



Universitat
de les Illes Balears

TRABAJO DE FIN DE MÁSTER

BIODISPONIBILIDAD DEL CARBONO ORGÁNICO DISUELTO (COD) EN COMUNIDADES DE ANGIOSPERMAS MARINAS BAJO LA COLONIZACIÓN DE LA MACROALGA INVASORA TROPICAL *H. INCRASSATA*

Francesca Reynés Fanals

Máster Universitario en Ecología Marina

Centro de Estudios de Postgrado

Año Académico 2019-20

BIODISPONIBILIDAD DEL CARBONO ORGÁNICO DISUELTO (COD) EN COMUNIDADES DE ANGIOSPERMAS MARINAS BAJO LA COLONIZACIÓN DE LA MACROALGA INVASORA TROPICAL *H. INCRASSATA*

Francesca Reynés Fanals

Trabajo de Fin de Máster

Centro de Estudios de Postgrado

Universidad de las Illes Balears

Año Académico 2019-20

Palabras clave del trabajo:

Fanerógamas marinas, metabolismo, carbono orgánico disuelto, invasoras, cambio climático.

Nombre Tutora del Trabajo: Fiona Tomas Nash

Nombre Cotutores: Rocío Jiménez y Luis G. Egea

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, me gustaría dar las gracias a Fiona Tomàs por darme, no solo la oportunidad de trabajar a su lado y formar parte de su grupo, sino también la confianza necesaria para desarrollar este trabajo. También agradecer a Julia Máñez por guiarme en mis primeros días en el IMEDEA y a Rocío Jiménez y Luis G. Egea por todo su trabajo y dedicación, por enseñarme tanto y estar siempre dispuestos a resolver mis dudas, a pesar de todas las complicaciones que han surgido a lo largo del año.

Este trabajo de Fin de Máster se ha desarrollado en el grupo de investigación de macrófitos marinos del IMEDEA y con la financiación de los siguientes proyectos: "Praderas de *Cymodocea nodosa* del Archipiélago de Cabrera: el papel de la diversidad genética en el funcionamiento del ecosistema y sus implicaciones para la conservación" (DIVCYMOGEN, Ministerio de Agricultura, Alimentación y Medio Ambiente); "Invasión del alga tropical *Halimeda incrassata* en Baleares: ecología y dinámica de invasión (AAEE119/2017, Govern de les Illes Balears); "Papel de Variables controladoras globales en el metabolismo de carbono y flujos de carbono orgánico disuelto en comunidades bentónicas costeras (CTM2017-85365-R, PAVAROTTI, Plan Estatal De Investigación Científica Técnica y de Innovación).

RESUMEN

Las comunidades costeras dominadas por angiospermas marinas son consideradas como uno de los ecosistemas más productivos del planeta y juegan un papel fundamental en el ciclo global del carbono y la lucha contra el cambio global. Sin embargo, estas comunidades están seriamente amenazadas por el continuo incremento de la acción antropogénica y son altamente vulnerables a las presiones derivadas del cambio global. Una de estas presiones es la progresiva aparición de especies invasoras, consideradas como la segunda causa de pérdida de biodiversidad a nivel mundial. El Mediterráneo es un punto caliente de especies invasoras, y está sufriendo una tropicalización que favorece la entrada y extensión de nuevas especies.

Este trabajo presenta un experimento *in situ* en el PN del Archipiélago de Cabrera, con el fin de estudiar cómo la presencia de la especie invasora (*Halimeda incrassata*) puede afectar al metabolismo de carbono, los flujos de carbono orgánico disuelto (COD) y su biodisponibilidad en un sistema costero dominado por la fanerógama marina *Cymodocea nodosa* (especie nativa). El experimento se repitió en dos estaciones (verano e invierno) con la finalidad de integrar la respuesta de la invasión en dos condiciones ambientales contrastadas y se diferenció entre los periodos de luz y oscuridad.

