



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

COMPOSICIÓN DE ISÓTOPOS ESTABLES DE
CARBONO Y NITRÓGENO EN ESPECIES PELÁGICAS
DE SARGAZO.

T E S I S

Que para obtener el grado de

Maestro en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales
(Orientación en Biología Marina)

P r e s e n t a

Lilia Imelda Martínez Rodríguez

La Paz, Baja California Sur, noviembre de 2020.

ACTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 8:00 am horas del día 29 del Mes de Octubre del 2020, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

"Composición de isótopos estables de carbono y nitrógeno en especies pelágicas de sargazo"


Presentada por el alumno:

Lilia Imelda Martínez Rodríguez

Aspirante al Grado de MAESTRO EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACIÓN DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACIÓN EN **Biología Marina**

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron su **APROBACIÓN DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.


LA COMISIÓN REVISORA




Dra. Elisa Serviere Zaragoza
Co-Director de Tesis



Dr. Martín Soto Jiménez
Co-Director



Dr. Raúl Martínez Rincón
Co-Tutor



Dra. Gracia Alicia Gómez Anduro,
Directora de Estudios de Posgrado y
Formación de Recursos Humanos.

Conformación de Comités

Comité Tutorial

Dra. Elisa Serviere Zaragoza
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.
Co-Directora de Tesis

Dr. Martín Federico Soto Jiménez
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM
Co-Director de Tesis

Dr. Raúl Octavio Martínez Rincón
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.
Co-Tutor de Tesis

Comité Revisor de Tesis

Dra. Elisa Serviere Zaragoza
Dr. Martín Federico Soto Jiménez
Dr. Raúl Octavio Martínez Rincón

Jurado de Examen

Dra. Elisa Serviere Zaragoza
Dr. Martín Federico Soto Jiménez
Dr. Raúl Octavio Martínez Rincón

Suplente

Dr. Víctor Manuel Muro Torres

Resumen

La arribazón masiva de macroalgas del género *Sargassum*, a las costas del Caribe mexicano, ha sido una preocupación a nivel ecológico, económico y social, que ha generado el planteamiento de estudios sobre la composición taxonómica, las causas y mecanismos, la estacionalidad y el origen de las especies que están arribando a la costa, y con ello poder aportar información que contribuya a diseñar estrategias para su aprovechamiento. En el presente trabajo se analizaron isótopos estables de carbono y nitrógeno, así como el contenido elemental de carbono, nitrógeno y fósforo en especies pelágicas de sargazo en arribazones de Puerto Morelos, Quintana Roo, con la finalidad de comparar las señales isotópicas y químicas entre las especies, inferir potenciales mecanismos de concentración de carbono inorgánico y fuentes de nitrógeno, así como identificar el nutriente limitante para dichas especies. El análisis isotópico de carbono representa una técnica útil para rastrear el flujo de carbono orgánico, contribuye a determinar la fuente de producción primaria y se puede utilizar para inferir la forma química del carbono inorgánico tomado en la fotosíntesis. Por su parte, el nitrógeno es considerado el nutriente que limita con mayor frecuencia la productividad primaria en el océano y el incremento de su concentración está relacionado al aumento en la abundancia de las macroalgas. Las especies pelágicas identificadas fueron *Sargassum fluitans* III, *S. natans* I y *S. natans* VIII, las cuales presentaron diferencias significativas en $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. Se observaron valores significativamente empobrecidos de $\delta^{13}\text{C}$ en *S. fluitans* III ($-18.26 \pm 0.40\%$); mientras que para $\delta^{15}\text{N}$, la especie *S. natans* I ($-1.03 \pm 0.73\%$) mostró los valores significativamente más empobrecidos con respecto a las otras dos especies. Las señales de $\delta^{13}\text{C}$ obtenidas sugieren que las especies de sargazo pelágico utilizan algún mecanismo de concentración de carbono para la adquisición de carbono inorgánico en la forma de HCO_3^- . Por su parte, la señal de $\delta^{15}\text{N}$, como de %N y la relación estequiométrica C:N, sugieren que el N de las especies de sargazo pelágico se relaciona con la fijación biológica de N atmosférico. Las relaciones estequiométricas C:N, C:P y N:P sugieren al P como nutriente limitante, sin embargo, se requieren de más estudios para definir el nutriente limitante para las especies de sargazo pelágico.

Palabras claves: *Sargassum fluitans*, *Sargassum natans*, Caribe mexicano, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$
ORCID 0000-0003-4376-6148

Vo. Bo. Co-Directores de Tesis

Dra. Elisa Serviere Zaragoza

Dr. Martín Federico Soto Jiménez

Summary

The massive arrivals of macroalgae of the genus *Sargassum*, to the coasts of the Mexican Caribbean, have been an ecological, economic and social concern, which has generated the approach of studies on the taxonomic composition, causes and mechanisms, seasonality and the origin of the species that are reaching the coast, and with this to be able to provide information that contributes to designing strategies for their use. In the present research, stable isotopes of carbon and nitrogen were analyzed, as well as the elemental contents of carbon, nitrogen and phosphorus in pelagic species of *Sargassum*, massively arriving to Puerto Morelos, Quintana Roo, in order to compare isotopic and chemical signals between the species, infer potential carbon concentration mechanisms of inorganic carbon and sources of nitrogen, as well as identify the limiting nutrient for the species. Carbon isotopic analysis represent a useful technique for tracking organic carbon flux, helping to determine the source of primary production, and can be used to infer the chemical form of inorganic carbon taken up in photosynthesis. On the other hand, nitrogen is considered the nutrient that most frequently limits primary productivity in the ocean and the increase in its concentration is related to the increase in the abundance of macroalgae. The pelagic species identified were *Sargassum fluitans* III, *S. natans* I and *S. natans* VIII, which showed significant differences in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$. Significantly depleted values of $\delta^{13}\text{C}$ were observed in *S. fluitans* III ($-18.26 \pm 0.40 \text{ ‰}$); while for $\delta^{15}\text{N}$, the species *S. natans* I ($-1.03 \pm 0.73 \text{ ‰}$) showed significantly more depleted values with respect to the other two species. The $\delta^{13}\text{C}$ signals obtained suggested that the pelagic *Sargassum* species use a carbon concentration mechanism for the acquisition of inorganic carbon in the form of HCO_3^- . The $\delta^{15}\text{N}$ signal, as well as %N and the stoichiometric C:N ratio, suggested that the N of the pelagic *Sargassum* species is contributed by the biological fixation of atmospheric N. The stoichiometric C:N, C:P and N:P ratios suggest P as a limiting nutrient, however, more studies are required to define the limiting nutrient for pelagic *Sargassum* species.

Keywords: *Sargassum fluitans*, *Sargassum natans*, Mexican Caribbean, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$
ORCID 0000-0003-4376-6148

Vo. Bo. Co-Directores de Tesis

Dra. Elisa Serviere Zaragoza

Dr. Martín Federico Soto Jiménez

Dedicatoria

A mis hermanos, Mariel y Héctor...

“El último en soñar que apague la luna”

Agradecimientos

Al Centro de Investigaciones Biológicas de Noroeste S.C. (CIBNOR) como institución receptora de mis estudios de Posgrado y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada No. 887560.

Al financiamiento de los proyectos CONACYT PN-2015-01-575 "Valorización de la biomasa de arribazón del género *Sargassum* para su uso y aprovechamiento" y CONACYT CB 2017-2018 PROYECTO A1-S-26700 "Análisis de la capacidad de remoción de arsénico en agua, utilizando el alga café *Sargassum sinicola*".

A mi Comité Tutorial: Dra. Elisa Serviere Zaragoza, Dr. Martín Federico Soto Jiménez y Dr. Raúl Octavio Martínez Rincón, por toda su paciencia, por su guía y apoyo durante mi formación académica estos dos años. Muchas gracias por los consejos compartidos y todo el conocimiento académico transmitido.

Con mucho cariño, a la Dra. Elisa Serviere. Gracias por las oportunidades y las experiencias que me permitió vivir con su apoyo y confianza. Por toda la motivación y por su acompañamiento emocional, crucial en los momentos más difíciles de este proceso.

A la M.C. Alejandra Mazariegos, técnica del Laboratorio de Macroalgas del CIBNOR. Por su apoyo en la preparación de las muestras y por compartir su experiencia y conocimientos.

Al personal de Posgrado del CIBNOR, por todo el apoyo brindado durante estos dos años.

Al Dr. Martín Soto y la M.C. Cynthia Jocobi, encargados del Laboratorio de Isotopía, en el ICMYL-UNAM, unidad académica Mazatlán, por recibirme durante mi estancia académica en la institución, transmitirme su conocimiento y por la capacitación técnica dentro del laboratorio.

A la Dra. Erika Vázquez y Dr. Daniel Robledo, del CINVESTAV-Mérida.

A mis padres, Amparo y Héctor, por su apoyo incondicional, por cuidar de mí a pesar de la distancia, por seguir creciendo y aprendiendo junto a mí. Los amo.

A mi pareja, Luis Lozano. Por apoyarme tanto y nunca soltarme.

A mis compañeros y amigos de la maestría, especialmente Adri, Mariana, Fanny, Lupita y Dani.

A mis amigas Rosalba, Carolina, Victoria y Zoe.

Y a mi pequeño gran amigo Jaimico. "La mayor lección de amor me la dio alguien que no hablaba la misma lengua que yo". – Gillraen Eärfalas

Contenido

| | |
|---|------|
| Resumen | i |
| Summary | ii |
| Dedicatoria | iii |
| Agradecimientos | iv |
| Contenido | v |
| Lista de figuras | vii |
| Lista de tablas | viii |
| Abreviaturas | ix |
| 1. INTRODUCCIÓN | 1 |
| 1.1 Isótopos estables como herramienta ecológica..... | 1 |
| 1.2 $\delta^{13}\text{C}$ y disponibilidad de carbono en macroalgas..... | 2 |
| 1.3 $\delta^{15}\text{N}$ en macroalgas..... | 3 |
| 1.4 Arribazones de sargazo en el Caribe mexicano..... | 4 |
| 2. ANTECEDENTES | 7 |
| 2.1 Especies pelágicas de sargazo..... | 7 |
| 2.2 Estudios de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en especies de sargazo pelágico..... | 9 |
| 3. JUSTIFICACIÓN | 13 |
| 4. HIPÓTESIS | 14 |
| 5. OBJETIVOS | 15 |
| 5.1 Objetivo general..... | 15 |
| 5.2 Objetivos particulares..... | 15 |
| 6. MATERIAL Y MÉTODOS | 16 |
| 6.1 Área de estudio..... | 16 |
| 6.2 Trabajo de campo..... | 16 |
| 6.3 Trabajo de laboratorio..... | 17 |
| 6.4 Análisis de datos..... | 18 |
| 7. RESULTADOS | 20 |
| 7.1 Caracterización isotópica de C y N..... | 20 |
| 7.1.1 Especies pelágicas..... | 20 |
| 7.1.2 Variación temporal de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ | 21 |
| 7.2 Comparación de los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre especies pelágicas y bentónicas..... | 25 |
| 7.3 Contenido de carbono, nitrógeno, fósforo y sus relaciones molares (C:N, C:P, N:P)... | 26 |
| 7.3.1 Especies pelágicas..... | 26 |
| 7.3.2 Variación temporal de C, N, P y sus relaciones molares en especies de sargazo pelágico..... | 28 |
| 7.4 Comparación de los valores de C, N y las relaciones molares entre especies pelágicas de arribazón y especies bentónicas..... | 33 |
| 7.5 Relaciones entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y %N, C:N..... | 34 |
| 8. DISCUSIÓN | 36 |
| 8.1 Caracterización isotópica de C..... | 36 |
| 8.2 Mecanismos de concentración de carbono..... | 37 |
| 8.3 Caracterización isotópica de N..... | 39 |
| 8.4 Fuentes de N..... | 40 |

| | | |
|-----|-------------------------------|----|
| 8.5 | Nutriente limitante..... | 41 |
| 9. | CONCLUSIONES..... | 45 |
| 10. | LITERATURA CITADA..... | 46 |

Lista de figuras

| | | |
|------------------|---|-----------|
| Figura 1. | Características de las especies y morfotipos de sargazo pelágico recolectado durante los arribazones del Caribe en el 2014 y 2015. Fuente: (29)..... | 8 |
| Figura 2. | Ubicación de Puerto Morelos, Quintana Roo, México..... | 16 |
| Figura 3. | Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ es especies y morfotipos de sargazo pelágico de arribazón. Línea horizontal al centro de la caja representa la mediana, la caja el primer y tercer cuartil, líneas verticales representan 1.5 veces el rango intercuartil o mínimos y máximos (en ausencia de círculos) y los círculos los valores atípicos. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ por mes y por especie de sargazo pelágico de arribo. Los círculos representan el intervalo al 95% en ambos ejes..... | 21 |
| Figura 4. | Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ por mes y por especie de sargazo pelágico de arribazón. Los círculos representan el intervalo de confianza al 95% en ambos ejes..... | 24 |
| Figura 5. | Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ por mes y temporadas para tres especies de sargazo pelágico. Línea horizontal al centro de la caja representa la mediana, la caja el primer y tercer cuartil, líneas verticales representan 1.5 veces el rango intercuartil o mínimos y máximos (en ausencia de círculos) y los círculos los valores atípicos..... | 25 |
| Figura 6. | Polígono de traslape isotópico de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ por especies de sargazo pelágico de arribazón recolectadas en Puerto Morelos, Q.R. y especies bentónicas recolectadas en la región..... | 26 |
| Figura 7. | Valores de %C, %N y %P con respecto a las especies de sargazo pelágico de arribazón. Línea horizontal al centro de la caja representa la mediana, la caja el primer y tercer cuartil, líneas verticales representan 1.5 veces el rango intercuartil o mínimos y máximos (en ausencia de círculos) y los círculos los valores atípicos..... | 27 |
| Figura 8. | Valores de %C, %N y C:N de las especies de sargazo pelágico de arribazón con respecto a las especies de sargazo bentónico de la región. Línea horizontal al centro de la caja representa la mediana, la caja el primer y tercer cuartil, líneas verticales representan 1.5 veces el rango intercuartil o mínimos y máximos (en ausencia de círculos) y los círculos los valores atípicos..... | 34 |
| Figura 9. | Diagramas de dispersión de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ vs %N y $\delta^{15}\text{N}$ vs C:N para <i>S. fluitans</i> III (a), <i>S. natans</i> I (b) y <i>S. natans</i> VIII (c). Línea roja representa el ajuste del modelo lineal entre las variables..... | 35 |

Lista de tablas

| | | |
|--------------------|---|-----------|
| Tabla I. | Valores de $\delta^{15}\text{N}$ referencia para diferentes fuentes de Nitrógeno..... | 4 |
| Tabla II. | Clasificación taxonómica de especies de sargazo..... | 8 |
| Tabla III. | Valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en especies del género <i>Sargassum</i> | 10 |
| Tabla IV. | Especies bentónicas del género <i>Sargassum</i> proporcionadas por el Laboratorio de Ficología Aplicada, CINVESTAV, Mérida..... | 17 |
| Tabla V. | Valores promedio \pm desviación estándar, mínimo y máximo de isótopos de C y N (‰) en especies pelágicas de sargazo de arribazón recolectadas en Puerto Morelos, Q.R. de junio 2018 a mayo 2019..... | 20 |
| Tabla VI. | Valores promedio mensuales \pm desviación estándar, mínimo y máximo de isótopos de C (‰) en especies pelágicas de sargazo de arribazón recolectadas en Puerto Morelos, Q.R. de junio 2018 a mayo 2019..... | 22 |
| Tabla VII. | Valores promedio mensuales \pm desviación estándar, mínimo y máximo de isótopos de N (‰) en especies pelágicas de sargazo de arribazón recolectadas en Puerto Morelos, Q.R. de junio 2018 a mayo 2019..... | 23 |
| Tabla VIII. | Contenido promedio \pm desviación estándar, mínimo y máximo de C, N y P (% de peso seco) en especies pelágicas de sargazo de arribazón recolectadas en Puerto Morelos, Q.R. de junio 2018 a mayo 2019..... | 27 |
| Tabla IX. | Contenido promedio \pm desviación estándar, mínimo y máximo de las relaciones molares en especies pelágicas de sargazo de arribazón recolectadas en Puerto Morelos, Q.R. de junio 2018 a mayo 2019..... | 28 |
| Tabla X. | Contenido promedio mensual \pm desviación estándar, mínimo y máximo de C, N y P (% de peso seco) en especies pelágicas de sargazo de arribazón recolectadas en Puerto Morelos, Q.R. de junio 2018 a mayo 2019. | 29 |
| Tabla XI. | Contenido promedio mensual \pm desviación estándar, mínimo y máximo de C y N (% de peso seco) en la especie pelágica de arribazón <i>S. natans</i> VIII recolectada en Puerto Morelos, Q.R. de junio 2018 a mayo 2019..... | 30 |
| Tabla XII. | Contenido promedio mensual \pm desviación estándar, mínimo y máximo de las relaciones molares C:N, C:P y N:P en especies pelágicas de sargazo de arribazón recolectadas en Puerto Morelos, Q.R. de junio 2018 a mayo 2019. | 31 |
| Tabla XIII. | Contenido promedio mensual \pm desviación estándar, mínimo y máximo de las relación molar C:N en la especie pelágica de arribazón <i>S. natans</i> VIII, recolectada en Puerto Morelos, Q.R. de junio 2018 a mayo 2019..... | 32 |
| Tabla XIV. | Valores promedio de contenido de C, N y P (%) y las relaciones molares C:N, C:P y N:P en especies del género <i>Sargassum</i> | 43 |

Abreviaturas

| | |
|-----------------------|--|
| $\delta^{13}\text{C}$ | Isótopos estables de carbono |
| $\delta^{15}\text{N}$ | Isótopos estables de nitrógeno |
| C | Carbono |
| N | Nitrógeno |
| CID | Carbono inorgánico disuelto |
| Ci | Carbono inorgánico |
| CO_2 | Dióxido de carbono |
| HCO_3^- | Bicarbonato |
| NID | Nitrógeno inorgánico disuelto |
| NH_3^- | Nitrato |
| NH_4^+ | Amonio |
| P | Fósforo |
| NERR | Región de Recirculación Ecuatorial Norte |
| MCC | Mecanismo de concentración de carbono |
| Δ | Discriminación isotópica |

1. INTRODUCCIÓN

Los isótopos funcionan como marcadores naturales, y son usados como integradores y rastreadores de procesos ecológicos en los niveles naturales; su medición ha permitido seguir los orígenes y destinos de los elementos que circulan en los sistemas ecológicos, permitiendo una gran diversidad de aplicaciones como, por ejemplo, inferir cual es el origen de una dieta o cual podría ser la fuente y destino de los gases involucrados en el calentamiento global (1). En conjunto, las relaciones isotópicas de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en biomonitores como las macroalgas han sido utilizadas como biomarcadores en estudios tróficos (2), ayudando a determinar la estructura trófica y a caracterizar las fuentes de carbono (C) de la fauna asociada, como en el caso de los organismos asociados a algas pardas pelágicas (3). Además, las mediciones isotópicas de $\delta^{15}\text{N}$ en las macroalgas permiten evaluar el impacto de la contaminación antropogénica en ecosistemas costeros, al determinarse las contribuciones relativas de las fuentes de nitrógeno (N) (4).

Las macroalgas son componentes importantes de los ecosistemas acuáticos, principalmente al ser responsables del 5-10% de la productividad primaria global (2), y por su participación en los ciclos de carbono y nitrógeno. La presencia y abundancia de las macroalgas es controlada principalmente por la disponibilidad de luz y el carbono inorgánico disuelto (CID), e influenciada por factores como la temperatura, la salinidad, concentración y proporción de los nutrientes. La combinación de estos factores, aunado a las formas de vida de las macroalgas (taxonomía, morfología y fisiología) contribuyen a una fuente de variabilidad en la composición de isótopos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (5).

1.1 Isótopos estables como herramienta ecológica

Los isótopos son átomos de un mismo elemento que difieren en el número de neutrones de su núcleo. Los isótopos estables son aquellos que persisten en la misma forma durante largos periodos de tiempo (1).

Para que un elemento sea de utilidad ecológica en un análisis isotópico es necesario que este tenga al menos 2 isótopos estables, ya que su medición se basa en la proporción entre el isótopo de masa pesada, con el (o los) de masa ligera de cada sistema, en relación con un estándar de referencia. Los valores de isótopos son expresados en la notación DELTA (δ), la cual involucra una multiplicación por 1000 debido a que se obtienen valores muy pequeños (1) (1).

$$\delta R \text{ en } \text{‰} = \left(\frac{R \text{ muestra}}{R \text{ estándar}} - 1 \right) \times 1000 \quad (1)$$

Es posible diferenciar la firma isotópica de cada sistema ya que varía al sufrir de un fraccionamiento dependiendo del objeto de estudio, la especie, el estado físico en que se encuentre, la temperatura, entre otras cosas; este fraccionamiento isotópico es el cambio en las razones isotópicas que experimenta un elemento debido a diferentes reacciones físicas o químicas (1). El uso de isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ es de gran utilidad en la ecología, sobre

todo en ambientes marinos. Esto debido a la presencia de grandes reservorios de estos elementos que están conectados a los ciclos de la materia orgánica (6).

1.2 $\delta^{13}\text{C}$ y disponibilidad de carbono en macroalgas

El análisis de isótopos de $\delta^{13}\text{C}$ representa una técnica útil para rastrear el flujo de C orgánico, contribuye a determinar la fuente de producción primaria (6) y se puede utilizar para inferir la forma química del C inorgánico (Ci) tomado en la fotosíntesis (7), así como el mecanismo de concentración de carbono y la ruta fotosintética del productor primario (8). El mayor grupo activo en el C global es el carbono inorgánico disuelto (CID) presente en los océanos (5); el intercambio que existe entre la atmósfera y la superficie del océano involucra el fraccionamiento químico en equilibrio entre el dióxido de carbono (CO_2) atmosférico (-8‰) y el CO_2 total en el agua superficial del océano ($\approx 1\%$) (1). Las formas más abundantes de CID son el CO_2 y el bicarbonato (HCO_3^-), este último presente a más del 99% del total de CID; si existiera una variación en el equilibrio químico del CID en el agua marina, la firma de $\delta^{13}\text{C}$ utilizado por microalgas y macrofitas podría verse alterada significativamente (5).

