



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

**Crecimiento y asignación de biomasa
radicular de *Thalassia testudinum* y
Syringodium filiforme, en praderas marinas
monoespecíficas y mixtas de la región de
Barú, Caribe suroccidental**

Juan Sebastian Vega Rojas, Biol.

Universidad Nacional de Colombia
Instituto de Estudios en Ciencias del Mar - CECIMAR
Santa Marta, Colombia

2020

Crecimiento y asignación de biomasa radicular de *Thalassia testudinum* y *Syringodium filiforme*, en praderas marinas monoespecíficas y mixtas de la región de Barú, Caribe suroccidental

Juan Sebastian Vega Rojas, Biol.

Trabajo de investigación presentado como requisito parcial para optar al título de:
Magister en Ciencias – Biología

Director (a):

Ph.D. José Ernesto Mancera Pineda

Línea de Investigación:

Biología Marina

Grupo de Investigación:

Modelación de Ecosistemas Costeros

Universidad Nacional de Colombia

Instituto de Estudios en Ciencias del Mar - CECIMAR

Santa Marta, Colombia

2020

Les pongo en contexto este proyecto: Se generó con ahorros, apoyo de mi familia y de mi director de tesis, todo con un fin: la ciencia se hace a pulso, sin tener grandes laboratorios y enormes cantidades de dinero. Mi familia y en especial mi padre me enseñaron algo “Con pasión y el mayor esfuerzo, todo vale la pena con grandes resultados”

Es un mensaje para todos aquellos que piensan que con un proyecto financiado es la única forma de hacer ciencia: yo les digo a los que no tuvimos esa oportunidad, es posible.

Dedicado a mi padre que anda vagando por las estrellas, a mi amada familia por aguantar un biólogo loco con amante de las plantas acuáticas y un profesor y amigo con gran paciencia.

Agradecimientos

Agradecer a la Universidad Nacional de Colombia – Sede Caribe por la oportunidad de pertenecer al programa de la maestría en ciencias – Biología con el énfasis en biología marina y demostrarme el otro 50% que tenemos en Colombia.

Agradecer a todos los que participaron en especie y económicamente al proyecto: a mi familia y en especial a mi hermana que creyó en el proyecto desde un inicio. A mi director de proyecto por tener en cuenta la creación de conocimiento nuevo en los pastos marinos colombianos, su paciencia y su persistencia para lograr este proyecto. A los estudiantes de la asignatura Biología y Ecología Marina de los años 2016 y 2017 la Universidad Nacional de Colombia – Sede Bogotá ya que sin sus salidas hubiese sido imposible la puesta en marcha de este proyecto.

A la Universidad Nacional de Colombia – Sede Bogotá por el apoyo económico a mi manutención en la maestría gracias a la Beca Asistente Docente y la oportunidad de crecer profesionalmente con experiencia en la docencia.

Al profesor Sven Zea por sus consejos y ánimos en momentos difíciles y al Instituto de Investigaciones Marino Costeras - INVEMAR por acogerme en sus instalaciones como un segundo hogar.

Por último, al Mar Caribe, a las personas del archipiélago del Rosario y la península Isla de Barú por su calidez y apoyo en mis campos a la región. A las plantas por permitirme aprender de ellas y enseñarme todo lo que se.

Resumen

Crecimiento y asignación de biomasa radicular de *Thalassia testudinum* y *Syringodium filiforme*, en praderas marinas monoespecíficas y mixtas de la región de Barú, Caribe suroccidental

Este proyecto tuvo como fin indagar sobre la influencia de los mixtaje (combinación de dos especies de pastos marinos sobre una misma área) de praderas marinas de las especies *Thalassia testudinum* y *Syringodium filiforme* sobre los valores de biomasa total y sus fracciones radicular (Raíz y Rizoma) y foliar(Hoja), las condiciones físicas (tamaño de las partículas del sedimento) y químicas (contenido de materia orgánica y carbono orgánico) del sedimento, y la producción de raíces mediante una nueva metodología para el estudio in situ de incubación de biomasa radicular mediante bolsas de poli sombra.

Se demostró que en la mayoría de las muestras existe una influencia positiva de los mixtajes en los valores de biomasa y que esta varía en torno a la ubicación y las condiciones diferenciales de cada una de las praderas que se analice. Se encontró de igual forma que los entornos con menor disposición de partículas en la columna de agua tienen los valores más altos de biomasa en mixtajes y que pese a eso, la temporada influye considerablemente en la producción de biomasa de la fracción foliar y radicular. La relación entre las fracciones de la biomasa se ve alterada y, tanto la alocaación como la relación entre los valores de biomasa foliar y radicular, cambia considerablemente invirtiéndose más hacia la biomasa foliar en temporada de menor lluvia y mayor inversión en biomasa radicular en temporada lluvia. En la biomasa existe un efecto mixto entre la temporada, localidad y composición de la muestra sobre los valores de esta, siendo significativo en la biomasa de hoja y rizoma.

Los mixtajes cambian considerablemente las características físicas como el tamaño de las partículas del sedimento significativamente los valores de los tamaños de las partículas más grandes y la temporada parece afectar en gran medida los valores de las partículas más pequeñas del sedimento. Pese a eso, la localidad influye en gran medida las condiciones físicas del sedimento. En cuanto al contenido de materia orgánica y carbono orgánico en el sedimento, los mixtajes parecen no tener efecto significativo en el

contenido de Locas características tanto foliar hasta 30 cm de profundidad, a comparación de la temporada y la localidad los cuales si tienen efecto en los valores foliares de estos dos y únicamente la localidad influye sobre los valores a 30 cm de profundidad.

En cuanto al crecimiento radicular se demostró que a la par con los valores de biomasa por temporadas, se denota mayor crecimiento radicular en temporada de mayor precipitación, pese a eso, no siempre los mixtajes presentan los mayores valores en Locas temporadas. La temporada seca influye en el crecimiento del *S. filiforme* con valores más altos que los de los mixtajes en Locas localidades. La especie *T. testudinum* por otro lado, demuestra ser de lento crecimiento con los valores de biomasa radicular más bajos para un periodo de cinco meses de incubación de pastos. Para Colombia, son los primeros datos que se obtienen del comportamiento de las praderas en cuanto a su crecimiento radicular y la alocaión de biomasa en temporada de alta pluviosidad y baja.

Palabras clave: pastos marinos, praderas mixtas, Caribe, *Thalassia testudinum*, *Syringodium filiforme*, Colombia, biomasa, crecimiento radicular.

Abstract

Growth and allocation of root biomass of *Thalassia testudinum* and *Syringodium filiforme*, in monospecific and mixed seagrass beds of the Barú region, southwestern Caribbean

The purpose of this project was to investigate the influence of the mixed (combination of two species of seagrasses on the same area) in marine seagrass beds of the species *Thalassia testudinum* and *Syringodium filiforme* on the values of total biomass and its underground (Root and Rhizome) and foliar (Leaf) fractions, the physical conditions (size of sediment particles) and chemical conditions (organic matter and organic carbon content) of the sediment, and the production of roots through a new methodology for the in situ study of biomass incubation root through poly shadow bags.

We demonstrated that in most of the samples there is a positive influence of the mixages on the biomass values and that this varies around the location and the differential conditions of each one of the seagrass that is analyzed. It was found in the same way that the environments with less particle disposition in the water column have the highest values of biomass in mixages and that despite this, the season has a considerable influence on the biomass production of the foliar and underground fraction. The relationship between the fractions of the biomass is altered and, both the allocation and the relationship between the values of surface and underground biomass, changes considerably by investing more towards leaf biomass in the season of less rain and greater investment in root biomass in rainy season. In the biomass there is a mixed effect between the season, location and composition of the sample on the values of this, being significant in the biomass of leaf and rhizome.

Mixed seagrass beds were significantly change the physical characteristics as the size of the sediment particles significantly values the sizes of the larger particles and the season seems to greatly affect the values of the smallest particles of the sediment. Despite this, the locality greatly influences the physical conditions of the sediment. Regarding the content of organic matter and organic carbon in the sediment, the mixtations seem to have no significant effect on the content of both characteristics, both foliarup to 30 cm

deep, compared to the season and the locality which do have an effect on the foliar values of these two and only the locality influences the values at 30 cm depth.

In terms of root growth, it was shown that, along with seasonal biomass values, greater root growth is recorded in the season of greater precipitation, despite this, mixages do not always present the highest values in both seasons. The dry season influences the growth of *S. filiforme* with higher values than those of the mixtajes in both locations. The species *T. testudinum* on the other hand, proves to be of slow growth with the lowest values of root biomass for a period of five months of pasture incubation. For Colombia, it is the first data obtained from the behavior of the prairies in terms of root growth and allocation of biomass in high rainfall and low season.

Keywords: Seagrass, mixed meadows, Caribbean, *Thalassia testudinum*, *Syringodium filiforme*, Colombia, biomass, root growth.

Tabla de contenidos

Agradecimientos	V
Resumen	VI
Abstract.....	VIII
Marco teórico y estado del arte.....	1
Justificación	8
Objetivos.....	10
Objetivo general.....	10
Objetivos específicos	10
2 Capítulo 1: Asignación de biomasa en praderas mixtas y monoespecíficas de <i>Thalassia testudinum</i> y <i>Syringodium filiforme</i> en la península Isla de Barú, Caribe Occidental.....	11
2.1 Resumen.....	11
2.2 Introducción.....	12
2.3 Materiales y métodos.	14
2.3.1 Área de trabajo	14
2.3.2 Muestreo.....	17
2.3.3 Biomasa de pastos marinos y fracciones.....	18
2.3.4 Propiedades físicas y químicas del sedimento	19
2.3.5 Análisis de Laboratorio	20
2.3.6 Análisis estadístico	21
2.4 Resultados	21
2.4.1 Asignación y distribución de biomasa	21
2.4.2 Propiedades físicas del sedimento	27
2.4.3 Propiedades químicas del sedimento	29

2.5	Discusión.....	32
3	Capítulo 2: Biomasa y producción radicular en praderas mixtas y monoespecíficas de <i>Thalassia testudinum</i> y <i>Syringodium filiforme</i> en ambientes costeros e insulares del Caribe Occidental colombiano.	39
3.1	Resumen:.....	39
3.2	Introducción.....	40
3.3	Materiales y métodos.	42
3.3.1	Área de trabajo	42
3.3.2	Diseño Experimental.....	43
3.3.3	Biomasa de raíz y rizoma en pastos marinos	44
3.3.4	Crecimiento radicular	44
3.3.5	Laboratorio.....	45
3.3.6	Análisis estadístico	46
3.4	Resultados	46
3.4.1	Asignación y distribución de biomasa radicular	46
3.4.2	Crecimiento radicular	49
3.5	Discusión.....	52
4	Bibliografía	56

Marco teórico y estado del arte

Los pastos marinos constituyen uno de los grupos ecológicos más importantes en los sistemas costeros debido a los numerosos procesos en los cuales interviene como agente promotor de la sedimentación, trampa de sedimento, acreción de sistemas, alta productividad primaria y secuestro prolongado del carbono (Armitage & Fourqurean, 2016; Barbier et al., 2011; Fourqurean et al., 2012; Mtwana, Koch, Barbier, & Creed, 2016). Estas fanerógamas constituyen cerca del 0,02 % de la diversidad de plantas del mundo correspondiente a cinco familias de angiospermas y <60 especies (Hartog & Kuo, 2006; Hogarth, 2012; Larkum, Orth, & Durarte, 2006). Estas plantas únicamente se encuentran confinadas a ambientes marinos y sus historias de vida han propiciado un amplio espectro en la colonización de estas especies a lo largo de todo el globo: desde zonas templadas hasta tropicales constituidas en seis grandes áreas de influencia en el globo que, aunque no es claro, se estima un rango global 17.7 a 60 millones de ha entre las cuales se encuentra el Caribe colombiano en la zona tropical-atlántica con 43.223 hectáreas de cobertura vegetal y cinco especies entre las que se encuentran *Thalassia testudinum* y *Syringodium filiforme* con mayor distribución (Díaz, Barrios, & Gomez-López, 2003; Hartog & Kuo, 2006; Short, Carruthers, Dennison, & Waycott, 2007).

En contraste con las monocotiledóneas terrestres, las plantas marinas tienen que vivir en ambientes marinos o altamente salinos, lo que ha influido profundamente en su morfología y anatomía (Hogarth, 2012). Esta puede variar conforme a los grupos taxonómicos y modificarse dependiendo las condiciones en las que crezcan: Las hojas pueden ser ovaladas con pequeños tallos, filamentosas y aplanadas siendo cortas o largas; los rizomas entre delgados, alargados y gruesos y las raíces entre numerosas y pocas (Creed, 1997; Hogarth, 2012; Rattanachot & Prathep, 2015b).

Estas fanerógamas al igual que los pastos terrestres, se desarrollan bajo un patrón de crecimiento rizomatoso; la estrategia es extenderse bajo meristemas apicales desarrollando vástagos genéticamente iguales e interconectados mediante una completa red de rizomas como forma de reproducción asexual (Short et al., 2011). Así los pastos mantienen una capa consistente denominada rizosfera; esta permite el agarre al sedimento y la optimización en la captura de elementos nutritivos desde la columna de agua o el sedimento, de este modo la cobertura vegetal se extiende de forma vertical y

horizontal mediante la ubicación de meristemos secundarios o meristemos apicales dispuestos de manera vertical (Hogarth, 2012; Larkum, Orth, & Duarte, 2015). Existe entonces un crecimiento constante y relativo a la tasa de captura de sedimento en el sistema y se mantiene un recambio de la biomasa foliar y radicular sumiendo toda la biomasa al interior de sustrato.

Si bien, bajo la amenaza de cambio climático global generado por el aumento de las emisiones de CO₂ y otros gases desde 280 a 390 ppm en los últimos 50 años, las praderas pastos marinos ha sufrido fuertes alteraciones considerables en su producción primaria y aun la amenaza latente de la acidificación de los sistemas oceánicos en 0.2 puntos de pH a prendido las alarmas en esclarecer los efectos en el cambio de las dinámicas de los pastos marinos (Waycott et al., 2009). Este fenómeno aumenta las problemáticas ambientales y sociales: afecta la calidad de vida humana con la diversidad biológica y la reducción en los servicios ecosistémicos brindados (Caldeira & Wickett, 2003; Duarte, 2015; Hansen, Ruedy, Sato, & Lo, 2010).

Los modelos de cambio climático pronostican para el Caribe serios impactos como inundación costera, erosión de playas, afectación de obras civiles y blanqueamiento coralino. Por lo que se ha reconocido la conveniencia de basar la mitigación y adaptación al cambio climático en servicios ecosistémicos (Barbier et al., 2011; Mtwana et al., 2016). Las praderas de pastos marinos proveen importantes servicios, dentro de los que se destaca la alta capacidad de fijar carbono a través de la biomasa vegetal y acumularlo principalmente en los suelos, los cuales son en gran parte anaeróbicos, con lo cual el carbono allí acumulado puede ser preservado por milenios (Fourqurean et al., 2012; Macreadie, Baird, Trevathan-tackett, Larkum, & Ralph, n.d.; Mateo, Romero, Pérez, Littler, & Littler, 1997). El secuestro de carbono como servicio ecosistémico, puede ser utilizado para generar políticas públicas a nivel local, que aseguren el manejo más adecuado de los ecosistemas que lo proveen (Thomas, 2016; Zarate-Barrera & Maldonado, 2015).

El carbono fijado a través de la fotosíntesis por las especies vegetales que conforman los humedales costeros, es posteriormente almacenado en cuatro depósitos: biomasa viva sobre el suelo; biomasa muerta sobre el sedimento; biomasa viva bajo el suelo (raíces y rizomas), y suelo ó sedimento (Howard, Hoyt, Isensee, Pidgeon, & Telszewski, 2014).

Tabla 1. Comparativo en el secuestro y reservas de carbono entre los ecosistemas marinos costeros (Mcleod et al., 2017).

Ecosistema	Rango Local de C		Tasa global de secuestro de carbono (TgC yr-1)	Reserva
	Secuestrado (gC m-2 yr-1)	Reserva local de C en sedimento (MgC ha-1)		global de C en sedimento (Pg C)
Marismas	218±24	162 (259)	4,8–87,3	0,4–6,5
Manglares	163	255 (683.4)	22,5–24,9	9,4–10,4
Pastos Marinos	138±38	139,7 (372)	48,0–112	4,2–8,4

El carbono almacenado por los humedales costeros se ha denominado “carbono azul” (Grimsditch, Alder, & Nakamura, 2013; Lau, 2013; Nellemann et al., 2009) y su tiempo de renovación es muy inferior frente al almacenado por sumideros de tierra firme. Los suelos de los humedales perduran en estado hipóxico o anóxico debido a su permanente saturación de agua, lo cual limita considerablemente la oxidación del carbono y su liberación a la atmósfera, propiciando así, su almacenamiento en el tiempo (Hendriks, 2013). Estimaciones a escala global indican que los contenidos de carbono en ecosistemas costeros son mucho mayores que en ecosistemas terrestres, mientras en los primeros el rango medido está entre 18 y 1713 g C m², en los segundos está entre 0.7 y 13.1 g C m² (Tabla 1) (Mcleod et al., 2017). Así mismo, la acumulación de carbono en ecosistemas de tierra firme puede ser de años o décadas, el carbono azul puede almacenarse por más de 3.000 años como ha sido demostrado en marismas al norte de Nueva Inglaterra y manglares en Belice (Howard et al., 2014; Kristensen, Bouillon, Dittmar, & Marchand, 2008).

Las hojas de los pastos suelen degradarse lentamente en algunas exportarse a otros sistemas como los manglares y las marismas. Solo a través de sus raíces y rizomas, los pastos marinos depositan grandes cantidades de materia orgánica en el sedimento y estudios describen que alrededor del 95% del carbono en las praderas marinas es constituido por productos orgánicos de las fanerógamas. Por lo tanto, constituyen un importante sumidero de CO₂, responsable de aproximadamente el 15% del almacenamiento total de carbono en el océano (Fourqurean et al., 2012).

Si, los factores abióticos y bióticos pueden afectar la producción de biomasa aérea y radicular; consecuente a esto el carbono que es inmerso y secuestrado en el sedimento varía en función de ellos (Duarte & Chiscano, 1999). Los artículos van desde sugerir que las especies con mayor biomasa radicular tienen una mayor capacidad de

almacenamiento de carbono en el sedimento hasta la influencia de otros organismos en la captación y secuestro de carbono en los sedimentos marinos (Ricart et al., 2015; Serrano, Rozaimi, & Lavery, 2013). La influencia de la lenta rotación de los materiales subterráneos, como describir que la morfología del pasto ya bien sea lámina como cilíndrico, infliere en la tasa de sedimentación permitiendo atrapar eficientemente la biomasa que se encuentra debajo.

