringodium filiforme* and *Thalassia testudinum* obtained on 2008, 2016 and in this study (2018) in three zones (Z1-Z3) at Cancun, Quintana Roo

Especie	Zona	Ubicación	2008*		2016*		Este estudio (2018)	
			n	Biomasa (gr/m^2)	n	Biomasa (gr/m^2)	n	Biomasa (gr/m^2)
<i>H. wrightii</i>	1	Arriba	3	101.5 \pm 12.8	2	0	6	33.8 \pm 17.7
		Debajo	3	532.6 \pm 103.2	2	0	6	163.9 \pm 78.5
	2	Arriba	3	0	5	0	3	0
		Debajo	3	0	5	0	3	0
	3	Arriba	–	–	–	–	9	0

		Debajo	–	–	–	–	9	0
<i>S. filiforme</i>	1	Arriba	–	–	–	–	6	0
		Debajo	–	–	–	–	6	0
	2	Arriba	–	–	–	–	3	20.0 ± 7.3
		Debajo	–	–	–	–	3	115 ± 47.5
	3	Arriba	–	–	–	–	9	1.8 ± 1.8
		Debajo	–	–	–	–	9	5.3 ± 5.3
<i>T. testudinum</i>	1	Arriba	3	0	2	0	6	0
		Debajo	3	0	2	0	6	0
	2	Arriba	3	338.4 ± 56.3	5	0	3	22.3 ± 3.6
		Debajo	3	1233.3 ± 97.3	5	0	3	132 ± 3.0
	3	Arriba	–	–	–	–	9	123.5 ± 16.6
		Debajo	–	–	–	–	9	649.3 ± 8.0

* Datos no publicados.

– Sin datos.

* Unpublished data.

– No data.

En Xahuayxol, datos de la densidad de pastos marinos obtenidos en septiembre/octubre de 1996 (Ruiz-Zárata et al., 2000) de las Z2 y Z3 y datos no publicados obtenidos en marzo de 2017 de la Z3 fueron comparados con los datos de este estudio (Tabla 6). *H. wrightii* ha estado ausente en la Z2 a lo largo del tiempo; sin embargo, esta especie se encontró en la Z3 después del arribo masivo de *Sargassum* spp., incrementando cinco veces su densidad en un año (de 2017 a 2018). *S. filiforme* ha estado presente en las Z2 y Z3 antes y después del arribo de *Sargassum* spp.; sin

embargo, las densidades han cambiado a lo largo del tiempo. En la Z2, la densidad de *S. filiforme* en 2018 fue dos veces mayor comparado con la reportada en 1996. En la Z3, el resultado fue similar al de la Z2: la densidad de *S. filiforme* en 2018 (tres años después del arribo masivo de sargazo) fue casi al doble comparada con la de 1996. No obstante, en 2017 (dos años después de la aparición de *Sargassum*), la densidad de esta especie disminuyó a la mitad comparada con la reportada en 1996 y en un año (de 2017 a 2018), su densidad se incrementó cuatro veces. *T. testudinum* ha estado presente en las Z2 y Z3 antes y después del arribo de la marea marrón. En la Z2, *T. testudinum* presentó 2.5 veces mayor densidad en 2018 comparado con 1996. En contraparte, la densidad de *T. testudinum* en la Z3 disminuyó ligeramente después del arribo de sargazo.

TABLA 6

Valores promedios (\pm EE) de las densidades (haces/m²) de *Halodule wrightii*, *Syringodium filiforme* y *Thalassia testudinum* obtenidos en septiembre/octubre 1996*, en marzo de 2017** y en este estudio (marzo de 2018) en Xahuayxol, Quintana Roo

TABLE 6

Mean values (\pm SE) of *Halodule wrightii*, *Syringodium filiforme* and *Thalassia testudinum* densities (shoots/m²) obtained on September/October 1996*, March 2017** and this study (March 2018) at Xahuayxol, Quintana Roo

Especie	1996*			2017**			Este estudio (2018)		
	Zona	n	Densidad	Zona	n	Densidad	Zona	n	Densidad

<i>H. wrightii</i>	2	42	0.0	2	–	–	2	15	0.0±0.0
	3	21	0.0	3	72	17.6±9.6	3	75	95.6±42.9
<i>S. filiforme</i>	2	42	472.8	2	–	–	2	15	1014.4±250.8
	3	21	270.5	3	72	129.3±10.9	3	75	519.8±54.4
<i>T. testudinum</i>	2	42	341.7	2	–	–	2	15	851.2±143.9
	3	21	402.3	3	72	278.7±11.7	3	75	305.1±18.8

* Fuente: Ruiz-Zárte et al. 2000.

** Datos no publicados obtenidos de transectos.

– Sin datos.

* Reference: Ruiz-Zárte et al. 2000.

** Unpublished data obtained of transects.

– No data.