Las macroalgas utilizan el Ci como prácticamente su única fuente de C, a pesar de que existe una variedad de especies moleculares de C, y sus proporciones relativas dependen del pH, la temperatura y la salinidad, el CO_2 y HCO_3^- son las formas de CID potenciales para la fotosíntesis (8). Los productores primarios incorporan mayormente el HCO_3^- al ser la especie química de mayor disponibilidad en el medio marino (2), donde la fotosíntesis ocurre principalmente a través de la vía C_3 (5). Durante la fase oscura de la fotosíntesis, una serie de reacciones bioquímicas usan el potencial químico para fijar y reducir el Ci mediante la enzima RuBisCo, la cual requiere CO_2 como sustrato y es tomado mediante difusión molecular. Sin embargo, la toma directa de CO_2 por parte de esta enzima depende de la baja concentración encontrada en el agua de mar, comparada con la concentración de bicarbonato (2); por ello, la gran mayoría de las especies han desarrollado habilidades que superan las deficiencias de RuBisCo al operar en un ambiente bajo en CO_2 para poder utilizar el HCO_3^- (9). Por otro lado, también se ha descrito la presencia del metabolismo C_4 en las macroalgas, los aspectos más relevantes de esta vía es que minimiza la foto respiración, aumenta la eficiencia fotosintética, aumenta la eficiencia de absorción de nutrientes y favorece altas tasas de fotosíntesis, incluso cuando las concentraciones de CO_2 son bajas; estas características pueden conferir altas tasas de crecimiento y productividad (10).

Las estrategias que utilizan las macroalgas para adquirir el C son conocidas como mecanismos de concentración de carbono (MCC), se han propuesto dos procesos generales para la adquisición de carbono por macroalgas: catálisis de deshidratación de HCO_3^- por anhidrasa carbónica extracelular que suministra CO_2 para el transporte en las células; y la absorción directa de HCO_3^- iónico a través de la membrana plasmática facilitada por proteínas de intercambio aniónico (11). Sin embargo, aún existen más estrategias que podrían explicarlos; a grandes rasgos, es posible dividir estos mecanismos de adquisición de C como mecanismos bioquímicos, los cuales concentran CID en el sitio activo de la RUBISCO, y mecanismos biofísicos, que se basan en un transporte activo de HCO_3^- y/o CO_2 a través de membranas que separan el

medio de la RUBISCO (9). Es posible inferir la forma química de carbono inorgánico tomado para la fotosíntesis basándose en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ (7); por ejemplo, los valores extremos que permiten distinguir el uso de CO_2 generalmente son aquellos con $\delta^{13}\text{C} \leq -30\text{‰}$ y para el uso de HCO_3^- sus valores son $\delta^{13}\text{C} \geq -10\text{‰}$ (12).

En las macroalgas se puede mostrar una amplia variación en la composición de $\delta^{13}\text{C}$ a través del tiempo incluso en escalas espaciales limitadas (7), de manera general se han reportado valores de $\delta^{13}\text{C}$ para las especies del Phylum Chlorophyta entre -32.6 a -12.1‰, de -36.5 a -13.3‰ para el Phylum Rhodophyta y en el Phylum Ochrophyta-Phaeophyceae valores entre -25.6 a -12.1‰ (5). El valor isotópico de C en las macroalgas puede verse influenciado por los constantes cambios en la fuente y disponibilidad de CO_2 y HCO_3^- , los requerimientos de C específicos para cada especie y la capa limítrofe de las macroalgas, la cual limita la difusión del Ci y es afectada por la hidrodinámica del sitio, la latitud, la densidad del flujo de fotones, la temperatura, salinidad y la disponibilidad de nutrientes (8,5).

1.3 $\delta^{15}\text{N}$ en macroalgas

El nitrógeno es considerado el nutriente que limita con mayor frecuencia la productividad primaria en las aguas costeras. El incremento en la abundancia de las macroalgas está relacionado al aumento de la concentración de N (5). El proceso de absorción inicia con el transporte del nitrógeno inorgánico disuelto (NID), principalmente como nitrato (NO_3^-) o amonio (NH_4^+), desde la columna de agua (2). La habilidad de las macroalgas para absorber el nitrógeno depende de la variabilidad espacial y temporal de las diferentes fuentes de nitrógeno presentes, por lo tanto, la firma isotópica de $\delta^{15}\text{N}$ del NID está relacionado a las fuentes del N y a los procesos biogeoquímicos del ciclo del N en los ecosistemas (13).

Las macroalgas son capaces de reflejar las firmas isotópicas de nitrógeno con un pequeño fraccionamiento, el cual generalmente se encuentra en el rango de 0 a 4‰ (14), mostrando valores relacionados con las fuentes, generalmente más altos en las zonas costeras, llegando por diferentes rutas tales como descargas directas de actividades antropogénicas, descargas de agua subterránea o depósito atmosférico (15). Se han reportado valores para macroalgas marinas que van desde -3 hasta 18‰, y se ha visto que estos valores son influenciados por las principales fuentes de nitrógeno, que son el $\delta^{15}\text{N}$ excretado por humanos, ganado y/o acuicultura, la nitrificación por bacterias en áreas de excesivo nitrógeno, la desnitrificación en agua anóxica y la fijación atmosférica de N_2 (13, 16). La proporción entre el isótopo pesado y el ligero ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) puede ser usada para evaluar la fuente de nitrógeno que las macroalgas están incorporando; por ejemplo, valores altos de $\delta^{15}\text{N}$ sugieren un enriquecimiento de ^{15}N antropogénico derivado de desechos domésticos ($\delta^{15}\text{N} > 6\text{‰}$) (17-18), mientras que los valores similares a la firma del nitrógeno atmosférico oscilan cerca del 0.0‰ y sugieren una fijación biológica del nitrógeno y/o derivado de fertilizantes sintéticos (Tabla I; 5,16-18).

En las masas flotantes de sargazo, los cambios en las señales isotópicas a lo largo del año están relacionados a cambios en los aportes relativos de las fuentes, procesos biogeoquímicos del elemento en el ambiente donde reside, alteraciones morfo-fisiológicas del alga, y todo lo

anterior siendo influenciado por factores ambientales como la disponibilidad de luz, CID y nutrientes, así como por variaciones en la temperatura, salinidad, pH y grado de desecación, y su habilidad para responder a la variabilidad de nutrientes (2,14,19).

Tabla XII. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ referencia para diferentes fuentes de Nitrógeno.

| FUENTE DE NITRÓGENO | $\delta^{15}\text{N}$ | REFERENCIA |
|---------------------------------|-----------------------|---|
| Fijación biológica | ≈ 0 | France <i>et al.</i> (1998); Unkovich <i>et al.</i> (2013) |
| | -2.3 a +2.8 | Rooker <i>et al.</i> (2004; 2006) |
| Fertilizantes | -4 a +4 | Heaton (1986) |
| | -10 a +10 | Kendall <i>et al.</i> (2007) |
| | -3.9 a +3.1 | Valiela <i>et al.</i> (2018) |
| Atmosférico | -15 a +15 | Kendall <i>et al.</i> (2007) |
| | -8.1 a -2.9 | Valiela <i>et al.</i> (2018) |
| Acuicultura | 6.1 a 7.4 | Matsuo <i>et al.</i> (2010) |
| Desechos domésticos | > 6 | Thornber <i>et al.</i> (2008); Deutsch y Voss (2006) |
| | 0 a +25 | Kendall <i>et al.</i> (2007) |
| | +7.3 a +21 | Valiela <i>et al.</i> (2018) |
| N derivado de desechos animales | > 10 | Heaton (1986) |

1.4 Arribazones de sargazo en el Caribe mexicano

En los últimos años, los florecimientos algales se han incrementado de forma atípica a nivel mundial. Uno de los eventos más grande registrado ocurrió durante el 2008 con el alga verde *Ulva prolifera*, cuando se produjo una marea verde en costas del Mar Amarillo en China, afectando un área de hasta 40,000 km² (20).

El fenómeno de arribazón de estos florecimientos, producido por efecto del oleaje y las corrientes, se caracteriza por la llegada y acumulación de grandes cantidades de algas a las playas o riberas de lagunas costeras y estuarios (21). Este fenómeno normalmente puede presentarse a lo largo del año, pero su cantidad y periodicidad se encuentran influenciados tanto por eventos meteorológicos y oceanográficos, así como por aportes de nutrientes de origen antropogénico: nitrógeno, fosforo y hierro (22).

El aporte natural de nutrientes para las macroalgas proviene de la mezcla vertical de la columna de agua, mareas y liberación por sedimentos, mientras que el aporte antropogénico incluye fuentes como aguas residuales, fertilizantes, abonos animales y deposición atmosférica (2). El N y el P se conocen como nutrientes esenciales para el crecimiento de las algas. Si bien el N es considerado, primordialmente, el nutriente que limita el crecimiento de las macroalgas, algunos estudios sugieren el P como el nutriente limitante (23, 24). El aporte de fósforo al océano es principalmente a través de los ríos y la erosión continental, donde la variabilidad temporal de los aportes fluviales está influenciada por efectos antropogénicos debido a la deforestación y

uso de fertilizantes (24), mismos efectos que han sido relacionados a la proliferación de macroalgas marinas.

En los arribazones es posible encontrar macroalgas pertenecientes a cualquiera de los Phylum: Chlorophyta, Ochrophyta o Rhodophyta (21). Recientemente se han registrado en el Caribe y costas del Atlántico arribazones masivos de macroalgas donde el género *Sargassum* destaca por su abundancia (21). Estas algas pardas se caracterizan por su origen pelágico, y generalmente comprenden 2 especies de macroalgas flotantes: *Sargassum fluitans* y *S. natans*, las cuales son comúnmente encontradas en la superficie del Mar de los Sargazos, el cual fue considerado como la principal fuente durante los primeros arribazones (25).

El Mar de los Sargazos es una región en el Atlántico norte nombrada debido a los mantos flotantes de macroalgas presentes, los cuales actúan como proveedores de hábitat y hotspots de biodiversidad y productividad; también se caracteriza por la ausencia de vientos o corrientes marinas y es el único mar delimitado por corrientes en lugar de costas (26), razón principal de que las masas de algas permanezcan juntas formando el Mar de los Sargazos. Las corrientes oceanográficas ascendentes del Golfo de México y del Océano Atlántico Norte corren hacia el este por arriba de los 40° de latitud norte y la descendente de las islas canarias y la deriva norecuatorial, corre hacia el oeste por abajo de los 20° de latitud norte (21).

En estudios apoyados por datos satelitales de las masas de sargazo pelágico se ha sugerido que una zona conocida como NERR, por sus siglas en inglés de “Región de recirculación ecuatorial norte”, ha sido origen de las afluencias desde el 2011. Sin embargo, la naturaleza de su origen y proliferación aún requiere definirse. Estudios recientes sugieren a una sobrecarga de nutrientes debido a la deforestación en el Amazonas, a descargas del Río Orinoco y a una toma del polvo del Sahara, rico en nutrientes facilitadores del crecimiento del alga: nitrógeno, fósforo y hierro, como posibles fuentes asociadas a la proliferación de sargazo pelágico. Estas descargas convierten a la zona NERR en un ambiente mucho más fértil en comparación al Mar de los Sargazos; se ha mencionado que en este último las especies duplican su biomasa en un periodo ≥ 50 días, mientras que el *Sargassum* que habita la zona nerítica duplica su biomasa cada 11 días (22, 27, 28).

En las costas del Caribe, el Golfo de México, África Occidental y Brasil los arribazones de sargazo comenzaron a llegar a partir de junio de 2011, en cantidades nunca vistas. (29). A finales del 2014 y durante el 2015, prácticamente todas las islas y países del Caribe fueron afectadas con una cantidad de algas pardas hasta 10 veces mayor a la observada en el 2011 (29-30). En ese mismo año, playas del Caribe mexicano, comenzaron a recibir estas masas atípicas de sargazo pelágico. La cantidad y el efecto de su descomposición afectó de forma inmediata al sector turístico que, en su esfuerzo por remover los grandes volúmenes, el uso de maquinarias resultó en efectos ecológicos importantes como son la compactación de arena, destrucción de nidos y crías de tortugas marinas, y en la erosión de playas (31). La acumulación de materia orgánica en descomposición pudo provocar eutrofización, tornó café el color del agua cercana a la costa, y se observó mortandad de pastos marinos, así como animales muertos por anoxia (22). Además, el efecto de los arribazones a mediano y largo plazo implica afectaciones en la salud humana y ecosistémica, con un impacto que podría ser mucho más severo (31).

La preocupación por este fenómeno a nivel ecológico, económico y social, ha requerido del planteamiento de estudios sobre la composición taxonómica, las causas y mecanismos, la estacionalidad y el origen de las especies involucradas en arribazones, así como diseñar estrategias para su aprovechamiento. Dichos estudios han sido realizados principalmente con las masas flotantes en el área del Mar de los Sargazos, siendo necesario conocer la composición de especies, caracterización química y papel ecológico de las masas flotantes y arribazones en otras áreas geográficas, incluyendo el Caribe mexicano. En este contexto, la presente investigación se analizará la variación en la composición de isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en las especies de sargazo pelágico que arriban a la zona costera de Puerto Morelos, Quintana Roo, misma que será relacionada a la especie y época de arribazón. En el caso específico de los valores de $\delta^{13}\text{C}$, se pretende deducir el mecanismo de concentración de carbono involucrado en los arribazones. Asimismo, basado en las señales isotópicas de $\delta^{15}\text{N}$ y las relaciones molares de C, N y P (fósforo), se pretende inferir las fuentes de N que potencialmente están favoreciendo la extraordinaria producción de biomasa (natural vs antropogénica), así como valorar el estatus nutricional del sargazo a lo largo del año de muestreo y deducir cual es el nutriente limitante del crecimiento (N o P).

2. ANTECEDENTES

Los arribazones de sargazo flotante ocurren con regularidad en el verano a lo largo de las costas del Golfo de México, el particular interés en crear grupos y líneas de investigación relacionadas con este fenómeno se motivó cuando estos arribazones se incrementaron a partir de 1990 (32). En un primer intento por caracterizar las especies de arribazón en el Caribe mexicano, Castillo y Dreckmann (33) registraron al género *Sargassum* como el más abundante, con 7 especies y más de 80% de peso seco por kilogramos colectado en la costa de Punta Cancún y Puerto Morelos, Quintana Roo. A continuación, se describen las especies pelágicas y estudios realizados en la región en dichas especies.

2.1 Especies pelágicas de sargazo

A lo largo de las costas del Caribe mexicano han sido reportadas como parte de los arribazones dos especies de sargazo pelágico, *Sargassum fluitans* (Børgesen) Børgesen y *S. natans* (Linnaeus) Gaillon, (21), las cuales han sido encontradas en el resto del Atlántico mexicano. Estas algas flotantes están adaptadas para vivir en mar abierto y cumplen su ciclo de vida en la superficie del océano. Carecen de órganos reproductores, su reproducción es asexual mediante fragmentación del talo, donde cada fragmento puede convertirse en un nuevo organismo; esta fragmentación puede ocurrir tanto por envejecimiento y descomposición de alguna parte del talo como por daño físico a cualquier parte de la planta (34). Ambas especies poseen, a lo largo de las ramas laterales, aerocistos o vesículas de flotación, las cuales se encuentran llenas de gas sulfhídrico que les permite mantenerse en la superficie y facilitar su movimiento como efecto de las corrientes marinas (35). *S. fluitans* se diferencia de *S. natans* por la ausencia de la espina en el aerocisto y por la morfología de los filoides (Fig. 1; 36).

Una tercera forma predominante ha sido identificada provisionalmente como *Sargassum natans* VIII con base en Parr (37) debido a sus similitudes morfológicas, principalmente el tallo liso, las hojas anchas y las espinas de vejiga (Fig. 1; 29). Los estudios genéticos para su correcta identificación aún están en proceso.

Tabla II. Clasificación taxonómica de especies de sargazo.

| | | | |
|-----------------|--------------|------------------|------------------|
| Dominio: | Eukaryota | Subclase: | Fucophycidae |
| Reino: | Chromista | Orden: | Fucales |
| Filo: | Ochrophyta | Familia: | Sargassaceae |
| Clase: | Phaeophyceae | Género: | <i>Sargassum</i> |

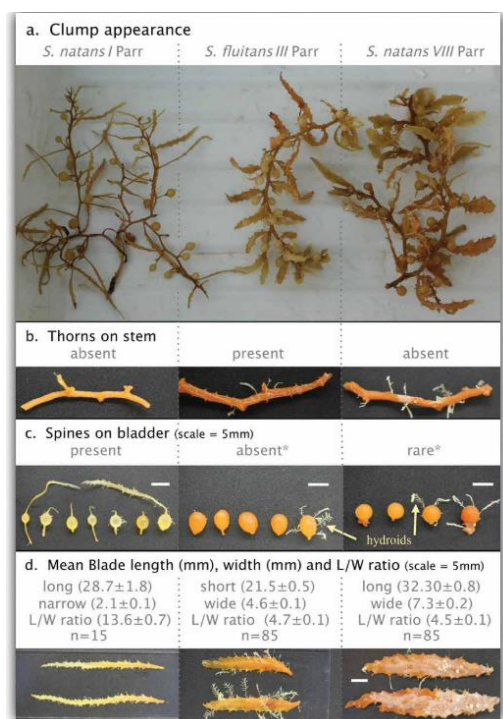


Figura 1. Características de las especies y morfotipos de sargazo pelágico recolectado durante los arribazones del Caribe en el 2014 y 2015. Fuente: (29).

La sobrevivencia de estas especies y morfotipos de sargazo en un ambiente pelágico depende una serie de factores en el ambiente, por ejemplo, la circulación del agua es una característica indispensable para que los organismos se encuentren en continua exposición a los nutrientes, así como la eliminación de desechos, también el medio para su crecimiento es importante, y este debe estar compuesto por material orgánico, gases y sales disueltos además de una exposición a la luz (34).

Se ha reportado una amplia distribución geográfica para *S. natans*, con registros para América central, Norte América, Australia, Nueva Zelanda, costas del sur de Asia, África y Europa, y en las islas del Mar Caribe y el Océano Atlántico, mientras que para *S. fluitans* se ha registrado una distribución más limitada: América central, Norte América, costas del sur de Asia y en las islas en el Caribe y en el Atlántico (38). En el Mar de los Sargazos, se reportado una alta proporción de *S. natans*, aproximadamente 90% del total de especies, y el resto corresponde a *S. fluitans* y a otras especies bentónicas provenientes del Golfo de México, el Caribe, Florida o las Antillas (37, 39). La proporción de morfotipos de *S. natans* también varía de una región a otra, por ejemplo, la proporción de *S. natans VIII* fue mayor en el oeste del Atlántico tropical (87.3% peso húmedo), en el Caribe oriental (95.3% peso húmedo) y en la corriente de las Antillas (92.0% peso húmedo); mientras que *S. natans I* predominó en el sur del Mar de los Sargazos (87.5% peso húmedo; 29). En el Caribe mexicano, se ha estimado una abundancia máxima para *S. natans III* de 22%, para *S. natans I* de 47.5% y para *S. fluitans III* de 81.0% en un ciclo anual (Vazquez Delfín, E. *com pers*).

2.2 Estudios de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en especies de sargazo pelágico

Los estudios sobre isótopos estables en especies de sargazo de arribazón en el Caribe aún son escasos, sin embargo, el impacto de este problema empieza a reflejarse negativamente, lo que ha generado el desarrollo de diversos estudios de especies pelágicas de sargazo, sobre su biología, taxonomía, ecología y la composición química a nivel local, regional y mundial. En cuanto a composición química la información disponible sobre valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en especies pelágicas de sargazo se relaciona con estudios de ecología trófica, principalmente. En la Tabla III, se muestran los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para especies pelágicas de sargazo, así como para especies bentónicas del mismo género.

Para especies pelágicas de sargazo, en el 2001 se llevó a cabo una investigación utilizando isótopos estables para observar la relación trófica entre consumidores y productores primarios en sistemas de pastos marinos de las Islas Horn, en las costas del Golfo de México en Mississippi. En este trabajo se reportan valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ tanto para *S. fluitans* ($\delta^{13}\text{C}=-16.6\text{‰}$ y $\delta^{15}\text{N}=4.5\text{‰}$) y *S. natans* ($\delta^{13}\text{C}=-16.8\text{‰}$ y $\delta^{15}\text{N}=4.7\text{‰}$), y se menciona que dado que no fue encontrada la presencia de cianobacterias se descartó que los valores de N sean debido a la fijación atmosférica (40). Posteriormente, Rooker y colaboradores (3, 41) reportaron en especímenes del Noroeste del Golfo de México, valores promedio de carbono similares a los reportados para las islas Horn, pero valores de nitrógeno más bajos ($\delta^{15}\text{N}=2.3$ a 2.8‰). Estos autores mencionaron que el empobrecimiento en el $\delta^{15}\text{N}$ está relacionado a la fijación de nitrógeno por cianobacterias epífitas. Además, señalan que los valores isotópicos de C en las macroalgas, generalmente se encontraran más enriquecidos 4 a 5‰ en comparación al fitoplancton; no encontraron una variación temporal en los valores isotópicos de las algas, durante los 3 meses de muestreo para cada año, 2000 y 2001.

En la misma línea de estudios de ecología trófica, Wells y Rooker (42) estudiaron la relación de larvas y juveniles de peces pelágicos con productores primarios al norte del Golfo de México, las muestras fueron tomadas durante junio y julio de 2007 y 2008, encontrando diferencias significativas de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre años. Tanto *S. fluitans* como *S. natans* contribuyen en igual medida que la materia orgánica particulada (POM) en el flujo trófico hacia los consumidores. Estos autores también relacionaron los valores empobrecidos de $\delta^{15}\text{N}$ a la fijación de N, y señalaron que se debía a la presencia de algas del género *Trichodesmium*.

En el 2017, Wells (43) y colaboradores observaron el comportamiento de estas algas pardas dentro de giros oceánicos. Pudieron diferenciar los valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre giros ciclónicos y anticiclónicos, adjudicándole una influencia de los parámetros de temperatura, salinidad y nivel del mar. Sin embargo, Baker en el 2018 reportó que ninguna de las dos especies contribuye directamente a los niveles tróficos mayores, aunque si aportan significativamente al carbono orgánico depositado en el fondo del Atlántico norte, reportando valores de $\delta^{13}\text{C}$ oscilando entre -19‰ y -16‰ , que son más similares a los reportados por Wells en el 2009 y en el 2017, mientras que para $\delta^{15}\text{N}$ varió desde 0.31 a 2‰, observándose los valores más bajos en la superficie oceánica. Otros datos sobre los valores de isótopos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en especies

pelágicas son los provenientes de recolectas en Florida (44), Puerto Morelos, Q.R. y Cuba (25, 45) y Golfo de México (10).