Tabla 2. Rangos de biomasa total en praderas marinas mundiales, adaptado y modificado (Fourqurean et al., 2012)

Región	n	Biomasa de pradera (MgC ha ⁻¹)
Pacífico Noroeste	5	0.97±1.02
Pacífico Sudeste	0	ND
Atlántico Norte	50	0.86±0.19
Gran Caribe Sur (Colombia, Venezuela, Panamá)	2	11.9±0.94
Gran Caribe Norte (Florida, México, Costa rica)	44	0.84±0.17
Mediterráneo	57	7.29±1.62
Atlántico Sur	5	1.06±0.51
Indo pacífico	47	0.61±0.26
Australia Sur	40	2.34±0.63

Tabla 3. Resumen la incidencia en la producción primaria de factores abióticos y bióticos.

Factores	Influencia sobre producción	
	primaria	Fuente
Estacionalidad	Alta	(Sfriso & Ghetti, 1998)
pH	Alta	(Guinotte & Fabry, 2008; Unsworth, Collier, Henderson, & McKenzie, 2012)
Temperatura	Variable	(Lee, Park, & Kim, 2007)
Oxígeno	Alta	(Smith, Dennison, & Alberte, 1984)
Nutrientes	Variable	(Dennisonl, 1999; Harlin, 1981; Road, 1987)
Profundidad	Baja	(Lee et al., 2007)
Luz (Irradiación)	Moderada	(Lee et al., 2007)
Turbidez del agua	Baja	(Erftemeijer, Riegl, Hoeksema, & Todd, 2012)
Partículas en la columna de agua	Baja	(Erftemeijer, Robin, & Iii, 2006)
Sedimentación	Variable	(Bulletin, 2015)
Tamaño del sedimento	Moderada	(Rattanachot & Prathep, 2015b)
Composición	Variable	(Carlos M Duarte & Chiscano, 1999; Carlos M Duarte & Gallegos, 1998)
Fauna y flora asociada	Moderada	(Bostro, Jackson, & Simenstad, 2006)
Herbívora	Moderada	(Jr & Valentine, 2006)

Factores como el pH, el oxígeno en sedimento y en la columna de agua así como los nutrientes juegan un papel crítico a la hora del asentamiento de las especies y tienen

mayor relación en la producción primaria al igual que propicia la mezcla, la disposición de las especies y el alcance de la biomasa radicular en profundidad y la misma productividad primaria en una pradera (Duarte & Chiscano, 1999; Fourqurean & Zieman, 1991; Lee et al., 2007).

Se han reportado los topes de la producción radicular entre 2 a 40 cm de profundidad del sedimento; y ya más afondo las interacciones del sistema radicular agregan y aseguran la MO en el sedimento hasta el fondo de la plataforma. Aunque los procesos de retención de carbono se dan debido a la dinámica ecosistémica donde participan de una otra forma los procesos de sedimentación, no re mineralización e inclusión y flujo del carbono inorgánico/orgánico en el metabolismo de la fauna, flora (incluyendo algas) en las praderas marinas cabe recalcar que entre un 70 a 80 % de la biomasa radicular da origen al 90 % de la MO inmersa en el sedimento (Bay, Lee, & Dunton, 1996).

El estudio del crecimiento de las raíces es crucial para entender cómo funciona la acumulación y el secuestro de carbono: Tanto los rizomas como los brotes siguen un comportamiento plagiotrópico y pueden colonizar nuevos sustratos. Ya que la sedimentación en estas áreas es un proceso constante y debido a esto las plantas se enfrentan al enterramiento, los rizomas también crecen verticalmente (rizomas ortotrópicos) y ese crecimiento permite un enlace en la acreción de los fondos de las praderas marinas y el secuestro de carbono, oscilando entre especies y praderas a lo largo del globo entre 10 y 100 cm por siglo (Hogarth, 2012; Marbà & Duarte, 2001; Romero, Pérez, Mateo, & Sala, 1994).

Adicional a esto, la asignación en biomasa y consigo la extensión de los rizomas y raíces es diferencial de acuerdo con las variaciones en los factores mencionados en la tabla T3; ambos tejidos al tener funciones y morfologías diferentes favorecen la optimización de las funciones que fisiológicamente tiene que cumplir la planta para sobrevivir como la extensión de la cobertura, creación de vástagos y la obtención de nutrientes en el sedimento, incluso, en la columna de agua (Touchette, 2007).

La biomasa radicular también puede estar distribuida de manera diferencial a lo largo de una gradiente de profundidad en el sedimento (Duarte & Gallegos, 1998; Rattanachot & Prathep, 2015). Los Localidades modifican la distribución de la biomasa y existe un alcance de estas raíces y rizomas dependiendo de la especie en cuestión. Especies con un soporte ancho y mayor producción de biomasa radicular llegan más profundo (ej.

Thalassia testudinum; *Thalassia hemprichii*; *Enhalus acoroides* entre 20 a 31,5 cm) mientras que especies que no invierten mucho o su producción radicular es baja llegan a un alcance más bajo en el sedimento (ej. *Halophila ovalis*; *Cymodocea rotundata*; *Syringodium filiforme*; *Halodule uninervis* entre 7,5 a 19,5 cm) (Duarte & Gallegos, 1998; Hemminga, 1998; Rattanachot & Prathep, 2015). Esto concuerda con las diferentes morfologías y adaptaciones que posee cada una de las especies de pasto marino por lo que una pradera puede diferir en cuando a su crecimiento radicular si posee más de una especie de pastos marinos (Hogarth, 2012).

Desde luego, la distribución de la biomasa radicular en el sedimento también tiende a cambiar cuando las especies se encuentran en estado de praderas mixtas, la competencia y otras interacciones permiten la adquisición diferencial de los recursos por lo que la producción radicular y el establecimiento de una rizosfera estable puede variar en cuanto al tipo de Localidad donde las especies se establecen (Rattanachot & Prathep, 2015b) .

Dado lo anterior, dado la producción primaria versus respiración, las praderas pueden clasificarse en dos: (1) Autotróficas, donde la utilización del carbono inorgánico disuelto aprovechado en la fotosíntesis excede las tasas de respiración. Durante la producción fotosintética activa, carbono inorgánico disuelto se consume y el pH aumenta lo que favorece no solo el asentamiento de las praderas sino el de la fauna y flora asociada; (2) Heterotróficas, donde las tasas de respiración no exceden la de captación del carbono inorgánico disuelto por ende la productividad disminuye, consigo a esto la fisiología de las praderas es modificada reduciendo las tasas de fotosíntesis y captación de nutrientes como consecuencia de la reducción del pH (Unsworth et al., 2012). Allí donde son autótrofas, la producción radicular es considerablemente alta y su alcance en el sedimento es mayor en comparación con las heterotróficas donde las raíces son foliares y la proporción entre la biomasa de las raíces con la biomasa de los rizomas varía (Rattanachot & Prathep, 2015b; Unsworth et al., 2012). La interacción entre las especies de pastos marinos puede tener efectos en el comportamiento autotrófico y heterotrófico de una o más especies y como indicio de ello los valores en la biomasa radicular varía.

El comportamiento de la pradera si duda altera los patrones de alocación de la biomasa y lleva consigo cambios no solamente biológicos, sino físicos y químicos en los sustratos donde los pastos forman sus praderas (Rattanachot & Prathep, 2015b). Los patrones al tener efectos sobre estos, alteraciones como el contacto con otra especie sin duda

alguna tienen un efecto sobre la productividad y la asignación de biomasa en las especies involucradas (Duarte & Chiscano, 1999).

Justificación

Las praderas marinas en el Caribe colombiano constituyen gran parte del territorio vegetal marino que ha sufrido de una reducción de su cobertura de un 80 -90 % en comparación (Díaz et al., 2003; Green & Short, 2004; Larkum et al., 2006). Es importante el estudio de las praderas marinas con el fin de contribuir al estudio global con el fin de esclarecer su comportamiento y estructura dentro del territorio para diseñar estrategias para la reforestación de los fondos marinos costeros menores a 10 m, franja donde suelen habitar los pastos. Pensar en la reforestación implica de por sí, el conocimiento de cómo crecen y se mantienen las praderas a lo largo del tiempo y como estas fluctúan a lo largo de las diferentes temporadas climáticas (sequía o lluvias). Los pastos marinos son un grupo ecológico que lo componen especies de diferentes familias y géneros (Hartog & Kuo, 2006). Debido a esto, el estudio de los pastos no se resuelve en estudiar una especie y generalizar su comportamiento a lo largo del tiempo. Hay que añadir que las especies pueden comportarse diferente de acuerdo con su latitud y localidad donde estas se ubiquen (Green & Short, 2004). Las condiciones de las praderas de acuerdo con las características físicas y químicas de la columna de agua y sedimento implican una variación en los valores de la biomasa y crecimiento de cada especie y el efecto puede ser de aumento o disminución de estos de acuerdo con las diferentes historias de vida de cada especie (Ralph, Durako, Enríquez, Collier, & Doblin, 2007; Road, 1987).

Para el territorio colombiano encontramos 4 especies de las cuales 2 de ellas muestran las mayores coberturas en el territorio: *Thalassia testudinum* y *Syringodium filiforme*. Estas especies suelen encontrarse en praderas marinas desde 0,5-1 m hasta los 10-20 m en lugares donde la columna de agua y sustrato permite las condiciones de entrada de luz solar y nutrientes para su correcto desarrollo (Díaz et al., 2003; Gutiérrez-Moreno, Marrugo, Lozano-Rivera, Sierra, & Andrade, 2011). Las historias de vida de cada una de estas especies varían, al igual que su morfología, fisiología y desarrollo, características que se deben tener en cuenta para entender el comportamiento de los valores de biomasa de acuerdo con los lugares donde estas especies colonizan y se desarrolló. En la teoría, se describe que estas dos especies suelen encontrarse una a otra debido a varios factores: *S. filiforme* tiene la capacidad de colonizar territorios y preparar el fondo marino para la llegada de *T. testudinum* y una vez, *T. testudinum* desplaza a *S. filiforme*

siguiendo la sucesión ecológica y evidenciando únicamente coberturas monoespecíficas (Williams, 1990). En campo se han realizado observaciones que discrepan de esta teoría por lo que se requieren de estudios extensos y con un valor de muestra significativo donde se evalúe la influencia de las praderas mixtas sobre los valores de biomasa en estas comunidades complejas además de su estabilidad en el territorio.

Objetivos

Objetivo general

Determinar la influencia de la composición estructural de praderas marinas monoespecíficas y mixtas de *Thalassia testudinum* y *Syringodium filiforme* en la producción y asignación de biomasa radicular.

Objetivos específicos

1. Establecer las relaciones entre la biomasa superficial y subterránea en las praderas mixtas y monoespecíficas de *Thalassia testudinum* y *Syringodium filiforme* de diferentes condiciones ambientales.
2. Determinar los aportes en la de biomasa en praderas con coberturas mixtas y monoespecíficas de las especies *Thalassia testudinum* y *Syringodium filiforme*.
3. Evaluar el crecimiento radicular de *Thalassia testudinum* y *Syringodium filiforme* en praderas marinas con coberturas mixtas y monoespecíficas de la península de Barú y alrededores.

1 Capítulo 1: Asignación de biomasa en praderas mixtas y monoespecíficas de *Thalassia testudinum* y *Syringodium filiforme* en la península Isla de Barú, Caribe Occidental.

1.1 Resumen

La cuantificación de la biomasa y el análisis de la producción primaria en los pastos marinos puede ser variable cuando estructuralmente se encuentran cohabitando con otras especies de fanerógamas, a esto es conocido como mixtaje. En este estudio se comparó el efecto de los mixtajes y se comparó el efecto de los mixtajes en la biomasa de de pastos marinos en época seca y lluviosa, en praderas marinas y estuarinas. Se analizo características biológicas como la biomasa, la alocaión en fracciones foliares y radiculares, además de las características físicas y químicas en el sedimento que ellas usan en comunidades monoespecíficas y mixtas de las especies *Thalassia testudinum* y *Syringodium filiforme*. La biomasa total, radicular y foliar mostraron diferencias significativas con respecto a otras variables como la materia orgánica y carbono orgánico cuyos valores fueron diferentes el ambiente y la composición estructural de la pradera (mixta sobre las monoespecíficas). Las especies respondieron al cambio de temporada climática disminuyendo fuertemente su biomasa de temporada lluviosa a seca y lo valores de los tamaños de grano en el sedimento cuyo porcentaje en cada uno de ellos difiere entre temporada y localidad. Nuestro estudio no implica una diferencia en las condiciones físicas y químicas del sedimento por la composición de las praderas pero si diferencias significativas con la biomasa y la alocaión de la misma con un efecto mixto entre la ubicación donde crecen, y la temporada en la que se encuentran.

Palabras clave: *Thalassia testudinum*, *Syringodium filiforme*, biomasa, alocaión, caribe, Colombia, Materia orgánica, Asignación.

1.2 Introducción

Los pastos marinos son angiospermas adaptadas a la vida acuática en la mayoría de los ambientes en todos los continentes (Short et al., 2007). Resaltan de otras especies vegetales que tienen esta misma posibilidad al estar sumergidas y poseen tres características importantes para los fondos marinos: (1) Son productores primarios eficientes convirtiendo la luz del sol y formas inorgánicas del carbono en formas orgánicas de formas incluso más eficiente que ecosistemas continentales; (2) Estabilizan la estructura del sedimento en donde se ubican y (3) proveen de una estructura sólida para la coexistencia de otros organismos como plantas y animales (Costanza et al., 1997); recientemente una propiedad descubierta es (4) la habilidad de retener y secuestrar elementos con base de carbono provenientes de la fotosíntesis y de la producción de estas especies por mucho más tiempo que ecosistemas continentales (Nellemann et al., 2009). Por dichas características, los pastos marinos han sido denominado como los “ingenieros de ecosistemas” debido a la habilidad de cambiar significativamente aspectos numerosos en el ambiente (Larkum et al., 2006).

La producción, alocación de la biomasa y cambios en las características morfológicas se encuentran altamente relacionadas y responden a estímulos dentro del ambiente donde se encuentren (Fourqurean & Zieman, 2002). Así mismo se puede entender que las características mencionadas anteriormente responden a esos estímulos y varían en torno a las especies y los fondos donde estas están colonizando (Rattanachot & Prathep, 2015a). La variación está ligada a diferentes estrategias fisiológicas y anatómicas que permiten la variación de los valores de producción a lo largo de todo el mundo en los (Duarte & Chiscano, 1999; Lee et al., 2007). Mientras los cambios estacionales en la irradiancia y la disponibilidad de nutrientes producen variaciones en la productividad de las praderas, en otras regiones los patrones en la dinámica de los sedimentos pueden verse afectados y en conjunto, los patrones varían, así como la disponibilidad de recursos (Zieman, 1975).

La coexistencia de dos o más especies en una pradera modifica las propiedades y características físicas y químicas del sedimento y conjuntamente con los cambios ambientales, las coberturas y producción primaria cambia considerablemente difiriendo de sus estados monoespecíficos (Rattanachot & Prathep, 2015b).

Los pastos marinos *Thalassia testudinum* y *Syringodium filiforme* son especies que coexisten en áreas de praderas marinas en Colombia y en especial la región continental. En la región de la Península Isla de Barú las praderas someras 0,5 – 2 m de profundidad abunda esta forma de cohabitar de los pastos y generalmente comparten parches monoespecíficos de cada una de estas especies. Las comunidades de pastos marinos mixtos en Colombia comprenden únicamente 4 especies de las cuales se destacan dos de gran cobertura en un sin número de Localidades estuarinos y marinos: desde una morfología delgada y cilíndrica como el *S. filiforme* hasta una aplanada y ancha como la *T. testudinum* (Díaz et al., 2003). La competencia por la disponibilidad de nutrientes, espacio y luz parecen ser factores determinantes a la hora de evaluar los *standing crops* en las praderas (Kenov, Deus, Alves, & Neves, 2013). Sin embargo, estos mixtajes no implicarían el directo desplazamiento de una de las especies que interactúan en ella, contrario a lo que muestran y aun no es claro el desenlace de la sucesión ecológica en ellos (Williams, 1990).

Muchos estudios han ido encaminados a entender el comportamiento y la dinámica de la distribución de biomasa de acuerdo con sus condiciones ecológicas, sin embargo, pocos han mostrado el efecto de los mixtajes sobre los patrones de distribución y asignación de la biomasa en esta comunidad además de su efecto en las características fisicoquímicas en el sedimento. Para el Caribe, no se conoce estudio alguno que aborde esta pregunta.

Este trabajo describe los valores y el comportamiento de la distribución de la biomasa foliar (hoja) y biomasa enterrada (raíz y rizoma) de praderas mixtas y monoespecíficas en las especies *Thalassia testudinum* y *Syringodium filiforme* en la región de la Península Isla de Barú e Isla arena los cuales están colindando con un área de interés de protección Ambiental como lo es el PNN corales del Rosario y San Bernardo, Colombia. Se busca establecer las relaciones entre la biomasa superficial y subterránea en las praderas mixtas y monoespecíficas de estas dos especies de diferentes condiciones ambientales. A su vez se analizó la relación entre la biomasa total con las propiedades físicas (tipo de grano, clasificación del sedimento) y químicas (Materia orgánica, carbono orgánico) del sustrato donde ellas se radican, la influencia del ambiente y de mixtaje.

1.3 Materiales y métodos.

1.3.1 Área de trabajo

Este trabajo se realizó en dos diferentes praderas marinas con presencia de varias especies de fanerógamas localizadas en la región del área insular del archipiélago del Rosario y la península Isla de Barú (10°08' N, 75°43' W). Esta zona cuenta con un régimen climático controlado por la dominancia de corrientes de vientos en chorros foliares atmosféricos y por las oscilaciones de la Zona de Convergencia Intertropical – ZCIT los cuales marcan de dos épocas: seca y de vientos de diciembre a abril, y lluviosa de agosto a octubre; el resto del año se desarrollan periodos de transición entre las dos estaciones influyendo considerablemente la producción primaria de los hábitats costeros (Gutiérrez-Moreno et al., 2011). En praderas marinas de esta región predominan las especies *Thalassia testudinum* (TT) y *Syringodium filiforme* (SF) las cuales suelen encontrarse en estados monoespecíficos (ME) y mixtos (MX). Donde según estudios previos, la biomasa de *T. testudinum* es mayor seguido por *S. filiforme* y otras especies que se no se encuentran fácilmente en estas áreas como *Halodule wrightii* y *Halophila decipiens* con valores menores en biomasa y cobertura. Las especies *T. testudinum* y *S. filiforme* varían mucho en su morfología, grupo taxonómico, fisiología y reproducción, pese a eso, las especies no frecuentan la reproducción sexual durante los periodos anuales (Gutiérrez-Moreno et al., 2011). Las praderas en esta región constituyen 837 ha de extensión de pastos marinos (Díaz et al., 2003).



Figura 1. Mapa de la región del archipiélago del rosario y la península Isla de Barú con los respectivos puntos de muestreo (Negro) y cobertura vegetal marina (Verdes). Referencia espacial en el territorio de Colombia en la derecha con el departamento de Bolívar y Colombia.