Los resultados demostraron que las zonas costeras poco profundas presentan una gran variabilidad estacional y específica de la comunidad. Todas las comunidades fueron autotróficas para ambas estaciones, pero manifestaron diferencias significativas en la productividad para cada estación del año (invierno vs. verano), presentando en verano los mayores valores. La comunidad de *C. nodosa* presentó una productividad neta y flujos de COD considerablemente más elevados, que se ven reducidos por la colonización de *H. incrassata*. Las comunidades de *C. nodosa* se comportaron como exportadoras de COD a diferencia de las dominadas por el alga invasora *H. incrassata*, que se caracterizaron por ser consumidoras netas de COD. Respecto a la biodisponibilidad del COD, aquellas comunidades nativas dominadas por *C. nodosa* presentaron un mayor porcentaje de refractariedad (59%) respecto a las comunidades mixtas o aquellas dominadas por el alga invasora. Los resultados de este estudio indican que la invasión por parte de macrófitos tropicales pueden disminuir el carácter autotrófico de comunidades costeras dominadas por angiospermas marinas, así como la exportación y biodisponibilidad del COD.

ABSTRACT

Coastal communities dominated by marine angiosperms are considered one of the most productive ecosystems on the planet and play a fundamental role in the global carbon cycle and the fight against global change. However, these communities are seriously threatened by the continuous increase in anthropogenic action and are highly vulnerable to the pressures derived from global change and its pressures. One of these pressures is the progressive appearance of invasive species, considered the second cause of biodiversity loss worldwide. The Mediterranean is a hot spot for invasive species, and is undergoing a tropicalization that favors the entry and extension of new species.

This paper presents an *in situ* experiment in the NP of Cabrera Archipelago, in order to study how the presence of the invasive species (*Halimeda incrassata*) can affect carbon metabolism, dissolved organic carbon (DOC) fluxes and its bioavailability in a coastal system dominated by the marine seagrass *Cymodocea nodosa* (native species). The experiment was repeated in two seasons (summer and winter) in order to integrate the response of the invasion in two contrasted environmental conditions and differentiation was made between light and darkness periods.

The results showed that shallow coastal areas show great seasonal and community-specific variability. All communities were autotrophic for both seasons but showed significant differences in productivity for each season of the year (winter vs summer), presenting the highest values in summer. The *C. nodosa* community had considerably higher net productivity and DOC fluxes, which are reduced by the colonization of *H. incrassata*. Communities of *C. nodosa* behaved as DOC exporters, unlike those dominated by the invasive alga *H. incrassata*, which were characterized as net consumers of DOC. Regarding the bioavailability of DOC, those native communities dominated by *C. nodosa* presented a higher percentage of refractoriness (59%) compared to mixed communities or those dominated by invasive algae. The results of this study indicate that invasion by tropical macrophytes can decrease the autotrophic character of coastal communities dominated by marine angiosperms as well as the export and bioavailability of DOC.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	6-9
OBJETIVOS E HIPÓTESIS	10-11
MATERIAL Y METODOS	12-24
Área de estudio	12-13
Comunidades estudiadas	14-15
Diseño experimental	15-18
Recogida de muestras	18-19
Análisis de laboratorio	19-24
Análisis estadístico	24
RESULTADOS	25-35
Parámetros abióticos y comunidades bentónicas.	25-26
Metabolismo de carbono	26-29
Flujos de carbono orgánico disuelto	29-32
Biodisponibilidad del carbono orgánico disuelto	32-35
DISCUSIÓN	36-41
CONCLUSIÓN	42
BIBLIOGRAFÍA	43-48

INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas costeros vegetados, se encuentran entre los ecosistemas más productivos del planeta (Pergent *et al.*, 1994; Cambridge & Hocking, 1997), y juegan un papel fundamental en el ciclo global del carbono (C) (Duarte *et al.*, 2005; Laffoley & Grimsditch, 2009; Nellemann *et al.*, 2009; Mcleod *et al.*, 2011). Entre estos ecosistemas destacan las praderas de macrófitos marinos (praderas de fanerógamas marinas y macroalgas) tanto por la gran cantidad de funciones ecológicas que desarrollan en los ecosistemas que crean como los servicios que prestan a la sociedad (Short *et al.*, 2011). Además de su alta productividad y de su importancia como sumideros de C, participan de manera esencial en el hidrodinamismo litoral y la estabilización de los sedimentos, protegen la línea de costa de la erosión, mejoran la calidad del agua y proporcionan refugio y alimento a un gran número de especies, creando hábitats de reproducción y actuando como centro de biodiversidad (Borowitzka & Lethbridge, 1990; Waycott *et al.*, 2005; Orth *et al.*, 2006; Nellemann *et al.*, 2009; Christiansen *et al.*, 2013; Unsworth *et al.*, 2018).