En las costas del estado de Quintana Roo, Cabanillas y colaboradores (16) analizaron los valores isotópicos de plantas y algas bajo la influencia y sin la influencia del sargazo de arribazón. Los autores describieron diferencias significativas de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre especies, pero no entre sitios; también encontraron que el sargazo de arribazón influyó en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ para las especies bentónicas, empobreciendo su señal, y sugirieron que valores tan bajos de $\delta^{15}\text{N}$ indican fijación de N, debido a que la presencia de lixiviados del sargazo de arribo permite a las bacterias anaeróbicas ganar relevancia.

Por lo que respecta a especies de *Sargassum* bentónico, Yamamuro y colaboradores (46) determinaron valores de isótopos estables de C y N en *S. duplicatum* y otras especies del género *Sargassum*; con los resultados promedios obtenidos para $\delta^{13}\text{C}$ (-15.8 y -13.8‰, respectivamente) sugirieron que el fraccionamiento de C en las algas analizadas es limitado, debido a la falta de CO_2 disponible para la fotosíntesis, lo que estaría indicando el uso de HCO_3^- como fuente de C. Matsuo y colaboradores (13) analizaron la especie *S. piluliferum* presente en cultivos acuáticos, encontraron valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ $-15.4 \pm 1.3\text{‰}$ en cultivos de peces y $-15.9 \pm 1.7\text{‰}$ en cultivos de madreperla, mientras que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ fueron de $7.4 \pm 1.3\text{‰}$ y $6.1 \pm 0.9\text{‰}$, respectivamente. Para este estudio, fue posible relacionar directamente los valores enriquecidos de $\delta^{15}\text{N}$ en *S. piluliferum* a la carga de N presente en el medio de acuicultura. Durante el mismo año, Rossi y colaboradores (47) utilizando la especie *S. muticum*, monitorearon los valores enriquecidos de N en las costas de Galicia, España. Estos valores de $\delta^{15}\text{N}$ fueron relacionados al incremento de la disponibilidad de nutrientes de origen antropogénico. Por otro lado, se obtuvieron valores empobrecido de $\delta^{13}\text{C}$, los autores señalan que este resultado es debido a la descomposición del tejido de las algas.

Alqueza y colaboradores (48) observaron diferencias significativas en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de *S. flavicans* recolectados en aguas oceánicas (4.2 a 4.4‰) y en especímenes recolectados en un arroyo (9.2 a 12.6‰), además aquellas algas recolectadas en sitios adyacentes a la zona industrial se mostraron significativamente enriquecidos con respecto a las algas recolectadas en aguas oceánicas (5.7 a 6.1‰ y 4.2 a 4.5‰, respectivamente).

En el 2018, Valiela y colaboradores (10) encontraron un valor promedio de $\delta^{13}\text{C}$ de -19.05‰ para *Sargassum horneri* y sugieren la coexistencia en esta especie de rutas fotosintéticas C_3 y C_4 , tal como se presentó en sus estudios en *Ulva prolifera*; al observar que otras especies del género *Sargassum* varían entre -24 y -14‰ sus valores de $\delta^{13}\text{C}$, esperan que también presenten esta característica en su metabolismo.

Tabla III. Valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en especies del género *Sargassum*.

| ESPECIE | $\delta^{13}\text{C}$ | $\delta^{15}\text{N}$ | LUGAR | PERIODO | REFERENCIA |
|---------------------------|-----------------------|-----------------------|-------------|-------------|-------------|
| Especies pelágicas | | | | | |
| <i>S. fluitans</i> | -16.6 | 4.5 | Islas Horn, | Mayo 1989 a | Moncreiff y |

| | | | | | |
|------------------------------------|-------|-------|------------------------------|----------------------------|--|
| <i>S. natans</i> | -16.8 | 4.7 | Mississippi | Nov 1992 | Sullivan (2001) |
| <i>S. fluitans</i> | -16.3 | 2.8 | Noroeste | Mayo a Agosto | Rooker <i>et al.</i> |
| <i>S. natans</i> | -17.1 | 2.3 | Golfo de México | 2000 | (2004) |
| <i>Sargassum</i> spp. ¹ | -16.5 | 2.7 | Noroeste Golfo de México | Mayo a Agosto 2000 y 2001 | Rooker <i>et al.</i> (2006) |
| <i>Sargassum</i> spp. ¹ | -17.6 | 0.7 | Norte Golfo de México | Junio y Julio 2007 y 2008 | Wells and Rooker (2009) |
| <i>S. fluitans</i> | -16.9 | 1.3 | Florida | - | Feibel (2016) |
| <i>S. natans</i> | -17.0 | 1.75 | | | |
| <i>Sargassum</i> spp. ¹ | -17.8 | 0.4 | Norte Golfo de México | Junio y Julio 2008 y 2009 | Wells <i>et al.</i> (2017) |
| <i>Sargassum</i> spp. ¹ | - | 2.05 | Puerto Morelos, Q.R., México | Junio 2015 | van Tussenbroek <i>et al.</i> (2017) |
| <i>Sargassum</i> spp. ¹ | -17.5 | 1.2 | Atlántico Norte | Dic a Enero 2014 a 2015 | Baker <i>et al.</i> (2018) |
| <i>S. fluitans</i> | -16.5 | 2.7 | Golfo de México | - | Valiela <i>et al.</i> (2018) |
| <i>S. natans</i> | -19.0 | 2.5 | | | |
| <i>S. natans VIII</i> | -17.8 | 0.0 | | | |
| <i>S. fluitans</i> | -16.2 | -1.6 | Quintana Roo, México | Julio a Agosto 2015 y 2016 | Cabanillas <i>et al.</i> (2019) |
| <i>S. natans</i> | -17.2 | -1.6 | | | |
| <i>Sargassum</i> spp. ¹ | - | -0.94 | Golfo Ana María, Cuba | - | González-de-Zayas <i>et al.</i> (2020) |
| | - | 7.11 | Laguna Larga, Cuba | - | |
| | - | 2.57 | Puerto Morelos, Q.R., México | - | |
| Especies bentónicas | | | | | |
| <i>S. duplicatum</i> ² | -15.8 | 2.7 | Japón | - | Yamamuro <i>et al.</i> , (1995) |
| <i>Sargassum</i> sp. ² | -13.8 | 2.9 | | | |
| <i>Sargassum</i> sp. ² | -14.9 | - | Japón | Abril a Diciembre 1998 | Ishihi <i>et al.</i> (2001) |
| <i>S. piluliferum</i> ² | -15.7 | 6.8 | Japón | Abril 2007 | Matsuo <i>et al.</i> (2010) |
| <i>S. muticum</i> ² | -19.2 | 6.1 | España | Octubre y Diciembre 2007 | Rossi <i>et al.</i> (2010) |

| Marzo y Mayo 2008 | | | | | |
|---|--------|------|----------------------|----------------------------|---------------------------------|
| <i>Sargassum</i> sp. | -13.2 | - | Australia | - | Carvalho Eyre (2011) |
| <i>S. flavicans</i> | - | 4.4 | Queesland, Australia | 2010 | Alquezar <i>et al.</i> (2013) |
| <i>S. horneri</i> | -19.05 | 5.1 | Mar Amarillo | - | Valiela <i>et al.</i> (2018) |
| <i>Sargassum</i> asociado a pastos ² | -17.4 | -0.9 | Quintana Roo, México | Julio a Agosto 2015 y 2016 | Cabanillas <i>et al.</i> (2019) |

Notas: ¹*Sargassum* spp. engloba los valores para *S. fluitans*, *S. natans* y *S. natans VIII*. ²Especies bentónicas del género *Sargassum*.

3. JUSTIFICACIÓN

En la zona costera del Caribe mexicano, la llegada y acumulación masiva de algas pardas del género *Sargassum*, es una preocupación a nivel ecológico, económico y social, que ha requerido del diseño de estrategias para su aprovechamiento, así como el planteamiento de soluciones factibles e inmediatas. Para ello, es necesario conocer aspectos básicos sobre los arribazones, llevando a cabo estudios sobre la composición taxonómica, las causas y mecanismos, la estacionalidad, origen de las especies involucradas y variaciones espaciotemporales en la composición de estas. En este contexto, la presente investigación aporta información sobre las variaciones en la composición de isótopos de carbono y nitrógeno en especies que conforman los arribazones de *Sargassum* en el Caribe mexicano con la finalidad de comparar las señales isotópicas y químicas de carbono y nitrógeno entre las especies de sargazo, inferir potenciales fuentes de carbono inorgánico y de nitrógeno, así como describir el estatus nutricional e identificar el nutriente limitante para dichas especies.

4. HIPOTESIS

Si factores como la luz, y la disponibilidad de CID y de nutrientes contribuyen a una fuente de variabilidad en la composición de isótopos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las macroalgas, y si los arribazones de sargazo son eventos dinámicos conformados por masas de sargazo pelágico influenciadas por factores ambientales según el lugar donde crecen y la época del año, entonces:

- Debido a que la formación y el crecimiento de especies pelágicas de sargazo ocurre bajo las mismas condiciones ambientales hasta su llegada al Caribe mexicano entonces no se esperan encontrar diferencias significativas en las señales isotópicas y químicas de carbono y nitrógeno entre las especies de sargazo de arribazón recolectadas en el mismo sitio y periodo.
- Asociado a las producciones extraordinarias de biomasa de sargazo de arribazón se espera observar que las especies pelágicas usan algún mecanismo de concentración de carbono, para asimilar mayormente el HCO_3^- como fuente constante de carbono inorgánico, en vez de CO_2 , resultando en señales de $\delta^{13}\text{C}$ menos negativas a las comúnmente reportadas para especies de sargazo bajo tasas de crecimiento normales.
- La composición isotópica de las especies de sargazo de arribazón permitirá evidenciar la principal fuente de N. En el caso de las especies de arribazón se esperan valores cercanos a 0 ‰ relacionados con la fijación atmosférica de N_2 en aguas oceánicas y no con una fuente de origen antropogénico. Por lo que las señales isotópicas y los parámetros químicos de N (%N y C:N molar) se podrán diferenciar de los valores reportados para especies de sargazo bentónico que se encuentran en la región con influencia antropogénica en las costas del Caribe mexicano.
- Independientemente de la variabilidad espacial y temporal en la disponibilidad de N y P durante el recorrido de las masas flotantes de sargazo hasta llegar al Caribe mexicano, se espera que el estatus nutricional de las algas muestre que el N, y no el P, es el nutriente limitante para la producción de la biomasa del sargazo pelágico de arribazón como se ha reportado.

5. OBJETIVOS

5.1 Objetivo general

Caracterizar la composición de isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) y la relación elemental de C, N y P en especies pelágicas de sargazo que arriban a la zona costera de Puerto Morelos, Quintana Roo, México.

5.2 Objetivos particulares

1. Determinar los valores isotópicos de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en las especies pelágicas de sargazo, a lo largo de un ciclo anual.
2. Estimar diferencias en la composición isotópica entre las especies pelágicas de sargazo.
3. Identificar la principal fuente de carbono inorgánico (CO_2 y HCO_3^-) utilizada por las especies pelágicas de sargazo.
4. Identificar la principal fuente contribuidora de nitrógeno para las especies pelágicas de sargazo.
5. Determinar las relaciones molares de los nutrientes esenciales (C, N y P) para establecer el estatus nutricional de las especies pelágicas de sargazo e identificar el nutriente limitante.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1 Área de estudio

Las muestras de sargazo se obtuvieron de arribazones que llegaron a Puerto Morelos, Quintana Roo ($86^{\circ}52'21.4''\text{O}$, $20^{\circ}51'04.7''\text{N}$), aproximadamente a 38 km al sur de Cancún y 12 km al sur de Bahía Petempich, Quintana Roo (Fig. 2).

Puerto Morelos es el municipio más nuevo del estado de Quintana Roo. En el 2015 fue declarado formalmente como el onceavo municipio de la entidad. Cuenta con una superficie de $1,044 \text{ km}^2$ y comprende las localidades Leona Vicario y Central Vallarta (49). Cuenta con una población de 9,188 habitantes (50) y su economía se basa principalmente en el turismo, con alrededor de 15 millones de visitantes (51).

El clima en la región es cálido sub-húmedo, con temperaturas que van de 26.3 a $32.5 \text{ }^{\circ}\text{C}$, y una precipitación promedio anual de $1,041 \text{ mm}$ (52). En Puerto Morelos se localiza el Área Natural Protegida “Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos” y además de ser un puerto turístico, es considerado también un puerto comercial y pesquero.

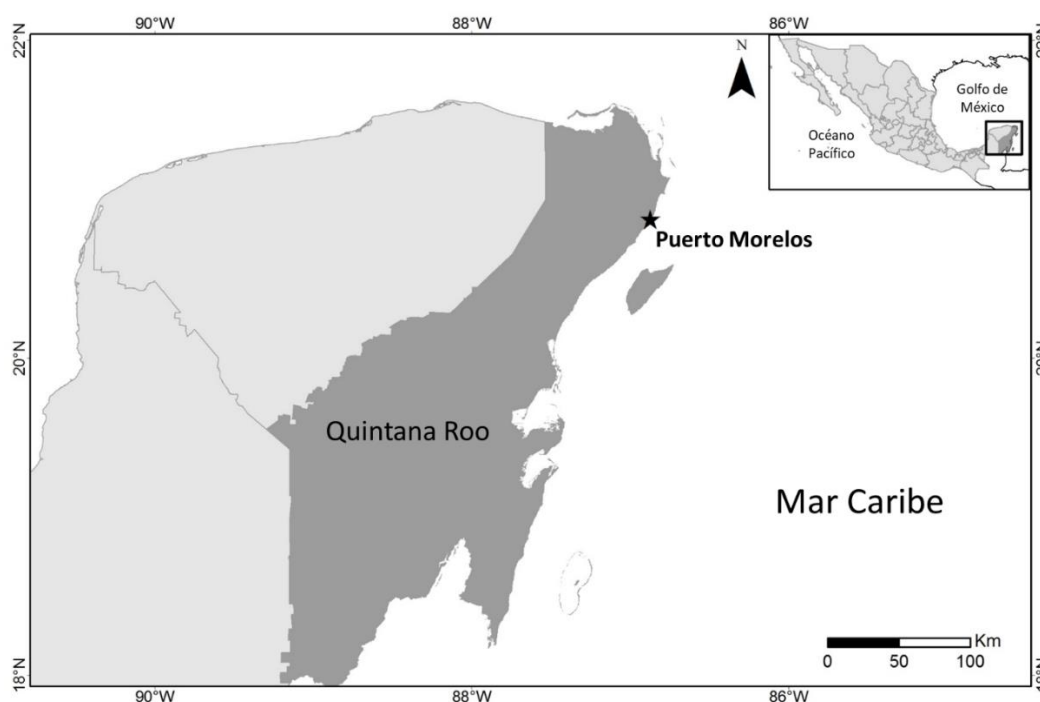


Figura 2. Ubicación de Puerto Morelos, Quintana Roo, México.

6.2 Trabajo de campo

En Puerto Morelos, Quintana Roo se realizaron muestreos mensuales de los arribazones de sargazo pelágico de junio 2018 a mayo 2019. En cada visita, se colocó un transecto de 50 metros paralelo a la línea de costa y sobre la banda de material de arribazón pegada al mar. A lo largo del transecto, se recolectó manualmente todo el material contenido dentro de 10 cuadrantes

de 50 x 50 cm, separados entre sí cada 5 m y colocados de tal manera que la base de cada cuadro se posicionaba sobre el extremo de la banda de arribazón que está en continuo contacto con el oleaje para asegurar que la biomasa recolectada fuera fresca. El material de cada cuadrante fue identificado y separado por especie y morfotipos en *Sargassum fluitans* III, *S. natans I* y *S. natans VIII* (37) para su posterior análisis isotópico. El número de muestras mensuales para el análisis isotópico y elemental estuvo en función de su presencia en los 10 cuadrantes, hasta un máximo de 7 muestras por especie y morfotipo. Todos los especímenes se lavaron *in situ* para desprender la mayor cantidad de organismos epífitos, arena y materia orgánica, frotando ligeramente su superficie y enjuagando con agua marina. Posteriormente, las muestras se guardaron en una bolsa de plástico y se colocaron en hieleras para su transporte al laboratorio. Todas las muestras se etiquetaron con el nombre de la localidad y la fecha de recolecta.

Adicionalmente, se incluyeron muestras de 9 especies de sargazo bentónico de la región que fueron proporcionadas por el Laboratorio de Ficología Aplicada, CINVESTAV (Tabla IV).

Tabla IV. Especies bentónicas del género *Sargassum* proporcionadas por el Laboratorio de Ficología Aplicada, CINVESTAV, Mérida.

| ESPECIE | # MUESTRAS | SITIO |
|--|------------|----------------------|
| <i>Sargassum buxifolium</i> | 1 | Costas de Yucatán |
| <i>S. filipendula</i> | 2 | |
| <i>S. furcatum</i> | 1 | |
| <i>S. hystrix</i> | 1 | |
| <i>S. ramifolium</i> | 1 | |
| <i>S. vulgare</i> | 1 | |
| <i>Sargassum</i> sp. | 1 | |
| <i>S. polyceratum</i> var. <i>ovatum</i> | 8 | Puerto Morelos, Q.R. |
| <i>Sargassum</i> spp. | 4 | |

6.3 Trabajo de Laboratorio

En el laboratorio las muestras se enjuagaron con agua destilada y se centrifugaron para eliminar el exceso de agua. Las muestras se secaron en un horno por calor seco durante 24 horas a 60 °C. Posteriormente se pulverizaron en un agitador electro-mecánico Wig-L-Bug modelo 30 [(0013-5236) (3110- B)] adicionado con una cubeta de acero inoxidable y una esfera de 6.2 mm del mismo material. La pulverización se realizó hasta obtener un polvo homogéneo, considerando que mientras más fino es el grano, más homogénea es la mezcla. Posteriormente, se pesaron 4.5 mg de muestra y se colocaron en capsulas de estaño para su envío a analizar al laboratorio de Isotopía Estable de la Universidad de California en Davis, Ca, E.UA. El análisis elemental de C y N y de sus isótopos estables se realizó en un analizador elemental PDZ Europa ANCA-GSL acoplado a un espectrómetro de masas de relaciones isotópicas PDZ Europa 20-20 (Sercon Ltd., Cheshire, UK) con un módulo de preparación sólido/líquido.

Las proporciones de isótopos estables de carbono y nitrógeno, se expresaron como valores δ en partes por mil (‰) de acuerdo con la siguiente ecuación:

$$\delta X (\text{‰}) = \left(\frac{R \text{ muestra}}{R \text{ estándar}} - 1 \right) \times 1000 \quad (2)$$

Donde δX (‰) es $\delta^{15}\text{N}$ o $\delta^{13}\text{C}$, R muestra y R estándar son las proporciones de $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ o $^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$ en la muestra y en el estándar de referencia respectivamente. Se utilizó un estándar para ^{13}C el cual es calibrado a partir de PDB (estándar universal Vienna Pee Dee Belemnite), mientras que el estándar para ^{15}N es calibrado a partir del estándar universal que es el aire atmosférico. Fueron analizadas un total de 204 muestras. Durante los análisis de las muestras se utilizaron diferentes materiales de referencia en el laboratorio, previamente calibrados con materiales de referencia internacionales (IAEA-600, USGS-40, USGS-41, USGS-42, USGS-43, USGS-61, USGS-64 y USGS-64). La incertidumbre analítica reportada por el laboratorio, en términos de desviación estándar, es de 0.2% para $\delta^{13}\text{C}$ y 0.3% para $\delta^{15}\text{N}$ (53).

El análisis de fósforo se realizó en las muestras de *Sargassum fluitans* VIII y *S. natans* I, las muestras molidas y secas fueron enviadas al Laboratorio de Isotopía en el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM, unidad Mazatlán, Sinaloa. Las muestras fueron tratadas con una digestión ácida, se añadieron 10 mL de agua regia ($\text{HNO}_3:\text{HCl}$ 3:1) a 0.25 g de muestra en bombas de Teflón Svillex, se dejó reposar y posteriormente se llevó a digestión en plancha durante 6 horas para eliminar la materia orgánica, después se añadió 1 mL de ácido sulfúrico y se digirió durante una hora más. Después las bombas se destaparon y se dejaron evaporar hasta sequedad, evitando la combustión del residuo. Para su lectura, se dejaron enfriar, se transfirió el residuo a frascos de polipropileno y se aforaron a 30 mL con HNO_3 2M para analizarse en un espectrómetro de masas de fuente de plasma acoplado inductivamente de alta resolución del sector magnético Thermo Scientific Element XR (HR-ICP-MS).

6.4 Análisis de datos

Como parte de los análisis exploratorios y descriptivos se calcularon los siguientes estadísticos promedio, desviación estándar, mínimo y máximo para $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, %C, %N, %P y las relaciones morales C:N, C:P, N:P por especie y morfotipo, así como para las especies de sargazo bentónicas.

Dado que los valores de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, %C, %N, %P, C:N, C:P y N:P no cumplieron con los supuestos de normalidad (Shapiro-Wilk) y homocedasticidad (Barlett) se aplicó la prueba no paramétrica de Kruskal Wallis para demostrar o no diferencias significativas entre los grupos. Las variables dependientes fueron $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$, %C, %N, %P, C:N, C:P y N:P, mientras que las independientes fueron las especies (3 niveles), los meses (12 niveles) y estaciones del año (3 niveles). Las temporadas fueron definidas de la siguiente manera: 1) temporada caliente y seca – marzo a mayo, 2) Temporada de lluvias – junio a octubre, 3) Temporada fría con lluvia ocasional – noviembre a febrero (54) y para su análisis se utilizó una prueba de ANOVA de una vía.

Complementario a estas pruebas se aplicaron pruebas a posteriori para la comparación pareada de los niveles de cada variable independiente, las pruebas utilizadas para esto fueron de Pairwise Wilcoxon y Dunn con un ajuste bonferroni; para el caso del análisis de temporadas se aplicó una prueba de Tukey como prueba posteriori al ANOVA (55).

Para comprobar si existe relación lineal entre los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ con el estado nutricional de las macroalgas se realizó una prueba de correlación tomando en cuenta los valores de carbono total y nitrógeno total contenidos en las macroalgas, así como la proporción C:N. Se utilizaron el coeficiente de correlación de Pearson para los datos que presentaron una distribución normal y el coeficiente de correlación de Spearman para los datos que no presentaron distribución normal (45).