Se determinaron dos praderas de muestreo con las siguientes condiciones para los objetivos de este estudio: (1) Son praderas someras entre 1-2 m de profundidad, (2) tienen presencia de las especies *T. testudinum* y *S. filiforme*, (3) las especies se encuentran con coberturas entre un 90-100% en el fondo marino y (4) se tienen áreas con coberturas monoespecíficas y mixtas de cada una de las fanerógamas de estudio.



Figura 2. Fotografías de los lugares de muestreo con sus respectivas praderas (manchas oscuras en la columna de agua).

La primera, Isla Arena - IA ($10^{\circ} 8' 54''$ N, $75^{\circ} 43' 52,2''$), con aguas transparentes sin influencia evidente de aguas de origen continental. Su sedimento en gran porcentaje es kárstico con origen biogénico debido a la erosión de corales pétreos de tamaño mediano. Posee un área de extensión de pastos marinos entre 2 y 3 ha. La segunda área, Playa de los Muertos – PM ($10^{\circ} 8' 32,5''$ N, $75^{\circ} 40' 54,1''$ W) colinda con la península de Barú y la bahía de Barbacoas con ingreso de agua con alta carga de sedimentos proveniente del caño Leiquerica que conecta con el canal del Dique y el Río Magdalena. Presenta en época de lluvias altos valores de turbidez y sólidos suspendidos totales en comparación con el área de Isla Arena; se caracteriza por sus sedimentos finos en una mezcla de sedimentos de origen biogénico y partículas producto de los cuerpos de agua continentales.

Se seleccionaron seis composiciones estructurales de praderas marinas de acuerdo con su ubicación y su cobertura: Para Isla Arena: (1) parche monoespecífico de *T. testudinum*

en IA, (2) parche monoespecífico de *S. filiforme* en IA , (3) parche mixto de *T. testudinum* y *S. filiforme* en IA. Para Playa de los Muertos (4) parche monoespecífico de *T. testudinum* en PM, (5) parche monoespecífico de *S. filiforme* en PM, (6) parche mixto de *T. testudinum* y *S. filiforme* en PM.

1.3.2 Muestreo

Los muestreos fueron desarrollados dos veces, primero en el periodo del 1 de octubre del 2016 con valores mensuales promedio de $297 \pm 63,1$ mm lluvia denominada temporada lluvia y nuevamente el 28 de marzo del 2017 con $5 \pm 3,78$ mm lluvia tomada como la temporada seca. Estos muestreos se realizaron al final de cada temporada, buscando que los datos biológicos representaran dicha temporada.

Las muestras de biomasa y sedimento se recolectaron al interior de los parches de cada una de las comunidades de pastos en las dos temporadas establecidas. Para evitar el efecto de la transición entre praderas monoespecíficas se evitaron los nidos de animales y parches de coral. Las muestras se recogieron cuando el agua cubrió el lecho al menos 1 m para evitar la intrusión de aire. Se recolectaron dos conjuntos de muestras; el primer conjunto se recopiló para examinar la biomasa de pastos marinos. El segundo conjunto se recolectó para examinar las propiedades físicas del sedimento (composición del tamaño de grano, clasificación, densidad aparente en seco y porosidad) y el contenido de materia orgánica como una propiedad química del sedimento.

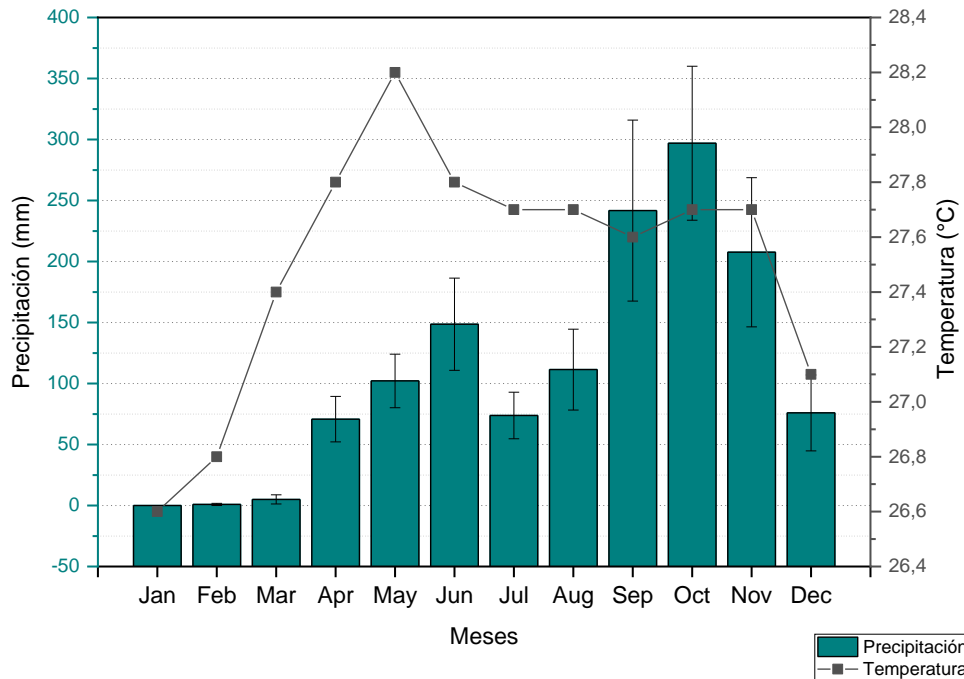


Figura 3. Climograma de la región de muestreo. Los datos provienen de la estación meteorología del El Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales IDEAM activa más cercana correspondiente a la estación SANTA ANA. Los datos corresponden a los periodos 2014-2019.

Para cada una de las temporadas (lluvia y sequía) se tomaron muestras tanto de biomasa como de sedimento con el fin de examinar la biomasa de los pastos y la determinación de las fracciones foliar y radicular. El segundo conjunto de muestras se tomó con base en el estudio de las propiedades químicas y físicas del sedimento.

1.3.3 Biomasa de pastos marinos y fracciones

Con el propósito de estimar biomasa total, foliar y radicular para cada tipo de composición de especies de pastos marinos, se tomaron muestras vegetales de cada parche con más de 80-90% de cobertura en los 6 tipos de comunidades de praderas mixtas y monoespecíficas de *T. testudinum* y *S. filiforme* mediante un núcleo de PVC (Policloruro de vinilo), de 4 pulgadas con una profundidad de 30 cm en el sedimento con sumo cuidado de no dañar ni cortar tejido vegetal foliar (Howard et al., 2014; Long, Skewes, & Poiner, 1994).



Figura 4. (a) Fotografías de la forma de muestreo y núcleos extraídos para el análisis de la biomasa en las praderas marinas, (b) Fotografías de los tipos de comunidades en los parches de praderas marinas encontrados.

Las muestras se lavaron con agua de mar para separar la biomasa de los sedimentos con ayuda de un tamiz de plástico de ojo de malla de 2 mm y embaladas al frío en bolsas plásticas para su transporte al laboratorio. Debido a las condiciones en campo, la separación de las biomazas de las especies *T. testudinum* y *S. filiforme* fue imposible realizarla en campo por lo que se remitieron al laboratorio para su procesamiento. Para este proyecto se tomaron 100 muestras de biomasa distribuidas uniformemente entre las localidades y temporadas.

1.3.4 Propiedades físicas y químicas del sedimento

Se tomaron 40 núcleos de sedimento en cada una de las 6 comunidades de pastos marinos ya establecidas mediante un núcleo de PVC (Policloruro de vinilo), de 4 pulgadas de diámetro y una profundidad de 30 cm. De este núcleo se obtuvieron dos

submuestras: (1) 500 g de sedimento para su análisis granulométrico en lo correspondiente a las propiedades físicas y, (2) dos núcleos pequeños de 50 cm³ entre los 0-10 cm y 20-30 cm del núcleo extraído con el fin de analizar la materia orgánica (MO, %), Carbono orgánico (CO, %) Para un total de 80 núcleos. El material vegetal vivo fue removido del resto del sedimento con el fin de no interferir con los análisis del sedimento y no generar subestimaciones en los variables mencionadas anteriormente.

1.3.5 Análisis de Laboratorio

Las muestras de biomasa obtenidas de las comunidades de las praderas en el primer conjunto fueron lavadas con HCl al 4 N para retirar rastros de sedimentos y epifitos. Las muestras se separaron en dos grupos teniendo en cuenta el aporte en biomasa por cada una de las especies de fanerógamas que constituyan la muestra separando por morfología cada uno de los elementos que constituye el elemento vegetal. (1) para las praderas mixtas de cada pradera (TTxSF), las muestras fueron ubicadas en un recipiente con agua y separadas cada una de las especies por observación, *T. testudinum* se reconoce por hojas anchas, rizomas y raíces con numerosas cicatrices de color café oscuro mientras que *S. filiforme* Tiene hojas circulares, no forma biomasa en pie y sus raíces y rizomas tienen suelen ser más delgados y de un color amarillo sin numerosas cicatrices. (2) las muestras provenientes de praderas monoespecíficas no recibieron tratamiento especial. Todas las muestras se dividieron en las fracciones foliares (hojas) y radicular (raíz y rizoma). Las muestras fueron secadas a 60 °C hasta un peso constante y obtener el valor de biomasa seca correspondiente (g DWm⁻²).

El segundo conjunto de muestras de sedimento se analizó para las submuestras (1): se realizó secado de la muestra a 60°C hasta obtener peso constante, se pasó 200 g de cada muestra a través de una batería de tamices de (2,5, 2, 1, 0,5, 0,25, 0,125 y 0,052 mm de ojo de malla) en un vibrador por 20 minutos determinado los pesos y los porcentajes de cada uno de los tamaños de grano. En el (2) se determinaron materia orgánica (% MO) mediante el método de pérdida por ignición (Heiri, Lotter, & Lemcke, 2001) y el contenido de carbono orgánico en el sedimento (% Corg) mediante la conversión de los valores de MO por ecuación alométrica con factor 0,33 (Fourqurean et al., 2014)

1.3.6 Análisis estadístico

Al tomarse las muestras bajo la misma profundidad y con las mismas condiciones, se agruparon los valores y se obtuvieron medias en cada uno de los tratamientos para cada comunidad de pastos y su temporada para un total de 12 grupos. Con el fin de tener un análisis paramétrico de los resultados, se realizaron múltiples transformaciones Box-Cox confirmando supuestos de normalidad con la prueba Anderson-Darling para todos los datos y homocedasticidad con la prueba de Bartlett. Se analizaron los datos de biomasa (foliar, radicular), propiedades físicas (Porcentaje de cada tamaño de grano en sedimento) y químicas del sedimento (%MO y %CO) mediante un ANOVA factorial en torno a tres factores categóricos: Temporada (Lluvia, Seca), Localidad (Playa de los muertos, Costero; Isla Arena, Insular) y Composición (TT: *T. testudinum*, SF: *S. filiforme*, TS: *T. testudinum* X *S. filiforme*). Se realizaron análisis post-hoc con la prueba de Tukey reagrupando los grupos conformados entre Localidad, temporada y composición con el fin de evaluar similitudes entre estos. Los datos fueron recopilados y sistematizados con ayuda del software EXCEL y analizados estadísticamente con el software MINITAB 18.

1.4 Resultados

1.4.1 Asignación y distribución de biomasa

Se encontró que el tipo de pradera (marina o con influencia estuarina), así como el periodo climático, influyen en la producción y asignación de biomasa. Los valores medios se encontraron $588,4 \pm 54,4$ g DWm⁻² para la biomasa total, $211,2 \pm 18,6$ g DWm⁻² de biomasa foliar y $377,2 \pm 37,3$ g DWm⁻² biomasa radicular en la pradera Playa de los Muertos (PM) con influencia estuarina, en temporada de sequía. En temporada de lluvia $435,2 \pm 17,2$, $208,2 \pm 10,1$ y $227 \pm 13,3$ g DW m⁻². En el caso de la Isla Arena (IA), pradera de influencia netamente marina, durante la temporada de lluvia se encontraron valores de $865,8 \pm 81,6$, $191,1 \pm 21,2$ y $674,7 \pm 72,6$ g DWm⁻² y en época de sequía 998 ± 74 , $351,9 \pm 23,8$ y $646,1 \pm 56,8$ g DWm⁻² respectivamente.

Los valores más altos para la biomasa total se encuentran en las muestras con coberturas mixtas de *T. testudinum* y *S. filiforme*, pero con diferencias significantes entre temporadas en cada una de las fracciones de la biomasa foliar y radicular en PM que IA ($p < 0,05$). Mientras en IA, los cambios en los valores de biomasa foliar y radicular son

leves con $1237 \pm 223,9$, $266,1 \pm 74,9$, $970,9 \pm 212,1$ g DWm⁻² con respecto a $1268,1 \pm 228,4$, $381,2 \pm 85,3$ $886,9 \pm 183,1$ g DWm⁻² de biomasa total, foliar y radicular en cada uno de los casos.

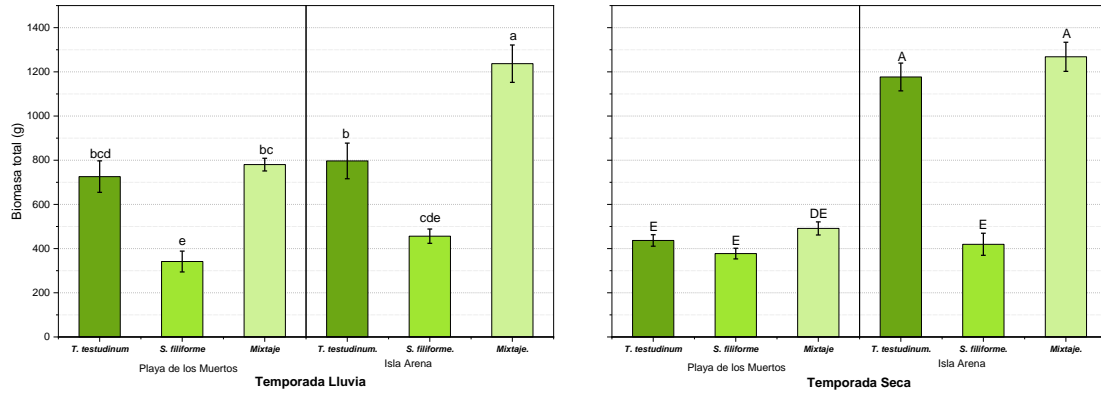


Tabla 4. Biomasa total (g DWm⁻²) en cada una de las localidades muestreadas en la temporada lluvia (izquierda) y seca (derecha), se muestran diferencias significativas entre las comunidades que no compartan letras.

Localidad	Temporada	Biomasa composición										
		<i>T. testudinum</i>		<i>S. filiforme</i>		Mixtaje		<i>T. testudinum</i>		<i>S. filiforme</i>		
		Media	±	Media	±	Media	±	Media	±	Media	±	
		Total	Foliar	Radicular	Total	Foliar	Radicular	Total	Foliar	Radicular	Total	Foliar
Playa de los muertos	Lluvia	Total	725,8	174,4	341,5	133,3	780,2	70,3	492,3	68,5	287,9	35,4
		Foliar	242,7	66,2	129,6	37,8	288,6	27,3	167,3	21,7	121,4	19,3
		Radicular	483,2	115,8	211,9	109,5	491,6	50,6	325,1	50,5	166,5	17,9
		Total	436,8	82,3	377,5	76,1	491,3	93,5	347,2	65,6	144,1	52,8
		Foliar	200,0	50,0	227,3	70,2	197,5	43,0	136,7	33,5	60,7	21,8
		Radicular	236,8	43,9	150,3	20,1	293,8	56,7	210,5	35,4	83,3	34,5
	Seca	Total	1176,8	208,6	419,5	150,1	1268,1	228,4	1051,7	280,7	216,3	122,1
		Foliar	436,5	103,3	209,4	114,7	381,2	85,3	307,6	72,1	73,7	38,3
		Radicular	740,2	159,1	210,1	96,2	886,9	183,1	744,2	246,6	142,7	109,1

Tabla 5. Valores por de la biomasa total y sus fracciones foliar (hojas y meristemos) y radicular (raíces y rizomas) de cada una de las localidades por temporada; \pm desviación estándar.

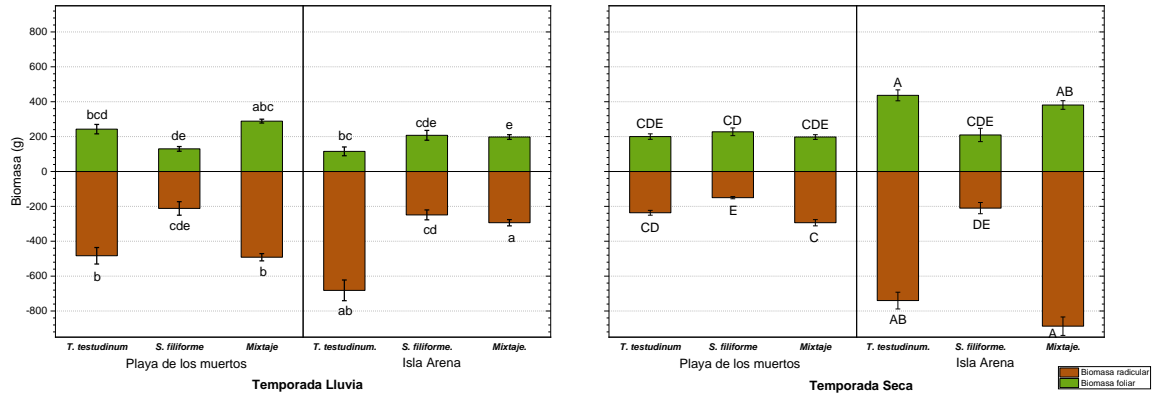


Figura 5. Biomasa foliar (verde) y radicular (café) (g DWm^{-2}) de cada una de las localidades en las diferentes temporadas. Las letras que no se comparten en cada una de las fracciones demuestran diferencias significativas. Las comparaciones se hacen entre las mismas localidades, no entre ellas. (Letras mayúsculas indican cambio de temporada). Para efectos graficos, la biomasa radicular se presenta en valores negativos y ver los valores en comparacion con la biomasa foliar.

Los análisis a dos vías globales (combinando las localidades) mostraron un efecto combinado de la temporada y la localidad donde las comunidades se encuentren en la biomasa local ($p < 0,05$), en las fracciones, muestran valores significantes en la localidad y la composición para la biomasa foliar y la temporada con el Localidad en la biomasa radicular.

Para las fracciones, la biomasa radicular siempre la que tiene mayor valor en todas las comunidades ya bien sean monoespecíficas o mixtas. Los valores más altos son registrados para los mixtajes en cada una de las localidades y con mayor aumento en la temporada de sequía para la IA y de lluvia para PM con valores $886,9 \pm 183,1$ y $491,6 \pm 50,6 \text{ g DWm}^{-2}$ cada uno.