En los últimos años, los macrófitos marinos y, en especial, las praderas de fanerógamas, han sido consideradas como ecosistemas clave para hacer frente al cambio climático, contribuyendo considerablemente a su mitigación gracias a la incorporación y retención de C (Nellemann *et al.*, 2009; Kennedy *et al.*, 2010; Egea *et al.*, 2019b). Aunque su área global es de uno a dos órdenes de magnitud más pequeña que la de los bosques terrestres, la contribución de estos ecosistemas por unidad de área al secuestro de C a largo plazo es mucho mayor (Mcleod *et al.*, 2011). En efecto, siendo ecosistemas muy productivos, estas praderas constituyen un importante mecanismo de captación y retirada de C de las zonas costeras (Nellemann *et al.*, 2009), absorbiendo alrededor de unos 338 Pg C año⁻¹ (IPCC, IE4). Este C secuestrado y almacenado naturalmente en los ecosistemas marinos (ej. manglares, fanerógamas marinas, marismas) es denominado C azul, y representa más del 55% del C verde (C proveniente de la fotosíntesis que se almacena de manera natural) (Nellemann *et al.*, 2009). A pesar de tener una extensión limitada, se estima que entre el 10 y el 15 % del C azul enterrado en el océano se almacena en el sedimento debajo de las praderas de fanerógamas marinas (Duarte *et al.*, 2005).

Estas praderas de fanerógamas marinas son sistemas de metabolismo intenso, que sustentan tanto la producción primaria bruta (PPB) de la comunidad como las tasas de respiración comunitaria (RC), que a menudo están estrechamente equilibradas (Hemminga & Duarte 2000). La producción primaria restante es la producción primaria neta (PPN), que en las comunidades

costeras con vegetación puede ser utilizada como un indicador del estado trófico del sistema (es decir, autótrofo frente a heterótrofo), pues dichas comunidades tienen varios componentes biológicos; tanto otros organismos autotróficos (algas epífitas, bentónicas y fitoplancton) que contribuyen a reforzar la PPN llevada a cabo por las fanerógamas marinas (Hemminga & Duarte, 2000), como organismos heterotróficos (plancton, microorganismos y fauna (Egea *et al.*, 2019a). Por lo que la capacidad de secuestro de C y la dinámica de oxígeno (O₂) de las praderas de fanerógamas marinas se verán directamente afectadas por modificaciones de la composición de la comunidad asociada, siendo el estado trófico del sistema dependiente en última instancia del equilibrio de las entradas y salidas de C dentro de la comunidad.

En las zonas dominadas por organismos autótrofos, esta PPN tiende a ser positiva (hay más PPB que RC), lo que sugiere que las praderas de fanerógamas producen C orgánico en exceso a los requerimientos de la comunidad, creando una reserva de C orgánico en la columna de agua y en el sedimento (Agawin & Duarte 2002; Gacia *et al.*, 2002, Egea *et al.*, 2019a). La estimación global de esta PPN de las praderas de fanerógamas se encuentra entre 21 y 101 Tg C año⁻¹ (Duarte *et al.*, 2010), lo que equivale al 1% de la emisión anual total de CO₂ antropogénico (unos 10,000 Tg C año⁻¹; IPCC, 2014). Además, dicha producción llevada a cabo por las fanerógamas marinas excede la de otros macrófitos como son las macroalgas que, a pesar de tratarse de comunidades autotróficas, no alcanzan los valores de PPN de estas plantas marinas (Tuya *et al.*, 2014; Egea *et al.*, 2019a). Asimismo, existe una correlación altamente significativa entre esta PPN en las comunidades de fanerógamas marinas y el flujo neto de carbono orgánico disuelto (COD) liberado, lo que indica que factores que favorezcan la PPN de estas praderas también puede aumentar los flujos de COD y beneficiar a todo el ecosistema (Egea *et al.*, 2019a).