7. RESULTADOS

7.1 Caracterización isotópica de C y N

7.1.1 Especies pelágicas

En la Tabla V se muestran los promedios y desviación estándar, valores mínimos y máximos de la composición isotópica de carbono y nitrógeno por especies y morfotipos de sargazo pelágico. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en *S. fluitans* III presentaron un rango de -19.39‰ a -17.54‰, mientras que en *S. natans* I y *S. natans* VIII fueron de -17.19‰ a -15.90‰ y -17.27‰ a -15.24‰, respectivamente. Al realizar el análisis comparativo entre las especies, se encontraron diferencias significativas de $\delta^{13}\text{C}$ ($\chi^2_2 = 144.41$, $p < 2.2^{-16}$), siendo los valores de *S. fluitans* III significativamente más bajos en comparación a los valores de *S. natans* I y *S. natans* VIII (Dunn, $p < 0.05$; Fig. 3).

En el caso de los valores de $\delta^{15}\text{N}$, el rango de valores estimados para *S. fluitans* III fue de -1.97‰ a 1.53‰, para *S. natans* I de -2.30‰ a 1.29‰, mientras que para *S. natans* VIII de -1.41‰ a 2.17‰. Se observaron diferencias significativas de $\delta^{15}\text{N}$ ($\chi^2_2 = 38.54$, $p = 4.3^{-09}$), los valores de *S. natans* I fueron significativamente menos enriquecidos en comparación a las otras dos especies (Dunn, $p < 0.05$; Fig. 3).

Tabla V. Valores promedio \pm desviación estándar, mínimo y máximo de isótopos de C y N (‰) en especies pelágicas de sargazo de arribazón recolectadas en Puerto Morelos, Q.R. de junio 2018 a mayo 2019.

| ESPECIE | N | $\delta^{13}\text{C}$ | Min Max | $\delta^{15}\text{N}$ | Min Max |
|------------------------|----|-----------------------|------------------|-----------------------|---------------|
| <i>S. fluitans</i> III | 75 | -18.29 \pm 0.40 | -19.39 -17.54 | -0.41 \pm 0.80 | -1.97 1.53 |
| <i>S. natans</i> I | 70 | -16.47 \pm 0.32 | -17.19 -15.90 | -1.03 \pm 0.73 | -2.30 1.29 |
| <i>S. natans</i> VIII | 59 | -16.24 \pm 0.50 | -17.27 -15.24 | -0.17 \pm 0.75 | -1.41 2.17 |

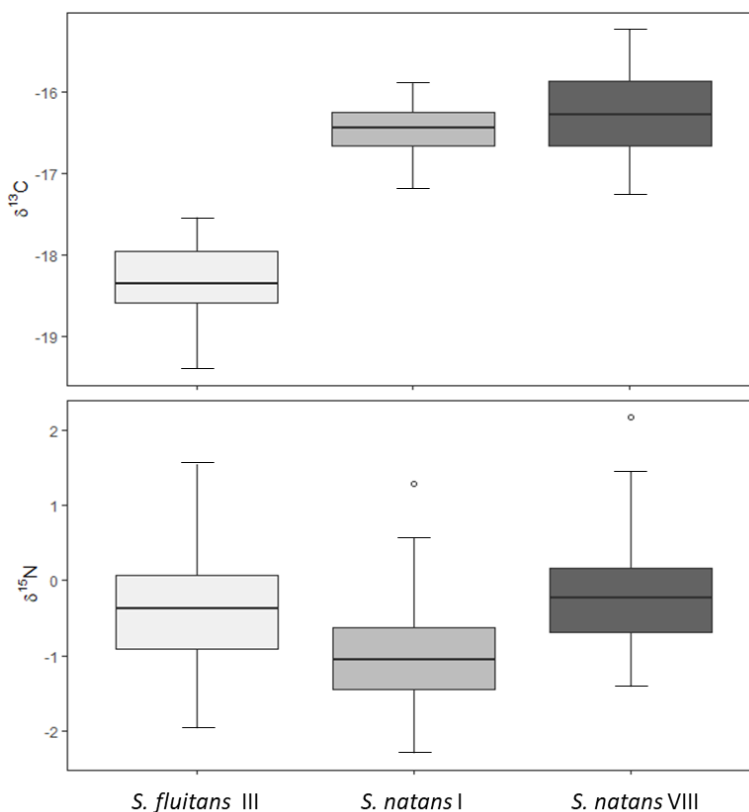


Figura 3. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en especies y morfotipos de sargazo pelágico de arribazón. Línea horizontal al centro de la caja representa la mediana, la caja el primer y tercer cuartil, líneas verticales representan 1.5 veces el rango intercuartil o mínimos y máximos (en ausencia de círculos) y los círculos los valores atípicos.

7.1.2 Variación temporal de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$

En la Tabla VI se muestran los valores promedio mensuales, desviación estándar y rango para $\delta^{13}\text{C}$ por mes, especies y morfotipos de sargazo pelágico. Durante el año muestreado, *S. fluitans* III presentó valores que fueron desde -19.39‰ en el mes de octubre hasta -17.54‰ en el mes de febrero. En el caso de *S. natans* I se observaron valores que van desde -17.19‰ para el mes de enero, hasta -15.90‰ durante el mes de julio. Mientras que en *S. natans* VIII los valores de $\delta^{13}\text{C}$ más empobrecidos se presentaron durante el mes de abril con -17.27‰ y los más enriquecidos durante el mes de junio, -15.24‰.

Tabla VI. Valores promedio mensuales \pm desviación estándar, mínimo y máximo de isótopos de C (‰) en especies pelágicas de sargazo de arribazón recolectadas en Puerto Morelos, Q.R. de junio 2018 a mayo 2019.

| | n | $\delta^{13}\text{C}$ | Min Max | n | $\delta^{13}\text{C}$ | Min Max | n | $\delta^{13}\text{C}$ | Min Max |
|-------------------|------------------------|-----------------------|------------------|--------------------|-----------------------|------------------|-----------------------|---------------------------------|------------------|
| | <i>S. fluitans</i> III | | | <i>S. natans</i> I | | | <i>S. natans</i> VIII | | |
| Junio | 7 | -17.98 \pm 0.29 | -18.42 -17.65 | 7 | -16.36 \pm 0.16 | -16.60 -16.09 | 7 | -15.66 \pm 0.27 | -16.08 -15.24 |
| Julio | 7 | -18.17 \pm 0.19 | -18.40 -17.92 | 7 | -16.28 \pm 0.22 | -16.56 -15.90 | 5 | -15.80 \pm 0.15 | -15.94 -15.62 |
| Agosto | 7 | -18.81 \pm 0.15 | -19.03 -18.53 | 7 | -16.58 \pm 0.11 | -16.77 -16.43 | 4 | -16.09 \pm 0.08 | -16.19 -16.00 |
| Septiembre | 7 | -18.50 \pm 0.10 | -18.64 -18.34 | 7 | -16.13 \pm 0.13 | -16.37 -15.99 | 4 | -15.63 \pm 0.05 | -15.68 -15.57 |
| Octubre | 7 | -18.77 \pm 0.31 | -19.39 -18.46 | 1 | -16.00 | -16.00 | 0 | No se encontraron ejemplares | |
| Noviembre | 4 | -18.72 \pm 0.08 | -18.84 -18.67 | 4 | -17.00 \pm 0.10 | -17.08 -16.88 | 3 | -16.41 \pm 0.06 | -16.48 -16.37 |
| Diciembre | 4 | -17.89 \pm 0.14 | -17.98 -17.68 | 5 | -16.54 \pm 0.17 | -16.72 -16.29 | 4 | -15.86 \pm 0.11 | -15.96 -15.71 |
| Enero | 7 | -18.54 \pm 0.13 | -18.71 -18.35 | 7 | -17.01 \pm 0.16 | -17.19 -16.78 | 7 | -16.74 \pm 0.07 | -16.83 -16.66 |
| Febrero | 7 | -17.73 \pm 0.19 | -17.99 -17.54 | 7 | -16.33 \pm 0.13 | -16.49 -16.13 | 7 | -16.35 \pm 0.23 | -16.67 -15.98 |
| Marzo | 4 | -18.37 \pm 0.25 | -18.58 -18.06 | 4 | -16.76 \pm 0.13 | -16.86 -16.57 | 4 | -16.58 \pm 0.14 | -16.70 -16.38 |
| Abril | 7 | -18.18 \pm 0.14 | -18.46 -18.08 | 7 | -16.37 \pm 0.23 | -16.69 -16.05 | 7 | -17.02 \pm 0.17 | -17.27 -16.72 |
| Mayo | 7 | -17.91 \pm 0.11 | -18.11 -17.77 | 7 | -16.26 \pm 0.04 | -16.33 -16.22 | 7 | -16.15 \pm 0.41 | -16.48 -15.31 |

En cuanto a la composición de $\delta^{15}\text{N}$, los resultados obtenidos en el ciclo anual se muestran en la Tabla VII. Los valores oscilaron desde -1.97‰ en el mes de noviembre, hasta 1.53‰ durante el mes de octubre para el caso de *S. fluitans* III. Para la especie *S. natans* I, se observaron valores desde -2.30‰ hasta 1.29‰ para los meses de noviembre y junio, respectivamente. Finalmente, la especie *S. natans* VIII presentó valores de -1.41‰ durante el mes de noviembre, hasta 2.17‰ durante el mes de marzo.

Tabla VII. Valores promedio mensuales \pm desviación estándar, mínimo y máximo de isótopos de N (‰) en especies pelágicas de sargazo de arribazón recolectadas en Puerto Morelos, Q.R. de junio 2018 a mayo 2019.

| | n | $\delta^{15}\text{N}$ | Min Max | n | $\delta^{15}\text{N}$ | Min Max | n | $\delta^{15}\text{N}$ | Min Max |
|-------------------|-------------------------------|-----------------------|----------------|---------------------------|-----------------------|----------------|------------------------------|------------------------------------|----------------|
| | <i>Sargassum fluitans</i> III | | | <i>Sargassum natans</i> I | | | <i>Sargassum natans</i> VIII | | |
| Junio | 7 | -0.08 \pm 0.20 | -0.36 0.25 | 7 | -0.34 \pm 0.73 | -0.80 1.29 | 7 | 0.05 \pm 0.42 | -0.56 0.67 |
| Julio | 7 | 0.14 \pm 0.24 | -0.07 0.67 | 7 | 0.13 \pm 0.28 | -0.20 0.55 | 5 | 1.08 \pm 0.19 | 0.84 1.23 |
| Agosto | 7 | -0.14 \pm 0.29 | -0.40 0.45 | 7 | -0.75 \pm 0.30 | -1.24 -0.44 | 4 | 0.03 \pm 0.12 | -0.13 0.15 |
| Septiembre | 7 | -0.23 \pm 0.15 | -0.43 -0.05 | 7 | -0.75 \pm 0.22 | -1.08 -0.41 | 4 | -0.21 \pm 0.05 | -0.26 -0.15 |
| Octubre | 7 | 1.13 \pm 0.39 | -0.57 1.53 | 1 | -0.89 | -0.89 | 0 | No se encontraron ejemplares | |
| Noviembre | 4 | -1.75 \pm 0.23 | -1.97 -1.43 | 4 | -2.17 \pm 0.15 | -2.30 -1.97 | 3 | -1.23 \pm 0.25 | -1.41 -0.94 |
| Diciembre | 4 | -0.71 \pm 0.25 | -0.96 -0.40 | 5 | -1.81 \pm 0.28 | -2.13 -1.40 | 4 | -0.18 \pm 0.13 | -0.34 -0.02 |
| Enero | 7 | -1.62 \pm 0.08 | -1.67 -1.45 | 7 | -2.05 \pm 0.11 | -2.18 -1.89 | 7 | -0.55 \pm 0.24 | -0.85 -0.08 |
| Febrero | 7 | -0.50 \pm 0.17 | -0.69 -0.26 | 7 | -1.03 \pm 0.22 | -1.28 -0.75 | 7 | -0.10 \pm 0.41 | -0.76 0.27 |
| Marzo | 4 | -0.10 \pm 0.22 | -0.38 0.15 | 4 | -0.58 \pm 0.31 | -0.83 -0.12 | 4 | 1.32 \pm 0.73 | 0.39 2.17 |
| Abril | 7 | -0.80 \pm 0.12 | -0.93 -0.64 | 7 | -1.30 \pm 0.18 | -1.54 -1.09 | 7 | -0.96 \pm 0.15 | -1.16 -0.68 |
| Mayo | 7 | -1.05 \pm 0.15 | -1.30 -0.94 | 7 | -1.23 \pm 0.15 | -1.46 -0.99 | 7 | -0.67 \pm 0.30 | -1.01 -0.31 |

En la Fig. 4 se muestra el gráfico de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ por mes de las tres especies. De manera general, se puede observar en relación al $\delta^{13}\text{C}$, un patrón a lo largo del año, en el que los valores de los dos morfotipos *S. natans* I (-17.19 a -15.90) y *S. natans* VIII (-17.27 a -15.24) son similares entre ellos en comparación con los valores de *S. fluitans* III (-19.39 a -17.54). En el caso de los valores de $\delta^{15}\text{N}$, los valores de las tres especies, *S. fluitans* III (-1.97 a 1.53), *S. natans*

I (-2.30 a 1.29) y *S. natans* VIII (1.41 a 2.17) están dentro de un rango similar, exceptuando los meses de octubre y marzo, donde los valores aparecen más enriquecidos para *S. fluitans* III y *S. natans* VIII, respectivamente. Cabe resaltar que, para el mes de octubre, la especie *S. natans* I estuvo ausente en los muestreos, y *S. natans* VIII solo contó con un espécimen.

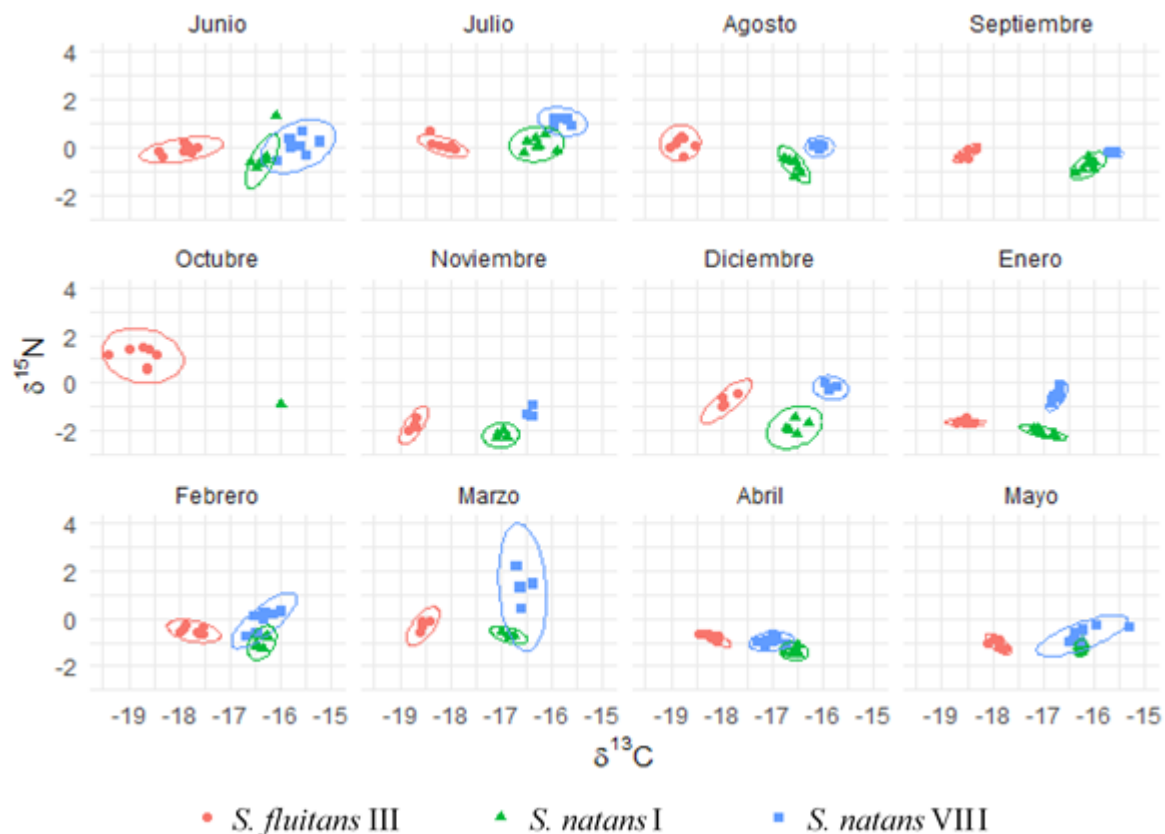


Figura 4. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ por mes y por especie de sargazo pelágico de arribazón. Los círculos representan el intervalo de confianza al 95% en ambos ejes.

El análisis por temporadas del año en la región del Caribe mostró que para *S. fluitans* III los valores de $\delta^{13}\text{C}$ fueron significativamente empobrecidos durante los meses de la temporada de lluvias (Tukey, $p < 0.05$, $-18.45 \pm 0.39\text{‰}$), mientras que los más enriquecidos se observaron durante la temporada seca ($-18.12 \pm 0.24\text{‰}$). De la misma forma que para $\delta^{15}\text{N}$, donde las diferencias significativas fueron observadas para la temporada de lluvias (Tukey, $p < 0.05$) con valores más enriquecidos ($-0.22 \pm 0.54\text{‰}$), mientras que los más empobrecidos durante la temporada fría ($-1.12 \pm 0.59\text{‰}$). Contrario a los resultados anteriores, la especie *S. natans* I presenta los valores de $\delta^{13}\text{C}$ más enriquecidos durante la temporada de lluvias ($-16.32 \pm 0.23\text{‰}$), y muestra diferencias significativas durante la temporada fría (Tukey, $p < 0.05$, $-16.70 \pm 0.34\text{‰}$); mismo patrón que se repite para los valores de $\delta^{15}\text{N}$, en donde se observaron diferencias significativas entre las 3 temporadas (Tukey, $p < 0.05$), con valores más elevados para la temporada de lluvias ($-0.44 \pm 0.55\text{‰}$), y más bajos para la temporada fría ($-1.70 \pm 0.51\text{‰}$). En *S. natans* VIII, se observa tanto para $\delta^{13}\text{C}$ como para $\delta^{15}\text{N}$ que, los valores son

significativamente más enriquecidos durante los meses de la temporada de lluvias (Tukey, $p < 0.05$) con promedios de $-15.77 \pm 0.24\text{‰}$ y $0.25 \pm 0.56\text{‰}$ respectivamente (Fig. 5).

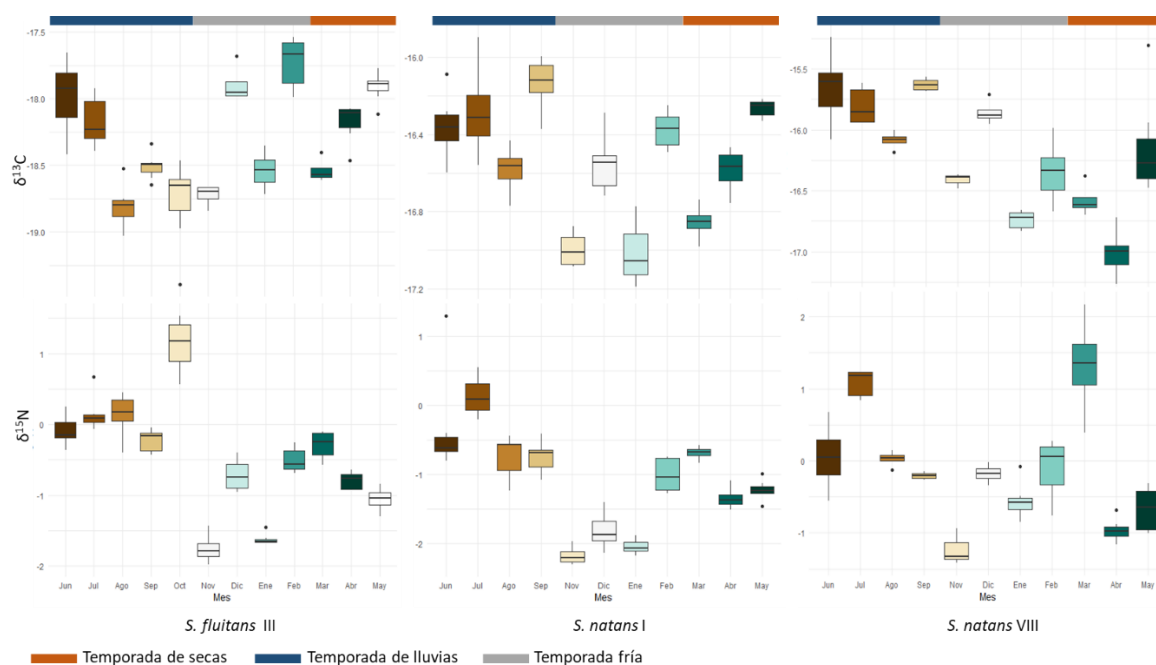


Figura 5. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ por mes y temporadas para tres especies de sargazo pelágico. Línea horizontal al centro de la caja representa la mediana, la caja el primer y tercer cuartil, líneas verticales representan 1.5 veces el rango intercuartil o mínimos y máximos (en ausencia de círculos) y los círculos los valores atípicos.

7.2 Comparación de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre especies pelágicas y bentónicas

Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en todas las especies bentónicas recolectadas en la región, tuvieron un rango de -17.91‰ , presentado en *Sargassum* sp., hasta -14.11‰ en *S. buxifolium*. Mientras que, para $\delta^{15}\text{N}$, los valores fueron de 1.54‰ en *S. polyceratium* var. *ovatum* a 6.79‰ en *Sargassum* spp. En general, los valores obtenidos de $\delta^{13}\text{C}$ en los morfotipos de *S. natans* (-17.27 a -15.24‰) son similares a los valores reportados para especies de sargazo bentónico recolectado en la región, mientras que en *S. fluitans* el rango incluye valores más bajos (-19.39 a -17.54‰). Sin embargo, los valores de $\delta^{15}\text{N}$ para todas las especies pelágicas (-2.30 a 2.17‰) fueron significativamente empobrecidos en comparación a los valores obtenidos para los especímenes de sargazo bentónico (Dunn, $p < 0.05$) (Fig. 6).