DISCUSIÓN

En 2015, la excesiva acumulación de *Sargassum* spp. y su descomposición en la franja costera generó la pérdida de los pastos marinos (van Tussenbroek et al., 2017) en nuestros sitios de estudio, modificando negativamente la estructura de sus praderas. De acuerdo a lo reportado en otras zonas del Caribe mexicano, la Sbt se extendió hasta 200 m alejados de la costa y deterioró la calidad del agua al disminuir el oxígeno disuelto (OD) y el pH, y aumentar la temperatura, la turbidez y los nutrientes en la columna de agua, causando la mortalidad en diversos organismos (van Tussenbroek et al., 2017; Rodríguez-Martínez et al., 2019). Después de casi tres años del primer evento notorio de la Sbt (ocurrido 2015 en las costas del Caribe mexicano), la pérdida de los pastos marinos en Cancún y Xahuayxol, especialmente de *Thalassia testudinum*, fue aún

evidente por la presencia de rizomas muertos expuestos, sugiriendo la erosión y muerte de los pastos marinos a causa de la Sbt en 2015 (van Tussenbroek et al., 2017).

Una población densa de algas rizofíticas dominadas por *Halimeda incrasata* reemplazó la pradera de pastos marinos en los dos sitios de estudio. Sin embargo, registramos una recuperación parcial de las praderas al inicio de 2018. En Cancún, *Halodule wrightii* volvió a colonizar la Z1 (la más cercano a la playa), aunque su biomasa fue aún tres veces menor en 2018 comparado con la reportada en 2008. La pradera de Xahuayxol, no tuvo registros previos de la Z1; sin embargo, en 2016, también fue reportada una pérdida total de la vegetación por evidencia fotográfica de ~50 m a partir de la línea de costa (van Tussenbroek et al., 2017). En 2018, al igual que en Cancún, Xahuayxol registró la presencia de especies pioneras *H. wrightii* y algas rizofíticas, con mayor densidad de *Halimeda* spp. La recuperación parcial de *H. wrightii* probablemente fue a partir de semillas, porque usualmente estas franjas cercanas a la línea de playa dominadas por *H. wrightii* presentaban una alta reproducción sexual, como fue registrado por van Tussenbroek & Muhlia-Montero (2013) en un sitio del Caribe mexicano. *H. wrightii* produce bancos de semillas durmientes y, después un disturbio, estas semillas germinan para formar nuevas praderas (B. I. van Tussenbroek, sin publicar en Inglis 2000). Es poco probable que la recuperación fue a partir de rizomas sobrevivientes, debido a que los delgados rizomas de esta especie almacenan pocas reservas (Peterson et al., 2002).

En la Z2, se registró el retorno del pasto marino *T. testudinum*, aunque en Cancún, la biomasa de las hojas verdes fue 15 veces menor en 2018 que en 2008, y la biomasa abajo de sedimento fue nueve veces menor en 2018 que en 2008. En Xahuayxol, la Z2 incluso tuvo altas densidades de *T. testudinum* y *S. filiforme*, respecto a datos previos de 1996 (Ruíz-Zárate et al., 2000). Esta recolonización fue demasiado rápida para su recuperación a partir de semillas. Las

semillas de *T. testudinum* son cripto-vivíparas (Orpurt & Boral, 1964) y no pueden formar bancos de semillas; por lo tanto, éstas deben ser importadas después una época reproductiva. Adicionalmente, las semillas de esta especie se desarrollan muy lentamente (Kaldy & Dunton, 1999). Tampoco, se puede explicar que la recolonización de la Z2 haya ocurrido por la extensión de la pradera sobreviviente (que fue la de la Z3), porque es un proceso muy lento determinado por las tasas de extensión de los rizomas (Marbà & Duarte, 1998). Por ejemplo, en zonas afectadas por huracanes, la comunidad de pastos marinos no se ha recuperado debido al efecto del enterramiento, incluso 10 años después del evento. Estas zonas fueron principalmente colonizadas por algas rizofíticas y las especies pioneras de pastos marinos *H. wrightii* y *S. filiforme*, mientras que la especie clímax *T. testudinum* estuvo ausente o con muy bajas abundancias (van Tussenbroek, 2011). Por lo tanto, pocas secciones de rizomas de *T. testudinum* probablemente sobrevivieron debido a que su grosor les sirve como órganos de almacenamiento (Lee & Dunton, 1996; Cruz-Palacios & van Tussenbroek, 2005; Cabaço et al., 2008) y a que forman meristemas durmientes (van Tussenbroek et al., 2000). Por su parte, *S. filiforme* pudo haberse recuperado a partir de rizomas sobrevivientes y/o semillas; a diferencia de *T. testudinum*, esta especie puede formar un banco de semillas persistentes (Orth et al., 2000).