El COD es una de las mayores reservas de C orgánico intercambiables en el medio marino, siendo un factor central en el ciclo global del C (Hansell, 2013; Hedges *et al.*, 1997). El reservorio oceánico de COD consta de una mezcla de compuestos de C reducidos por organismos fotosintéticos (Hansell, 2012), y contiene alrededor de 700 Pg C (Hedges *et al.*, 1997; Hansell, 2013), lo que equivale a aproximadamente el 79% de la concentración de CO₂ en la atmósfera (OMM, 2020). Los macrófitos marinos son un elemento fundamental en el ciclo del COD, ya que representan una entrada importante de éste en el ecosistema. La tendencia metabólica en las comunidades bentónicas dominadas por fanerógamas marinas a escala anual representa un productor neto de COD (3,9 ± 1,8 mol C m⁻² año⁻¹) (Egea *et al.*, 2019a). La exportación global neta de COD de praderas de fanerógamas marinas calculada por Barrón *et al.* (2014) es el 46% de la PPN comunitaria global de estas praderas marinas.

El destino de este COD va a depender de su espectro de reactividad o renovación, que va desde la renovación muy rápida de las formas más biodisponibles en la superficie del océano hasta los materiales de larga vida que circulan dentro del abismo oceánico. Estas reactividades dispares son las que agrupan al COD por fracciones con funciones distintivas en el ciclo del C. Una fracción significativa de este COD alimenta a los procariontes heterotróficos y tiene tiempos de vida muy cortos (fracción lábil), convirtiéndose rápidamente en CO₂ (respiración), mientras que otra fracción más pequeña escapa de la mineralización y se convierte en material resistente que se acumula como residual (fracción refractaria) quedando secuestrado en las masas de agua profunda durante cientos o miles de años, creando así un enorme reservorio (Hansell & Carlson, 2002; Ogawa & Tanoue, 2003).

A pesar de su importancia, las praderas de fanerógamas marinas son uno de los hábitats más amenazados del mundo (Nellemann *et al.*, 2009) y se encuentran en regresión a nivel mundial, estimándose que se han perdido en torno a 51.000 Km² de praderas marinas durante el siglo XX (Waycott *et al.*, 2009). Esta regresión no solo afecta al ecosistema porque se reduce su capacidad de secuestrar CO₂ de la atmósfera, sino que también aumenta la emisión de gases de efecto invernadero a la atmósfera mediante la remineralización de C almacenado en los sedimentos y la biomasa vegetal (Mcleod *et al.*, 2011; Arias–Ortiz *et al.*, 2018; Lyimo *et al.*, 2017). Las especies invasoras, y especialmente las algas, son una de las amenazas importantes a las que se ven sometidas estos ecosistemas (Orth *et al.*, 2006; Williams, 2007). Las algas invasoras pueden modificar profundamente tanto la estructura como el funcionamiento de los ecosistemas marinos que invaden (Piazzi *et al.*, 2005), generando cambios importantes en el ciclo del C (Wefer, 1980; Verbruggen *et al.*, 2006). Además, las especies invasoras tropicales se ven especialmente favorecidas por el calentamiento global (Vergés *et al.*, 2014; Rius *et al.*, 2014).

El mar Mediterráneo es una zona de especial interés, pues es un “punto caliente de invasoras” (Galil *et al.*, 2014), siendo la región más invadida del mundo en términos de algas exóticas (Williams & Smith, 2007), y una de las regiones marinas con las tasas de calentamiento más altas del planeta (Vargas-Yanez *et al.*, 2008, 2010; Burrows *et al.*, 2011). Dentro del Mediterráneo occidental, el archipiélago de las islas Baleares supone un punto importante de especies invasoras, albergando una gran abundancia de algas invasoras (Ceccherelli & Campo, 2002; Dumay *et al.*, 2002; Raniello *et al.*, 2007; Ballesteros *et al.*, 2007; Sureda *et al.*, 2008). En 2011 se detectó el alga tropical *Halimeda incrassata* (J Ellis) J. V. Lamouroux, la cual es una especie nueva para el Mediterráneo (Alós *et al.*, 2016). En su lugar de origen, *H. incrassata* crece formando praderas bentónicas con gran productividad de materia orgánica y carbonato cálcico

(CaCO₃) y generando hábitats sedimentarios que albergan organismos que son una fuente de alimento para los peces de los ecosistemas circundantes, por lo tanto, al igual que las fanerógamas, se trata de una especie formadora de hábitat (Wefer, 1980; Verbruggen *et al.*, 2006). En 2016 esta especie se detectó en el Parque Nacional marítimo-terrestre del Archipiélago de Cabrera, donde ha colonizado hábitats de arena y praderas de *Cymodocea nodosa* (Tomàs *et al.*, datos no publicados).