Cuando se comparan las variaciones de las biomásas de las especies en condición monoespecífica a mixta, se encuentran diferencias significantes con respecto a sus valores en biomasa total, foliar y radicular ($p < 0,05$) (Tabla 4). Donde las biomásas de *T.*

testudinum y *S. filiforme* en los mixtajes siempre son menores que los valores en sus estados monoespecíficos en PM ($725,8 \pm 174,4$ g DWm⁻² ME-TT y $492,3 \pm 68,5$ g DWm⁻² MX-TT y $341,5 \pm 133,3$ g DWm⁻² ME-SF y $287,9 \pm 35,4$ g DWm⁻²; en IA los valores de TT no muestran ese comportamiento, con tendencias al aumento de la biomasa total, foliar y radicular en la temporada lluvia y un leve aumento de la biomasa en la radicular en sequia ($436,5 \pm 103,3$ ME a $307,6 \pm 72,1$ MX g DWm⁻² con la reducción de la biomasa foliar) ($115,3 \pm 70,9$ ME a $200,2 \pm 45,6$ MX g DWm⁻²) en comparación con los estados monoespecíficos.

Localidad	Temporada	% inversión	Especie										
			<i>T. testudinum</i>		<i>S. filiforme</i>		Mixtaje						
							Total		<i>T. testudinum</i>		<i>S. filiforme</i>		
			Media	±	Media	±	Media	±	Media	±	Media	±	
Playa de los muertos													
Lluvia													
			Foliar	33,32	3,12	39,12	9,29	37,03	1,97	34,06	2,18	42,03	2,31
			Radicular	66,68	3,12	60,88	9,29	62,98	1,97	65,94	2,18	57,97	2,31
Sequia													
			Foliar	45,32	5,85	58,70	9,81	40,08	4,07	39,05	4,29	42,93	6,80
			Radicular	54,68	5,85	41,30	9,81	59,92	4,07	60,95	4,29	57,07	6,80
Isla Arena													
Lluvia													
			Foliar	13,47	5,51	45,25	10,40	21,95	6,66	22,79	6,93	21,00	11,29
			Radicular	86,53	5,51	54,75	10,40	78,05	6,66	77,21	6,93	79,00	11,29
Sequia													
			Foliar	37,30	6,35	48,75	15,19	30,21	4,58	30,26	7,31	36,92	12,55
			Radicular	62,70	6,35	51,25	15,19	69,79	4,58	69,74	7,31	63,08	12,55

Tabla 6. Porcentaje de inversión para cada una de las fracciones foliar y radicular sobre la biomasa total de las diferentes comunidades muestreadas. ± Desviación estándar de las medias.

El efecto de la temporada no solo es diferencial en cada de las especies sino puede verse afectado por la localidad en donde las especies se ubiquen como en el caso de las localidades muestreadas. De las especies más afectadas es la comunidad de TT con un cambio sobre sus valores de biomasa total con valores máximos en la temporada seca en IA $1176,8 \pm 208,6$ g DWm⁻² y mínimos en PM en temporada seca $436,8 \pm 82,3$ g DWm⁻².
Tabla 7. Porcentaje de la biomasa de *T. testudinum* y *S. filiforme* en las muestras de las comunidades mixtas muestreadas por localidad y temporada. ± desviación estándar de las medias.

Localidad	Temporada	% Biomasa en mixtaje	Fracción de mixtaje			
			<i>T. testudinum</i>		<i>S. filiforme</i>	
			Media	±	Media	±
Playa de los muertos						
Lluvia						
	Total	62,95	4,65	37,05	4,65	
	Foliar	57,95	5,25	42,05	5,25	
	Radicular	65,89	4,48	34,11	4,48	
Sequia						
	Total	71,03	8,02	28,97	8,02	
	Foliar	69,21	8,50	30,79	8,50	
	Radicular	72,27	8,40	27,73	8,40	
Isla Arena						
Lluvia						
	Total	73,34	7,31	26,66	7,31	
	Foliar	76,19	7,87	23,81	7,87	
	Radicular	72,68	8,91	27,32	8,91	
Sequia						
	Total	82,12	10,67	17,88	10,67	
	Foliar	80,80	7,54	19,20	7,54	
	Radicular	82,49	14,35	17,51	14,35	

Para el caso de SF la temporada de mayor promedio de biomasa es lluvia en la localidad de IA con $456,2 \pm 72,6$ g DWm⁻² y con cambios menos leves entre temporada en PM pero igual con los valores más bajos encontrados en el muestreo $341,5 \pm 133,3$ g DWm⁻² para temporada lluvia y $377,5 \pm 76,1$ g DWm⁻² para seca. En el análisis, no es significativo la respuesta de la temporada con la biomasa total ($p > 0,05$), pese a eso, analizando independientemente los lugares vemos que la respuesta del cambio de temporada de es independiente y en las dos localidades, los cambios son significantes en la biomasa total en IA ($p < 0,05$).

Lo anterior continua con la relación biomasa foliar y biomasa radicular, donde la biomasa radicular nunca es menor que la foliar en TT en las comunidades monoespecíficas; caso contrario es en SF donde en temporada de sequía para las dos localidades la media esta por encima de 1 (PM $1,523 \pm 0,488$ y IA $1,179 \pm 0,902$).

En todos los casos de las muestras en comunidades con mixtajes, la biomasa de *S. filiforme* no supera a la de *T. testudinum* y está entre valores mínimos 57,95 % y

máximos de 82,49%. Los valores muestran que los porcentajes de TT en PM se mantienen entre el 57,95 a 72,27 % para la playa de los muertos y siendo mayor en IA entre 72,68 a 82,49 %.

Tabla 8. Relación entre la biomasa foliar y radicular de las diferentes comunidades (monoespecíficas de *T. testudinum* y *S. filiforme* y mixtas) de pastos marinos en las localidades muestreadas en temporada lluvia y seca.

Localidad	Temporada	Relación Biomasa Foliar: Biomasa Enterrada					
		<i>T. testudinum</i>		<i>S. filiforme</i>		Mixtaje	
		Media	±	Media	±	Media	±
Playa de los muertos							
	Lluvia	0,5025	0,0701	0,6791	0,2762	0,5893	0,0504
	Sequia	0,8481	0,2004	1,523	0,488	0,6755	0,1089
Isla							
Arena							
	Lluvia	0,1598	0,0743	0,892	0,434	0,29	0,1195
	Sequia	0,6109	0,1739	1,179	0,902	0,4387	0,0948

Tabla 7. análisis ANOVA para la biomasa y sus fracciones

Análisis ANOVA datos combinados							
Fuente de variación							
		Biomasa Total		Biomasa Foliar		Biomasa Radicular	
			p		p		p
Box-Cox		0,5		0,5		0	
1 vía							
	Temporada	2,08	0,153	18,28	0	30,14	0
	Localidad	103,29	0	12,41	0	163,41	0
	Composición	116,44	0	7,97	0,006	136,25	0
2 vías							
	Compilado	11,25	0	8,38	0	8,62	0
	Temp/Loc	2,35	0,101	7,17	0,001	0,09	0,916
	Temp/Comp	20,01	0	23,33	0	15,68	0
	Loc/ Comp	15,93	0	0,96	0,389	13,53	0
3 vías							
	Temp/Loc/Comp	11,85	0	21,59	0	4,22	0,018
Análisis ANOVA datos por localidad							
Localidad							
Playa de los Muertos							
Fuente de variación							

		Biomasa		Biomasa		Biomasa	
		Total	p	Foliar	p	Radicular	p
Box-Cox		0,5		1		-0,5	
1 vía							
Temporada		26,16	0	0,64	0,429	51,68	0
composición		31,4	0	6,61	0,003	66,34	0
2 vías							
Temp/Comp		11,8	0	14,78	0	2,02	0,145
Isla Arena							
Box-cox		0,5		0,5		0,5	
1 vía							
Temporada		3,5	0,068	31,26	0	0,42	0,52
composición		70,92	0	6,93	0,002	94,98	0
2 vías							
Temp/Comp		5,46	0,007	15,87	0	0,97	0,388

1.4.2 Propiedades físicas del sedimento

Los sedimentos en cada una de las praderas muestran diferencias en los porcentajes de grano grueso y fino y es variable desde donde se ve ya que algunos granos muestran no tener diferencia entre praderas y temporadas (Tabla 8), siendo la localidad IA con el grano más grueso comprendido entre 2,5 y 2 mm y palaya de los muertos con los valores de sedimento más fino entre 1 y 0,058 mm. El comportamiento en todas las comunidades de pastos es unimodal con diferencias amplias en la temporada seca de PM mientras que los demás muestreos muestran patrones iguales en cada comunidad sin diferencia significativa alguna en la mayoría de los granos.

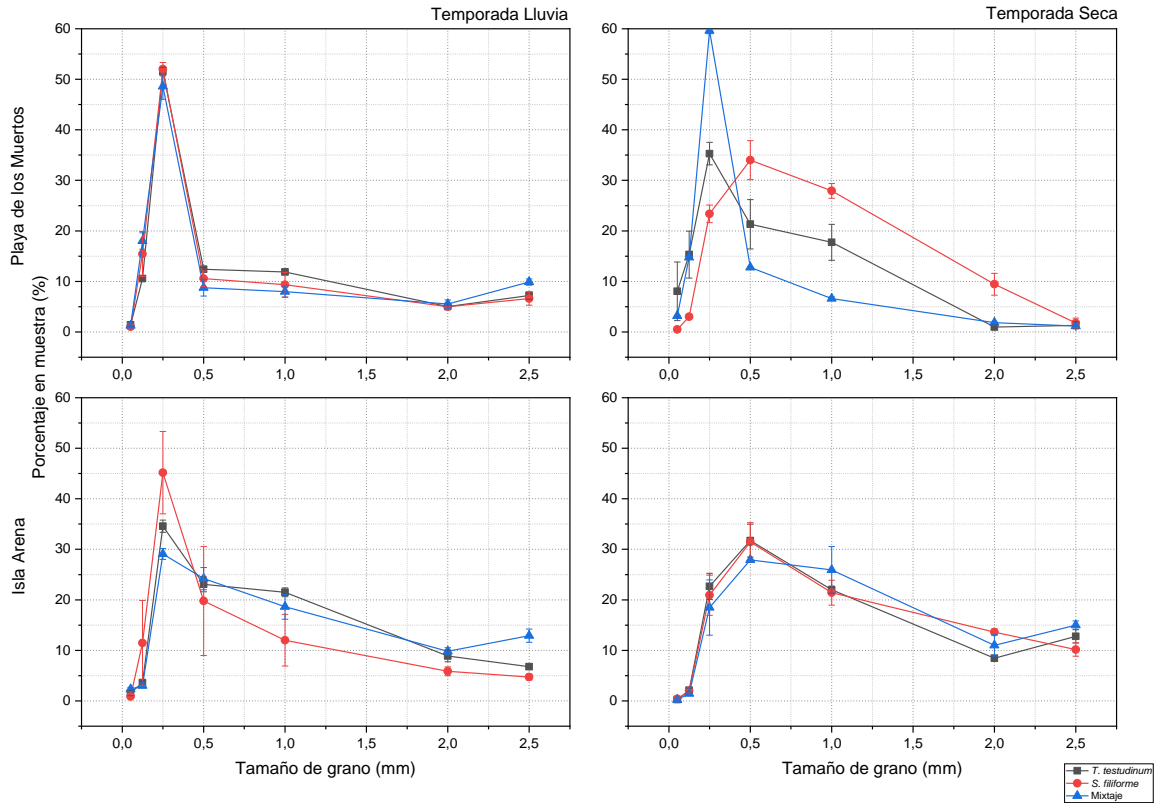


Figura 6. Variación del porcentaje de grano en cada comunidad de pastos marinos muestreadas, comportamientos unimodales para todas las temporadas y localidades.

Los sedimentos que se destacan con su alto porcentaje de grano grueso son los de IA con las comunidades de praderas mixtas con arenas de 2,5mm en temporada lluvia de 12,92 % y sequia de 15,01%, 2 mm de 9,88 % y 10,99 % respectivamente. El porcentaje de limo en las muestras se encontró en PM con medias de 59,93 % para la época de sequía en mixtajes y 48,59 % en época lluvia con tamaños de grado de hasta 0,25 mm. Para las arcillas, la media del porcentaje máximo alcanzado por una comunidad es en TT con 8,05 aunque con amplia variabilidad (8,19) en la muestra, seguido de mixtaje quien es más conservador con 3,186 % y una desviación del 0,036. Las características del sedimento son muy homogéneas en la distribución del tamaño de los sedimentos para todas las comunidades en la temporada de lluvia de PM mientras que son bastantes heterogéneas para la temporada seca en la misma localidad.

Tabla 8. ANOVA de los diferentes tamaños de grano encontrados en las muestras de las diferentes comunidades de pastos marinos. Los análisis se realizando, teniendo el factor Localidad=localidad para generar un análisis completo.

Análisis ANOVA datos combinados

Fuente de variación														
	2,5	p	2	p	1	p	0,5	p	0,25	p	0,125	p	0,052	p
Box-cox	0,5		0,5		0,5		0,5		1		-0,5		0	
1 vía														
Temporada	15,62	0,001	0,01	0,929	17,83	0,001	21,39	0	52,1	0	24,11	0	5,42	0,035
Localidad	113,8	0	98,36	0	22,12	0	21,37	0	79,36	0	76,11	0	15,23	0,002
composición	11,51	0,001	9,53	0,002	3,13	0,075	2,08	0,162	1,47	0,263	0,44	0,652	3,7	0,051
2 vías														
Compilado	25,91	0	17,1	0	7,02	0,002	2,79	0,06	13,92	0	5,35	0,006	5,52	0,005
Temp/Loc	115	0	19,79	0,001	0,37	0,554	1,43	0,251	1,33	0,268	4,56	0,051	21,18	0
Temp/Comp	4,37	0,034	24,88	0	6,03	0,013	3,06	0,079	17,77	0	4,19	0,037	0,55	0,588
Loc/ Comp	5,06	0,022	8,75	0,003	11,04	0,001	2,95	0,085	16,78	0	7,45	0,006	2,83	0,093
3 vías														
Temp/Loc/Comp	0,11	0,894	1,27	0,312	2,89	0,089	0,45	0,649	5,76	0,015	1,08	0,366	5,12	0,021

1.4.3 Propiedades químicas del sedimento

No existe diferencias entre la MO y el CO de acuerdo con la composición de la pradera ($p > 0,05$), pero es claro que el Localidad y la temporada tienen medias con diferencias significativas ($p < 0,05$). Para la región completa, la media máxima alcanzada para TT está entre 5,07 % MO en temporada de lluvia y 7 % en SF igualmente.

En valores generales, los sedimentos en donde se encuentran el estado monoespecífico de la especie SF tiene los valores más altos de MO con $6,082 \pm 3,103$ % a 0-10 cm y $19,17 \pm 13,01$ % a 20-30 cm mientras que el mixtaje y TT muestran similitud en sus porcentajes con $4,079 \pm 2,929$ %, $15,94 \pm 14,97$ % y $5,387 \pm 2,708$ %, $15,23 \pm 12,91$ % respectivamente. Los valores más altos entre los porcentajes de MO y CO en los sedimentos se encuentran entre los 20-30 cm de profundidad con valores entre los 11,64 % y 21,93 de MO los 5% al 9,1 % de CO. Los porcentajes mínimos de MO y CO se encuentran en mayor frecuencia para todos los casos en los sedimentos de TT; los valores en las muestras de los mixtaje no suelen diferenciarse, las medias oscilan con variaciones entre temporadas de 4-1 %. Los valores de los sedimentos IA son muchos más bajos que los de PM. Las medias muestran variación alguna entre localidades, sin embargo, independizando los análisis por localidad, se encuentran únicas diferencias entre los valores de MO y CO de 0–10 cm en IA. Los resultados también muestran que no existen efectos mixtos entre las variables categóricas (Pradera-localidad, Temporada, Composición).

Tabla 9. Media de los valores de materia orgánica (MO) y carbono orgánico (Corg) a 0-10 cm y a 20-30 cm de profundidad en cada uno de los núcleos tomados para cada comunidad de pastos marinos en diferentes épocas climáticas. \pm Desviación estándar de la media.

Localidad	Temporada	Propiedad química		Especie					
		Especie		T. testudinum		S. filiforme		Mixtaje	
				Media	\pm	Media	\pm	Media	\pm
Playa de los muertos									
Lluvia									
		MO 0cm	9,3	0,566	8,6	2,32	7,475	1,502	
		MO 30cm	31,35	3,89	30,75	6,23	27,18	8,75	
		Corg 0cm	3,669	0,243	3,368	0,997	2,884	0,646	
		Corg 30cm	13,15	1,67	12,89	2,68	11,36	3,76	
Sequia									
		MO 0cm	5,425	1,646	6,83	2,47	8,633	1,222	
		MO 30cm	32,25	8,09	23,83	5,7	28,27	5,85	
		Corg 0cm	2,003	0,708	2,608	1,062	3,382	0,525	
		Corg 30cm	13,54	3,48	9,92	2,45	11,82	2,52	
Isla Arena									
Lluvia									
		MO 0cm	2,95	1,015	3,8	0,424	3,125	0,846	
		MO 30cm	4,375	1,305	4,3	0,283	4,275	1,209	
		Corg 0cm	0,938	0,436	1,304	0,182	1,014	0,364	
		Corg 30cm	1,551	0,561	1,519	0,1216	1,508	0,52	
Sequia									
		MO 0cm	1,25	0,614	2,2	0,424	3,125	0,499	
		MO 30cm	3,475	0,922	3,9	0,283	4,45	1,109	
		Corg 0cm	0,208	0,264	0,616	0,182	1,014	0,215	
		Corg 30cm	1,164	0,396	1,347	0,1216	1,583	0,477	

Figura 7. Valores de media de porcentaje (%) de materia orgánica (MO) (arriba) y carbono orgánico (CO) (Abajo) en diferentes comunidades de pastos marinos, por cada localidad y temporada. Colores claros son superficiales (0-10 cm) y oscuros son profundos (20-30 cm).