En la Z3, con posible crecimiento de la pradera debido al menor impacto de la Sbt, no se registraron cambios visibles en Cancún (B. I. van Tussenbroek, sin publicar). En la Z3 de Xahuayxol se registró una población estable de *T. testudinum* y un aumento de las especies *H. wrightii* y *S. filiforme*, posiblemente por el incremento de nutrientes provenientes del arribo masivo de *Sargassum* (van Tussenbroek et al., 2017; Rodríguez-Martínez et al., 2019). El aporte de nutrientes puede modificar los mecanismos de competencia de los pastos marinos, afectando la relación de la densidad y la biomasa de las poblaciones (Cabaço et al., 2007). Por ejemplo, las praderas de

pastos marinos de Florida cambiaron su dominancia de *T. testudinum* a *H. wrightii*, debido a la continua incorporación de nutrientes durante 8 años (Fourqurean et al., 1995). Por lo tanto, es probable que la llegada de futuras arribazones de *Sargassum* a las costas mexicanas incrementen las concentraciones de nutrientes, lo que podrían modificar la dominancia de especies en las praderas de pastos marinos.

Las algas rizofíticas, especialmente *Halimeda* spp., pudieron haber facilitado la recuperación de los pastos marinos, debido a que contribuyen a la estabilización de los sedimentos (Williams, 1990). Generalmente, estas algas se encuentran en densidades bajas o medias en las praderas de pastos marinos (South, 1983) y son consideradas especies pioneras en la sucesión (Patriquin, 1975; Williams, 1990). De hecho, la presencia inicial de las algas rizofíticas después de un disturbio contribuye a la recolonización de los pastos marinos, los cuales pueden incrementar sus densidades, biomasa y concentraciones de amonio comparado con la de los pastos donde las algas fueron removidas. Por lo tanto, existe una interacción facilitadora entre ambos organismos (Williams, 1990). En Xahuayxol, el aumento de la densidad de pastos marinos en 2018 podría estar mostrando una recuperación de pastos por sucesión clásica dentro de la pradera.

Los datos de granulometría de los sedimentos mostraron proporciones características de las zonas someras cercanas a la costa (Poppe et al., 2000), los cuales se encuentran dentro de los rangos reportados para el Mar Caribe (Calva-Benítez & Torres-Alvarado, 2011). El lodo y la grava aumentaron con respecto a la distancia de la costa. Sin embargo, Cancún tuvo un menor porcentaje el lodo y mayor porcentaje de grava que en Xahuayxol, por lo que este último sitio tiene una mayor compactación de su sedimento. Los resultados de nuestro estudio muestran que ambos sitios tuvieron el mismo comportamiento; la Z1 (con una mayor proporción de arena) fue

diferente a las Z2 y Z3. La arena, el principal sedimento de nuestros sitios de estudio, es un indicador de que los sedimentos han sido depositados durante un tiempo prolongado (Calva-Benítez & Torres-Alvarado, 2011), lo que infiere que la vegetación sumergida de las Z2 y Z3 pudieron establecer el sedimento debido al secuestro de los sedimentos finos.

La estructura de edades de *T. testudinum* en Cancún tuvo un mayor porcentaje de haces sobrevivientes (S 2015) en las Z2 y Z3 comparado con Xahuayxol, donde la Z2 sólo estuvo conformada por haces posteriores a la Sbt de 2015 y la Z3 presentó un menor porcentaje de haces sobrevivientes. Además, la edad máxima registrada para Cancún fue de 9.1 años, mientras que para Xahuayxol fue de 5.7 años. Por lo tanto, se sugiere que la menor afectación observada en la pradera de Cancún pudo deberse a una mayor resistencia de ésta (a pesar de la cercanía a la costa y de la menor extensión de la pradera (100 m)) o al menor arribo de *Sargassum* spp. en la costa. En Xahuayxol, la presencia de rametos sobreviviente sólo encontrados en la Z3, que es la zona más alejada de la línea de costa, podría estar relacionado con el arribo de una mayor cantidad de *Sargassum* spp. o con una mayor permanencia de los lixiviados, la cual estuvo presente hasta diciembre de 2018 (obs. pers.), disminuyendo la disponibilidad de luz.

Aunque la ubicación, la variabilidad ambiental y el grado el grado de acumulación e impacto de *Sargassum* spp. puede influir en las respuestas de cada sitio (van Tussenbroek, 2017), Cancún y Xahuayxol mostraron una recuperación parcial en sus praderas, incluso en la Z1, que fue la zona más afectada. Es decir, a pesar del efecto negativo de la Sbt de 2015, las praderas de pastos marinos en nuestros sitios de estudio pudieron iniciar su recuperación. Sin embargo, la periodicidad y la magnitud de posibles arribos de *Sargassum* spp. a las costas del Caribe mexicano pueden ralentizar la recuperación de estas praderas. De hecho, la pérdida de biomasa de los pastos marinos a gran escala puede iniciar efectos en cascada, alterando los regímenes de los