Dada la creciente aparición de algas invasoras, y teniendo en cuenta su papel en el ciclo del C como productores primarios y como especies formadoras de hábitat, y la importancia de los ecosistemas costeros en el ciclo global del COD, es de gran interés estudiar como macrófitos invasores pueden alterar el metabolismo y los ciclos de COD de las comunidades invadidas.

Este estudio examinó la respuesta en las tasas metabólicas y los flujos de COD de comunidades colonizadas por el alga invasora *H. incrassata*. Además, se evaluó también la naturaleza del COD (lábil vs. refractario), contribuyendo de este modo al conocimiento de cómo las algas invasoras pueden alterar el balance de C de las áreas costeras y su papel como sumideros de C.

OBJETIVO E HIPÓTESIS

El objetivo principal de este trabajo es estudiar el efecto de la invasión de *Halimeda incrassata* sobre el metabolismo de C y los flujos de carbono orgánico disuelto (COD) en una comunidad nativa de la fanerógama marina *Cymodocea nodosa*. También se analizará su potencial como sumidero de C mediante la evaluación de la fracción lábil y refractaria del COD producido por ambas comunidades.

Para lograr estos objetivos se realizó un experimento *in situ* en un área de la isla de Cabrera dominada por praderas de *C. nodosa* y colonizada por *H. incrassata*, concretamente sobre tres tipos de praderas: praderas monoespecíficas de *C. nodosa*, praderas monoespecíficas de *H. incrassata* y praderas mixtas de ambos macrófitos. En cada tipo de pradera se instalaron una serie incubaciones con la finalidad de medir los cambios en el flujo de O₂, que fueron utilizados como *proxy* del metabolismo de C, y los flujos de COD. Además, el experimento se llevó a cabo en dos estaciones (invierno y verano) con la finalidad de integrar la respuesta de la invasión en dos condiciones ambientales contrastadas.

Las hipótesis planteadas son las siguientes:

1. Se prevé que la comunidad de *C. nodosa* muestre una mayor producción primaria bruta (PPB), respiración de la comunidad (RC) y producción primaria neta (PPN) respecto a la comunidad de *H. incrassata*.
2. Se espera que la presencia de *H. incrassata* en la comunidad nativa de *C. nodosa* (pradera mixta) modifique las tasas metabólicas de la comunidad, provocando una disminución de la PPB, RC y de la PPN.
3. Se espera que las tasas metabólicas de las praderas mixtas sean más similares a las de las praderas de *H. incrassata* en verano y a las de *C. nodosa* en invierno.
4. Se espera que la proporción de COD refractario sea mayor en las praderas de *C. nodosa* y se reduzca en las praderas de *C. nodosa* colonizadas por *H. incrassata* (praderas mixtas).
5. Se prevé que la comunidad de *C. nodosa* muestre mayores flujos de COD respecto a la comunidad de *H. incrassata*.

6. Se espera que la presencia de *H. incrassata* en la comunidad de *C. nodosa* (pradera mixta) reduzca los flujos de COD de la comunidad.
7. Se prevé que los resultados de metabolismo de C y flujos de COD varíen en las comunidades estudiadas en función de la estación del año, siendo mayores en la época estival.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio fue llevado a cabo en la playa de Sa Platgeta d'es Pagès (39°08'42.03" N; 2°56'13.39" E), en la isla de Cabrera, provincia de Baleares (Fig. 1). El archipiélago de Cabrera fue declarado parque nacional marítimo-terrestre por la Ley 14/1991, de 29 de abril de 1991 (BOE, n1. 103, de 30 de abril de 1991), y en 2019 el Gobierno aprobó su ampliación, multiplicando por nueve la superficie protegida e incrementando de manera importante la representatividad de los sistemas naturales marinos en la Red de Parques Nacionales (BOE, nº. 2215, de 01 de febrero de 2019). De esta manera, el archipiélago de Cabrera se convirtió en el mayor Parque Nacional de España y el mayor Parque Nacional marino del Mediterráneo occidental.