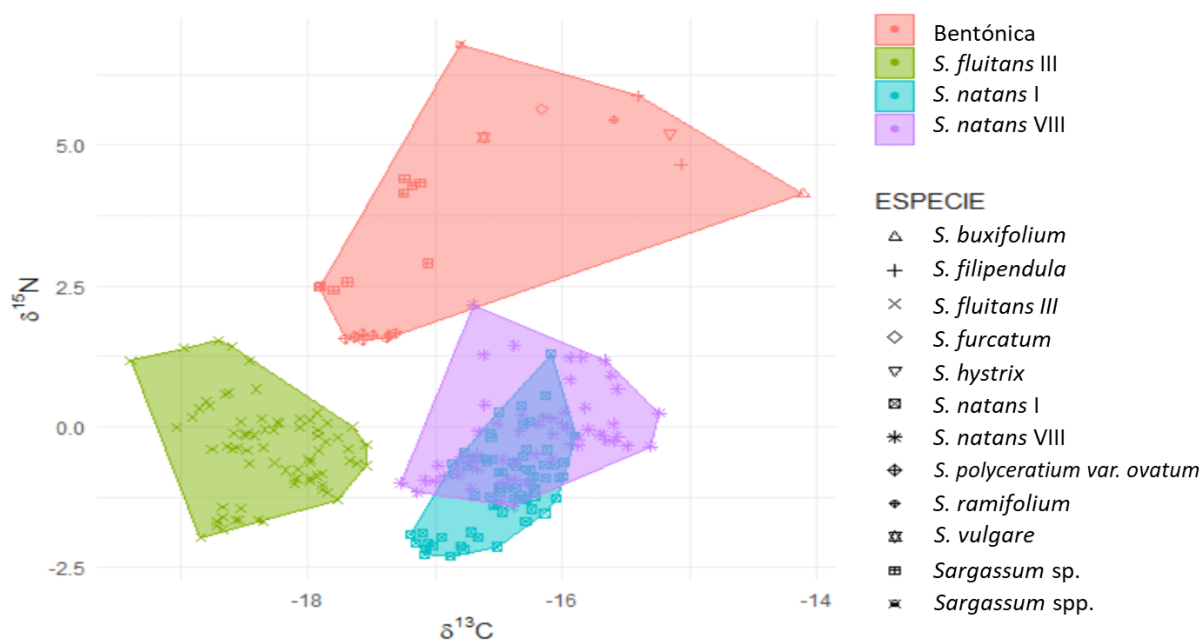


Figura 6. Polígono de traslape isotópico de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ por especies de sargazo pelágico de arribazón recolectadas en Puerto Morelos, Q.R. y especies bentónicas recolectadas en la región.

7.3 Contenido de carbono, nitrógeno, fósforo y sus relaciones molares (C:N, C:P, N:P)

7.3.1 Especies pelágicas

Los valores mínimos y máximos y el promedio de contenido de C, N y P por especies y morfotipos de sargazo pelágico se muestran en la Tabla VIII. En *S. fluitans* III los valores de %C variaron desde 26.69% a 34.44%, mientras que en *S. natans* I y *S. natans* VIII fueron de 23.69 a 35.60% y 28.70 a 34.66%, respectivamente. En cuando a %N total, *S. fluitans* III mostró valores desde 0.69 hasta 1.36%, en *S. natans* I se observaron valores de 0.78 a 1.33% y para *S. natans* VIII los valores obtenidos fueron desde 0.58 hasta 1.04%. Finalmente, los valores de %P se obtuvieron únicamente para *S. fluitans* III y *S. natans* I, y fueron de 0.029 a 0.013% y de 0.012 a 0.086%, respectivamente.

El análisis comparativo mostró diferencias significativas ($\chi^2_2 = 10.61$, $p = 0.0050$) de los valores de %C entre especies pelágicas de sargazo. *S. natans* VIII presentó valores significativamente más bajos en comparación a *S. fluitans* III y *S. natans* I (Dunn, $p < 0.05$). Con respecto a los valores de %N, las tres especies muestran diferencias significativas ($\chi^2_2 = 82.55$, $p = < 2.2^{-16}$) (Dunn, $p < 0.05$); mientras que para %P se encontró significativamente empobrecido en *S. fluitans* III con respecto a *S. natans* I (Wilcoxon, $p < 0.05$) (Fig. 7).

Tabla VIII. Contenido promedio \pm desviación estándar, mínimo y máximo de C, N y P (% de peso seco) en especies pelágicas de sargazo de arribazón recolectadas en Puerto Morelos, Q.R. de junio 2018 a mayo 2019.

| ESPECIE | n | C (%) | Min Max | N (%) | Min Max | P (%) | Min Max |
|------------------------|----|------------------|---------------|-----------------|-------------|-------------------------------|---------------|
| <i>S. fluitans</i> III | 75 | 32.06 \pm 1.45 | 26.69 - 34.44 | 0.93 \pm 0.14 | 0.69 - 1.36 | 0.029 \pm 0.013 | 0.029 - 0.013 |
| <i>S. natans</i> I | 70 | 32.05 \pm 1.82 | 23.69 - 35.60 | 0.99 \pm 0.10 | 0.78 - 1.33 | 0.041 \pm 0.017 | 0.012 - 0.086 |
| <i>S. natans</i> VIII | 59 | 31.37 \pm 1.42 | 28.70 - 34.66 | 0.76 \pm 0.12 | 0.58 - 1.04 | No se analizaron las muestras | |

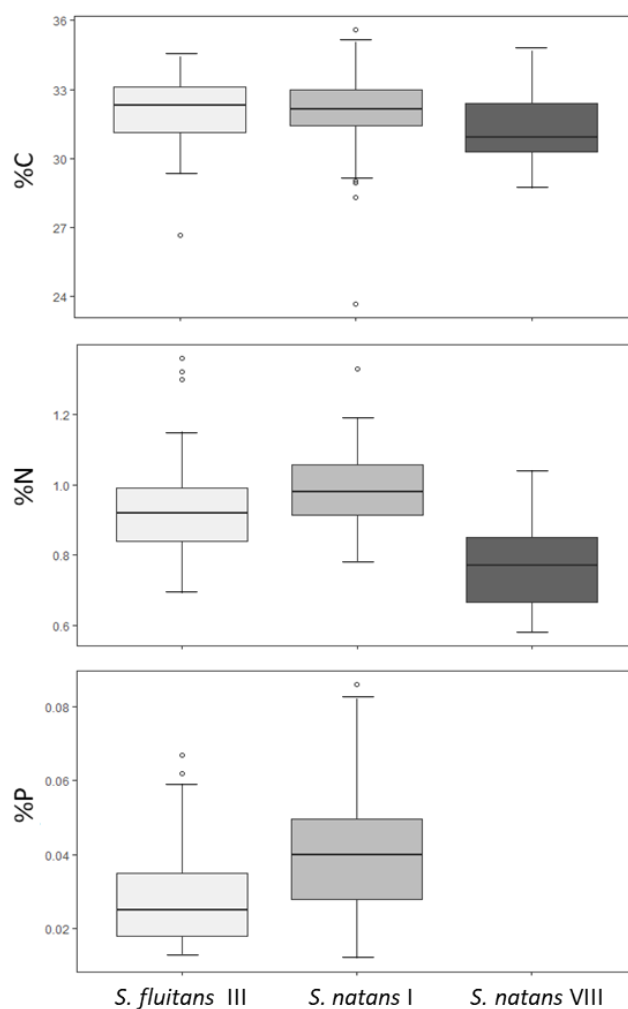


Figura 7. Valores de %C, %N y %P con respecto a las especies de sargazo pelágico de arribazón. Línea horizontal al centro de la caja representa la mediana, la caja el primer y tercer cuartil, líneas verticales representan 1.5 veces el rango intercuartil o mínimos y máximos (en ausencia de círculos) y los círculos los valores atípicos.

Por otro lado, los valores obtenidos de las relaciones molares entre nutrientes están representados en la Tabla IX. Se observaron valores de la relación C:N en *S. fluitans* III de 25.59 a 54.16, para *S. natans* I sus valores fueron desde 27.67 hasta 50.48, mientras que en *S. natans* III los valores para esta relación se encuentran de 33.75 a 67.02.

En el caso de las relaciones molares de C:P y N:P, únicamente se obtuvieron para las especies *S. fluitans* III y *S. natans* I. La relación C:P en *S. fluitans* III fue de 1176 a 6636 y para *S. natans* I de 954 a 6976, mientras que para la relación N:P, se obtuvieron valores desde 27.8 a 161.1 y 24.5 a 188.9, en *S. fluitans* III y *S. natans* I, respectivamente.

Tabla IX. Contenido promedio \pm desviación estándar, mínimo y máximo de las relaciones molares en especies pelágicas de sargazo de arribazón recolectadas en Puerto Morelos, Q.R. de junio 2018 a mayo 2019.

| ESPECIE | n | C:N (molar) | Min Max | C:P (molar) | Min Max | N:P (molar) | Min Max |
|------------------------|----|----------------|------------|-------------------------------|------------|----------------|------------|
| <i>S. fluitans</i> III | 75 | 41.13 \pm | 25.59 | 3442 \pm | 1176 | 84.64 \pm | 27.77 |
| | | 6.23 | 54.16 | 1386 | 6635 | 34.14 | 161.1 |
| <i>S. natans</i> I | 70 | 38.33 \pm | 27.67 | 2437 \pm | 954 | 64.77 \pm | 24.50 |
| | | 5.17 | 50.48 | 1168 | 6976 | 32.61 | 188.9 |
| <i>S. natans</i> VIII | 59 | 49.49 \pm | 33.75 | No se analizaron las muestras | | | |
| | | 7.9 | 67.02 | | | | |

7.3.2 Variación temporal de C, N y P y sus relaciones molares

En la Tabla X y XI se muestran los valores de C, N y P (% peso seco) a lo largo de un ciclo anual para las especies pelágicas de sargazo. Durante el año de muestreo, *S. fluitans* III presentó valores de C desde 26.69% en el mes de abril hasta 33.99% en el mes de mayo; los valores de N para esta especie oscilaron de 0.69 en el mes de septiembre hasta 1.36% durante el mes de diciembre; mientras que, para P, se obtuvieron valores de 0.013 y 0.067%, durante los meses de marzo y diciembre, respectivamente.

En el caso de *S. natans* I se observaron valores de contenido de C que van desde 28.33% para el mes de julio hasta 35.06% durante el mes de septiembre; en el caso de contenido de N, los valores fueron de 0.78% durante noviembre hasta 1.33% en el mes de junio. El contenido de P en esta especie osciló de 0.012% en el mes de abril hasta 0.086% en el mes de diciembre.

Mientras que en *S. natans* VIII los valores de contenido de C se presentaron de 29.16% hasta 34.66% en el mes de julio y enero, respectivamente; y para el contenido de N, oscilaron desde 0.58% durante el mes de abril hasta 1.04% para el mes de junio.

Tabla X. Contenido promedio mensual \pm desviación estándar, mínimo y máximo de C, N y P (% de peso seco) en especies pelágicas de sargazo de arribazón recolectadas en Puerto Morelos, Q.R. de junio 2018 a mayo 2019.

| | N | C (%) | Min Max | N (%) | Min Max | P (%) | Min Max |
|-------------------------------|---|---------------------|----------------|--------------------|--------------|---------------------|----------------|
| <i>Sargassum fluitans</i> III | | | | | | | |
| Junio | 7 | 31.66 \pm 0.68 | 30.58 32.62 | 0.88 \pm 0.07 | 0.79 0.97 | 0.031 \pm 0.01 | 0.018 0.053 |
| Julio | 7 | 32.42 \pm 1.51 | 29.53 34.11 | 0.83 \pm 0.07 | 0.75 0.94 | 0.036 \pm 0.01 | 0.023 0.056 |
| Agosto | 7 | 32.79 \pm 1.39 | 30.53 34.44 | 0.75 \pm 0.06 | 0.69 0.86 | 0.033 \pm 0.02 | 0.018 0.055 |
| Septiembre | 7 | 31.87 \pm 1.28 | 29.82 33.40 | 0.78 \pm 0.05 | 0.69 0.84 | 0.023 \pm 0.01 | 0.015 0.042 |
| Octubre | 7 | 32.66 \pm 0.61 | 31.85 33.45 | 0.99 \pm 0.11 | 0.90 1.15 | 0.021 \pm 0.01 | 0.014 0.026 |
| Noviembre | 4 | 32.90 \pm 0.49 | 32.51 33.59 | 0.99 \pm 0.04 | 0.93 1.03 | 0.030 \pm 0.01 | 0.016 0.045 |
| Diciembre | 4 | 30.40 \pm 0.34 | 29.90 30.67 | 1.28 \pm 0.10 | 1.13 1.36 | 0.048 \pm 0.02 | 0.036 0.067 |
| Enero | 7 | 32.92 \pm 0.78 | 31.82 33.75 | 1.00 \pm 0.04 | 0.95 1.06 | 0.046 \pm 0.01 | 0.030 0.062 |
| Febrero | 7 | 30.00 \pm 0.36 | 29.34 30.38 | 1.07 \pm 0.04 | 1.03 1.13 | 0.020 \pm 0.01 | 0.014 0.026 |
| Marzo | 4 | 33.48 \pm 0.27 | 33.22 33.79 | 0.92 \pm 0.02 | 0.90 0.94 | 0.015 \pm 0.01 | 0.013 0.018 |
| Abril | 7 | 31.06 \pm 2.11 | 26.69 32.62 | 0.90 \pm 0.05 | 0.81 0.96 | 0.017 \pm 0.01 | 0.013 0.025 |
| Mayo | 7 | 32.80 \pm 0.97 | 31.29 33.99 | 0.93 \pm 0.05 | 0.84 0.99 | 0.030 \pm 0.01 | 0.017 0.037 |
| <i>Sargassum natans</i> I | | | | | | | |
| Junio | 7 | 31.53 \pm 1.33 | 29.44 33.83 | 1.11 \pm 0.12 | 0.98 1.33 | 0.036 \pm 0.01 | 0.024 0.048 |
| Julio | 7 | 29.58 \pm 1.07 | 28.33 31.51 | 1.07 \pm 0.04 | 1.03 1.14 | 0.034 \pm 0.02 | 0.013 0.062 |
| Agosto | 7 | 33.54 \pm 1.80 | 30.96 35.60 | 0.94 \pm 0.03 | 0.90 0.98 | 0.048 \pm 0.01 | 0.021 0.067 |
| Septiembre | 7 | 32.71 \pm 1.16 | 31.61 35.06 | 0.89 \pm 0.03 | 0.84 0.93 | 0.042 \pm 0.01 | 0.027 0.055 |
| Octubre | 1 | 33.11 | 33.11 | 1.15 | 1.15 | 0.043 | 0.043 |
| Noviembre | 4 | 33.86 \pm 0.56 | 33.43 34.68 | 0.82 \pm 0.02 | 0.78 0.83 | 0.057 \pm 0.05 | 0.053 0.064 |
| Diciembre | 5 | 31.80 \pm 0.40 | 31.38 32.30 | 0.98 \pm 0.06 | 0.93 1.09 | 0.075 \pm 0.01 | 0.050 0.086 |

| | | | | | | | |
|----------------|---|---------|-------|--------|------|---------|-------|
| Enero | 7 | 33.53 ± | 32.65 | 0.93 ± | 0.84 | 0.042 ± | 0.019 |
| | | 0.78 | 34.49 | 0.06 | 1.02 | 0.02 | 0.067 |
| Febrero | 7 | 30.36 ± | 23.69 | 1.06 ± | 0.88 | 0.035 ± | 0.023 |
| | | 3.15 | 32.97 | 0.10 | 1.19 | 0.01 | 0.044 |
| Marzo | 4 | 32.33 ± | 31.92 | 0.99 ± | 0.96 | 0.032 ± | 0.026 |
| | | 0.46 | 32.98 | 0.02 | 1.00 | 0.00 | 0.037 |
| Abril | 7 | 32.38 ± | 31.98 | 0.94 ± | 0.82 | 0.026 ± | 0.012 |
| | | 0.33 | 32.78 | 0.07 | 1.04 | 0.01 | 0.040 |
| Mayo | 7 | 31.65 ± | 30.87 | 1.05 ± | 1.00 | 0.033 ± | 0.016 |
| | | 0.60 | 32.29 | 0.03 | 1.08 | 0.01 | 0.048 |

Tabla XI. Contenido promedio mensual ± desviación estándar, mínimo y máximo de C y N (% de peso seco) en la especie pelágica de arribazón *S. natans* VIII, recolectada en Puerto Morelos, Q.R. de junio 2018 a mayo 2019.

| | n | C (%) | Min Max | N (%) | Min Max |
|-------------------|---|------------------------------|----------------|----------------|--------------|
| Junio | 7 | 32.07 ± 0.74 | 30.91 33.06 | 0.85 ± 0.11 | 0.72 1.04 |
| Julio | 5 | 29.83 ± 0.51 | 29.16 30.59 | 0.87 ± 0.09 | 0.80 1.03 |
| Agosto | 4 | 32.17 ± 0.32 | 31.71 32.39 | 0.60 ± 0.01 | 0.59 0.62 |
| Septiembre | 4 | 32.93 ± 0.38 | 32.55 33.34 | 0.68 ± 0.04 | 0.63 0.73 |
| Octubre | 0 | No se encontraron ejemplares | | | |
| Noviembre | 3 | 32.95 ± 0.40 | 32.50 33.24 | 0.65 ± 0.06 | 0.58 0.70 |
| Diciembre | 4 | 32.23 ± 0.54 | 31.54 32.91 | 0.89 ± 0.04 | 0.87 0.94 |
| Enero | 7 | 33.30 ± 1.20 | 32.05 34.66 | 0.83 ± 0.04 | 0.80 0.89 |
| Febrero | 7 | 29.98 ± 0.69 | 28.70 30.83 | 0.79 ± 0.07 | 0.67 0.87 |
| Marzo | 4 | 30.32 ± 0.28 | 29.93 30.58 | 0.77 ± 0.05 | 0.70 0.82 |
| Abril | 7 | 30.11 ± 0.39 | 29.57 30.53 | 0.62 ± 0.04 | 0.58 0.68 |
| Mayo | 7 | 30.57 ± 0.32 | 29.94 30.97 | 0.70 ± 0.08 | 0.59 0.79 |

Los valores promedio obtenidos de las relaciones molares a lo largo del año para las especies pelágicas de sargazo pueden observarse en la Tabla XII y XIII. En *S. fluitans* III los valores de la

relación C:N variaron desde 25.56 en el mes de diciembre hasta 54.16 en el mes de agosto; los valores de C:P para esta especie variaron de 1151 en el mes de junio hasta 6635 durante el mes de marzo; mientras que para N:P se obtuvieron valores de 27.77 a 161.1 durante los meses de agosto y febrero, respectivamente.

Para la especie *S. natans* I se observaron valores de C:N desde 27.67 durante el mes de junio hasta 50.48 durante el mes de noviembre; la relación C:P obtuvo valores que fueron de 954.13 en el mes diciembre hasta 6976 en el mes de abril; mientras que los valores de la relación N:P en esta misma especie oscilaron de 24.50 durante diciembre hasta 188.90 en el mes de julio.

En *S. natans* VIII los valores de la relación C:N fueron de 33.75 en el mes de julio hasta 64.42 durante agosto.

Tabla XII. Contenido promedio mensual \pm desviación estándar, mínimo y máximo de las relaciones molares C:N, C:P y N:P en especies pelágicas de sargazo de arribazón recolectadas en Puerto Morelos, Q.R. de junio 2018 a mayo 2019.

| | n | C:N (molar) | Min Max | C:P (molar) | Min Max | N:P (molar) | Min Max |
|-------------------------------|---|----------------|------------|----------------|------------|----------------|------------|
| <i>Sargassum fluitans</i> III | | | | | | | |
| Junio | 7 | 42.18 \pm | 37.40 | 2967 \pm | 1151 | 70.11 \pm | 36.72 |
| | | 3.20 | 45.31 | 990 | 4630 | 21.32 | 102.19 |
| Julio | 7 | 45.53 \pm | 40.90 | 2497 \pm | 14144 | 54.87 \pm | 33.08 |
| | | 3.34 | 50.55 | 845 | 3870 | 18.76 | 87.49 |
| Agosto | 7 | 51.16 \pm | 46.22 | 3205 \pm | 1433 | 62.03 \pm | 27.77 |
| | | 2.76 | 54.16 | 1306 | 4924 | 23.35 | 92.89 |
| Septiembre | 7 | 47.72 \pm | 44.44 | 3758 \pm | 2042 | 78.06 \pm | 43.05 |
| | | 2.83 | 51.13 | 1256 | 5723 | 22.76 | 111.93 |
| Octubre | 7 | 38.99 \pm | 32.24 | 4453 \pm | 3318 | 113.60 \pm | 81.71 |
| | | 4.19 | 42.91 | 1053 | 6153 | 19.48 | 143.41 |
| Noviembre | 4 | 38.96 \pm | 36.91 | 3616 \pm | 1880 | 93.27 \pm | 48.39 |
| | | 1.61 | 40.82 | 1508 | 5217 | 40.69 | 141.33 |
| Diciembre | 4 | 27.84 \pm | 25.56 | 1817 \pm | 1176 | 65.18 \pm | 43.79 |
| | | 2.51 | 31.39 | 444 | 2199 | 14.54 | 76.31 |
| Enero | 7 | 38.60 \pm | 36.97 | 1969 \pm | 1340 | 50.83 \pm | 34.01 |
| | | 1.26 | 40.80 | 584 | 2788 | 14.14 | 70.86 |
| Febrero | 7 | 32.76 \pm | 30.96 | 3975 \pm | 3001 | 121.23 \pm | 88.31 |
| | | 1.35 | 34.45 | 992 | 5549 | 28.89 | 161.10 |
| Marzo | 4 | 42.47 \pm | 41.25 | 5566 \pm | 4653 | 130.79 \pm | 112.81 |
| | | 0.99 | 43.45 | 893 | 6635 | 18.48 | 154.09 |
| Abril | 7 | 40.14 \pm | 38.28 | 4677 \pm | 3285 | 116.03 \pm | 82.71 |
| | | 1.85 | 43.82 | 1241 | 6564 | 27.45 | 149.80 |
| Mayo | 7 | 41.14 \pm | 39.20 | 3089 \pm | 2311 | 74.86 \pm | 58.96 |
| | | 1.45 | 43.71 | 926 | 4932 | 21.24 | 117.39 |

| <i>Sargassum natans</i> I | | | | | | | |
|---------------------------|---|---------|-------|--------|------|---------|--------|
| Junio | 7 | 33.42 ± | 27.67 | 2358 ± | 1728 | 70.45 ± | 53.82 |
| | | 2.90 | 36.55 | 566 | 3340 | 14.50 | 91.36 |
| Julio | 7 | 32.38 ± | 29.72 | 2974 ± | 1256 | 92.04 ± | 38.48 |
| | | 1.95 | 35.74 | 1692 | 5800 | 53.57 | 188.90 |
| Agosto | 7 | 41.61 ± | 37.58 | 2058 ± | 1202 | 48.58 ± | 32.00 |
| | | 2.39 | 45.64 | 1065 | 4348 | 21.89 | 95.27 |
| Septiembre | 7 | 43.13 ± | 40.19 | 2149 ± | 1530 | 50.17 ± | 34.69 |
| | | 2.97 | 48.86 | 616 | 3137 | 15.59 | 76.63 |
| Octubre | 1 | 33.61 | 33.61 | 1977 | 1977 | 58.83 | 58.83 |
| Noviembre | 4 | 48.54 ± | 47.29 | 1541 ± | 1365 | 31.72 ± | 28.78 |
| | | 1.51 | 50.48 | 126 | 1660 | 2.12 | 33.57 |
| Diciembre | 5 | 37.87 ± | 33.53 | 1134 ± | 954 | 29.85 ± | 24.50 |
| | | 2.75 | 40.57 | 294 | 1656 | 6.53 | 40.83 |
| Enero | 7 | 42.24 ± | 37.21 | 2583 ± | 1262 | 59.72 ± | 32.11 |
| | | 3.41 | 47.62 | 1386 | 4757 | 28.57 | 99.88 |
| Febrero | 7 | 33.53 ± | 29.51 | 2344 ± | 1552 | 69.33 ± | 49.49 |
| | | 2.74 | 36.45 | 659 | 3494 | 16.61 | 95.87 |
| Marzo | 4 | 38.16 ± | 37.13 | 2713 ± | 2274 | 71.29 ± | 58.21 |
| | | 0.80 | 39.06 | 392 | 3188 | 11.66 | 85.85 |
| Abril | 7 | 40.39 ± | 36.27 | 3553 ± | 2139 | 88.84 ± | 51.91 |
| | | 3.16 | 46.50 | 1579 | 6976 | 41.42 | 177.61 |
| Mayo | 7 | 35.19 ± | 33.65 | 2825 ± | 1661 | 80.02 ± | 49.36 |
| | | 1.28 | 37.55 | 1286 | 5302 | 35.79 | 149.22 |