recursos y la diversidad de las especies (Peterson et al., 2002). Un par de meses después de nuestro muestreo, reincidió la llegada de *Sargassum* spp., con mayor duración y afluencia (de hasta 12,485 m³ algas km⁻¹) que la reportada en 2015 (de hasta 2360 m³ algas km⁻¹), generando una alta mortalidad de organismos durante varios meses (Rodríguez-Martínez et al., 2019). Adicionalmente, la gran cantidad de *Sargassum* pelágico reportada en los últimos años para el océano Atlántico Central y el Mar Caribe (Wang et al., 2019) puede ser un indicador de futuros arribos, lo que podría disminuir la resiliencia de estos ecosistemas que sufren el impacto directo del arribo masivo de *Sargassum*. Incluso, se ha mencionado que, si la frecuencia de las perturbaciones periódicas es mayor al tiempo de recuperación de un sistema, el sistema cambiará permanentemente (van Tussenbroek et al., 2017). Este trabajo brinda información base que ayudaría a evaluar los efectos de futuros arribos de *Sargassum* en las praderas de pastos marinos de nuestros sitios de estudio. Sin embargo, contar con un programa de seguimiento en las praderas de pastos marinos y otros ecosistemas en las costas del Caribe mexicano ayudaría de determinar las zonas más vulnerables o prioritarias para su conservación.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a M. G. Barba-Santos, H. Marcos-Benítez, R. Wong y H. Bahena-Basave por su ayuda en el trabajo de campo y laboratorio. Este estudio forma parte del proyecto “Efecto de las macroalgas de tapete en etapas tempranas del coral masivo *Orbicella annularis* en el Caribe mexicano” (CONACYT Ciencia Básica 2015, No. 257855). Este estudio fue financiado por el proyecto No. 257855 (recursos asignados a J. Espinoza-Avalos y M. A. Ruiz-Zárate), recursos fiscales de la UNAM (asignados a B. I. van Tussenbroek) y fondos personales (N. P. Cetz-Navarro y A. Vega-Zepeda). Permiso de colecta No. PPF/DGOPA-012/17, otorgado por SAGARPA. S. Manzo-

Melchor agradece al CONACYT por la beca de maestría otorgada (No. 721932). *In memoriam* de J. Espinoza-Avalos.

RESUMEN

Las costas del Caribe mexicano se caracterizan por tener amplias extensiones de pradera de pastos marinos, las cuales fueron directamente afectadas en 2015 por el arribo masivo de *Sargassum* pelágico (*S. fluitans* y *S. natans*) y su descomposición, generando la Marea marrón de *Sargassum* (denominada "Sbt"). En 2018, la granulometría, la densidad, biomasa (arriba y debajo) y profundidad de arraigo de tres especies de pastos marinos, y la estructura de edad de *T. testudinum* fueron evaluadas a diferentes distancias de la costa (Z1, Z2 y Z3) en Cancún y en Xahuayxol, en el Caribe mexicano. Además, los datos de biomasa en Cancún y de densidad en Xahuayxol fueron comparados con datos previos (publicados y no publicados) para determinar los cambios en las praderas de pastos marinos. La pradera de Cancún tuvo menor extensión (100 m) que la de Xahuayxol (200 m), donde la arena fue el sedimento predominante. En Cancún, la densidad, la biomasa y la profundidad de arraigo fueron diferentes entre zonas. En la Z1 (0-20 m), *H. wrightii* presentó la mayor densidad, su biomasa de arriba fue mayor que la debajo y su profundidad de arraigo fue intermedia. En la Z2 (30-50 m), *S. filiforme* tuvo mayor densidad y biomasa que *T. testudinum*, aunque con menor profundidad de arraigo que en la Z3. En la Z3 (60-100 m), *T. testudinum* tuvo mayor densidad y mayor biomasa que *S. filiforme*. El 84 % de los haces de *T. testudinum* se reclutaron a partir de 2017 en la Z2, mientras que el 53 % de los haces se reclutaron a partir de 2016 en la Z3. En Xahuayxol, la densidad y la biomasa fueron diferentes entre zonas, mientras que la profundidad de arraigo en la Z1 fue menor a las Z2 y Z3 (60-200 m).

En la Z1, *H. wrightii* tuvo la más baja densidad y biomasa. En la Z2, *T. testudinum* y *S. filiforme* presentaron mayor densidad y biomasa que en la Z3. El 100 % de los haces de *T. testudinum* se reclutaron a partir de 2016 en la Z2, mientras que el 71 % de los haces se reclutaron a partir de 2016 en la Z3. De acuerdo a los registros, las praderas de ambos sitios se han recuperado parcialmente. Así, se sugiere que *H. wrightii* se recuperó a través de semillas (Z1); *T. testudinum* por medio de haces sobrevivientes y *S. filiforme* con haces sobrevivientes y/o semillas (Z2 y Z3). La Sbt tuvo efectos negativos sobre los pastos marinos, pero éstos tienen la capacidad de recuperarse. Sin embargo, la llegada de futuros arribos masivos de *Sargassum* puede disminuir su resiliencia, por lo que este estudio brinda información base para futuras comparaciones.

Palabras clave: disturbio; *Thalassia testudinum*; *Sargassum fluitans*; *Sargassum natans*; reclutamiento de pastos marinos; Quintana Roo.