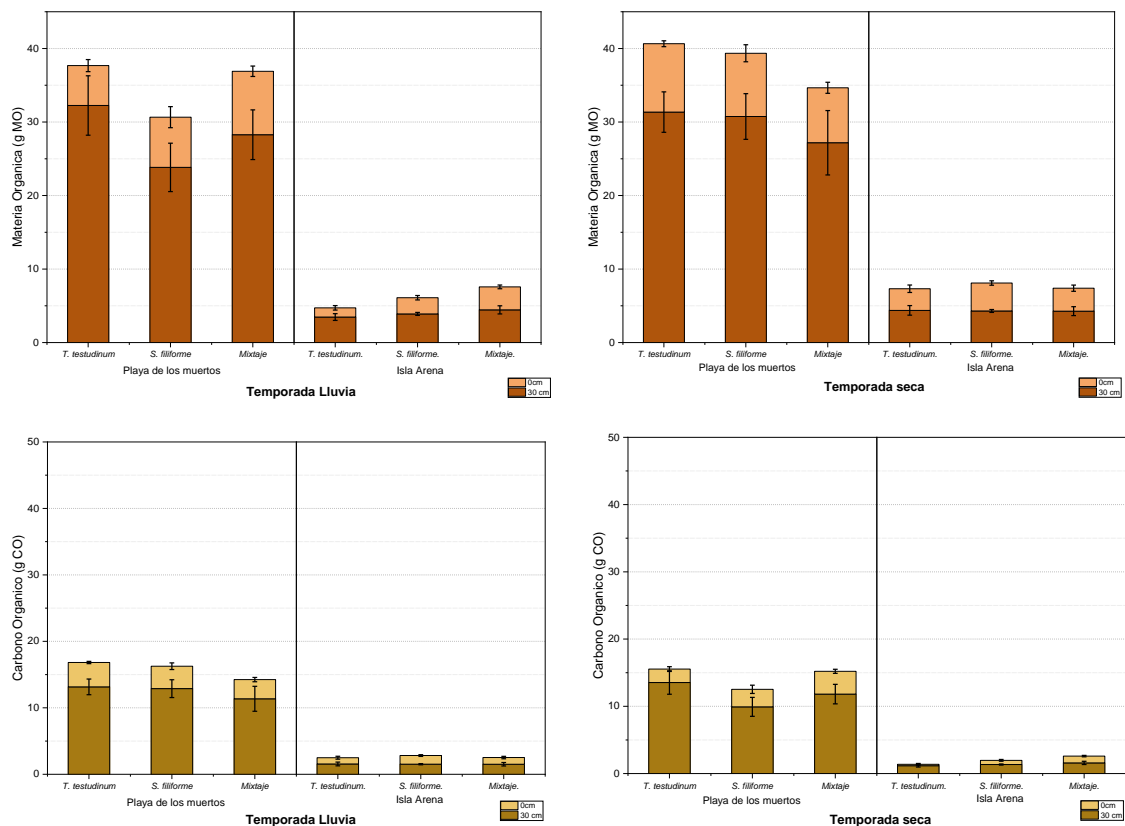


Tabla 10. ANOVA de Materia orgánica (MO) y carbono orgánico (CO) en 0-10cm y 20-30cm de profundidad para las variables categóricas: temporada, Localidad y composición.

Análisis ANOVA datos combinados									
	Fuente de Variación								
	MO		MO		CO		CO		p
	0cm	p	30cm	p	0cm	p	30cm		
Box-cox	0,5		0		0,5		0		
1 vía									
Temporada	11,06	0,002	0,83	0,369	11,97	0,002	0,86	0,362	
Localidad	135,67	0	522,91	0	143,24	0	477,85	0	
Composición	2,79	0,079	0,08	0,926	3,13	0,059	0,03	0,968	
2 vías									
Compilado	2,72	0,04	0,69	0,638	2,92	0,03	0,68	0,644	
Temp/Loc	0,12	0,727	0,03	0,861	0,24	0,626	0,07	0,792	
Temp/Comp	6,31	0,005	0,69	0,51	6,63	0,004	0,67	0,517	
Loc/ Comp	0,65	0,53	1,03	0,371	0,79	0,466	1,01	0,377	
3 vías									
Temp/Loc/Comp	0,3	0,743	0,41	0,668	0,24	0,784	0,4	0,672	

Análisis ANOVA datos por localidad									
Localidad									
Playa de los Muertos									
Fuente de Variación									
	MO		MO		CO		CO		
	0cm	p	30cm	p	0cm	p	30cm	p	
Box-cox	1		1		1		1		
1 vía									
Temporada	3,15	0,097	0,26	0,62	3,15	0,097	0,26	0,62	
Composición	0,22	0,808	0,72	0,502	0,22	0,808	0,72	0,502	
2 vías									
Temp/Comp	2,94	0,086	0,7	0,514	2,94	0,086	0,7	0,514	
Isla Arena									
Box-cox	1		0		0,5		0,5		
1 Vía									
Temporada	10,2	0,007	0,57	0,463	11,64	0,004	0,57	0,464	
Composición	4,39	0,033	0,39	0,683	6,07	0,013	0,37	0,699	
2 vías									
Temp/Comp	3,13	0,075	0,54	0,595	4,07	0,04	0,53	0,6	

1.5 Discusión

El promedio de la biomasa foliar y radicular esta por encima reportado de los 150 g/m² reportado por otros autores y superior para los valores encontrados en este territorio entre los 17–109 g/m². Consecuentemente, la biomasa en estos lugares implica si bien dos cosas: una tasa de recambio muy lenta o una producción muy alta y constante de biomasa. Por ende, algunos valores en temporada de menor a mayor lluvias siguen el comportamiento de otras regiones del Caribe Colombiano como Santa Marta y la Guajira cuyos valores máximos en los valores de biomasa se encuentran en los meses de septiembre y octubre; contrario a lo que se encuentra en la misma zona pero en diferentes praderas con condiciones de la columna de agua para esas temporadas completamente diferentes donde para la especie *T. testudinum*, sus valores máximos se encuentran en sequia como el caso de IA y todo lo contrario en PM donde estos se encuentran en la temporada de lluvia.

Existen diferencias significativas en la biomasa total, foliar y radicular según el tipo de pradera. Playa de los muertos considerada la localidad estuarina debido a sus condiciones de ingreso de agua continental, baja transparencia, con sedimentos finos, con mayor contenido orgánico y posiblemente mayor contenido de nutrientes. Esta

pradera produce menos biomasa total y por tanto sus fracciones foliares y radiculares. Esta menor producción se puede explicar tanto la foliar por la menor disponibilidad de luz y la radicular por el mayor contenido de nutrientes (Virnstein & Carbonara, 1985). Adicionalmente, la dinámica física de las masas de agua en Playa de los muertos es menor (Gutiérrez-Moreno et al., 2011).

Particularmente en ambientes con poca luz, la relación entre la biomasa aérea y subterránea es un equilibrio crítico para el crecimiento óptimo de la pradera (Hemminga, 1998). Actualmente se desconoce hasta qué punto estas son capaces de responder a condiciones de luz reducida con adaptaciones relación de biomasa foliar y radicular (raíces, rizomas). Existe para los mixtajes entonces un equilibrio funcional entre la fracción foliar y la radicular (Brouwer, 1963) establece que el crecimiento de las raíces está limitado por la tasa de suministro de carbono dado por la respiración, sin embargo, para estas áreas en este estudio, lugares con baja oxigenación y ligadas a ecosistemas al igual que los lugares con alta oxigenación, estas composiciones tienen mayor biomasa radicular (que da estabilidad a la pradera) y biomasa total promedio entre las biomásas de las especies en estado monoespecífico que interactúan en los parches dado que consecuencia, en condiciones de poca luz, se favorece el crecimiento de la fracción foliar sobre el de las raíces en parches monoespecíficos (Hemminga, 1998). En los pastos marinos, la relación foliar: radicular tampoco es fija, pero variará dentro de los límites específicos de la especie en respuesta a los niveles de luz ambiental y por ende, a la temporada y los lugares donde estas se desarrollan como en este estudio.

La diferencia entre la biomasa total es resultado de las diferencias específicas de cada especie y de la composición de cada una de las comunidades que bien se pueden encontrar en condición monoespecífica o mixta, generalmente los resultados muestran que los valores de biomasa por área son mayores en los mixtajes para todas las temporadas, otros estudios encuentran también que los valores de biomasa foliar son de los que más fluctúan mientras que los valores de raíz permanecen más estables entre las especies. La biomasa foliar supera la biomasa radicular para la mayoría de las especies, pero en este estudio, la biomasa radicular es mayor a la foliar, concordando con lo reportado para las especies analizadas y son mayores que las medias globales. Para los valores monoespecíficos de las especies *T. testudinum* $519,0 \pm 62$ (biomasa foliar) y $582,5 \pm 22$ DWm⁻² (biomasa radicular) globales en comparación con $262,3 \pm 147$ y

538,9±247 DWm⁻² respectivamente. *Syringodium filiforme* 368,2 ±6 y 450,8 ±4 DWm⁻² en comparación con 194,7±84,8 y 197,9±83,5 DWm⁻² (Duarte & Chiscano, 1999; Carlos M Duarte, Gallegos, Gallegos, Marba, & Hemminga, 1998). La producción en los ambientes tropicales es mucho mayor que en ambientes de menor latitud.

La asignación de la biomasa foliar y radicular de ambas especies es igual en numerosos estudios donde no muestran diferencia significativa, para este estudio y pese a la cercanía de los ambientes, el cambio no es solo evidente y significativo para la especie, la temporada que consigo lleva al aumento de las partículas y nutrientes en la columna de agua tiene un efecto incluso mayor que la composición, sobre los valores, no solo de la biomasa total, sino de la foliar, radicular y otros como el contenido de materia orgánica y carbono orgánico en el sedimento (Duarte & Chiscano, 1999).

Como resultado de las diferencias significativas en la biomasa foliar y radicular entre especies, la relación entre estas también fue en gran medida, una característica de la especie que se ve influenciada por donde crece y por la temporada del año (Isla Arena por ser un ambiente que en temporada seca y lluvia la columna de agua no tiene alto contenido de materia particulado mientras que en Playa de los Muertos el material particulado y fino abunda en temporada seca). Para *T. testudinum*, la relación entre la biomasa aumenta de un periodo de altas lluvias a un periodo de menor lluvias para ambas localidades mientras que para *S. filiforme* la biomasa foliar supera a la radicular y los cambios son más contrastantes para Playa de los muertos. Los cambios para los mixtajes se mantienen más parecidos a los de *T. testudinum* ya que la mayoría de la biomasa predominante en las muestras pertenecen a esta especie. Esto no desconoce el hecho que *S. filiforme* tiene un efecto considerable para tener en cuenta en las muestras del mixtaje ya que no contrasta con los cambios vistos únicamente para *T. testudinum* en estado monoespecífico. Para todos los casos el aumento de la biomasa foliar en temporada de sequía puede ser un factor determinante en el crecimiento de este tejido; la inversión foliar es mayor en la temporada de sequía gracias a que la columna de agua responde adecuada para no solo el establecimiento de las praderas sin disturbios físicos e interferencia de la entrada de la luz en la columna de agua (Hill, Zimmerman, Bissett, Dierssen, & Kohler, 2014). Ambas plantas y en especial *S. filiforme* aprovechan la disponibilidad del recurso aumentando su superficie foliar visto en el aumento de la biomasa foliar para poder generar mayor fotosíntesis (Kenworthy & Fonseca, 2006). Todo

lo contrario sucede en temporada lluvia donde le oleaje es más intenso en estas zonas y la disponibilidad del recurso luz es limitada, la planta opta por invertir en raíces y rizomas para generar mayor estabilidad al sustrato y no ser levantadas por las fuerzas físicas de las olas; la fracción foliar por un lado, es susceptible al corte y a su rompimiento debido a lo anterior nombrado, y la planta quizás mantiene su crecimiento pero disminuye el tiempo de retención de biomasa en esta fracción debido a su probable alto recambio en la misma.

Lo último está muy correlacionado a un fenómeno visto dentro del estudio, pero no analizado que es la exportación y el recambio de la biomasa foliar que puede ser mucho mayor en estas praderas en temporada lluvia. Explicando los resultados obtenidos en este estudio, puede que la producción foliar sea mucho mayor a la radicular como lo reportado en numerosos estudios para estas especies (*S. filiforme* de 3,8 g por día en la fracción foliar y 0,96 g por día en la fracción radicular y *T. testudinum* 5,0 y 1,8 g por día respectivamente) pero analizando la biomasa en pie (*Standing crop*) no muestre ese comportamiento sugiriendo mucho cuidado a la interpretación de estos (Duarte et al., 1998). La morfología de los pastos permite en no rompimiento de estos por lo que algunas especies pueden tener mayor biomasa en pie a la hora de ser evaluadas en diferentes momentos de alto disturbio físico tal como pasa en este estudio por lo que *S. filiforme* puede verse beneficiado por esto (Duarte, 1991).

Lo anterior se explica desde diferentes partes: Primero la fisiológica de los pastos difiere entre especies al ser grupos taxonómicos completamente diferentes. *S. filiforme* prefiere lugares como playa de los muertos debido al bajo contenido de sales gracias a la entrada de aguas continentales por la bahía de barbacoas mientras que *T. testudinum* prefiere ambientes más cristalinos y con menor incidencia de epifitos. Estas especies se ve afectada por diferentes limitantes, mientras que *T. testudinum* se ve a afectado por el nitrógeno, *S. filiforme* con el fosforo en ambientes marinos con alto contenido de carbonato como lo es la región de las islas del rosario por el origen biogénico de gran parte de sus sedimentos (Fourqurean & Zieman, 2002; Short, Dennison, & Capone, 1990).

La cuantificación de la variabilidad de la biomasa es importante para cualquier evaluación del papel de las comunidades de pastos marinos porque esta variabilidad influye en si la

exportación de carbono orgánico, a los sedimentos subyacentes o fuera de él, es continua (es decir, pequeña variabilidad) o abrupta (es decir, alta variabilidad) (Frankignoulle & Bouqueneau, 1987) y definitivamente en este estudio esos patrones se evidencian: Mientras el contenido de materia orgánica y carbono orgánico en los sedimentos de *T. testudinum* y el mixtaje entre el rango de 20-30 cm permanece estable, los de *S. filiforme* tiene un cambio considerable en lluvia. La proporción de biomasa radicular es crucial para la resiliencia y la estabilidad de la comunidad de la pradera marina (Dawes & Lawrence, 1979). Factores como la compacta y mayor rizosfera generada por *T. testudinum* permite la retención de estas partículas mientras que en *S. filiforme*, rizomas más delgados y raíces más finas no permiten eso. Algo interesante pasa en los mixtajes cuyos valores muestran un leve aumento en la capacidad de retención de materia y carbono orgánico donde desligada al aumento de la biomasa total en sus muestras vivas (Barry, Jacoby, & Frazer, 2017; Gallegos, Merino, Rodriguez, Marba, & Duarte, 1994).

También al igual que con la biomasa, el contenido de materia orgánica y su comportamiento a través del tiempo muestra que se diferencian en cada lugar donde estas fanerógamas habitan, baja biomasa y mayor materia y carbono orgánico en Playa de los Muertos y inverso en Isla Arena indican importación de estas particular y secuestro por parte de los pastos marinos ejecutando un rol importante en servicios ecosistémicos como el carbono azul. Altos valores de biomasa en las praderas no implican una relación directa con estos elementos en el sedimento.

Estudios han llegado a la conclusión que cuando las praderas se estructuran en parches monoespecíficos con desarrollo uniforme, experimentan un crecimiento activo que aumenta su biomasa, el estrés competitivo puede inducir su mortalidad; la consecuente eliminación de las plantas más débiles libera recursos (espacio, luz y nutrientes) facilitando el mayor crecimiento de los supervivientes (Cousens & Hutchings, 1983; Lonsdale & Watkinson, 1983). También refleja la eficiencia de la ocupación del espacio, ya que los parches de praderas (o las mismas especies) más eficientes exhiben biomasa más altas bajo densidades similares que otras praderas (Vieira, Lopes, & Creed, 2018); pese a que en este estudio no se analizaron las densidades de los individuos, se denota mayor biomasa en parches monoespecíficos que la de los parches mixtos; las praderas mixtas por ende pueden tener en conjunto, mayor biomasa y mayor

estabilidad en el tiempo debido a la competencia constante con las especies que intervienen, mejorando los procesos de producción primaria y estabilizando la relación biomasa foliar: biomasa radicular.

Los mixtajes parecen que optimizan la generación de biomasa por unidad de área lo que es fundamental para servicios ecosistémicos como ser sumideros de carbono, sin embargo, estudios se han propuesto en examinar la competencia y el desplazamiento de las especies generando praderas de estados monoespecíficos. Sin duda alguna diferentes factores como la recolonización por parte de especies como *S. filiforme* y su rápido crecimiento longitudinal logra interactuar con *T. testudinum* y formar un estado habitable para ambas ya que para los lugares kársticos como los estudiados acá, las condiciones de los limitantes por nutrientes no estarían influyendo en la competencia de estas especies (Enríquez, Marbà, Duarte, & Tussenbroek, 2001; Tomlinson, 1974); la luz y el espacio se convierten en recursos invaluable para estas especies, sin embargo dado la variación y las condiciones de cada una de las temporadas, las especies se ven, una afectada y la otra favorecida y trocarse entre esa relación costo y beneficio para mantenerse en un estado casi de competencia permanente y permitiendo la expansión y el cohabitar de las mismas en un lugar (Williams, 1990; Williams, 1987).

Parece que, en ambientes cristalinos como Isla Arena, el mixtaje tiene un leve aumento en la retención o acumulación de estas partículas generando incógnitas sobre el papel de estos en la recaptura y secuestro de estos en pro de su estructura al generar una red más densa para atrapar particular de la columna de agua como muestran sus valores de sedimento y las observaciones hechas en campo; no solo eso, sino la disponibilidad de otros recursos como el oxígeno y la capacidad de entierro y crecimiento para estas especies (Bach, Borum, Fortes, & Duarte, 1998; Duarte et al., 1997). Esto concuerda completamente con los valores que se encontraron en el análisis de tamaños de grano en el sedimento donde en temporada de sequía, los mixtajes muestran mayor contenido de elementos finos que las comunidades monoespecíficas de pastos únicamente en Playa de los muertos ya que en los otros lugares no existen diferencias significativas que muestren una tendencia en las otras composiciones.

Si, el mixtaje tiene un efecto sobre variables biológicas como la biomasa, propiedades físicas y químicas del sedimento y es significativo en varias propiedades (Rattanachot &

Prathep, 2015b). Visto de otra manera, en este trabajo nunca se observó la reducción de las coberturas vegetales de los mixtajes, de hecho, las coberturas aumentaron algunos centímetros con relación a los bordes establecidos para este estudio, aunque solo tengan observaciones en campo únicamente. Entendida la sucesión como el cambio de la composición de las especies que ocupan un territorios depende del cambio en la disponibilidad de los recursos que tengan y la habilidad de estos organismos para usarlos o no, hace parte crucial para entender la estabilidad de estas praderas no como competencia sino como estado final en determinadas condiciones ambientales que optimizan la producción primaria en estos ecosistemas vegetales (Fourqurean, Powell, Kenworthy, & Zieman, 1995; Tilman, 1982).

2 Capítulo 2: Biomasa y producción radicular en praderas mixtas y monoespecíficas de *Thalassia testudinum* y *Syringodium filiforme* en ambientes costeros e insulares del Caribe Occidental colombiano.

2.1 Resumen:

El efecto del ensamblaje de varias especies en la misma área sobre la biomasa subterránea o radicular en las praderas marinas es uno de los pocos factores tenidos en cuenta en el estudio de la producción primaria en praderas marinas en el Caribe; junto a su efecto variable con respecto al cambio de temporada climática y la localidad en donde las praderas crecen con respecto a sus condiciones monoespecíficas. Este trabajo busco analizar no solo la asignación y la alocaación de la biomasa radicular (raíz y rizoma) sino también la producción radicular en comparación con los valores de biomasa radicular en dos épocas climáticas contrastantes. Se encontró que los valores de biomasa en raíz y rizoma no varían en conjunto con los valores de crecimiento radicular. Los valores de crecimiento radicular muestran valores más altos para *Syringodium filiforme* que los de *Thalassia testudinum* mientras que en los valores de biomasa de raíz y rizoma es todo lo contrario. Los valores varían en proporción y en número de acuerdo con la época en donde se tomen las muestras; los mixtajes muestran mayor crecimiento y estabilidad en los valores y en la proporción en la biomasa radicular. Los mixtajes pueden beneficiar el crecimiento de algunas especies aumentando su producción incluso en especies cuyos valores en estado monoespecífico son mucho menor. Se evidencia un efecto combinado entre la localidad donde habitan las praderas, la temporada climática donde se encuentren y la composición que estas tengan.