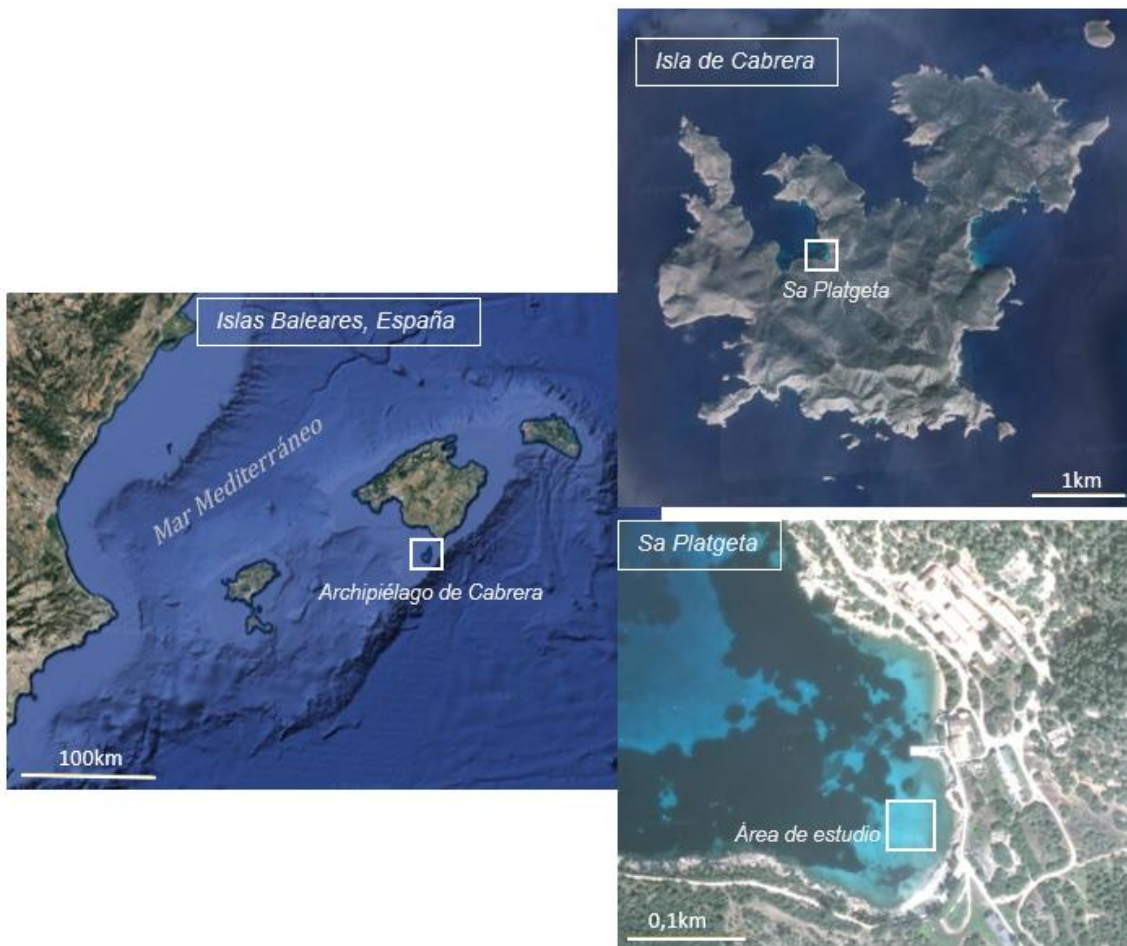


Figura 1: Mapa de la zona de estudio, isla de Cabrera, Baleares. Localización de la playa de Sa Platgeta y el área de estudio (cuadrado blanco). Fuente: Google Earth.

Debido a su importancia para la biodiversidad, este Parque Nacional está incluido dentro del ZEPA (Zonas de especial protección para las aves), LIC (lugar de importancia comunitaria), además de encontrarse integrado dentro de la Red Natura 2000 y en la red ZEPIM (Zonas de especial protección de importancia mediterránea) del protocolo de áreas marinas del Convenio de Barcelona (2003).

El archipiélago se encuentra a 10 millas náuticas al sur de Mallorca desde el puerto de la Colònia de Sant Jordi. Su superficie actual cuenta con 90.794 hectáreas bajo máxima protección (de las cuales 89.478 son marinas). Contienen 12 de los 13 sistemas naturales marinos que exige proteger la Ley de Parques Nacionales, por lo que protege una enorme biodiversidad (Marbà *et al.*, 2003).