REFERENCIAS

- Blott, S. J., & Pye, K. (2001). GRADISTAT: a grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. *Earth Surface Processes and Landforms*, 26, 1237-1248.
- Breining, D. R., Breining, R. D., & Hall, C. R., (2016). Effects of surrounding land use and water depth on seagrass dynamics relative to a catastrophic algal bloom. *Conservation Biology*, 31, 67-75.

- Burkholder, J. M., Tomasko, D. A., & Touchette, B. W. (2007). Seagrasses and eutrophication. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 350, 46-72.
- Cabaço, S., Machás, R., & Santos, R. (2007). Biomass–density relationships of the seagrass *Zostera noltii*: a tool for monitoring anthropogenic nutrient disturbance. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 74(3), 557-564.
- Cabaço, S., Santos, R., & Duarte, C. M. (2008). The impact of sediment burial and erosion on seagrasses: A review. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 79, 354-366.
- Calva-Benítez, L. G., & Torres-Alvarado, R. (2011). Carbono orgánico y características texturales de sedimentos en áreas del pasto marino *Thalassia testudinum* en ecosistemas costeros del sureste del Golfo de México. *Universidad y ciencia*, 27(2), 133-144.
- Cortés J., Oxenford, H. A., van Tussenbroek, B. I., Jordán-Dahlgren, E., Cróquer, A., Bastidas, C., & Ogden, J. C. (2019). The CARICOMP network of Caribbean marine laboratories (1985–2007): History, key findings, and lessons learned. *Frontiers in Marine Science*, 5, 519.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neil, R. V., Paruelo, J., Raskin, R. G., Sutton, P., & van den Belt, M. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387, 253-260.
- Cruz-Palacios, V., & van Tussenbroek, B. I. (2005). Simulation of hurricane-like disturbances on a Caribbean seagrass bed. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 324, 44-60.
- Czerny, A. B., & Dunton, K. H. (1995). The effects of in situ light reduction on the growth of two subtropical seagrasses, *Thalassia testudinum* and *Halodule wrightii*. *Estuaries*, 18, 418-427.

- Dawes, C. J., & Lawrence, J. M. (1979). Effects of blade removal on the proximate composition of the rhizome of the seagrass *Thalassia testudinum* Banks ex König. *Aquatic Botany*, 7, 255-266.
- Dawes, C. J., Andorfer, J., Rose, C., Uranowski, C., & Ehringer, N. (1997). Regrowth of the seagrass *Thalassia testudinum* into propeller scars. *Aquatic Botany*, 59, 139-155.
- Di Carlo, G., & Kenworthy, W. J. (2008). Evaluation of aboveground and belowground biomass recovery in physically disturbed seagrass beds. *Oecologia*, 158, 285-298.
- Duarte, C. M., & Sand-Jensen, K. (1990). Seagrass colonization: biomass development and shoot demography in *Cymodocea nodosa* patches. *Marine Ecology Progress Series*, 67, 97-103.
- Duarte, C. M., Marbà, N., Gacia, E., Fourqurean, J. W., Beggins, J., Barrón, C., & Apostolaki, E. T. (2010). Seagrass community metabolism: Assessing the carbon sink capacity of seagrass meadows. *Global Biogeochemical Cycles*, 24, GB4032.
- Espinoza-Avalos, J. (1996). Distribution of seagrasses in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 59, 449-454.
- Fourqurean, J. W., Powell, G. V., Kenworthy, W. J., & Zieman, J. C. (1995). The effects of long-term manipulation of nutrient supply on competition between the seagrasses *Thalassia testudinum* and *Halodule wrightii* in Florida Bay. *Oikos*, 72(3) 349-358.
- Guimaraes, M., Zúñiga, A., Pina, F., & Matos, F., (2013). Hurricane Paloma's effects on seagrasses along Jardines de la Reina archipelago, Cuba. *Revista de Biología Tropical*, 61, 1425-1432.
- Hammerstrom, K. K., Kenworthy, W. J., Whitfield, P. E., & Merello, M. F. (2007). Response and recovery dynamics of seagrasses *Thalassia testudinum* and *Syringodium filiforme* and

- macroalgae in experimental motor vessel disturbances. *Marine Ecology Progress Series*, 345, 83-92.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4, 9.
- Han, Q., & Liu, D. (2014). Macroalgae blooms and their effects on seagrass ecosystems. *Journal of Ocean University of China*, 13, 791-798.
- Hatcher, B. G., Johannes, R. E., & Robertson, A. I. (1989). Review of the research relevant to the conservation of shallow tropical marine ecosystems. *Oceanography and Marine Biology: An annual review*, 27, 337-414.
- Inglis, G. J. (2000). Disturbance-related heterogeneity in the seed banks of a marine angiosperm. *Journal of Ecology*, 88, 88-99.
- Kaldy, J. E., & Dunton, K. H. (1999). Ontogenetic photosynthetic changes, dispersal and survival of *Thalassia testudinum* (turtle grass) seedlings in a sub-tropical lagoon. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 240,193–212.
- Kennedy, H., Beggins, J., Duarte, C. M., Fourqurean, J. W., Holmer, M., Marbà, N., & Middelburg, J. J. (2010). Seagrass sediments as a global carbon sink: Isotopic constraints. *Global Biogeochemical Cycles*, 24, GB4026.
- Kenworthy, W. J., Zieman, J. C., & Thayer, G. W. (1982). Evidence for the influence of seagrasses on the benthic nitrogen cycle in a coastal plain estuary near Beaufort, North Carolina (USA). *Oecologia*, 54, 152-158.