Palabras clave: *Thalassia testudinum*, *Syringodium filiforme*, biomasa, alocación, caribe, Colombia, crecimiento radicular, asignación.

2.2 Introducción

Los pastos marinos son uno de los ecosistemas de mayor productividad dentro de los ecosistemas marinos vegetales y de los que en proporción con las reservas de carbono en sus sedimentos y sus biomásas, secuestran la mayor cantidad de carbono en el mundo (Armitage & Fourqurean, 2016; Kaldy & Dunton, 2000; Nellemann et al., 2009). Los pastos marinos se distinguen anatómicamente de los otros dos taxones bentónicos al tener órganos subterráneos: raíces y rizomas fisiológicamente acoplado a sus hojas fotosintéticas sobre el suelo por un sistema vascular funcional. Estos ecosistemas se han convertido en ejes estratégicos en la lucha contra el cambio climático con su denominado servicio ecosistémico Carbono Azul (Unesco, 2009). Para entender cómo funciona el carbono azul en los ecosistemas como los pastos marinos, numerosas investigaciones coinciden que se tienen que indagar sobre el crecimiento y producción primaria en estos ecosistemas. Parte fundamental de entender cuál es la dinámica y que factores intervienen en el secuestro de carbono es el estudio y monitoreo de la biomasa radicular.

La biomasa radicular es no solamente importante para la biodiversidad de la infauna marina, así como brindar nutrientes a otros organismos y realizar intercambio de elementos y el control del pH en la columna de agua, funciona como un mecanismo para acumular y atrapar el carbono en el sedimento a través de la construcción colectiva de las comunidades de pastos de una rizosfera (capa vegetal dentro de los sedimentos) (Road, 1987). Si bien la biomasa foliar o superficial puede verse afectada por numerosos cambios en la columna de agua, las raíces, aunque invisibles a simple vista, también sufren dichos cambios (Barry et al., 2017; Duarte, 1991; Virnstein & Carbonara, 1985). Las raíces y rizomas en los pastos marinos cumplen su rol en la expansión y en la absorción de nutrientes, por ende, numerosos estudios han llegado a la conclusión que el efecto de las condiciones del agua variables a través de las diferentes condiciones meteorológicas que intervienen con la irradiancia de la luz solar, la disponibilidad de nutrientes y el ingreso de sedimentos en el ambiente los cuales afecta la producción de estas fracciones de la biomasa radicular (Duarte & Gallegos, 1998; Hemminga, 1998).

Es común encontrar únicamente parches de solo una especie de pasto marino dentro de una pradera, pero pueden encontrarse interacciones dentro de la competencia por el espacio que pueden tener más de dos especies. Dentro de esa competencia, las especies *Thalassia testudinum* y *Syringodium filiforme* pueden formar parches de praderas cuyos estados de organización estructural pueden ser mixtas y monoespecíficas. Encontrar parches de praderas mixtas puede considerarse un factor crucial en la acumulación de biomasa radicular o subterránea en las praderas marinas de numerosas regiones del Caribe con este patrón de composición estructural mixta (Williams, 1990).

En determinadas condiciones, las especies oportunistas como *S. filiforme* sólo pueden aprovechar el efecto negativo que tienen algunos lugares donde habitan las praderas sobre de *T. testudinum* y un proceso determinista de la sucesión y el redesarrollo del lecho concurren en que estas dos especies lleguen a una estabilidad en el estado transicional del mixtaje en los parches de estas convirtiéndose en un estado permanente contrario a los eventos de sucesión en donde una especie siempre es el predominante. Entender como se ve la asignación de la biomasa radicular y como el proceso del crecimiento radicular es variable a través de los eventos climáticos es crucial para entender los mecanismos de como estas praderas forman dichos mixtajes y como estos pueden favorecer sus estados transicionales y no llegar a un estado monoespacio únicamente (Di Carlo & Kenworthy, 2008; Williams, 1987).

La región de la península de Barú, ubicada en el Caribe occidental colombiano es una región con amplia cobertura de pastos marinos y con alta pérdida de estos mismos durante el último siglo (Díaz et al., 2003). Dicha región posee numerosas praderas con diferentes condiciones medioambientales y con patrones en la composición estructural de las praderas en formas mixtas y monoespecíficas. Este capítulo indaga sobre el crecimiento radicular de las praderas marinas mixtas y monoespecíficas de las especies anteriormente mencionadas, usando como método núcleos de crecimiento en praderas con diferentes condiciones ambientales.

2.3 Materiales y métodos.

2.3.1 Área de trabajo

Este trabajo se realizó en dos localidades con presencia de praderas de fanerógamas con las especies *Thalassia testudinum* (TT) y *Syringodium filiforme* (SF) las cuales suelen encontrarse en estados monoespecíficos (ME) y mixtos (MX). Las praderas muestreadas se encuentran entre 1-2 m de profundidad y se encuentran con coberturas entre un 90-100% en el lecho marino. Estas se localizan en dos lugares icónicos del área insular del archipiélago del Rosario y la península Isla de Barú (10°08' N, 75°43' W).

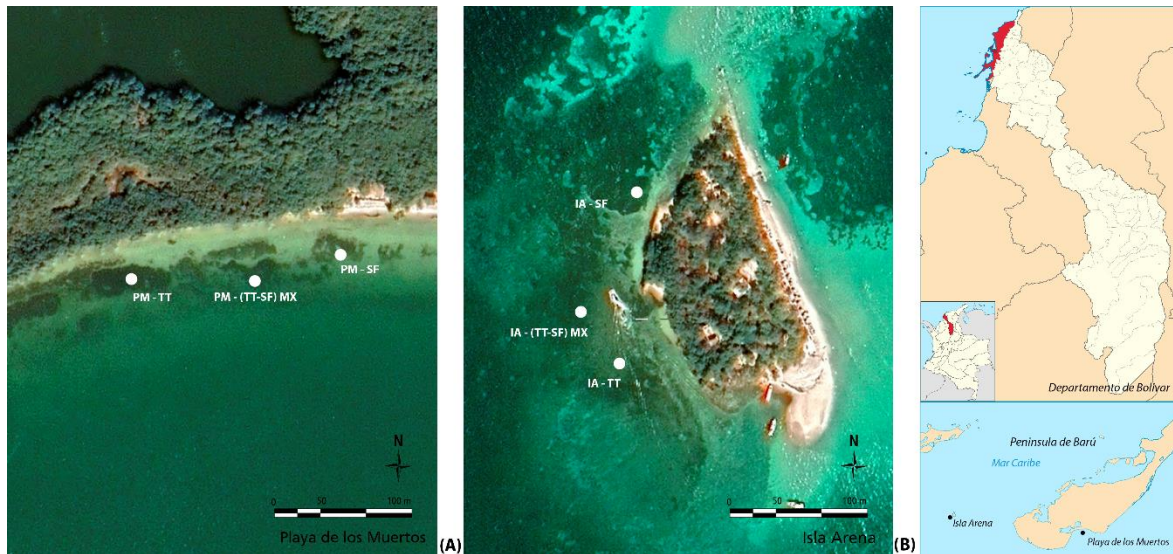


Figura 8. Imágenes satelitales de las localidades (a. Playa de los Muertos; b. Isla Arena) muestreadas con los respectivos puntos de muestreo (Blanco) en las diferentes comunidades monoespecíficas y mixtas de pastos marinos de *T. testudinum* (TT) y *S. filiforme* (SF). Referencia espacial en el territorio de Colombia en la derecha con el departamento de Bolívar. Adaptado de Google Earth Pro, 2020.

El primero, Isla Arena - IA (10° 8' 54" N, 75° 43' 52,2") es una isla con aguas transparentes sin influencia de aguas con origen continental, su sedimento en gran porcentaje es kárstico con origen biogénico debido a la erosión de corales pétreos de tamaño mediano y posee un área de extensión de pastos marinos entre 2-3 ha. La segunda área, Playa de los Muertos – PM (10° 8' 32,5" N, 75° 40' 54,1" W) Colinda con la península de Barú y la bahía de Barbacoas con ingreso de agua con alta carga de sedimentos proveniente del caño Leiquerica que conecta con el canal del Dique y el Río

Magdalena, evidente en época de lluvia con altos valores de turbidez y sólidos suspendidos totales en comparación con el área de Isla Arena; se caracteriza por sus sedimentos finos en una mezcla de sedimentos de origen biogénico y partículas producto de los cuerpos de agua continentales.

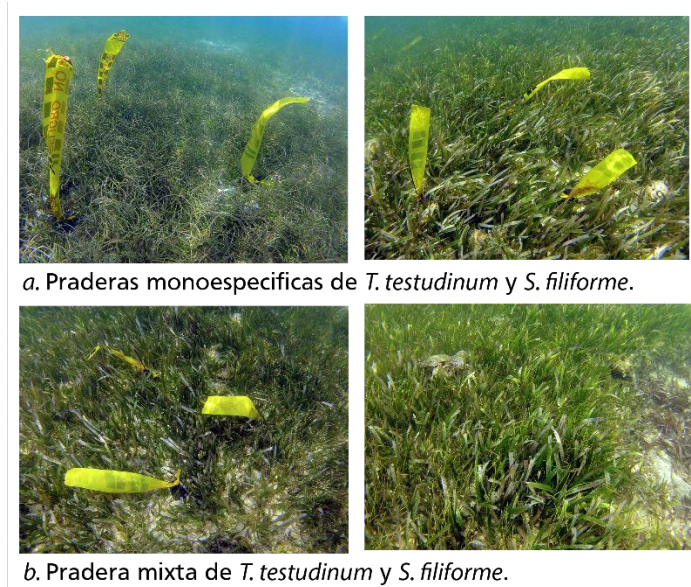


Figura 9. Fotografías de los montajes sobre praderas monoespecíficas y mixtas de praderas marinas de las especies *T. testudinum* y *S. filiforme*.

Se seleccionaron seis composiciones estructurales de praderas marinas de acuerdo con su ubicación y su cobertura: Para Isla Arena: (1) parche monoespecífico de *T. testudinum* en IA, (2) parche monoespecífico de *S. filiforme* en IA, (3) parche mixto de *T. testudinum* y *S. filiforme* en IA. Para Playa de los Muertos (4) parche monoespecífico de *T. testudinum* en PM, (5) parche monoespecífico de *S. filiforme* en PM, (6) parche mixto de *T. testudinum* y *S. filiforme* en PM.

2.3.2 Diseño Experimental

El muestreo se realizó durante en dos periodos que se enmarcan en dos temporadas climatológicas completamente diferentes, primero en el periodo del 1 de octubre del 2016 con valores mensuales promedio de $297 \pm 63,1$ mm lluvia denominada temporada lluvia y nuevamente el 28 de marzo del 2017 con $5 \pm 3,78$ mm lluvia tomada como la temporada seca. Estas fechas se enmarcan en dos épocas de alto contraste: bajas lluvia y de viento

leve de diciembre a abril, y lluviosa de agosto a octubre con vientos fuerte; el resto del año se desarrollan periodos de transición entre las dos estaciones (Gutiérrez-Moreno et al., 2011).

Las muestras se recolectaron al interior de los parches de cada una de las comunidades de pastos y las dos temporadas establecidas. Para evitar el efecto de la transición entre praderas monoespecíficas se evitaron los nidos de animales y parches de coral. Las muestras se recogieron cuando el agua cubrió el lecho al menos 1 m para evitar la intrusión de aire. Se recolectaron dos conjuntos de muestras; el primer conjunto se recopiló para examinar la biomasa de pastos marinos; El segundo conjunto se instauró un experimento de incubación de raíces para determinar la biomasa radicular que crecía al cabo de cinco meses de exposición.

2.3.3 Biomasa de raíz y rizoma en pastos marinos

Con el propósito de obtener los valores de biomasa radicular para cada una de las fracciones raíz y rizoma en cada tipo de composición de especies de pastos marinos, se tomaron 100 núcleos vegetales en cada parche con más de 80-90% de cobertura en los 6 tipos de comunidades de praderas mixtas y monoespecíficas de *T. testudinum* y *S. filiforme* mediante un núcleo de PVC (Policloruro de vinilo), de 4 pulgadas con una profundidad de 30 cm entre las dos localidades y las 2 temporadas previstas para un total de 25 muestras por muestreo.

Las muestras de biomasa se lavaron con agua de mar para separar la biomasa de los sedimentos con ayuda de un tamiz y embaladas al frío en bolsas plásticas para su transporte al laboratorio. Debido a las condiciones en campo, la separación de las fracciones de la biomasa de las especies *T. testudinum* y *S. filiforme* fue imposible realizarla en campo por lo que se remitieron al laboratorio para su procesamiento.

2.3.4 Crecimiento radicular

Se establecieron parcelas de tipo cuadrícula tomando el centro de esta el centro del parche de las comunidades monoespecíficas y mixtas en cada comunidad para evitar contacto con los bordes de contacto con los demás parches de 1 m de distancia entre punto. Se diseñaron y se enterraron bolsas de poli sombra PEAD (Polietileno de alta

densidad) de 80% cobertura de poro de 10 cm de diámetro y 30 cm de largo y se llenaron con sedimento libre de biomasa de la misma localidad para imitar las condiciones de la zona dentro de ellas. Se instalaron 18 bolsas en cada localidad para dos temporadas para un total de 76 muestras por el proyecto.



Figura 1. Montaje de núcleos de crecimiento elaborados con bolsas de polisombra para la incubación de biomasa radicular. Se realizó marcación con cinta de plástico para identificar su posición en la pradera.

Las bolsas de crecimiento radicular se dejaron incubar aproximadamente 5 meses en cada temporada y se extrajeron las muestras cortando cualquier sobrante exterior a la muestra con tijeras. Las muestras fueron limpiadas con agua de mar, embaladas en bolsa ziploc y transportadas en frío hasta su análisis en laboratorio.

2.3.5 Laboratorio

Las muestras obtenidas de las comunidades de las praderas (Biomasa y crecimiento radicular) fueron lavadas con HCl al 4 N para retirar rastros de sedimentos y epifitos; se dividieron las muestras en dos grupos; Se tuvo en cuenta el aporte en biomasa por cada una de las especies de fanerógamas que constituyen la muestra separando por morfología cada uno de los elementos que constituye el elemento vegetal. (1) para las praderas mixtas de cada localidad (TTxSF), las muestras fueron ubicadas en un

recipiente con agua y separadas cada una de las especies por observación, *T. testudinum* con rizomas y raíces con numerosas cicatrices de color café oscuro mientras que *S. filiforme* tiene sus raíces y rizomas delgados y de un color amarillo sin numerosas cicatrices. (2) las muestras provenientes de praderas monoespecíficas no recibieron tratamiento especial. Todas las muestras se dividieron en raíz y rizoma. Las muestras de crecimiento radicular únicamente se sometieron a separación por especie debido al tamaño y peso de la muestra. Las muestras fueron secadas a 60 °C hasta un peso constante y obtener el valor de biomasa seca correspondiente (g DWm⁻²). No se observaron raíces muertas y vivas dentro del tiempo de incubación de las muestras por lo que no se establecen tiempos de vida y tasa de renovación en las muestras.

2.3.6 Análisis estadístico

Debido a las mismas condiciones por las cuales se encontraban las praderas (1 m de profundidad sumergidas), se agruparon los valores y se obtuvieron medias en cada uno de los tratamientos para cada comunidad de pastos y su temporada para un total de 12 grupos. Con el fin de tener un análisis paramétrico de los resultados, se realizaron múltiples transformaciones Box-Cox confirmando supuestos de normalidad con la prueba Anderson-Darling para todos los datos y homocedasticidad con la prueba de Bartlett. Se analizaron los datos de biomasa (raíz y rizoma), crecimiento radicular mediante un ANOVA factorial en torno a tres factores categóricos: Temporada (Lluvia, Seca), Localidad (Playa de los muertos, Costero; Isla Arena, Insular) y Composición (TT: *T. testudinum*, SF: *S. filiforme*, TS: *T. testudinum* X *S. filiforme*). Se realizaron análisis post-hoc con la prueba de Tukey reagrupando los grupos conformados entre Localidad, temporada y composición con el fin de evaluar similitudes entre estos. Los datos fueron recopilados y sistematizados con ayuda del software EXCEL y analizados estadísticamente con el software MINITAB 18.

2.4 Resultados

2.4.1 Asignación y distribución de biomasa radicular

La biomasa radicular difiere significativamente para las localidades de Isla Arena y Playa de los Muertos siendo el mayor el primero con 393,3±162,9 g DWm⁻² de biomasa en raíces y 331,7±95,4 g DWm⁻² de biomasa en rizomas contra 121,02±31,77 g DWm⁻² y 170,3±107,3 g DWm⁻² respectivamente. Entre las composiciones estructurales, las

praderas mixtas son las que mayor biomasa radicular en todas las temporadas y más en el ambiente marino con Isla Arena con valores $970,9 \pm 212,1$ g DWm⁻² en temporada lluvia y $886,9 \pm 183,1$ en seca con respecto a Playa de los Muertos $491,6 \pm 50,6$ y $293,8 \pm 56,7$ g DWm⁻² respectivamente. Los valores máximos entre las comunidades monoespecíficas en raíz y rizoma son siempre los de la comunidad monoespecífica de *T. testudinum* (TT) con valores en temporada de lluvia de $309,9 \pm 85,63$ y $371,70 \pm 114,30$ g DWm⁻² y en temporada seca de con $432,50 \pm 124,70$ y $307,70 \pm 82,50$ g DWm⁻² para cada fracción.

Tabla 13. Valores de la biomasa en raíz y en rizoma de las comunidades monoespecíficas y mixtas en las localidades y temporadas muestreadas. \pm desviación estándar.