Tabla XIII. Contenido promedio mensual ± desviación estándar, mínimo y máximo de la relación molar C:N en la especie pelágica de arribazón *S. natans* VIII, recolectada en Puerto Morelos, Q.R. de junio 2018 a mayo 2019.

| | n | C:N (molar) | Min Max |
|-------------------|---|----------------|------------|
| Junio | 7 | 44.48 ± | 36.53 |
| | | 5.34 | 50.98 |
| Julio | 5 | 40.21 ± | 33.75 |
| | | 4.28 | 43.91 |
| Agosto | 4 | 62.30 ± | 61.22 |
| | | 1.49 | 64.42 |
| Septiembre | 4 | 56.76 ± | 53.17 |
| | | 3.47 | 60.24 |
| Noviembre | 3 | 59.82 ± | 54.39 |
| | | 6.50 | 67.02 |
| Diciembre | 4 | 42.38 ± | 40.79 |
| | | 1.10 | 43.29 |
| Enero | 7 | 46.65 ± | 42.33 |

| | | | |
|----------------|---|---------|-------|
| | | 2.72 | 49.62 |
| Febrero | 7 | 44.54 ± | 39.58 |
| | | 4.49 | 51.71 |
| Marzo | 4 | 45.96 ± | 42.66 |
| | | 3.45 | 50.72 |
| Abril | 7 | 57.36 ± | 51.68 |
| | | 3.90 | 60.96 |
| Mayo | 7 | 51.25 ± | 44.23 |
| | | 6.20 | 59.93 |

7.4 Comparación de los valores de C, N y las relaciones molares entre especies pelágicas y especies bentónicas

Considerando todos los valores de %C en las especies bentónicas recolectadas en la región, el valor más bajo (20.46%) fue observado en *Sargassum* sp. Mientras que el más alto (35.84%) en *Sargassum* spp. Mientras que, para los valores de %N, el rango fue de 0.75% en *Sargassum* sp. a 1.69% en *S. filipendula*. En general, al comparar el conjunto de valores especies bentónicas con los valores obtenidos del contenido de carbono en las especies y morfotipos de sargazo pelágico no se observaron diferencias significativas (Dunn, $p > 0.05$) con respecto a los valores reportados para especies de sargazo bentónico recolectado en la región. Sin embargo, los valores de %N para las especies pelágicas mostraron diferencias significativas, siendo que, los especímenes de sargazo bentónico estuvieron más enriquecidos en comparación a los valores obtenidos para *S. fluitans* III, *S. natans* I y *S. natans* VIII (Dunn, $p < 0.05$) (Fig. 8).

Además, la relación C:N obtenida para las especies bentónicas recolectadas fue significativamente más baja con respecto a los valores de las 3 especies de sargazo pelágico de arribazón (Dunn, $p < 0.05$) (Fig. 8).

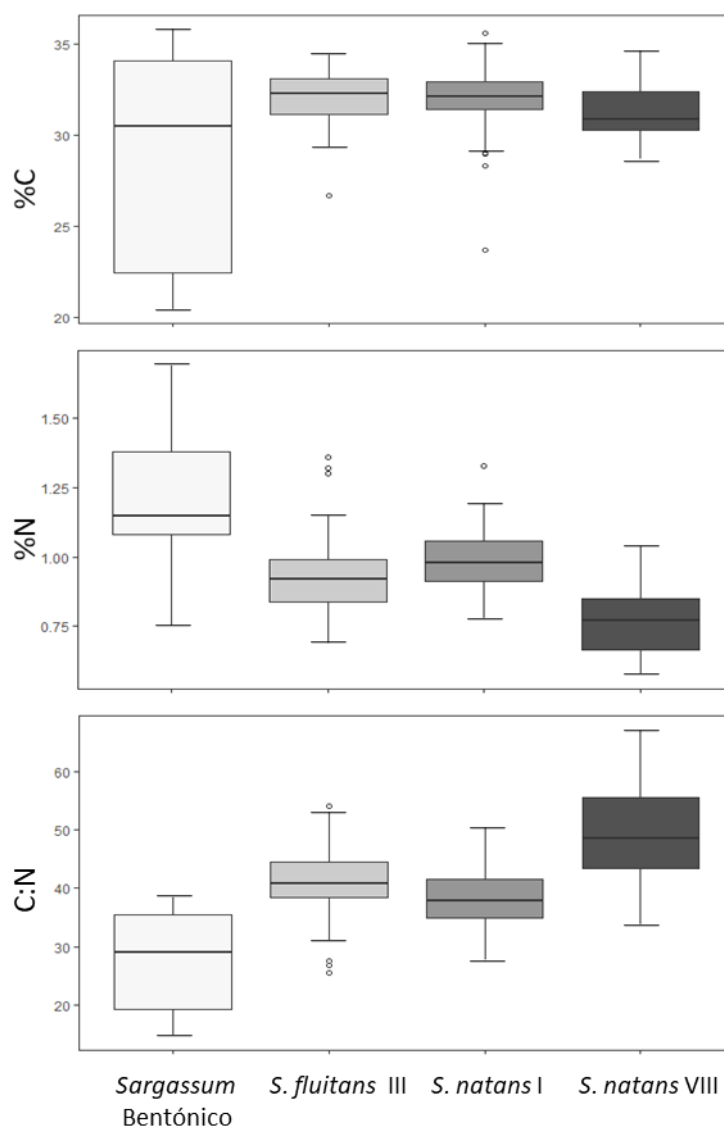


Figura 8. Valores de %C, %N y C:N de las especies de sargazo pelágico de arribazón con respecto a las especies de sargazo bentónico de la región. Línea horizontal al centro de la caja representa la mediana, la caja el primer y tercer cuartil, líneas verticales representan 1.5 veces el rango intercuartil o mínimos y máximos (en ausencia de círculos) y los círculos los valores atípicos.

7.5 Relaciones entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y %N, C:N

El análisis de correlación para estimar las relaciones entre los parámetros de N en las tres especies de sargazo pelágico mostraron que en la especie *S. fluitans III* (Fig. 9a) se observó una correlación negativa entre $\delta^{15}\text{N}$ y %N ($r = -0.4$, $p < 0.05$), y positiva entre $\delta^{15}\text{N}$ y C:N ($r = 0.3$, $p < 0.05$). Para el caso de *S. natans I*, la correlación fue positiva entre $\delta^{15}\text{N}$ y %N ($r = 0.5$, $p < 0.05$), y negativa entre $\delta^{15}\text{N}$ y C:N ($r = -0.6$, $p < 0.05$; Fig. 9b). Por último, en *S. natans VIII*, la correlación fue positiva entre $\delta^{15}\text{N}$ y %N ($r = 0.5$, $p < 0.05$) y negativa entre $\delta^{15}\text{N}$ y C:N ($r = -0.6$, $p < 0.05$; Fig. 9c).

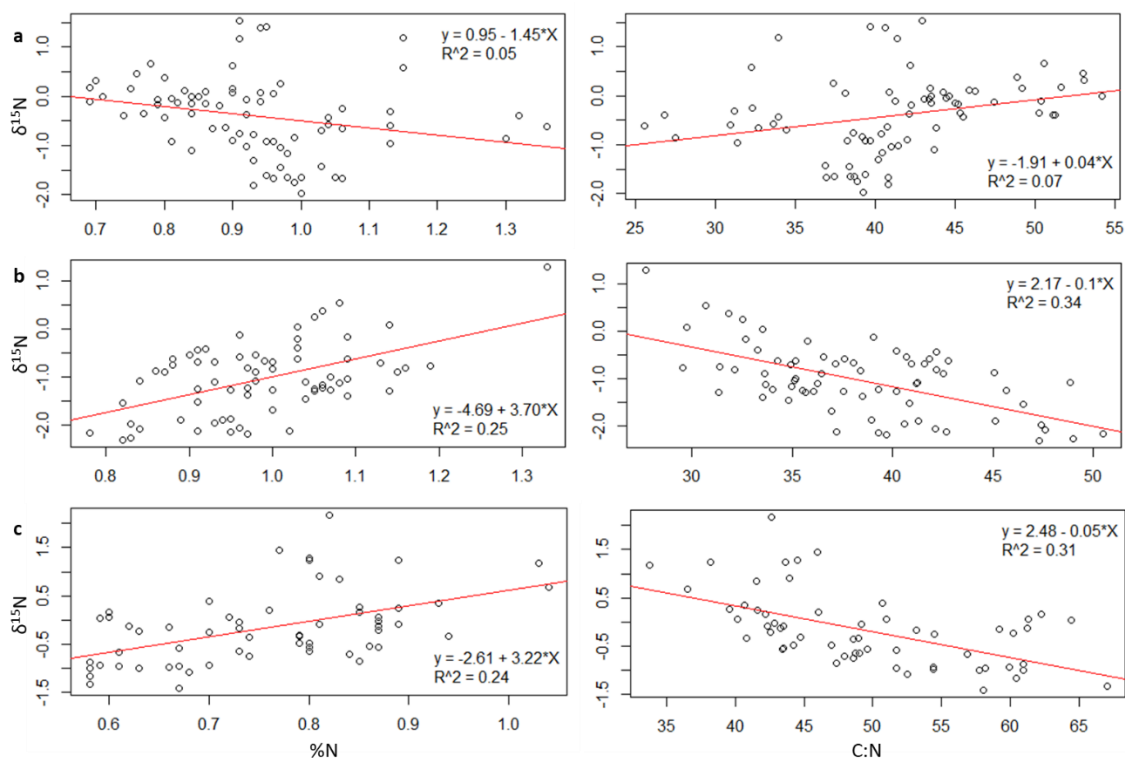


Figura 9. Diagramas de dispersión de los valores de $\delta^{15}\text{N}$ vs %N y $\delta^{15}\text{N}$ vs C:N para *S. fluitans* III (a), *S. natans* I (b) y *S. natans* VIII (c). Línea roja representa el ajuste del modelo lineal entre las variables.

8 DISCUSIÓN

8.1 Caracterización isotópica de C

Debido a que la formación y el crecimiento de especies pelágicas de sargazo ocurre bajo las mismas condiciones ambientales hasta su llegada al Caribe mexicano, en el presente estudio no se esperaban diferencias significativas en las señales isotópicas y en la composición química de carbono y nitrógeno entre las especies de sargazo de arribazón recolectadas en el mismo sitio y periodo. Sin embargo, contrario a la hipótesis planteada, se encontraron diferencias significativas entre *S. fluitans* y los dos morfotipos de *S. natans*. La especie *S. natans* VIII fue más enriquecida y *S. fluitans* III la más empobrecida en cuanto a los valores de $\delta^{13}\text{C}$ se refiere.

Los valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ en *S. fluitans* III ($-18.29 \pm 0.04\text{‰}$), *S. natans* I ($-16.47 \pm 0.32\text{‰}$) y *S. natans* VIII ($-16.24 \pm 0.50\text{‰}$) estuvieron dentro del rango de valores (-25.6 a -12.1‰) comúnmente reportado para macroalgas pardas (5). Por otra parte, al comparar los datos obtenidos en *S. fluitans* III, *S. natans* I y *S. natans* VIII con los valores reportados en otros estudios para especies pelágicas y bentónicas del género *Sargassum* en el Caribe Mexicano y otras regiones geográficas (Tabla III), se encontró que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en los morfotipos de *S. natans* analizadas en este estudio, están en el rango de valores reportados, mientras que la especie *S. fluitans* III se encontró empobrecida (Tabla III).

Hay diferentes consideraciones que explican los valores de $\delta^{13}\text{C}$. La composición de $\delta^{13}\text{C}$ en macroalgas es un indicador para identificar la fuente de carbono (CO_2 y/o HCO_3^-) en la fotosíntesis y permite inferir la presencia o ausencia de los mecanismos de concentración de carbono (MCC) (56). También, la señal de $\delta^{13}\text{C}$ en el alga puede ser un indicador del estado fisiológico del metabolismo fotosintético debido a que la discriminación isotópica ($\Delta^{13}\text{C}$) contra ^{13}C está asociada a la productividad del alga, a máxima tasa fotosintética, menor $\Delta^{13}\text{C}$ (57). Sin embargo, a diferencia de las plantas terrestres donde la señal $\delta^{13}\text{C}$ permite identificar rutas de asimilación de carbono, donde las plantas C_3 varían de -20‰ a -38‰ , plantas C_4 de -8‰ a -19‰ , y las CAM con un rango intermedio de -11‰ a -34‰ , en las macroalgas estos rangos no aplican. La discriminación del ^{13}C ocurre desde la difusión del CO_2 de la atmósfera al agua de mar y es influenciado por sus características de temperatura, salinidad y pH. Por otro lado, una posterior discriminación enzimática ocurre durante su fijación en la célula (58), que si bien depende del MCC (56,59-61), varía con la taxonomía, fisiología y morfología del alga. Por ejemplo, la habilidad de las macroalgas para utilizar el carbono inorgánico disuelto depende de la disponibilidad de éste en el medio, el hábitat y la taxonomía de las especies (8,12).

El grosor de la capa límite se conoce como uno de los motivos por el cual la fijación de carbono es afectada, esta funciona como una barrera y limita la difusión del C_i , lo cual podría estar reflejando en los valores de $\delta^{13}\text{C}$, sin embargo, al estar bajo las mismas condiciones y propiedades físicas del fluido, la capa límite no se vería afectada entre cada especie y estas especies no presentarían diferencias en los valores de C debido a su grosor (8,62,63). Velázquez-Ochoa (8) realizó un análisis de la variación de $\delta^{13}\text{C}$ en macroalgas, reportando que la predicción y aplicación de estos valores es mucho más compleja que en plantas terrestres, debido a factores internos y externos expuestos a cambios constantes.

En este estudio, las especies pelágicas de sargazo presentaron una estrecha, pero medible, variabilidad de los valores isotópicos de carbono y nitrógeno a lo largo del ciclo anual. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ nos da indicios de la presencia de MCC. Además, las diferencias significativas entre los valores isotópicos y el contenido de C entre especies de sargazo pelágico indica que puede haber una diferenciación entre los MCC para las especies estudiadas. El sargazo posee diferentes estructuras que tienen distinta capacidad fotosintética, por ejemplo, generalmente las hojas o filoides son los principales tejidos fotosintéticos (11).

Las diferencias del contenido de carbono y los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de la especie *S. fluitans* III, podrían explicarse por sus características anatómicas relacionadas al largo de sus hojas (21.5 ± 0.5 mm), menor en comparación a *S. natans* I (28.7 ± 1.8 mm) y *S. natans* VIII (32.3 ± 0.8 mm; 29). La diferencia en la composición química entre especies fue reportada por Thompson y colaboradores (28), las cuales fueron relacionadas a distintos metabolitos o estructuras ficocoloides presentes en las macroalgas (8,64). Sin embargo, para las especies *S. fluitans* III, *S. natans* I y *S. natans* VIII, solo se ha reportado la composición de las especies en conjunto, observándose valores promedio de $57.3\% \pm 0.21$ de carbohidratos, $15.4\% \pm 0.0$ de proteínas y 2.5 ± 0.07 de lípidos (65).

8.2 Mecanismos de concentración de carbono

La composición de $\delta^{13}\text{C}$ en productores primarios marinos se ha analizado para poder identificar las fuentes de energía en los consumidores, así como para inferir la forma química de carbono inorgánico (CO_2 o HCO_3^-) que las macroalgas utilizan durante la fotosíntesis (7,12). Al respecto, en este estudio se esperaba que las especies de sargazo pelágico estén utilizando un MCC para utilizar el HCO_3^- como especie química de Ci.

Ninguna de las especies y morfotipos de sargazo pelágico obtuvo valores de $\delta^{13}\text{C}$ mayores que -10‰ , que son indicativos del uso exclusivo de HCO_3^- ; por otro lado, ninguno de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ fueron menores a -30‰ , indicando que ningún espécimen mostró uso exclusivo de CO_2 como especie química de Ci (12). Sin embargo, todos los valores están en un rango que indica que el sargazo emplea una combinación de fuentes de CID. La falta de CO_2 disponible para la fotosíntesis es compensada por el uso de HCO_3^- , lo cual evidencia que el sargazo tiene la capacidad de aumentar el pH en el medio, una habilidad que le permite la captación de Ci vía HCO_3^- (66,11). Carvalho y Eyre (7), también demostraron que macroalgas con valores entre -11.5 y -31‰ , rango en el cual se encuentra el sargazo de este estudio, indican el uso de HCO_3^- . De hecho, Yamamuro y colaboradores (46) encontraron valores de $\delta^{13}\text{C}$ para macroalgas del género *Sargassum* entre -15.8 y -13.8‰ , y señalaron que estos valores relativamente altos sugerían que el fraccionamiento en las macroalgas es limitado debido a la falta de CO_2 disponible para la fotosíntesis, por lo tanto, los organismos estarían utilizando en su lugar HCO_3^- .

A pesar de que se han mencionado que algunas algas carecen de MCC, hasta el momento se conocen solo especies de agua dulce y algunas algas rojas marinas (por ejemplo, *Monodus subterraneus* y *Plocanium cartilagineum*), las cuales viven con niveles muy bajos de luz o requieren menos CO_2 (9,56). Se ha señalado que, debido a que la RUBISCO discrimina contra ^{13}C ,

aquellas especies que no utilicen MCC, presentan una mayor discriminación isotópica, obteniéndose valores empobrecidos cercanos a -30‰. Los valores menos negativos, obtenidos en las especies de sargazo pelágico de arribazón en este estudio, sugieren el uso de MCC, los cuales tienden a reducir la discriminación isotópica (9,12). Raven y colaboradores (63) también señalan que los valores más negativos de $\delta^{13}\text{C}$ en los organismos marinos, normalmente se correlacionan con una entrada difusa de CO_2 , mientras que los menos negativos se relacionan con la presencia de MCC. A su vez, Carvalho y Eyre (7) señalan que valores enriquecidos de $\delta^{13}\text{C}$ normalmente son resultado de algas con tasas de crecimiento o fotosintéticas altas. Por medio de incubaciones en laboratorios y en campo, se han observado valores más enriquecidos de $\delta^{13}\text{C}$ en algas sometidas a condiciones que favorecen tasas de crecimiento y fotosintéticas mayores, lo cual resulta en una menor discriminación isotópica (7).

El uso de MCC en especies pelágicas de sargazo junto con las condiciones óptimas para mejorar las tasas de crecimiento y fotosintéticas podrían ser la clave de los florecimientos masivos. Wang y colaboradores (26) señalan que las condiciones necesarias que se han asociado en el Atlántico con la proliferación del sargazo son: un alto suministro de nutrientes provenientes de surgencias de África Occidental durante el invierno (lo cual incrementa la clorofila y disminuye la temperatura superficial del mar) y, una gran cantidad de nutrientes provenientes del río Amazonas. Se sabe que el sargazo pelágico en aguas enriquecidas de nutrientes puede duplicar su biomasa en aproximadamente 11 días, esto en contraste a lo que sucede en el Mar de los Sargazos, donde pudieran demorar más de 50 días (67,22). La presencia de MCC en el sargazo no solo ha sugerido el mejoramiento del suministro de CO_2 cuando el CID o el CO_2 en el ambiente está empobrecido, sino que también sugiere un mejor aprovechamiento de estos nutrientes, aunque se encuentran escasos en el medio (9).

Por otro lado, la mayoría de las especies de macroalgas marinas utilizan la ruta fotosintética C_3 para la adquisición de CID, fijando el carbono a través de la enzima RUBISCO; sin embargo, algunas pocas especies asimilan el CID a través de vías alternas (9). La presencia del metabolismo tipo C_4 se ha sugerido anteriormente para algunas macroalgas marinas y se señala que la presencia de rutas fotosintéticas C_3 o C_4 está caracterizada por valores específicos de $\delta^{13}\text{C}$, por lo que el uso de una u otra ruta debería presentar valores correspondientes (10). En este mismo estudio, se encontraron valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre -24 a -15‰ en el alga verde *Ulva prolifera*, señalando que son valores poco comunes para macroalgas. Análisis genéticos en sus muestras revelan que las rutas fotosintéticas C_3 y C_4 coexisten en *Ulva prolifera* (especie presente en los florecimientos masivos del Mar Amarillo), y sugieren que otras especies con valores isotópicos similares podrían utilizar también ambas rutas fotosintéticas. Estos autores recolectaron *Sargassum horneri* y reportan valores de $\delta^{13}\text{C}$ de -23.6 a -14.5‰ para la especie, sugiriendo también la presencia de ambos metabolismos. Además, comparan estos resultados contra otras especies de macroalgas, incluyendo *S. fluitans* (-17 a -16‰) y *S. natans* (-20 a -18‰), y sugieren la posibilidad de una condición similar en las especies de sargazo pelágico, lo cual podría explicar el incremento acelerado de la biomasa, ya que la presencia de la ruta C_4 confiere altas tasas de crecimiento y productividad, debido a que disminuye la fotorrespiración, aumenta la eficiencia en la fotosíntesis y la absorción de nutrientes, incluso en ambientes de CO_2 bajo (10,68).