- Lee, K. S. & Dunton, K. H. (1996). Production and carbon reserve dynamics of the seagrass *Thalassia testudinum* in Corpus Christi Bay, Texas, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 143(1/3), 201-210.
- Marbà, N., & Duarte, C. M. (1998). Rhizome elongation and seagrass clonal growth. *Marine Ecology Progress Series*, 174, 269-280.
- McGlathery, K. J. (1995). Nutrient and grazing influences on a subtropical seagrass community. *Marine Ecology Progress Series*, 122, 239-252.
- Nagelkerken, I., Roberts, C. M., van der Velde, G., Dorenbosch, M., van Riel, M. C., de la Morinière, E. C., & Nienhuis, P. H. (2002). How important are mangroves and seagrass beds for coral-reef fish? The nursery hypothesis tested on an island scale. *Marine ecology progress series*, 244, 299-305.
- Orpurt, P. A., & Boral, L. L. (1964). The flowers, fruits and seeds of *Thalassia testudinum* König. *Bulletin of Marine Science of the Gulf and Caribbean*, 14, 296-302.
- Orth, R. J., Harwell, M. C., Bailey, E. M., Bartholomew, A., Jawad, J. T., Lombana, A. V. Moore, K. A., Rhode, J. M., & Woods, H. E. (2000). A review of issues in seagrass seed dormancy and germination: implications for conservation and restoration. *Marine Ecology Progress Series*, 200, 277-288.
- Orth, R. J., Carruthers, J. B., Dennisgon, W. C. Duarte, C. M., Fourqurean, J. W., Heck Jr., K. L., Hughes, R., Kendrick, G. A., Kenworthy, W. J. Olyarnik, S., Short, F. T., Waycott, M., & Williams, S. L. (2006) A global crisis for seagrass ecosystems. *BioScience*, 56, 987-996.

- Patriquin, D. G. (1975). "Migration" of blowouts in seagrass beds at Barbados and Carriacou, West Indies, and its ecological and geological implications. *Aquatic Botany*, 1, 163-189. doi.org/10.1016/0304-3770(75)90021-2
- Peterson, B. J., Rose, C. D., Rutten, L. M., & Fourqurean, J. W. (2002). Disturbance and recovery following catastrophic grazing: studies of a successional chronosequence in a seagrass bed. *Oikos*, 97, 361-370.
- Poppe, L. J., Knebel, H. J., Mlodzinska, Z. J., Hastings, M. E., & Seekins, B. A. (2000). Distribution of surficial sediment in Long Island Sound and adjacent waters: texture and total organic carbon. *Journal of Coastal Research*, 16(3), 567-574
- Rodríguez-Martínez, R. E., Medina-Valmaseda, A. E., Blanchon, P., Monroy-Velázquez, L. V., Almazán-Becerril, A., Delgado-Pech, B., Vásquez-Yeomans, L., Francisco, V., & García-Rivas, M. C. (2019). Faunal mortality associated with massive beaching and decomposition of pelagic *Sargassum*. *Marine Pollution Bulletin*, 146, 201-205.
- Romeu, E. (1996). Pastos marinos, una cuna para la biodiversidad. *Biodiversitas*, 5, 10-14.
- Ruiz-Zárate, M. A., Espinoza-Avalos, J., Carricart-Ganivet, J. P., & Fragoso, D. (2000). Relationships between *Manicina areolata* (Cnidaria: Scleractinia), *Thalassia testudinum* (Anthophyta) and *Neogoniolithon* sp. (Rhodophyta). *Marine Ecology Progress Series*, 206, 135-146.
- South, G. R. (1983). Benthic marine algae. In: G. R. South., W. Junk (Eds.), Biogeography and ecology of the island of Newfoundland (pp. 385-420). Dr. W. Junk Publisher, *The Hague*.
- van Tussenbroek, B. I. (1994). Aspects of the reproductive ecology of *Thalassia testudinum* in Puerto Morelos reef lagoon, Mexico. *Botanica Marina*, 37, 413-419.