Sa Platgeta es una de las playas más importantes de Cabrera, ya que debido a su localización y extensión es una de las más visitadas. Se encuentra en una bahía cerrada (1.087 m de largo y 865 m de ancho), lo que le proporciona un carácter resguardado con un bajo régimen hidrodinámico (Orfila *et al.*, 2005). Climáticamente se trata de una zona cálida-templada (temperaturas entre 29 °C y 14 °C) y de escasa pluviosidad (176mm de precipitación media anual). Las concentraciones de nutrientes registradas en las aguas de la bahía son generalmente bajas (Marbà *et al.*, 2003)

Esta playa presenta un fondo mixto de arena, piedras y grava, dominado por comunidades bentónicas de macrófitos marinos. *Cymodocea nodosa* predomina en las partes más someras, mientras que *Posidonia oceanica* se localiza en las zonas más profundas. También se pueden observar áreas dispersas sin vegetación y otras comunidades con algas como *Padina pavonica* o *Caulerpa cylindracea*. Además de las comunidades nativas, en Sa Platgeta se observó la presencia del alga invasora *Halimeda incrassata* que, desde su detección en 2016, se ha ido expandiendo, colonizando las zonas de arena y mata de poca profundidad, invadiendo las praderas de *C. nodosa* (Tomàs *et al.*, datos no publicados).

Por sus características, Sa Platgeta es un laboratorio natural ideal para desarrollar el experimento, ya que, tal y como se comenta anteriormente, en ella cohabitan praderas bien desarrolladas de *C. nodosa* y praderas bien establecidas del alga invasora *H. incrassata*. La zona seleccionada para realizar el experimento se encuentra aproximadamente a 1-2 m de profundidad, y en ella dominan tanto praderas monoespecíficas de *C. nodosa* y *H. incrassata*, como praderas mixtas de ambas especies.

Comunidades estudiadas

Cymodocea nodosa (Ucria) Ascherson es una fanerógama marina de la familia *Cymodoceaceae*. Se encuentra ampliamente distribuida en el Mediterráneo y en zonas del norte de la costa atlántica de África (Den Hartog, 1970) y, generalmente, crece cerca de *Posidonia oceanica* (Aber, 1920). *C. nodosa* muestra una marcada estacionalidad en el crecimiento, con un rápido crecimiento durante abril y mayo, y un crecimiento mucho más lento desde octubre hasta marzo (Cancemi *et al.*, 2002), mostrando una baja densidad de haces a finales de invierno y principios de primavera y una densidad máxima de haces a principios de verano (Caye & Meinesz, 1985).



Figura 2: Fotografía de *Cymodocea nodosa*, Sa Platgeta, Cabrera, primavera 2019. Autor: Rocío Jiménez

Halimeda incrassata (J. Ellis) J. V. Lamouroux es un alga verde que se distribuye naturalmente en los océanos tropicales del Atlántico occidental y del Indo-Pacífico (Guiry & Guiry, 2016), pero, desde hace años, se observa su expansión a otras latitudes. En 2011 fue detectada por primera vez en Baleares, concretamente en Cala Blava (área marina protegida de la Bahía de Palma) (Alós *et al.*, 2016). Desde allí, ha ido expandiéndose hacia el sur, habiendo sido observada en la isla de Cabrera en 2016 (Tomas *et al.*, datos no publicados). Esta alga rizofítica, en sus hábitats nativos, crece sobre fondos arenosos o mixta con fanerógamas marinas, formando praderas bentónicas (Verbruggen *et al.*, 2006). Las praderas de *H. incrassata* destacan por la gran

producción de materia orgánica y carbonato de calcio (CaCO_3) en áreas tropicales (Wefer 1980, Verbruggen *et al.*, 2006). En el Mediterráneo, *H. incrassata* suele crecer en zonas someras (1-5m) sobre arena, mata muerta o entre praderas de *C. nodosa* (Verbruggen *et al.*, 2006).



Figura 3 Fotografía de *Halimeda incrassata*, Sa Platgeta, Cabrera, verano 2019. Autor: Luis G. Egea.