La presencia de la ruta fotosintética C_4 , en conjunto con la C_3 , podría ser otra opción para explicar los valores isotópicos presentados en las especies de sargazo pelágico de este estudio, sin embargo, adicional al estudio de *Ulva* en el Mar Amarillo, esto se ha comprobado únicamente para dos especies, *Udotea flabellum* y *Thalassiosira weissflogii*, las cuales crecen bajo condiciones limitadas de C inorgánico (9). Si bien los valores isotópicos obtenidos para el sargazo de arribazón podrían indicar la presencia del metabolismo C_4 , es necesario realizar más estudios para evaluar las rutas fotosintéticas a lo largo de su trayectoria en distintas regiones geográficas. Además, estudios que demuestren la expresión de genes de C_4 en sargazo también son requeridos, análisis de transcripción genética o de abundancia de proteínas de enzimas metabólicas de la ruta C_4 , a la par de realizar ensayos bajo condiciones controladas que permitan observar el comportamiento y desempeño de la macroalga, así como medir diferentes parámetros que sean característicos de la ruta metabólica C_4 ; algunos ejemplos de estas pruebas son las técnicas de hibridación *in situ* e inmunolocalización para el aislamiento de genes que codifican enzimas participantes en la ruta fotosintética C_4 o el uso de técnicas espectrofotométricas para la detección y medición de pigmentos (69-71).

Finalmente, en relación a nuestras hipótesis de trabajo, los valores obtenidos de $\delta^{13}C$ para las especies y morfotipos de sargazo pelágico permiten aceptar la segunda hipótesis, que sugiere que las especies pelágicas están utilizando mecanismos de concentración de carbono para asimilar mayormente el HCO_3^- , sin embargo, no es posible especificar que mecanismo está utilizando; para ello serían necesarios otros estudios que permitieran obtener datos bioquímicos, biofísicos y fisiológicos complementados con genética molecular de las especies (72).

8.3 Caracterización isotópica de N

En *S. fluitans* III ($-0.41 \pm 0.80\text{‰}$), *S. natans* I ($-1.03 \pm 0.73\text{‰}$) y *S. natans* VIII ($-0.17 \pm 0.75\text{‰}$) se encontraron valores de $\delta^{15}N$ similares a los valores reportados en estudios previos para especies pelágicas de macroalgas recolectadas cerca del Caribe mexicano y el Golfo de México (ver recopilación de datos en Tabla III). Sin embargo, los valores de $\delta^{15}N$ en especímenes de especies bentónicas de la región (2.7‰ a 6.8‰), fueron más enriquecidos con respecto a los valores de las especies pelágicas. Los valores de $\delta^{15}N$ más enriquecidos se encontraron en *S. natans* VIII y los más empobrecidos en *S. natans* I.

La variabilidad en las señales isotópicas y el contenido de N entre las especies pueden estar relacionados a la estructura interna de la macroalga, así mismo las tasas de crecimiento, la asimilación de las diferentes formas químicas disponibles, la capacidad de almacenamiento y el fraccionamiento isotópico influyen en los valores de $\delta^{15}N$ para cada especie, como se ha reportado en especies de *Ulva* (15). Además, la morfología de las especies también juega un papel importante en las variaciones observadas en los valores isotópicos de N, debido a que la relación que existe entre la superficie y la biomasa de las algas representa un factor importante para la absorción de nutrientes y el crecimiento de las macroalgas. Por ejemplo, aquellas macroalgas que presentan una proporción alta de área/volumen, pueden requerir más

nutrientes por unidad de tiempo y biomasa con respecto a las macroalgas con menor proporción (73-75).

8.4 Fuentes de N

Los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en las macroalgas han sido usados para determinar las contribuciones relativas de las fuentes de N, debido a que las macroalgas reflejan los valores en proporción a la disponibilidad del N con un pequeño fraccionamiento y, además, a que las fuentes antropogénicas, por lo general, tienen firmas de $\delta^{15}\text{N}$ en rangos bien conocidos (4,14). En general, las firmas isotópicas reportadas con valores alrededor de 0‰ indican una fijación biológica de N_2 por consorcios bacterianos (-3 a 0‰), aquellos valores que varían entre -14.8‰ a 11.8‰ indican deposición de N atmosférico, los valores para fertilizantes sintéticos pueden ir de -3.9‰ a 3.1‰, mientras que los valores para aguas residuales comúnmente varían desde 3% hasta 19% (Tabla I; 10,44,45,76-78).

Para las tres especies de sargazo pelágico, se obtuvieron niveles de $\delta^{15}\text{N}$ empobrecidos (-2.30 a 2.17‰), los cuales están dentro del rango asociado para macroalgas cuya fuente de N es principalmente derivada de la fijación biológica de nitrógeno en el océano, con valores cercanos a 0‰ (10,14,44,76). En uno de los primeros estudios se encontró que para comunidades de *Sargassum* en la corriente del Golfo y el Mar de los Sargazos ocurría fijación de N_2 , muy probablemente, por la presencia del alga azul-verde *Dichothrix fucicola* (79).

Se sabe que los valores isotópicos de N de partículas suspendidas y zooplancton de aguas superficiales en el Caribe a menudo son bajos ($\approx 0.0\%$) e inversamente relacionados a la abundancia de *Trichodesmium*, sugiriendo que estos valores empobrecidos de $\delta^{15}\text{N}$ son resultado de la fijación de N (80). Estos autores encuentran que, de las tasas promedio de fijación de N_2 para océanos tropicales, las estimaciones realizadas en el Atlántico ubican el Mar Caribe con una de las más altas (de 77 a 278 $\mu\text{mol N m}^{-2}\text{día}^{-1}$). La fijación de N se ha relacionado en más de una ocasión a las comunidades de sargazo; por ejemplo, Hanson (79) indicó que las comunidades en el mar de sargazo suministraban más del 44% de N por fijación atmosférica. Más recientemente, Cabanillas y colaboradores (16) reportaron que los lixiviados, producto de la descomposición del sargazo pelágico, podrían favorecer la presencia de bacterias fijadoras de N sobre otros grupos, y con ellos los bajos valores de $\delta^{15}\text{N}$ para *S. fluitans* (-2.51 a -0.53‰) y *S. natans* (-1.62 a -1.43‰); los cuales son muy similares a los obtenidos en este estudio. La deposición atmosférica seca (como especies de N en forma de gases o particuladas) y húmeda (en forma de lluvia, nieve o neblina) es también un factor de adquisición de nitrógeno y contribuyen significativamente con cargas de N derivado de la atmósfera; generalmente, las tasas más elevadas de deposición atmosférica ocurren en aguas cercanas a la costa, en especial aquellas donde la influencia antropogénica es mayor y va disminuyendo hacia el interior del océano (78,81,82).

Comparando las especies y morfotipos de sargazo pelágico con especies bentónicas de sargazo recolectadas cerca del sitio de colecta, se encontraron valores más enriquecidos de $\delta^{15}\text{N}$ para las especies bentónicas (1.57 a 6.79‰), lo cual podría ser indicador de contaminación por aguas

residuales (> 6‰) o descargas agrícolas (1 a 3‰) (83,84). Se ha reportado que en las costas del Mar Caribe los principales aportes de nutrientes se derivan principalmente de descargas de aguas residuales, relacionadas con el desarrollo urbano y las actividades turísticas (83,45). Se sabe que las macroalgas pueden reflejar los valores isotópicos de sus fuentes, incluyendo áreas con alta contaminación de nitrógeno, y sus valores de $\delta^{15}\text{N}$ normalmente pueden estar enriquecidos de 1 a 8‰ en comparación con aquellas reflejando el nitrógeno de áreas menos alteradas (13). Estos valores enriquecidos de las macroalgas son debido a que las aguas residuales tienen más ^{15}N que ^{14}N , lo que resulta en valores más elevados de $\delta^{15}\text{N}$ en comparación a la proporción de las aguas oceánicas (17). Las macroalgas son conocidas como biomonitores a corto plazo, lo que significa que pueden reflejar la incorporación de nutrientes en pocas semanas o meses (45). Las diferencias significativas entre los valores de las especies bentónicas y pelágicas, también estarían relacionados a este factor ya que las especies bentónicas estarían reflejando los valores de aguas costeras, mientras que las pelágicas, reflejan valores integrados en su ruta y que pudieran ser distintos entre sitios de colecta.

Por su parte, los valores obtenidos del contenido de %N total y la relación C:N también deberían evidenciar el aporte y la disponibilidad de nutrientes para las macroalgas (45). El %N en las especies de sargazo pelágico (0.58 a 1.36%), se observó ligeramente más bajo en comparación a lo observado para las especies bentónicas de la región (0.75 a 1.69%). Mientras que la relación C:N obtenida para las especies pelágicas (25.59 a 67.02) fue significativamente mayor con respecto a la obtenida con las especies bentónicas (14.84 a 38.35). Las especies bentónicas recolectadas, al estar más cerca de la costa reflejan un mayor contenido de N en sus tejidos, valores $\delta^{15}\text{N}$ elevados y un baja relación C:N (45), esto debido al enriquecimiento por el impacto de los aportes continentales. Además, la relación N:P para las especies de sargazo pelágico presentó valores altos (24.50 a 188.9), comúnmente se asocian los valores elevados de la relación N:P (50 a 100) a la fijación de N (81). Estos resultados coinciden con lo esperado y respaldan la tercera hipótesis, sugiriendo que el $\delta^{15}\text{N}$ obtenido en las especies de sargazo pelágico de arribazón se relaciona con la fijación del N_2 , obteniendo resultados significativamente diferentes a los obtenidos para las especies bentónicas recolectadas en la zona y con influencia de aportes antropogénicos de N.

8.4 Nutriente limitante

El incremento en las concentraciones de N y P ocasionan un aumento en las tasas de crecimiento y productividad de las macroalgas marinas (39). La relación estequiométrica N:P puede ser usada para determinar si las especies de algas tienen limitación por N o por P. La alta proporción de N:P (> 30:1) pueden ser indicativo de una baja disponibilidad del P, la cual no llega a cumplir la concentración crítica para las algas, mientras que los valores bajos de esta misma relación (N:P < 10:1) podrían sugerir la limitación del N en el crecimiento de las macroalgas (85,73). También se ha sugerido que las proporciones molares por debajo de 16:1 y por encima de 16:1, ya son indicativas para una limitación por N o por P, respectivamente (Downing, 1997). Para las especies de sargazo pelágico se obtuvo una relación molar N:P de 27.8 a 161.1 para *S. fluitans* III, de 24.5 a 188.9 para *S. natans* I. En ambos casos, el valor mínimo fue mayor a la relación de Redfield 16:1 e incluso, en más de los especímenes, mayor a la

relación 35:1 utilizada para determinar la limitación de P (23,44,85). Por otro lado, que en este estudio se obtuviera una relación C:P en *S. fluitans* III (1,176 a 6,635) y en *S. natans* I (954 a 6,976), más elevada que la relación C:N observada (*S. fluitans* III 25.59 a 54.16, *S. natans* I 27.67 a 50.48) en comparación a lo comúnmente observado en macroalgas marinas (C:N 22 y C:P 700), podría indicar que la limitación por P es mayor o más importante que la de N (39,85).

En cuanto a la relación directa y significativa entre %N y $\delta^{15}\text{N}$ para *S. natans* I y *S. natans* VIII, podría estar relacionada con el hecho de que especímenes con mayor contenido de N en sus tejidos estuvieron expuestos a mayores concentraciones de DIN derivado de una fuente empobrecida debido a que está relacionada principalmente a la fijación biológica (17,45), pero con tendencias a incrementarse. El incremento paulatino de la señal pudiera estar relacionado al proceso de reciclamiento del N por la descomposición de las mismas algas y por excreciones de las comunidades de organismos asociadas a las masas de sargazo (por ejemplo, peces, crustáceos y tortugas) (86-88).

En 2019, Wang (Tabla XIV; 26) y colaboradores presentaron evidencia del enriquecimiento en las composiciones de nutrientes en sargazo relacionadas a los eventos de florecimientos masivos; señalan que la relación N:P se encuentra incrementada y sugieren un crecimiento cada vez más limitado en P, comparado con otros antecedentes, lo cual atribuyen al enriquecimiento de nutrientes, especialmente del N durante los pasados años. Anteriormente, Lapointe (Tabla XIV; 23) ya había sugerido que el crecimiento y la productividad del sargazo pelágico puede estar limitado por el P, y que puede ser un efecto de la fijación biológica de N ya que, ante una deficiencia de N, se espera que este pueda reponerse constantemente por organismos fijadores de N_2 (24). De ser así, esta teoría coincide con los resultados obtenidos de $\delta^{15}\text{N}$, para las tres especies de sargazo pelágico, valores que sugieren una fijación biológica de N, que en conjunto con los resultados de las relaciones estequiométricas C:N, C:P y N:P contradicen la tercera hipótesis donde se esperaba que el N fuera el nutriente limitante. Además, los contenidos de %P medidos en las especies pelágicas (*S. fluitans* III $0.029 \pm 0.013\%$, *S. natans* I $0.041 \pm 0.017\%$), se encuentran por debajo del rango de la concentración crítica de P para macroalgas (0.08 – 0.25%); sin embargo, estos valores hacen referencia a lo determinado en estudios para diferentes especies de macroalgas, y la escasa información no permite especificar la concentración para el género *Sargassum* (73). Duarte (89) realizó una revisión bibliográfica de contenido de nutrientes en tejido de macroalgas, donde encontró que la mayoría de los especímenes tenían una concentración de P ($0.1 \pm 0.07\%$) por debajo de la concentración crítica para el crecimiento máximo (0.08 – 0.25%), y sugirió que su crecimiento está generalmente limitado por P. En la determinación de P realizada por Wang y colaboradores (Tabla XIV; 90), se obtuvieron valores dentro de este rango mencionado de concentración crítica para macroalgas (*S. fluitans* $0.11 \pm 0.03\%$ y *S. natans* $0.09 \pm 0.03\%$), sin embargo, al considerar en conjunto con el resto de las determinaciones (%C, %N, C:N, C:P, N:P), ellos sugieren que los florecimientos masivos pueden estar limitados por fósforo debido al enriquecimiento de N presentado en los últimos años.

Por otro lado, se ha descrito que la superficie oceánica tiene normalmente una proporción N:P alta; la concentración de P comúnmente disminuye más rápido que la concentración de N, ya que este suele sedimentarse más rápido y el N_2 atmosférico puede fijarse en la superficie de aguas oceánicas (80,91). Por lo que es muy probable que estas especies pelágicas de sargazo

estén adaptadas a la baja concentración de P, con valores menores a la concentración crítica mencionada anteriormente. Sin embargo, Feibel (Tabla XIV; 44) observó que el incremento histórico de nutriente ha aumentado significativamente la proporción N:P en de las especies pelágicas, lo que provoca un cambio en la limitación de N hacia limitación por P.

Los resultados obtenidos en esta investigación sugieren al P como nutriente limitante de crecimiento para *S. fluitans* III y *S. natans* I, sin embargo, no es suficiente para rechazar la hipótesis que plantea al N como nutriente limitante. Si bien, conocer la concentración de un nutriente sugiere si su presencia es limitante o no, conocer la tasa de suministro, el tiempo de rotación en relación con la tasa de crecimiento de las algas, la reserva y la disponibilidad de los nutrientes, dará información más certera sobre el nutriente limitante para las especies de sargazo pelágico (5,24).

Tabla XIV. Valores promedio de contenido de C, N y P (%) y las relaciones molares C:N, C:P y N:P en especies del género *Sargassum*.

| ESPECIE | C | N | P | C:N | C:P | N:P | LUGAR | REFERENCIA |
|------------------------------------|-------|------|------|-------|--------|-------|----------------------|--|
| Especies pelágicas | | | | | | | | |
| <i>S. natans</i> | - | - | - | 49.5 | 877 | 18.1 | Bermuda | Lapointe (1995) |
| <i>Sargassum</i> spp. ¹ | - | 2.28 | - | - | - | 24.24 | - | Lapointe (2015) |
| <i>S. natans</i> | 26.82 | 0.91 | 0.11 | 24.03 | 926.97 | 74.7 | Florida | Feibel (2016) |
| <i>S. fluitans</i> | 28.78 | 1.68 | 0.12 | 32.89 | 701.76 | 32.55 | | |
| <i>Sargassum</i> spp. ¹ | - | - | - | 32.5 | - | - | Atlántico Norte | Baker <i>et al.</i> (2018) |
| <i>Sargassum</i> spp. ¹ | 27.16 | 1.06 | 0.1 | 33.66 | 777.55 | 23.88 | - | Wang <i>et al.</i> (2018) |
| <i>S. fluitans</i> | 26.49 | 1.11 | 0.11 | 30.8 | 694.94 | 23.68 | - | |
| <i>S. natans</i> | 28.35 | 0.95 | 0.09 | 38.81 | 926.24 | 24.24 | - | |
| <i>S. fluitans</i> | - | - | - | 10.7 | - | - | Yucatán | Rosado-Espinoza <i>et al.</i> (2020) |
| <i>S. natans</i> | - | - | - | 9.2 | - | - | | |
| <i>Sargassum</i> spp. ¹ | 37.1 | 1.17 | - | 36.26 | - | - | Cuba Golfo Ana María | González de Zayas <i>et al.</i> (2020) |
| | 27.5 | 1.64 | - | 19.54 | - | - | Cuba Laguna Larga | |
| | 22.2 | 0.83 | - | 25.9 | - | - | Puerto Morelos, Q.R. | |
| Especies bentónicas | | | | | | | | |
| <i>Sargassum</i> | 25.5 | - | - | 45 | 898 | 20 | Hawaii | Atkinson y |

| | | | | | | | | |
|-------------------------------|-------|------|---|----|-------|------|------------|---------------------------------|
| sp. ² | | | | | | | | Smith (1983) |
| <i>Sargassum</i> | 31.3 | - | - | 24 | 854.3 | 35.7 | N. | |
| sp. ² | | | | | | | Queensland | |
| <i>Sargassum</i> | 42 | - | - | 24 | 537 | 22 | W. | |
| sp. ² | | | | | | | Australia | |
| <i>Sargassum</i> | 28 | - | - | - | - | - | Australia | Carvalho y Eyre (2011) |
| spp. ² | | | | | | | | |
| <i>S.</i> | 31.84 | 1.46 | - | 22 | - | - | Queensland | Alqueza <i>et al.</i> (2013) |
| <i>flavicans</i> ² | | | | | | | | |

Notas: ¹*Sargassum* spp. engloba los valores para *S. fluitans*, *S. natans* y *S. natans VIII*. ²Especies bentónicas del género *Sargassum*.

9. CONCLUSIONES

- En este estudio se recolectaron 204 muestras compuestas de sargazo pelágico de arribazón, pertenecientes a las especies *S. fluitans* III (75), *S. natans* I (70) y *S. natans* VIII (59). Las proporciones de colecta corresponden con su abundancia en los arribazones, lo cual contrasta con la proporción de especies presente en el Mar de los Sargazos, donde el 90% de las especies corresponden a *S. natans*.
- La señal isotópica $\delta^{13}\text{C}$ para las especies y morfotipos de sargazo pelágico mostró valores para las especies *S. natans* I y *S. natans* VIII similares a los reportados anteriormente para el género *Sargassum*, y en particular, para especies de sargazo pelágico. El análisis estadístico mostró diferencias significativas para la especie *S. fluitans* III con respecto a las otras dos especies. Las diferencias isotópicas podrían estar relacionadas a las diferencias morfológicas y fisiológicas entre las especies, sobre todo aquellas involucradas en el metabolismo fotosintético.
- Las señales de $\delta^{13}\text{C}$ obtenidas sugieren que las especies y morfotipos de sargazo pelágico utilizan mecanismo de concentración de carbono para la adquisición de C en la forma de HCO_3^- ; la presencia de MCC permiten que las macroalgas tengan un mejor aprovechamiento de recursos aun cuando estos son escasos en el medio. Si bien los valores presentados son indicativos de la presencia de MCC, no es posible determinar que mecanismo está involucrado y las diferencias significativas encontradas en la especie *S. fluitans* III con respecto a *S. natans* I y *S. natans* VIII podrían también estar reflejando el uso de un mecanismo distinto para la adquisición del HCO_3^- . La ruta fotosintética C_4 , el MCC más eficiente, pudiera explicar las formaciones masivas de biomasa de sargazo en los pasados años.
- El contenido de $\delta^{15}\text{N}$ para las especies y morfotipos de sargazo pelágico mostró valores similares a los reportados anteriormente para especies del género *Sargassum*, las cuales están relacionadas a algas o bacterias fijadoras de N_2 . Las algas pelágicas arrojaron valores de $\delta^{15}\text{N}$ significativamente empobrecidos en comparación a especies bentónicas del género *Sargassum* recolectadas en la zona que pudieran tener alguna influencia de N antropogénico. Tanto la señal isotópica de N, como el contenido de N y la relación estequiométrica C:N, sugieren que el N de las especies y morfotipos de sargazo pelágico es contribuido por la fijación biológica de N atmosférico.
- El análisis de contenido de nutrientes en las algas mostró que el P se encuentra por debajo de la concentración crítica requerida por las macroalgas para su crecimiento óptimo; además, la relación estequiométrica N:P, comúnmente utilizada para indicar si las algas tienen limitación por N o por P, presenta valores elevados. Esto podría sugerir que los florecimientos masivos de sargazo tienen una limitación de crecimiento por P. Sin embargo, la concentración de un nutriente no es suficiente para concluir si este es limitante o no para las macroalgas. Para un resultado concluyente será necesario ampliar el estudio analizando por ejemplo la tasa de suministro y la disponibilidad de los nutrientes.