- van Tussenbroek, B. I., Galindo, C. A., & Marquez, J. (2000). Dormancy and foliar density regulation in *Thalassia testudinum*. *Aquatic Botany*, *68*, 281-295.
- van Tussenbroek, B. I. (2011). Dynamics of seagrasses and associated algae in coral reef lagoons. *Hidrobiológica*, *21*(3), 293-310.
- van Tussenbroek, B. I., & Muhlia-Montero, M. (2013). Can floral consumption by fish shape traits of seagrass flowers? *Evolutionary Ecology*, *27*, 269-284.
- van Tussenbroek, B. I., Cortés, J., Collin, R., Fonseca, A. C., Gayle, P. M. H., Guzmán, H. M., Jácome, G. E., Juman, R., Koltés, K. H., Oxenford, H. A., Rodríguez-Ramírez, A., Samper-Villareal, J., Smith, S. R., Tschirky, J. J., & Weil, E. (2014). Caribbean-wide, long-term study of seagrass beds reveals local variations, shifts in community structure and occasional collapse. *PLoS ONE*, *9*, e90600.
- van Tussenbroek, B. I., Hernández-Arana, H. A., Rodríguez-Martínez, R. E., Espinoza-Avalos, J., Canizales-Flores, H. M., González-Godoy, C. E., Barba-Santos, M. G., Vega-Zepeda, A., & Collado-Vides, L. (2017). Severe impacts of brown tides caused by *Sargassum* spp. on near-shore Caribbean seagrass communities. *Marine pollution bulletin*, *122*, 272-281.
- Wang, M., Hu, C., Barnes, B. B., Mitchum, G., Lapointe, B., & Montoya, J. P. (2019). The great Atlantic *Sargassum* belt. *Science*, *365*, 83-87.
- Webster, R., Dellepenna, T., Taylor, A., & Roberts, C. (2008). A quantitative investigation of the role of *Sargassum* accumulation plays in inhibiting sand erosion on Galveston Island's West-end beaches. Symposium conducted at the meeting of the *Sargassum* Symposium, Corpus Christi, TX.

Williams, S. L. (1990). Experimental studies of Caribbean seagrass bed development. *Ecological Monographs*, 60, 449-469.

CONCLUSIONES GENERALES

La Marea marrón de *Sargassum* o Sbt se presentó como un disturbio con múltiples efectos en las praderas de pastos marinos, ya que afectó severamente los primeros metros posteriores a la línea de costa. Es decir, se observó la pérdida total de la vegetación sumergida, lo cual afectó la supervivencia y el mantenimiento de estas praderas. Sin embargo, las praderas de pastos marinos de ambos sitios de estudio mostraron una recuperación parcial dentro de sus poblaciones, incluso en la Z1, que fue la más afectada por estar al inicio de la costa. La Z1 quedó desprovista de vegetación después de la Sbt de 2015; sin embargo, la presencia de *Halodule wrightii* ocurrió dos años posteriores al evento. Adicionalmente, la presencia de las algas rizofíticas, principalmente *Halimeda* spp., pudo haber facilitado la recuperación de los pastos marinos, ya que son especies pioneras que estabilizan el sedimento e incorporan nutrientes a las praderas.

En Z2 y Z3, *Thalassia testudinum* era la especie dominante; sin embargo, las densidades de *T. testudinum* registradas fueron menores a las reportadas en los registros históricos. Además, *Syringodium filiforme* aumento en su densidad en la Z2. Es posible que la pradera se encuentre en estado de recuperación por sucesión; sin embargo, el clímax de la población podría ser observable, incluso una década posterior a la pérdida total de vegetación de pastos marinos de acuerdo a lo reportado en otros estudios realizados. La presencia del bajo número de haces o rametos sobrevivientes alejados de la costa demuestra el daño causado por la presencia de la Sbt, especialmente en las primeras zonas. Sin

embargo, la presencia de haces jóvenes (i.e., reclutados después de la Sbt de 2015) indica la capacidad de recuperación de las praderas de *T. testudinum*.

Aunque ambas praderas se encuentran en proceso de recuperación, se desconoce la dirección y el tiempo que requerirá su recuperación. Un proceso periódico y de gran magnitud, como la llegada de futuras Sbt, puede provocar un conjunto de daños acumulados en las praderas de pastos marinos. Este daño acumulado podría ralentizar, detener o modificar el ecosistema por tiempo indefinido. Por lo tanto, es importante generar información que ayude a conocer los efectos ésta y futuras Sbt sobre las praderas de pastos marinos.