Localidad	Temporada	Biomasa radicular									
		Especie									
		<i>T. testudinum</i>		<i>S. filiforme</i>		Mixtaje					
						Total		<i>T. testudinum</i>		<i>S. filiforme</i>	
		Media	\pm	Media	\pm	Media	\pm	Media	\pm	Media	\pm
Playa de los muertos											
Lluvia											
	Total	483,2	115,8	211,9	109,5	491,6	50,6	325,1	50,5	166,5	17,9
	Raíz	135,90	35,30	65,79	21,73	183,83	15,36	111,24	9,39	72,59	8,89
	Rizoma	347,20	100,70	146,10	112,20	307,80	54,20	213,80	51,90	93,95	13,65
Sequia											
	Total	236,8	43,9	150,3	20,1	293,8	56,7	210,5	35,4	83,3	34,5
	Raíz	136,70	33,70	42,81	10,46	126,81	29,15	102,27	26,95	24,55	9,43
	Rizoma	100,14	12,81	107,47	17,17	167,00	40,30	108,20	20,97	58,80	25,74
Isla Arena											
Lluvia											
	Total	681,6	167,9	249,0	63,6	970,9	212,1	718,0	221,7	252,9	67,1
	Raíz	309,90	110,40	85,63	17,96	463,90	174,50	376,00	190,80	87,90	42,10
	Rizoma	371,70	114,30	163,30	51,70	507,00	89,20	341,90	107,70	165,10	55,20
Sequia											
	Total	740,2	159,1	210,1	96,2	886,9	183,1	744,2	246,6	142,7	109,1
	Raíz	432,50	124,70	84,70	33,20	492,20	155,30	423,10	199,40	69,10	92,10
	Rizoma	307,70	82,50	125,40	78,80	394,60	72,00	321,10	88,50	73,60	52,00

La composición con mayor biomasa seca en toda la fracción radicular (raíz + rizoma) es el mixtaje para la gran mayoría de los casos exceptuando la temporada de lluvia en playa de los muertos cuyos resultados no muestran diferencia significativa con el estado

monoespecífico de TT con valores de $483,2 \pm 115,8$ g DWm⁻² y $491,6 \pm 50,6$ g DWm⁻² (Figura 10).

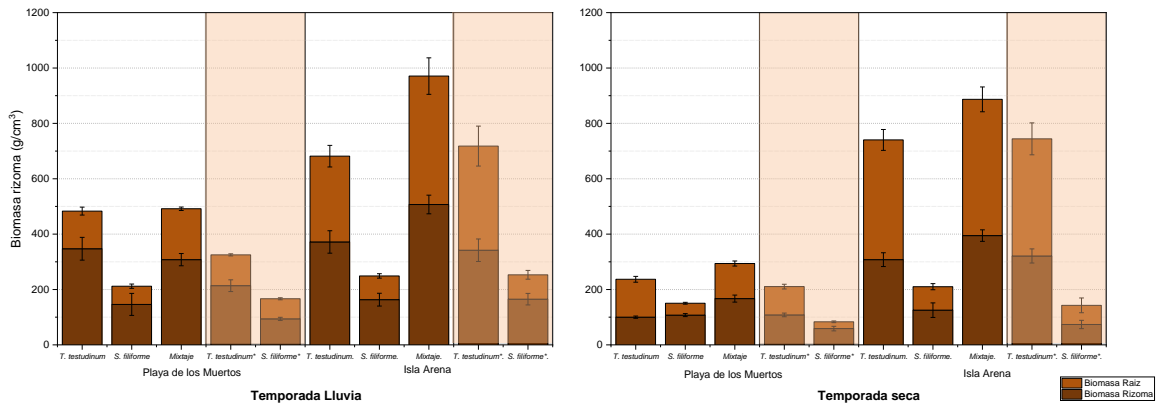


Figura 10. Biomasa en pie de raíz (café claro) y rizoma (café oscuro) (g DWm⁻²) para las localidades en diferentes temporadas (Lluvia y sequia). Se muestran valores diferidos de las especies dentro del las muestras del mixtaje contiguo a los datos de cada uno de los valores por comunidad (Fondo claro) para cada pradera y cada temporada.

Los valores de TT en estado monoespecífico y mixto no difieren en gran medida a comparación de *S. filiforme* (SF) cuyos valores disminuyen considerablemente al momento de encontrarse en muestras mixtas junto a TT. Entre esos siguen el mismo patrón a lo largo de todo el muestreo (Figura 10) sin mostrar aumento mayor significativo a su estado monoespecífico. La especie SF alcanza mayor biomasa en temporada lluvia para Isla Arena con $85,63 \pm 17,96$ g DWm⁻² en biomasa en raíz y $163,30 \pm 51,70$ g DWm⁻² en biomasa de rizoma contrario a TT que alcanza mayor contenido en la temporada seca para Isla Arena en comparación con la temporada lluvia que llega a valores de $432,50 \pm 124,70$ y $307,70 \pm 82,50$ g DWm⁻² respectivamente.

La proporción entre las biomásas de raíz y de rizoma es más cercana e incluso mayor que 1 en Isla Arena para TT, mientras que para la especie SF en todos los casos la biomasa de rizoma supera considerablemente a la biomasa de raíz (**¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.**); pero, la relación disminuye aún más cuando la especie es discriminada dentro de la muestra del mixtaje siendo mucho más baja su relación raíz/rizoma en la localidad de Playa de los Muertos en temporada seca (Figura 10).

2.4.2 Crecimiento radicular

El crecimiento radicular es alto para el mixtaje en todos los casos. La producción es mucho mayor para la especie en estado monoespecífico de SF con valores $211,8 \pm 985,8$ g DWm⁻²Año en temporada sequia para la localidad de Isla arena seguido de los valores como $195 \pm 34,4$ g DWm⁻²Año. La composición de spp es el factor con mayor importancia que marca diferencia entre los diferentes valores de crecimiento radicular, seguido por la temporada y la composición. Para todos los casos la significancia es $p < 0,01$ exceptuando en los análisis donde están compiladas las localidades donde los ANOVA a dos vías arrojan no tener efecto cruzado la localidad ni con la temporada, ni con la composición ($p > 0,05$). Existe un efecto mixto entre los tres factores ($p < 0,01$).

Tabla 14. Valores totales y discriminados por especie del crecimiento radicular en comunidades de praderas monoespecíficas y mixtas en la región de estudio. Se muestran los valores totales del mixtaje seguido de los aportes individuales de cada especie. \pm desviación estándar.

Localidad		Temporada			
Playa de los muertos		Lluvia		Sequia	
Estado	Especie	Crecimiento de biomasa radicular g DWm ⁻² Año			
Monoespecífico		Media	\pm	Media	\pm
	<i>T. testudinum</i>	42,8	29,7	21,54	21,25
	<i>S. filiforme</i>	68,43	23,94	195	34,4
Mixtaje					
	Total	381,1	121,1	45,5	39,5
	<i>T. testudinum</i>	317,1	97,7	7,24	5,1
	<i>S. filiforme</i>	64	26,3	38,3	40,6
Isla Arena					
Monoespecífico					
	<i>T. testudinum</i>	146,6	88,5	22,99	9,11
	<i>S. filiforme</i>	143,2	61,1	211,8	85,8
Mixtaje					
	Total	320,9	101,6	134,2	68,4
	<i>T. testudinum</i>	239,9	75,6	48,2	44,1
	<i>S. filiforme</i>	81	44,4	86	70,9

En la mayoría de los casos exceptuando el estado monoespecífico de la comunidad con TT en época de sequía en Playa de los muertos, el crecimiento radicular de TT aumenta

en el estado mixto. Los cambios más dramáticos son en temporada de lluvia para la localidad de Playa de los Muertos con $42,8 \pm 29,7$ g DWm⁻²Año en estado monoespecífico y $317,1 \pm 97,7$ g DWm⁻²Año en estado mixto e Isla Arena con $146,6 \pm 88,5$ y $239,9 \pm 75,6$ g DWm⁻²Año respectivamente. Contrario pasa en época de sequía donde los valores de los estados monoespecíficos disminuyen en Playa de los Muertos y el aumento no es tan evidente el Isla Arena (Figura 11).

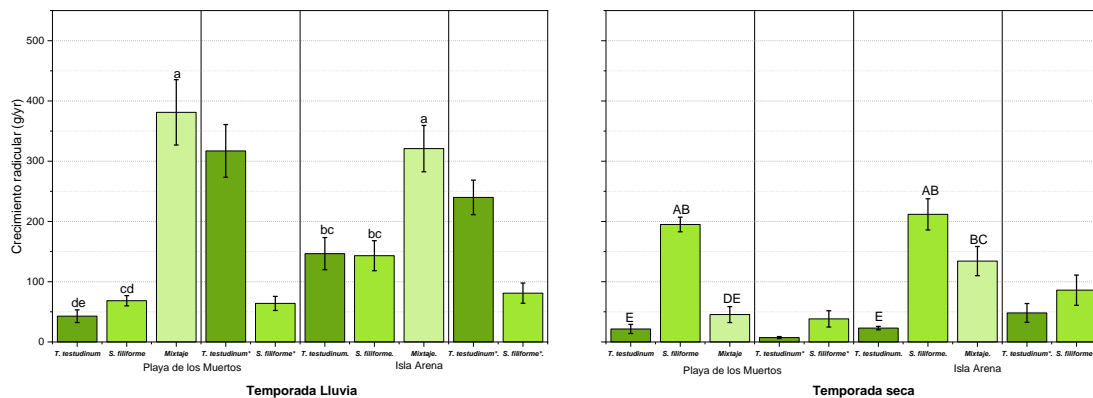


Figura 11. Crecimiento radicular (g DWm⁻²Año) en las diferentes localidades muestreadas por temporada, se muestran los valores de los aportes de las especies individuales contiguo al mixtaje. Las letras pertenecen al análisis post-hoc entre la misma localidad; letra minúscula para temporada lluvia y letra mayúscula para temporada seca.

En todos los casos, los valores de SF aumentan con el cambio de temporada lluvia a seca. Los cambios son mayores para la localidad de Playa de los Muertos con $68,43 \pm 23,94$ g DWm⁻²Año en temporada lluvia y $195 \pm 34,4$ g DWm⁻²Año en temporada seca. En el único caso donde la biomasa de SF se ve afectada es dentro del mixtaje donde en Playa de los muertos donde la biomasa pasa de $64 \pm 26,3$ a $38,3 \pm 40,6$ g DWm⁻²Año.

Tabla 11. Análisis ANOVA para la producción radicular de 5 meses en las comunidades de pastos marinos muestreadas para las variables categóricas: temporada, Localidad y composición.

Análisis ANOVA datos combinados			
Fuente de variación		Crecimiento radicular	p
Box-Cox		0,24	
1 vía			
Temporada		41,52	0
Localidad		21,99	0
composición		73,64	0
2 vías			
Compilado		19,99	0
Temp/Loc		0,24	0,627
Temp/Comp		49,29	0
Loc/ Comp		0,85	0,432
3 vías			
Temp/Loc/Comp		11,42	0
Análisis ANOVA datos por localidad			
Localidad			
Playa de los Muertos			
Fuente de variación		Crecimiento radicular	p
Box-Cox		0,5	
1 vía			
Temporada		23,84	0
composición		23,84	0
2 vías			
Temp/Comp		71,48	0
Isla Arena			
Box-cox		0	
1 vía			
Temporada		27,41	0
composición		36,4	0
2 vías			
Temp/Comp		18,53	0

2.5 Discusión

La biomasa radicular depende del tipo de pradera. En Isla Arena, un área con condiciones de aguas transparentes y que hemos denominado marina, presenta valores mucho más altos que Playa de los muertos, quien recibe descargas en temporada de lluvia con mayor intensidad de los caños y ríos contiguos a la región de la bahía de Barbacoas aumentando la cantidad de sólidos en suspensión y la cantidad de nutrientes. Para los pastos marinos mayor cantidad de nutrientes no significa una mayor biomasa, se ha establecido que lugares oligotróficos y con mayor irradiancia permiten una mayor cantidad de biomasa, a su vez permite el mayor establecimiento de *T. testudinum* sobre las praderas y es evidente a la hora de ver no solo los valores en las muestras de biomasa radicular en estados monoespecíficos, sino los mixtos (Figura 10). El efecto es aún más evidente cuando en la misma localidad considerada un ambiente oligotrófico, llega la temporada de lluvia generando carga de nutrientes y disturbios en la columna de agua que dificulta la actividad fotosintética (Ralph et al., 2007). En este caso, *T. testudinum* disminuye sus valores de biomasa, disminuye sus raíces debido a la disponibilidad de nutrientes mientras que *S. filiforme* se ve beneficiada no solo con la disminución de la biomasa de *T. testudinum* tanto en estados monoespecíficos sino en el mixtaje. Caso diferente en la localidad de Playa de los muertos, donde pese al cambio de temporada, ambas especies se ven afectadas de igual forma al igual que los mixtajes y que, en proporción, las especies no tienen tanta diferencia en la biomasa radicular.

Aunque varios estudios se han centrado en la producción y el desarrollo de biomasa aérea en las comunidades de pastos marinos, todavía hay escasez de datos sobre la recuperación de la biomasa subterránea después de una perturbación (ya bien sea natural dado por el cambio de clima o condiciones en la columna de agua o antropogénica) (Hemminga, 1998). Esto es especialmente cierto para la relación entre la dinámica de recuperación por encima y por debajo del suelo en los sistemas de especies mixtas, donde es posible que las especies oportunistas de crecimiento más rápido sustituyan temporalmente, o incluso reemplacen, a las hierbas marinas dominantes (Di Carlo & Kenworthy, 2008).

El efecto del mixtaje no solo afecta la biomasa en general, tiene efecto en la relación entre las biomásas (en raíz y rizoma) y cambia por completo de acuerdo con la localidad donde se observe, de ahí la variación enorme y el comportamiento de los pastos amplio.

Este estudio sugiere que la parte biológica como la interacción entre especies lleva consigo a dinámicas de pérdida y ganancia de biomasa sucesivas, permitiendo una interacción estable entre dos especies. Observaciones también han encontrado mixtajos estables de tres especies incluyendo a *Halodule wrightii*.

Para este estudio los valores de a la biomasa radicular (raíz y rizoma) no indicaron relación alguna con el comportamiento del crecimiento radicular ya que especies que tienen mayor crecimiento radicular no siempre poseen una biomasa en pie mayor. Especies más robustas con una mayor capa de rizosfera como *T. testudinum* son capaces de mantener gran volumen de tejido en el sedimento mientras que *S. filiforme* tiene mayor capacidad de crecimiento y colonización sugiriendo un efecto fundador y oportunista al igual que otros trabajos que se enfocan en la sucesión de estas especies (Williams, 1990; Williams, 1987).

Existen momentos que destacan la capacidad de la biomasa de raíz y de los rizomas indicando momentos de colonización de las especies y momentos de estrés de nutrientes para las mismas (Fourqurean et al., 1995). Para las especies en este trabajo, se encontró y basados en la literatura, que los momentos en donde los limitantes disminuyen su productividad son diferentes y únicamente entran en conflicto por el espacio y la disponibilidad de luz (Hemminga, 1998).

Los valores encontrados en este estudio para las especies *T. testudinum* y *S. filiforme* son mucho menores a los reportados de producción radicular pero para Isla Arena los valores de la biomasa seca encontrada en pastos es mucho mayor a la reportada (Duarte & Chiscano, 1999; Duarte & Gallegos, 1998). Sin embargo, el número de estudios es limitado y con poco número de muestras, lo cual dificulta realizar un análisis comparativo con este estudio, más aún que el presente este estudio se basó, además, en otra metodología para la cuantificación del crecimiento radicular. Otros estudios no tienen en cuenta la interacción de las especies y reportan la producción radicular con base únicamente en praderas monoespecíficas.

Parece ser que las capacidades de colonización y rápido crecimiento vegetativo son mayores en *S. filiforme* que en *T. testudinum* para la mayoría de los casos y concuerda con lo reportado en otros estudios donde especies como *H. wrightii* son ágiles colonizadores y también tienen importancia no solo la reproducción vegetativa, sino la

sexual ya que en este estudio se observaron con mayor frecuencia tejidos sexuales para *S. filiforme* (Brouns, 1987; Duarte, Savela, & Fortes, 2014).

En esos sitios, los resultados sugieren un efecto compensatorio de especies oportunistas como lo es *S. filiforme*, pese a tener valores bajos de biomasa, concibe llevar mayor crecimiento radicular en la mayoría de los casos con valores en biomasa radicular en raíz y rizoma superiores a los encontrados en la literatura. Al igual que otros estudios, se encuentra el efecto de rápida recuperación y recolonización de *S. filiforme* en las bolsas de crecimiento radicular; diferente a la secuencia de sucesión encontrada en Florida, Estados Unidos (Di Carlo & Kenworthy, 2008; S. Williams, 1990). El mixtaje cambia la proporción raíz-rizoma y permite que otras especies aumenten su producción en determinadas condiciones como en el caso de Playa de los Muertos donde el crecimiento de *S. filiforme* es minúsculo en comparación con su crecimiento en Isla Arena y caso contrario con *T. testudinum* donde es en Isla Arena cuyos valores son bajos y en Playa de los Muertos, altos.

El modelo tradicional de sucesión ecológica entre especies del Caribe como lo son *T. testudinum* y *S. filiforme* no incluye la posibilidad de recolonización de otras especies y en momentos donde la biomasa radicular de *T. testudinum* disminuye, en otras especies como *S. filiforme*, aumenta.

La instalación de las bolsas incubadoras tuvo un gran desempeño en la función que cumpliría, reúne la posibilidad de analizar *in situ* las condiciones del crecimiento acercándonos a valores más confiables y reales sobre esto. Al ser di-meristemáticos, los pastos pese al disturbio de corte de sus rizomas y raíces, pueden volver a colonizar estos lugares con gran facilidad (Hogarth, 2012; Short & Duarte, 2001). Pese a esto, el proyecto se centró en la cuantificación directa del crecimiento radicular, lo cual nunca se había realizado para estos ecosistemas y únicamente usando métodos indirectos como la observación de nudos o cicatrices en el rizoma que pueden variar con respecto a las localidades donde se presenten las especies (Duarte et al., 1994). Si bien se puede calcular el crecimiento de la biomasa por profundidad, las bolsas necesitan mayor tiempo de incubación y mayor monitoreo mensual para tener un resultado robusto sobre la dinámica del crecimiento radicular de estas especies.

El presente estudio aporta elementos que muestran la importancia de tener en cuenta factores bióticos como la composición estructural sobre los valores de producción radicular y biomasa radicular de las praderas, con el fin de entender la gran variación de la producción primaria en este ecosistema.