10. LITERATURA CITADA

1. Fry, B. 2006. *Stable Isotope Ecology*. Springer Science+Business Media. New York, EUA. 308p.
2. Hurd, C.L., P.J. Harrison, K. Bischof, C.S. Lobban. 2014. *Seaweed ecology and physiology*. Editorial Cambridge University Press. Segunda edición. Cambridge, UK. 551p.
3. Rooker, J.R., J.P. Turner, S.A. Holt, 2006. Trophic ecology of *Sargassum*-associated fishes in the Gulf of Mexico determined from stable isotopes and fatty acids. *Mar. Ecol-Prog. Ser.* 313:249-259.
4. Páez-Osuna, F., S. Álvarez-Borrego, A.C. Ruiz-Fernández, J. García-Hernández, M. E. Jaramarini, M. E. Bergés-Tiznado, J. R. Ruelas-Inzunza. 2017. Environmental status of the Gulf of California: a pollution review. *Earth-Sci. Rev.* 166:181-205.
5. Unkovich, M.J., J.S Pate, A. McNeill, J. Gibbs. 2013. *Stable isotope techniques in the study of biological processes and functioning of ecosystems*. Springer Science & Business Media. 40.
6. Ishihi, Y., Y. Yamada, T. Ajisaka, H. Yokoyama. 2001. Distribution of stable carbon isotope ratio in *Sargassum* plants. *Fisheries Sci.* 67(2):367-369.
7. Carvalho, M. C., B. D. Eyre. 2011. Carbon stable isotope discrimination during respiration in three seaweed species. *Mar. Ecol-Prog. Ser.* 437:41-49.
8. Velázquez Ochoa, R. 2015. Composición isotópica del carbono ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) en macroalgas del Golfo de California. Tesis de maestría (Posgrado en ciencias del mar y limnología). México, DF. Universidad Nacional Autónoma de México, Unidad académica Mazatlán. 169 p.
9. Giordano, M., J. Beardall, J. A. Raven. 2005. CO_2 concentrating mechanisms in algae: mechanisms, environmental modulation, and evolution. *Annu. Rev. Plant Biol.* 56:99-131.
10. Valiela, I., D. Liu, J. Lloret, K. Chenoweth, D. Hanacek. 2018. Stable isotopic evidence of nitrogen sources and C4 metabolism driving the world's largest macroalgal green tides in the Yellow Sea. *Sci. Rep-UK.* 8(1):1-12.
11. Zou, D., K. Gao, W. Chen, W. 2011. Photosynthetic carbon acquisition in *Sargassum henslowianum* (Fucales, Phaeophyta), with special reference to the comparison between the vegetative and reproductive tissues. *Photosynth. Res.* 107(2):159-168.
12. Maberly, S.C., J. A. Raven, A. M. Johnston. 1992. Discrimination between 12 C and 13 C by marine plants. *Oecologia.* 91(4):481-492.
13. Matsuo, H., N. Matsuka, K. Omori, Y. Koizumi, I. Takeuchi. 2010. Difference in the stable nitrogen isotope ratio of *Sargassum piluliferum* (Phaeophyceae: Fucales) associated with fish and pearl oyster aquaculture facilities. *Fisheries Scienc.* 76(1):147-153.
14. Piñón-Gimate, A., N. Espinosa-Andrade, A. Sánchez, M. Casas-Valdez. 2017. Nitrogen isotopic characterisation of macroalgae blooms from different sites within a subtropical bay in the Gulf of California. *Mar. Pollut. Bul.* 116(1-2):130-136.
15. Ochoa-Izaguirre, M.J. 2014. Isótopos estables ^{14}N y ^{15}N en macroalgas como biomonitores de contaminación de nitrógeno en una laguna costera subtropical: estudio bajo condiciones naturales y controladas. Tesis (Doctor en Ciencias del Mar y Limnología). Mazatlán, Sinaloa. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. 241p.
16. Cabanillas-Terán N., H. A. Hernández-Arana, M. A. Ruiz-Zárate, A. Vega-Zepeda, A. Sánchez-González. 2019. *Sargassum* blooms in the Caribbean alter the trophic structure of the sea urchin *Diadema antillarum*. *PeerJ.* 7:e7589.

17. Thornber, C.S., P. DiMilla, S.W. Nixon, R.A. McKinney. 2008. Natural and anthropogenic nitrogen uptake by bloom-forming macroalgae. *Mar. Pollut. Bul.* 56(2):261-269.
18. Deutsch, B., M. Voss. 2006. Anthropogenic nitrogen input traced by means of $\delta^{15}\text{N}$ values in macroalgae: results from in-situ incubation experiments. *Sci. Total Environ.* 366:799-808.
19. Ochoa-Izaguirre, M. J., M.F. Soto-Jiménez. 2015. Variability in nitrogen stable isotope ratios of macroalgae: consequences for the identification of nitrogen sources. *J. Phycol.* 51(1):46-65.
20. Liu, D., J.K. Keesing, Q. Xing, P. Shi. 2009. World's largest macroalgal bloom caused by expansion of seaweed aquaculture in China. *Mar. Pollut. Bul.* 58(6):888-895.
21. Dreckmann, K. M., A. Sentías. 2013. Los arribazones de algas marinas en el caribe mexicano: evento biológico natural o basura en las playas. *CONABIO. Biodiversitas.* 107:7-11.
22. Rodríguez- Martínez, R.E., B. van Tussenbroek, E. Jordan-Dahlgren. 2016. Afluencia masiva de sargazo pelágico a la costa del Caribe mexicano. En: García-Mendoza E., S.I. Quijano-Scheggia, A. Olivos-Ortiz, E.J. Núñez-Vázquez (Eds.). *Florecimientos algales nocivos en México.* CICESE. Ensenada, BC. pp 353-365.
23. Lapointe, B. E. 1986. Phosphorus-limited photosynthesis and growth of *Sargassum natans* and *Sargassum fluitans* (Phaeophyceae) in the western North Atlantic. *Deep-sea Res.* 33(3):391-399.
24. Benitez-Nelson, C. R. 2000. The biogeochemical cycling of phosphorus in marine systems. *Earth-Sci. Rev.* 51(1-4):109-135.
25. van Tussenbroek, B.I., H.A. H.Arana, R.E. Rodríguez-Martínez, J. Espinoza-Avalos, H.M. Canizales-Flores, C.E. González-Godoy, L. Collado-Vides. 2017. Severe impacts of brown tides caused by *Sargassum* spp. on near-shore Caribbean seagrass communities. *Mar. Pollut. Bul.* 122(1-2):272-281.
26. Wang, M., C. Hu, B.B. Barnes, G. Mitchum, B. Lapointe, J. P. Montoya. 2019. The great Atlantic *Sargassum* belt. *Science.* 365(6448):83-87.
27. Gower J., E. Young, S. King. 2013. Satellite images suggest anew *Sargassum* source region in 2011. *Remote Sens. Lett.* 764-773.
28. Thompson, T.M., B.R. Young, S. Baroutian. 2020. Pelagic *Sargassum* for energy and fertilizer production in the Caribbean: A case study on Barbados. *Renew Sust. Energ. Rev.* 118:109564.
29. Schell, J.M., D.S. Goodwin, A.N.S. Siuda. 2015. Recent *Sargassum* inundation events in the Caribbean: Shipboard observations reveal dominance of a previously rare form. *Oceanography.* 28(3):8-10.
30. Gavio B., M. N. Rincón-Díaz, A. Santos-Martínez. 2015. Massive quantities of pelagic *Sargassum* on the shores of San Andrés Island, southwestern Caribbean. *Acta Biol. Colomb.* 20(1):239-241.
31. Louime, C., J. Fortune, G. Gervais. 2017. *Sargassum* invasion of coastal environments: a growing concern. *Am. J. Environm. Sci.* 13(1):58-64.
32. Smetacek, V., A. Zingone. 2013. Green and golden seaweed tides on the rise. *Nature.* 504(7478):84-88.
33. Castillo, G., K. M. Dreckman. 1995. Composición taxonómica de los arribazones algales en el Caribe mexicano. *Cryptogamie Algol.* 16:115-123.
34. Koffi, K., S. Yacouba, F. N. B. Yvette, B. Abou, S. A. Grass-Sessay. 2016. Taxonomic study of two species of *Sargassum*: *Sargassum fluitans* (Børgesen) Børgesen and *Sargassum fluitans*

- (Linnaeus) Gaillon (Brown algae) collected in Côte d'Ivoire Coasts, West Africa. *Nat. Sci.* 14:50-56.
35. Oyesiku, O. O., A. Egunyomi. 2014. Identification and chemical studies of pelagic masses of *Sargassum natans* (Linnaeus) Gaillon and *Sargassum fluitans* (Borgesen) Borgesen (brown algae), found offshore in Ondo State, Nigeria. *Afr. J. Biotechnol.* 13(10).
 36. Moreira, Á., G. Alfonso. 2014. Inusual arribazón de *Sargassum fluitans* (Børgesen) Børgesen en la costa centro-sur de Cuba/Unusual drift of *Sargassum fluitans* (Børgesen) Børgesen in the southern-central coast of Cuba. *Revi. Invest. Mar.* 33(2): 17-20.
 37. Parr, A.E. 1939. Quatitative observations on the pelagic *Sargassum* vegetation of the western North Atlantic. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.* 6:1-94.
 38. De Széchy, M. T. M., P. M. Guedes, M. H. Baeta-Neves, E. N. Oliveira. 2012. Verification of *Sargassum natans* (Linnaeus) Gaillon (Heterokontophyta: Phaeophyceae) from the Sargasso Sea off the coast of Brazil, western Atlantic Ocean. *Check List.* 8(4):638-641.
 39. Lapointe, B.E. 1995. A comparison of nutrient-limited productivity in *Sargassum natans* from neritic vs. oceanic waters of the western North Atlantic Ocean. *Limnol. Oceanogr.* 40(3):625-633.
 40. Moncreiff C.A., M.J. Sullivan. 2001. Trophic importance of epiphytic algae in subtropical seagrass beds: evidence from multiple stable isotope analyses. *Mar. Ecol-Prog. Ser.* 215:93-206.
 41. Rooker J. R., A.A. Holt, R.D. Wells, J.P. Turner, C. Pratt. 2004. Retrospective determination of trophic relationships among pelagic fishes associated with *Sargassum* mats in the Gulf of Mexico. *Gulf and Caribbean Fisheries Institute.* 55:258-266.
 42. Wells, R. J. D., J. R. Rooker. 2009. Feeding ecology of pelagic fish larvae and juveniles in slope waters of the Gulf of Mexico. *J. Fish. Biol.* 75(7):1719-1732.
 43. Wells, R.J.D., J.R. Rooker, A. Quigg, B. Wissel. 2017. Influence of mesoscale oceanographic features on pelagic food webs in the Gulf of Mexico. *Mar. biology.* 164(4):92.
 44. Feibel, A. I. 2016. Productivity and nutrition of *Sargassum*: A comparative ecophysiological study of benthic and pelagic species in Florida. Florida Atlantic University.
 45. González-De Zayas, R., S. Rossi, L. Hernández-Fernández, R. Velázquez-Ochoa, M. Soares, M. Merino-Ibarra, M. F. Soto-Jiménez. 2020. Stable isotopes used to assess pollution impacts on coastal and marine ecosystems of Cuba and México. *Regional Studies in Marine Science.* 39: 101413.
 46. Yamamuro, M., H. Kayanne, M. Minagawao. 1995. Carbon and nitrogen stable isotopes of primary producers in coral reef ecosystems. *Limnol. Oceanogr.* 40(3):617-621.
 47. Rossi, F., C. Olabarria, M. Incera, J. Garrido. 2010. The trophic significance of the invasive seaweed *Sargassum muticum* in sandy beaches. *J. Sea. Res.* 63(1):52-61.
 48. Alquezar, R., L. Glendenning, S. Constanzo. 2013. The use of the brown macroalgae, *Sargassum flavicans*, as a potential bioindicator of industrial nutrient enrichment. *Mar. Pollut. Bul.* 77:140-146.
 49. Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal. 2018. Recuperado a partir de: <https://www.gob.mx/inafed/es/articulos/puerto-morelos-es-el-municipio-de-mas-reciente-creacion-del-estado-de-quintana-roo>
 50. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. 2016. Anuario estadístico y geográfico de Quintana Roo. Recuperado a partir de:

http://internet.contenidos.inegi.org.mx/contenidos/Productos/prod_serv/contenidos/espanol/bvinegi/productos/nueva_estruc/anuarios_2016/702825084370.pdf

51. Secretaría de Turismo. 2016. Recuperado a partir de: <https://qroo.gob.mx/sedetur>
52. Carabias J., E. Provencio, J. de la Maza, D. Gutiérrez, M. Gómez. 2000. Programa de manejo del Parque Nacional Arrecife de Puerto Morelos. Instituto Nacional de Ecología. Desarrollo Gráfico Editorial. México, D.F. 225p.
53. UCDAVIS Stable Isotope Facility. Recuperado a partir de: <https://stableisotopefacility.ucdavis.edu/>
54. Schmitter-Soto, J.J., F.A. Comín, E. Escobar-Briones, J. Herrera-Silveira, J. Alcocer, E. Suárez-Morales, B. Steinich. 2002. Hydrogeochemical and biological characteristics of cenotes in the Yucatan Península (SE MEXICO). *Hydrobiología*. 467(1-3):215-228.
55. Zar J.H. 2010. *Biostatistical analysis*. Editorial Prentice Hall/Pearson. Quinta Edición. Upper Saddle River. 994p.
56. Raven, J.A., A.M. Johnston, J.E. Kübler, R. Korb, S.G. McInroy, L.L. Handley, S. Fredriksen. 2002. Mechanistic interpretation of carbon isotope discrimination by marine macroalgae and seagrasses. *Funct. Plant Biol.* 29(3):355-378.
57. Kübler J.E., S.R. Dudgeon. 2015. Predicting Effects of Ocean Acidification and Warming on Algae Lacking Carbon Concentrating Mechanisms. *PLoS ONE*. 10(7).
58. O'Leary, M.H. 1988. Carbon Isotopes in Photosynthesis: Fractionation techniques may reveal new aspects of carbon dynamics in plants. *BioScience*. 38:328–336.
59. Mercado, L. M., N. Bellouin, S. Sitch, O. Boucher, C. Huntingford, M. Wild, P. M. Cox. 2009. Impact of changes in diffuse radiation on the global land carbon sink. *Nature*. 458(7241):1014-1017
60. Marconi, M., M. Giordano, J. A Raven. 2011. IMPACT OF TAXONOMY, GEOGRAPHY, AND DEPTH ON $\delta^{13}\text{C}$ AND $\delta^{15}\text{N}$ VARIATION IN A LARGE COLLECTION OF MACROALGAE 1. *Journal of phycol.* 47(5):1023-1035.
61. Hepburn, C. D., D. W. Pritchard, C. E. Cornwall, R. J. McLeod, J. Beardall, J. A. Raven, C. L. Hurd. 2011. Diversity of carbon use strategies in a kelp forest community: implications for a high CO₂ ocean. *Global Change Biology*. 17(7):2488-2497.
62. Wheeler, W.N. 1980. Effect of boundary layer transport on the fixation of carbon by the giant kelp *Macrocystis pyrifera*. *Mar. Biol.* 56(2):103-110.
63. Raven, J.A., C.S. Cockell, C.L. De La Rocha. 2008. The evolution of inorganic carbon concentrating mechanisms in photosynthesis. *Philos T R Soc B*. 363(1504):2641-2650.
64. Rosado-Espinosa, L.A., Y. Freile-Pelegrín, E. Hernández-Nuñez, D. Robledo. 2020. A comparative study of *Sargassum* species from the Yucatan peninsula coast: morphological and chemical characterisation. *Phycologia*. 1-11.
65. Oyesiku, O. O., A. Egunyomi. 2014. Identification and chemical studies of pelagic masses of *Sargassum natans* (Linnaeus) Gaillon and *S. fluitans* (Borgesen) Borgesen (brown algae), found offshore in Ondo State, Nigeria. *African Journal of Biotechnology*. 13(10).
66. Maberly, S.C. 1990. Exogenous sources of inorganic carbon for photosynthesis by marine macroalgae 1. *J. Phycol.* 26(3):439-449.
67. Lapointe, B.E., L.E. West, T.T. Sutton, C. Hu. 2014. Ryther revisited: nutrient excretions by fishes enhance productivity of pelagic *Sargassum* in the western North Atlantic Ocean. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 458:46-56.

68. Beer, S., R.G. Wetzel. 1982. Photosynthetic carbon fixation pathways in *Zostera marina* and three Florida seagrasses. *Aquatic Botany*. 13:141-146.
69. Jiménez, C., F. X. Niell, P. Algarra. 1987. Photosynthetic adaptation of *Zostera noltii* Hornem. *Aquat. Botany*. 29(3):217-226.
70. Roberts, K., E. Granum, R. C. Leegood, J. A. Raven. 2007. C3 and C4 pathways of photosynthetic carbon assimilation in marine diatoms are under genetic, not environmental, control. *Plant physiol.* 145(1):230-235.
71. Barragán, M.S., A. J. S. Recio, J. D. D. L. González. 2010. Biotecnología de las plantas C4 y expresión de sus genes. En: Rebollar, J.L.G., A.C. Sancho (eds.). C4 y CAM: características generales y uso en programas de desarrollo de tierras áridas y semiáridas. Homenaje al doctor Julio López Gorgé. Editorial CSIC-CSIC Press. Madrid. pp. 57-72. Fundación Ramón Areces.
72. Raven, J. A., J. Beardall. 2003. Carbon acquisition mechanisms of algae: carbon dioxide diffusion and carbon dioxide concentrating mechanisms. En: Larkum, A., S. Douglas, J.A. Raven (eds.). *Photosynthesis in algae*. Springer Editorial. Dordrecht, Netherlands. pp 225-24.
73. Ochoa-Izaguirre, M. J., D. Voltolina, G. Victorino-Sánchez. 2017. Nitrogen, Phosphorus and N: P ratio in macroalgae of two Lagoon Systems of NW Mexico. *Turk. J. Fish. Aquat. Sci.* 17(5):911-919.
74. Lilliesköld Sjöo, G., E. Mörk. 2009. Tissue nutrient content in *Ulva* spp.(Chlorophyceae) as bioindicator for nutrient loading along the coast of East Africa. *The Open Environmental & Biological Monitoring Journal*. 2(1).
75. Wallentinus, I. 1984. Comparisons of nutrient uptake rates for Baltic macroalgae with different thallus morphologies. *Mar. Biol.* 80(2):215-225.
76. Heaton, T. H. 1986. Isotopic studies of nitrogen pollution in the hydrosphere and atmosphere: a review. *Chem. Geol.* 59:87-102.
77. France, R., J. Holmquist, M. Chandler, A. Cattaneo. 1998. $\delta^{15}\text{N}$ evidence for nitrogen fixation associated with macroalgae from a seagrass-mangrove-coral reef system. *Mar. Ecol-Prog. Ser.* 167:297-299.
78. Kendall, C., E. M. Elliot, S. D. Wankel. 2007. Tracing anthropogenic inputs of nitrogen to ecosystems. En: Michener, R., K. Lajtha (eds.). *Stable isotopes in ecology and environmental science*. Blackwell Publishing. Segunda Edición. Malden, MA. 2:375-449.
79. Hanson, R. B. 1977. Pelagic *Sargassum* community metabolism: Carbon and nitrogen. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 29(2):107-118.
80. Capone, D. G., J. P. Zehr, H. W. Paerl, B. Bergman, E. J. Carpenter. 1997. *Trichodesmium*, a globally significant marine cyanobacterium. *Science*. 276(5316):1221-1229.
81. Hansell, D. A., M. J. Follows. 2008. Nitrogen in the Atlantic Ocean. En: Capone, D.G., D.A. Bronk, M.R. Mulholland, E.J. Carpenter (eds.). *Nitrogen in the marine environment*. Editorial Elsevier. Segunda edición. Burlington, MA. pp 597-630.
82. Morera-Gómez, Y., J.M. Santamaría, D. Elustondo, E. Lasheras, C.M. Alonso-Hernández. 2019. Determination and source apportionment of major and trace elements in atmospheric bulk deposition in a Caribbean rural area. *Atmos. Environ.* 202:93-104.
83. Lapointe, B.E., P.J. Barile, W.R. Matzie. 2004. Anthropogenic nutrient enrichment of seagrass and coral reef communities in the Lower Florida Keys: discrimination of local versus regional nitrogen sources. *J. Exp. Mar. Biol Ecol.* 308(1):23-58.

84. Lapointe, B.E., L.W. Herren, D.D. Debortoli, M.A. Vogel. 2015. Evidence of sewage-driven eutrophication and harmful algal blooms in Florida's Indian River Lagoon. *Harmful Algae*. 43:82-102.
85. Atkinson, M. J., S. V. Smith. 1983. C: N: P ratios of benthic marine plants 1. *Limnol. Oceanogr.* 28(3):568-574.
86. Graham, M.H., J. A. Vasquez, A. H. Buschmann. 2007. Global ecology of the giant kelp *Macrocystis*: from ecotypes to ecosystems. *Oceanography and Marine Biology*. 45:39.
87. Goecke, F., A. Labes, J. Wiese, J. F. Imhoff. 2010. Chemical interactions between marine macroalgae and bacteria. *Mar. Ecol. Prog. Series*. 409:267-299.
88. Abé, H., T. Komatsu, Y. Kokubu, A. Natheer, E. A. Rothausler, H. Shishido, T. Ajisaka. 2013. Invertebrate fauna associated with floating *Sargassum horneri* (Fucales: Sargassaceae) in the East China Sea. *Species Diversity*. 18(1):75-85.
89. Duarte, C. M. 1992. Nutrient concentration of aquatic plants: patterns across species. *Limnol. Oceanogr.* 34(4):882-889.
90. Wang, M., C. Hu, J. Cannizzaro, D. English, X. Han, D. Naar, F. Hernandez. 2018. Remote sensing of *Sargassum* biomass, nutrients, and pigments. *Geophys. Res. Lett.* 45(22):12-359.
91. Downing, J. A. 1997. Marine nitrogen: phosphorus stoichiometry and the global N:P cycle. *Biogeochemistry*. 37(3):237-252.
92. Baker P., U. Minzlaff, A. Schoenle, E. Schwabe, M. Hohlfeld, A. Jeuck, N. Brenke, D. Prausse, M. Rothenbeck, S. Brix, I. Frutos, K. M. Jörger, T. P. Neusser, R. Koppelman, C. Devey, A. Brandt, H. Arndt. 2018. Potential contribution of surface-dwelling *Sargassum* algae to deep-sea ecosystems in the southern North Atlantic. *Deep-Sea Res. Pt. II*. 148:21-34.