LITERATURA CITADA

- Bauman, AG, Burt JA, Feary DA, Marquis E, Usseglio P. 2010. Tropical harmful algal blooms: An emerging threat to coral reef communities? *Mar Pollut Bull* 60(11):2117-2122.
- Burkholder JM, Tomasko DA, Touchette BW. 2007. Seagrasses and eutrophication. *J Exp Mar Biol Ecol* 350(1-2):46-72.
- Cabaço S, Santos R. 2007. Effects of burial and erosion on the seagrass *Zostera noltii*. *J Exp Mar Biol Ecol* 340(2):204-212.
- Cabaço S, Santos R, Duarte CM. 2008. The impact of sediment burial and erosion on seagrasses: a review. *Estuar Coast Shelf S* 79(3):354-366.
- Cruz-Palacios V, Van Tussenbroek BI. 2005. Simulation of hurricane-like disturbances on a Caribbean seagrass bed. *J Exp Mar Biol Ecol* 324(1):44-60.
- Czerny AB, Dunton KH. 1995. The effects of in situ light reduction on the growth of two subtropical seagrasses, *Thalassia testudinum* and *Halodule wrightii*. *Estuaries* 18: 418-427.
- Dawes CJ, Andorfer J, Rose C, Uranowski C, Ehringer N. 1997. Regrowth of the seagrass *Thalassia testudinum* into propeller scars. *Aquat Bot* 59:139-155.
- Di Carlo G, Kenworthy WJ. 2008. Evaluation of aboveground and belowground biomass recovery in physically disturbed seagrass beds. *Oecol* 158(2):285-298.
- Duarte CM, Marbà N, Garcia, E, Fourqurean JW, Beggins J, Barrón C, Apostolaki ET. 2010. Seagrass community metabolism: Assessing the carbon sink capacity of seagrass meadows. *Global Biogeochem CY* 24:GB4032.
- Espinoza-Avalos J. 1996. Distribution of seagrasses in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Bull Mar Sci* 59(2):449-454.

- Guimaraes M, Zúñiga A, Pina F, Matos F. 2013. Hurricane Paloma's effects on seagrasses along Jardines de la Reina archipelago, Cuba. *Rev Biol Trop* 61(3):1425-1432.
- Hammerstrom KK, Kenworthy WJ, Whitfield PE, Merello MF. 2007. Response and recovery dynamics of seagrasses *Thalassia testudinum* and *Syringodium filiforme* and macroalgae in experimental motor vessel disturbances. *Mar Ecol Prog Ser* 345:83-92.
- Lara-Lara JR, Arreola-Lizárraga JA, Calderón-Aguilera LE, Camacho-Ibar VF, De la Lanza-Espino G, Escofet-Giansone A, Espejel-Carbajal MI, Guzmán-Arroyo M, Ladah LB, López-Hernández M, et al. 2008. Los ecosistemas costeros, insulares y epicontinentales, en Capital natural de México. Conocimiento actual de la biodiversidad. *Conabio, México* 1:109-134.
- McGlathery KJ, Sundbäck K, Anderson, IC. 2007. Eutrophication in shallow coastal bays and lagoons: the role of plants in the coastal filter. *Mar Ecol Prog Ser* 348:1-18.
- Orth RJ, Carruthers TJ, Dennison WC, Duarte CM, Fourqurean JW, Heck KL, Hughes AR, Kendrick GA, Kenworthy WJ, Olyarnik S, et al. 2006. A global crisis for seagrass ecosystems. *Biosci* 56(12):987-996.
- Rodríguez-Martínez RE, Van Tussenbroek B, Jordán-Dahlgren E. 2016. Afluencia masiva de sargazo pelágico a la costa del Caribe mexicano (2014–2015). Florecimientos algales nocivos en México. Ensenada, Mexico: CICESE 352-365.
- Rodríguez-Martínez RE, Medina-Valmaseda AE, Blanchon P, Monroy-Velázquez LV, Almazán-Becerril A, Delgado-Pech B, Vásquez-Yeomans L, Francisco V, García-Rivas MC. 2019. Faunal mortality associated with massive beaching and decomposition of pelagic *Sargassum*. *Mar Pollut Bull* 146:201-205.

- Romeu E. 1996. Pastos marinos: una cuna para la biodiversidad. *Biodiversitas* 2(5):10-14.
- Ruiz-Zárate MA, Espinoza-Avalos J, Carricart-Ganivet JP, Fragoso D. 2000. Relationships between *Manicina areolata* (Cnidaria: Scleractinia), *Thalassia testudinum* (Anthophyta) and *Neogoniolithon* sp. (Rhodophyta). *Mar Ecol Prog Ser* 206:35-146.
- Short FT, Wyllie-Echeverria S. 1996. Natural and human-induced disturbance of seagrasses. *Environ Conserv* 23(1):17-27.
- Smetacek V, Zingone A. 2013. Green and golden seaweed tides on the rise. *Nature* 504:84-88.
- Van Tussenbroek BI. 2011. Dynamics of seagrasses and associated algae in coral reef lagoons. *Hidrobiologica* 21(3):293-310.
- Van Tussenbroek BI, Cortés J, Collin R, Fonseca AC, Gayle PM, Guzmán HM..., Rodríguez-Ramírez A. 2014. Caribbean-wide, long-term study of seagrass beds reveals local variations, shifts in community structure and occasional collapse *PloS One* 9(3):e90600.
- Van Tussenbroek BI, Hernández-Arana HA, Rodríguez-Martínez RE, Espinoza-Avalos J, Canizales-Flores HM, González-Godoy CE, Barba-Santosa MG, Vega-Zepeda A, Collado-Vides L. 2017. Severe impacts of brown tides caused by *Sargassum* spp. on near-shore Caribbean seagrass communities. *Mar Pollut Bull* 122(1-2):272-281.