3 Bibliografía

- Armitage, A. R., & Fourqurean, J. W. (2016). Carbon storage in seagrass soils: Long-term nutrient history exceeds the effects of near-term nutrient enrichment. *Biogeosciences*, 13(1), 313–321. <https://doi.org/10.5194/bg-13-313-2016>
- Bach, S. S., Borum, J., Fortes, M. D., & Duarte, C. M. (1998). Species composition and plant performance of mixed seagrass beds along a siltation gradient at Cape Bolinao, The Philippines. *Marine Ecology Progress Series*, 174, 247–256. <https://doi.org/10.3354/meps174247>
- Barbier, E. B., Hacker, S. D., Kennedy, C., Koch, E. W., Stier, A. C., & Silliman, B. R. (2011). The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecological Monographs*. <https://doi.org/10.1890/10-1510.1>
- Barry, S. C., Jacoby, C. A., & Frazer, T. K. (2017). Environmental influences on growth and morphology of *Thalassia testudinum*. *Marine Ecology Progress Series*. <https://doi.org/10.3354/meps12112>
- Bay, C. C., Lee, K., & Dunton, K. H. (1996). Production and carbon reserve dynamics of the seagrass *Thalassia testudinum* in.
- Bostro, C., Jackson, E. L., & Simenstad, C. A. (2006). Seagrass landscapes and their effects on associated fauna: A review, 68. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.01.026>
- Brouns, J. J. W. M. (1987). Quantitative and dynamic aspects of a mixed seagrass meadow in Papua New Guinea. *Aquatic Botany*, 29(1), 33–47. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(87\)90027-1](https://doi.org/10.1016/0304-3770(87)90027-1)
- Brouwer, R. (1963). Some aspects of the equilibrium between overground and underground plant parts. *Jaarboek van Het Instituut Voor Biologisch En Scheikundig Onderzoek van Landbouwgewassen Wageningen*, 31–40.
- Bulletin, M. P. (2015). Variability of sedimentary organic carbon in patchy seagrass landscapes, (October). <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.09.032>
- Caldeira, K., & Wickett, M. E. (2003). Oceanography: Anthropogenic carbon and

- ocean pH. *Nature*, 425(6956), 365–365. <https://doi.org/10.1038/425365a>
- Costanza, R., D'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., ... Van Den Belt, M. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*. <https://doi.org/10.1038/387253a0>
- Cousens, R., & Hutchings, M. J. (1983). The relationship between density and mean frond weight in monospecific seaweed stands. *Nature*. <https://doi.org/10.1038/301240a0>
- Creed, J. C. (1997). Morphological variation in the seagrass *Halodule wrightii* near its southern distributional limit, 59, 163–172.
- 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*. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(79\)90026-3](https://doi.org/10.1016/0304-3770(79)90026-3)
- Dennison, C. (1999). Responses of seagrass to nutrients in the Great Barrier Reef, Australia, (Kuhlman 1988).
- Di Carlo, G., & Kenworthy, W. J. (2008). Evaluation of aboveground and belowground biomass recovery in physically disturbed seagrass beds. *Oecologia*, 158(2), 285–298. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1120-0>
- Díaz, J. M., Barrios, L., & Gomez-López, D. (2003). *Las praderas de pastos marinos en Colombia: Estructura y distribución de un ecosistema estratégico*. <https://doi.org/10.13140/2.1.4073.6322>
- Duarte, C. M. (1991). Allometric scaling of seagrass form and productivity. *Marine Ecology Progress Series*, 77(2–3), 289–300. <https://doi.org/10.3354/meps077289>
- Duarte, C M, Savelle, R. S., & Fortes, M. D. (2014). Recolonization in a Mixed The Role Dynamics Seagrass Meadow: of Clonal Versus Sexual Processes, 27(5), 770–780.
- Duarte, Carlos M., Marba, N., Agawin, N., Cebrian, J., Enriquez, S., Fortes, M. D., ... Vermaat, J. (1994). Reconstruction of seagrass dynamics - Age determinations and associated tools for the seagrass ecologist. *Marine Ecology Progress Series*, 107(1–2), 195. <https://doi.org/10.3354/meps107195>
- Duarte, Carlos M., Terrados, J., Agawin, N. S. R., Fortes, M. D., Bach, S., &

- Kenworthy, W. J. (1997). Response of a mixed Philippine seagrass meadow to experimental burial. *Marine Ecology Progress Series*. <https://doi.org/10.3354/meps147285>
- Duarte, Carlos M. (2015). Global Change and the Future Ocean: A Grand Challenge for Marine Sciences Global change and the future ocean : a grand challenge for marine sciences, (August). <https://doi.org/10.3389/fmars.2014.00063>
- Duarte, Carlos M, & Chiscano, C. L. (1999). Seagrass biomass and production : a reassessment, *65*, 159–174.
- Duarte, Carlos M, & Gallegos, M. E. (1998). Root production and belowground seagrass biomass, (May 2014). <https://doi.org/10.3354/meps171097>
- Duarte, Carlos M, Gallegos, M. E., Gallegos, E., Marba, N., & Hemminga, M. A. (1998). Root production and belowground seagrass biomass, *171*(May 2014), 97–108. <https://doi.org/10.3354/meps171097>
- Enríquez, S., Marbà, N., Duarte, C. M., & Tussenbroek, B. I. Van. (2001). Effects of seagrass *Thalassia testudinum* on sediment redox, *219*, 149–158.
- Erfteimeijer, P. L. A., Riegl, B., Hoeksema, B. W., & Todd, P. A. (2012). Environmental impacts of dredging and other sediment disturbances on corals : A review. *Marine Pollution Bulletin*, *64*(9), 1737–1765. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.05.008>
- Erfteimeijer, P. L. A., Robin, R. R., & Iii, L. (2006). Environmental impacts of dredging on seagrasses : A review, *52*, 1553–1572. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2006.09.006>
- Fourqurean, J. W., Duarte, C. M., Kennedy, H., Marbà, N., Holmer, M., Mateo, M. A., ... Serrano, O. (2012). Seagrass ecosystems as a globally significant carbon stock. *Nature Geoscience*, *5*(7), 505–509. <https://doi.org/10.1038/ngeo1477>
- Fourqurean, J. W., Johnson, B., Kauffman, B. J., Kennedy, H., Lovelock, C. E., Alongi, D. M., ... Serrano, O. (2014). Field Sampling of Soil Carbon Pools in Coastal Ecosystems. *Coastal Blue Carbon: Methods for Assessing Carbon Stocks and Emissions Factors in Mangroves. Tidal Marshes. and Seagrass*

- Meadows*, (October), 39–66. <https://doi.org/10.13140/2.1.1445.3442>
- Fourqurean, J. W., Powell, G. V. N., 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*. <https://doi.org/10.2307/3546120>
- Fourqurean, J. W., & Zieman, J. C. (1991). Photosynthesis , respiration and whole plant carbon budget of the seagrass *Thalassia testudinum*. *Marine Ecology Progress Series*, 69, 161–170.
- Fourqurean, J. W., & Zieman, J. C. (2002). Nutrient content of the seagrass *Thalassia testudinum* reveals regional patterns of relative availability of nitrogen and phosphorus in the Florida Keys USA. *Biogeochemistry*, 61(3), 229–245. <https://doi.org/10.1023/A:1020293503405>
- Frankignoulle, M., & Bouqueneau, J. (1987). Seasonal variation of the diel carbon budget of a marine macrophyte ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*. <https://doi.org/10.3354/meps038197>
- Gallegos, M., Merino, M., Rodriguez, a, Marba, N., & Duarte, C. (1994). Growth patterns and demography of pioneer Caribbean seagrasses *Halodule wrightii* and *Syringodium filiforme*. *Marine Ecology Progress Series*, 109(August 1991), 99–104. <https://doi.org/10.3354/meps109099>
- Green, E. P., & Short, F. (2004). *World Atlas of Seagrasses*. *Botanica Marina* (Vol. 47). <https://doi.org/10.1515/BOT.2004.029>
- Grimsditch, G., Alder, J., & Nakamura, T. (2013). The blue carbon special edition – Introduction and overview. *Ocean and Coastal Management*, 83, 1–4. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2012.04.020>
- Guinotte, J. M., & Fabry, V. J. (2008). Ocean acidification and its potential effects on marine ecosystems. *Annals of the New York Academy of Sciences*. <https://doi.org/10.1196/annals.1439.013>
- Gutiérrez-Moreno, C., Marrugo, M., Lozano-Rivera, P., Sierra, P., & Andrade, C. (2011). *El Entorno Ambiental del Parque Nacional Natural Corales del Rosario y de San Bernardo*.
- Hansen, J., Ruedy, R., Sato, M., & Lo, K. (2010). Global surface temperature

- change. *Rev. Geophys.*, 48(4), RG4004.
<https://doi.org/10.1029/2010RG000345.1>.INTRODUCTION
- Harlin, M. M. (1981). Nutrient Enrichment of Seagrass Beds in a Rhode Island Coastal Lagoon, 229, 221–229.
- Hartog, C. Den, & Kuo, J. (2006). Taxonomy and biogeography of seagrasses. In *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation* (pp. 1–23).
https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2983-7_1
- Heiri, O., Lotter, A. F., & Lemcke, G. (2001). Loss on ignition as a method for estimating organic and carbonate content in sediments: Reproducibility and comparability of results. *Journal of Paleolimnology*, 25(1), 101–110.
<https://doi.org/10.1023/A:1008119611481>
- Hemminga, M. A. (1998). The root = rhizome system of seagrasses : an asset and a burden, 39, 183–196.
- Hendriks, I. (2013). The role of coastal plant communities for climate change mitigation and adaptation, (November). <https://doi.org/10.1038/nclimate1970>
- Hill, V. J., Zimmerman, R. C., Bissett, W. P., Dierssen, H., & Kohler, D. D. R. (2014). Evaluating Light Availability, Seagrass Biomass, and Productivity Using Hyperspectral Airborne Remote Sensing in Saint Joseph’s Bay, Florida. *Estuaries and Coasts*, 37(6), 1467–1489. <https://doi.org/10.1007/s12237-013-9764-3>
- Hogarth, P. J. (2012). The biology of mangrove and seagrass. *Oxford University Press*, (2). <https://doi.org/10.1007/s13398-014-0173-7.2>
- Howard, J., Hoyt, S., Isensee, K., Pidgeon, E., & Telszewski, M. (2014). Coastal Blue Carbon: Methods for Assessing Carbon Stocks and Emissions Factors in Mangroves, Tidal Salt Marshes, and Seagrass Meadows. *Conservation International, Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, International Union for Conservation of Nature. Arlington, Virginia, USA.*, 1–180. Retrieved from thebluecarboninitiative.org
- Jr, K. L. H., & Valentine, J. F. (2006). Plant – herbivore interactions in seagrass meadows, 330, 420–436. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.12.044>
- Kaldy, J. E., & Dunton, K. H. (2000). Above- and below-ground production,

- biomass and reproductive ecology of *Thalassia testudinum* (turtle grass) in a subtropical coastal lagoon. *Marine Ecology Progress Series*, 193, 271–283. <https://doi.org/10.3354/meps193271>
- Kenov, I. A., Deus, R., Alves, C. N., & Neves, R. (2013). Modelling Seagrass Biomass and Relative Nutrient Content. *Journal of Coastal Research*, 292, 1470–1476. <https://doi.org/10.2112/JCOASTRES-D-13-00047.1>
- Kenworthy, W. J., & Fonseca, M. S. (2006). Light Requirements of Seagrasses *Halodule wrightii* and *Syringodium filiforme* Derived from the Relationship between Diffuse Light Attenuation and Maximum Depth Distribution. *Estuaries*. <https://doi.org/10.2307/1352533>
- Kristensen, E., Bouillon, S., Dittmar, T., & Marchand, C. (2008). Organic carbon dynamics in mangrove ecosystems: A review, 89, 201–219. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2007.12.005>
- Larkum, A. W. D., Orth, R. J., & Duarte, C. M. (2015). *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation. Statewide Agricultural Land Use Baseline 2015* (Vol. 1). <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Larkum, A. W. D., Orth, R. J., & Duarte, C. M. (2006). *SEAGRASSES: BIOLOGY, ECOLOGY AND CONSERVATION. Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2983-7>
- Lau, W. W. Y. (2013). Beyond carbon: Conceptualizing payments for ecosystem services in blue forests on carbon and other marine and coastal ecosystem services. *Ocean and Coastal Management*, 83, 5–14. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2012.03.011>
- Lee, K., Park, S. R., & Kim, Y. K. (2007). Effects of irradiance, temperature, and nutrients on growth dynamics of seagrasses: A review. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 350, 144–175. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.06.016>
- Long, B. G., Skewes, T. D., & Poiner, I. R. (1994). An efficient method for estimating seagrass biomass. *Aquatic Botany*, 47(3–4), 277–291. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(94\)90058-2](https://doi.org/10.1016/0304-3770(94)90058-2)
- Lonsdale, W. M., & Watkinson, A. R. (1983). Plant Geometry and Self-Thinning.

- The Journal of Ecology*. <https://doi.org/10.2307/2259977>
- Macreadie, P. I., Baird, M. E., Trevathan-tackett, S. M., Larkum, A. W. D., & Ralph, P. J. (n.d.). Quantifying and modelling the carbon sequestration capacity of seagrass meadows – A critical assessment, *83*(2), 430–439. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.07.038>
- Marbà, N., & Duarte, C. M. (2001). Growth and sediment space occupation by seagrass *Cymodocea nodosa* roots, *224*, 291–298.
- Mateo, M. A., Romero, J., Pérez, M., Littler, M. M., & Littler, D. S. (1997). Dynamics of Millenary Organic Deposits Resulting from the Growth of the Mediterranean Seagrass *Posidonia oceanica*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *44*(1), 103–110. <https://doi.org/10.1006/ecss.1996.0116>
- Mcleod, E., Mcleod, E., Chmura, G. L., Bouillon, S., Salm, R., Björk, M., & Duarte, C. M. (2017). A blueprint for blue carbon: Toward an improved understanding of the role of vegetated coastal habitats in sequestering CO₂, (January). <https://doi.org/10.1890/110004>
- Mtwana, L., Koch, E. W., Barbier, E. B., & Creed, J. C. (2016). Seagrass ecosystem services and their variability across genera and geographical regions. *PLoS ONE*, *11*(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0163091>
- Nellemann, C., Corcoran, E., Duarte, C. M., Valdés, L., De Young, C., Fonseca, L., & Grimsditch, G. (2009). Blue carbon. A rapid response assessment. *United Nations Environment ...*, 71 pp. Retrieved from http://scholar.google.com/scholar?hl=en&btnG=Search&q=intitle:Blue+carbon:+a+rapid+response+assessment#0%5Cnhttp://www.grida.no/files/publications/blue-carbon/BlueCarbon_screen.pdf
- Ralph, P. J., Durako, M. J., Enríquez, S., Collier, C. J., & Doblin, M. A. (2007). Impact of light limitation on seagrasses, *350*, 176–193. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.06.017>
- Rattanachot, E., & Prathep, A. (2015a). Species-specific effects of seagrass on belowground biomass, redox potential and *Pillucina vietnamica* (Lucinidae). In *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. <https://doi.org/10.1017/S0025315415000934>

- Rattanachot, E., & Prathep, A. (2015b). Species specific effects of three morphologically different belowground seagrasses on sediment properties. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 167, 427–435. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.10.019>
- Ricart, A. M., York, P. H., Rasheed, M. A., Pérez, M., Romero, J., Bryant, C. V., ... Bulletin, M. P. (2015). Variability of sedimentary organic carbon in patchy seagrass landscapes. *Marine Pollution Bulletin*, 100(1), 476–482. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.09.032>
- Road, A. P. (1987). Effects of sediment nutrients on seagrasses: literature review and mesocosm experiment, 27, 41–57.
- Romero, J., Pérez, M., Mateo, M. A., & Sala, E. (1994). The belowground organs of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica* as a biogeochemical sink. *Aquatic Botany*, 47(1), 13–19. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(94\)90044-2](https://doi.org/10.1016/0304-3770(94)90044-2)
- Serrano, O., Rozaimi, M., & Lavery, P. S. (2013). Variability in the Carbon Storage of Seagrass Habitats and Its Implications for Global Estimates of Blue Carbon Ecosystem Service, 8(9). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0073748>
- Sfriso, A., & Ghetti, P. F. (1998). Seasonal variation in biomass , morphometric parameters and production of seagrasses in the lagoon of Venice, 61, 207–223.
- Short, F. T., & Duarte, C. M. (2001). Methods for the measurement of seagrass growth and production. *Global Seagrass Research Methods*, (December 2001), 155–182. <https://doi.org/10.1016/B978-044450891-1/50009-8>
- Short, F. T., Polidoro, B., Livingstone, S. R., Carpenter, K. E., Bandeira, S., Sidik, J., ... Zieman, J. C. (2011). Extinction risk assessment of the world ' s seagrass species. *Biological Conservation*, 144(7), 1961–1971. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.04.010>
- Short, Frederick, Carruthers, T., Dennison, W., & Waycott, M. (2007). Global seagrass distribution and diversity: A bioregional model, 350, 3–20. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.06.012>
- Short, FT, Dennison, W., & Capone, D. (1990). Phosphorus-limited growth of the tropical seagrass *Syringodium filiforme* in carbonate sediments. *Marine*

- Ecology Progress Series*. <https://doi.org/10.3354/meps062169>
- Smith, R. D., Dennison, W. C., & Alberte, R. S. (1984). Role of Seagrass Photosynthesis in Root Aerobic Processes ', 1055–1058.
- Thomas, S. (2016). Between Tun Mustapha and the deep blue sea : the political ecology of blue carbon in Sabah. *Environmental Science and Policy*, 55, 20–35. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2015.08.017>
- Tilman, D. (1982). Resource competition and community structure. *Monographs in Population Biology*. <https://doi.org/10.2307/4549>
- Tomlinson, P. B. (1974). Vegetative morphology and meristem dependence - The foundation of productivity in seagrasses. *Aquaculture*. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(74\)90027-1](https://doi.org/10.1016/0044-8486(74)90027-1)
- Touchette, B. W. (2007). Seagrass-salinity interactions : Physiological mechanisms used by submersed marine angiosperms for a life at sea, 350, 194–215. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.05.037>
- Unesco. (2009). *Blue Carbon, the rodel of healthy oceans in binding carbon*. (G. (Eds). 2009. Nellemann, C., Corcoran, E., Duarte, C. M., Valdés, L., De Young, C., Fonseca, L., Grimsditch, Ed.).
- Unsworth, R. K. F., Collier, C. J., Henderson, G. M., & McKenzie, L. J. (2012). Tropical seagrass meadows modify seawater carbon chemistry: implications for coral reefs impacted by ocean acidification. *Environmental Research Letters*, 7(024026), 9. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/7/2/024026>
- Vieira, V. M. N. C. S., Lopes, I. E., & Creed, J. C. (2018). The biomass-density relationship in seagrasses and its use as an ecological indicator. *BMC Ecology*. <https://doi.org/10.1186/s12898-018-0200-1>
- Virnstain, R. W., & Carbonara, P. A. (1985). Seasonal abundance and distribution of drift algae and seagrasses in the mid-Indian river lagoon, Florida. *Aquatic Botany*, 23(1), 67–82. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(85\)90021-X](https://doi.org/10.1016/0304-3770(85)90021-X)
- Waycott, M., Duarte, C. M., Carruthers, T. J. B., Orth, R. J., Dennison, W. C., Olyarnik, S., ... Williams, S. L. (2009). Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(30), 12377–

12381. <https://doi.org/10.1073/pnas.0905620106>

Williams, S. (1990). Experimental studies of caribbean seagrass bed development1. *Development*, 60(4), 449–469.

Williams, S. L. (1987). Competition between the seagrasses *Thalassia testudinum* and *Syringodium filiforme* in a Caribbean lagoon *, 35, 91–98.

Zarate-Barrera, T. G., & Maldonado, J. H. (2015). Valuing blue carbon: Carbon sequestration benefits provided by the marine protected areas in Colombia. *PLoS ONE*, 10(5). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0126627>

Zieman, J. C. (1975). Seasonal variation of turtle grass, *Thalassia testudinum* König, with reference to temperature and salinity effects. *Aquatic Botany*. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(75\)90016-9](https://doi.org/10.1016/0304-3770(75)90016-9)