Diseño experimental

Para poder evaluar tanto el metabolismo de C como los flujos de carbono orgánico disuelto (COD) estacionales se realizaron incubaciones *in situ* en verano del 2019 e invierno del 2020 siguiendo el método utilizado en estudios previos para estudiar flujos de C y O_2 en comunidades bentónicas costeras (Barrón & Duarte, 2009; Egea *et al.*, 2018; Egea *et al.*, 2019a, 2019b). Se seleccionaron tres tipos de comunidades para realizar el estudio: praderas monoespecíficas y bien desarrolladas de *C. nodosa* y *H. incrassata*, y praderas mixtas de ambas especies. En cada una de estas comunidades se instalaron 3 incubaciones (réplicas) al azar, 9 incubaciones en total, con una distancia mínima de 6 m entre réplicas (Fig. 4).

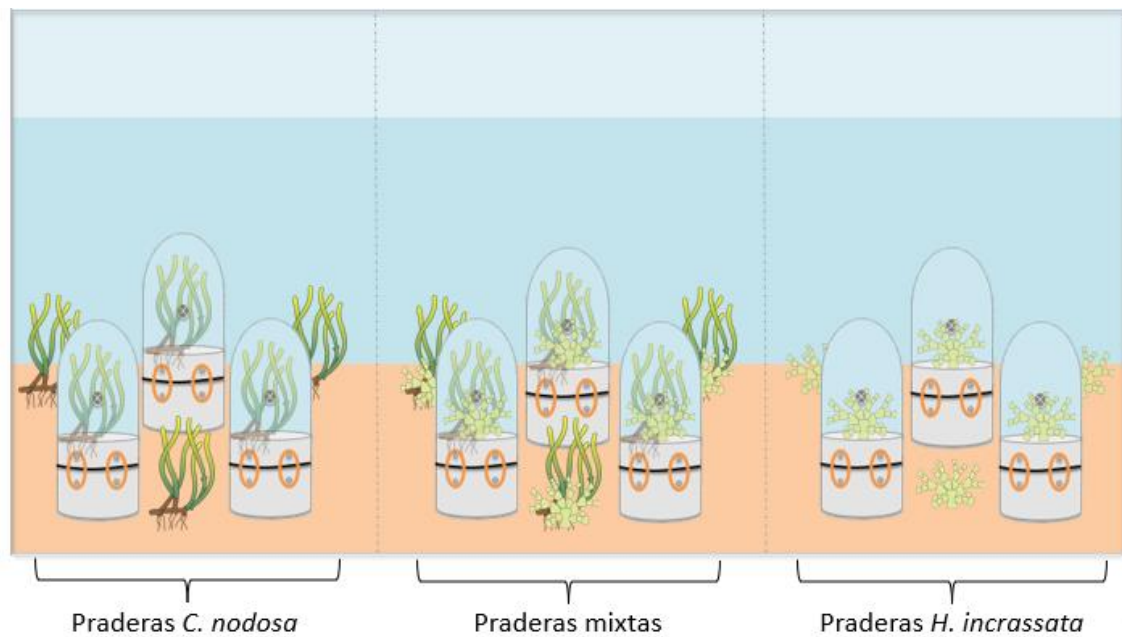


Figura 4: Esquema simplificado del diseño experimental. Elaboración propia a partir del esquema utilizado en Egea *et al.* (2019b).

Aunque cada comunidad estuvo dominada por los macrófitos objeto de estudio (*C. nodosa* y *H. incrassata*), las incubaciones aislaron a toda la comunidad presente, incluyendo macroalgas, plancton, epifitos, bacterias, etc.. Estos organismos pueden producir efectos adicionales que cabe tener en cuenta, ya que los resultados obtenidos indicarán la respuesta de la comunidad completa.

Los incubadores fueron los mismos que los utilizados por Egea *et al.*, 2019b, y constaron de dos partes (Fig. 5): (1) un cilindro de policloruro de vinilo clorado (PVC) rígido (20 cm de diámetro y 17 de altura) que fue insertado aproximadamente 15 cm dentro del sedimento y (2) una bolsa impermeable a gases fabricada en plástico transparente y flexible de polietileno de alta densidad (de ancho; 37 cm de altura; 0,07 mm de grosor) que se acoplaba a un cilindro de PVC de 4 cm de alto. Ambas partes se unen en el agua acoplado las dos partes de PVC mediante una junta de tórica y cuatro bandas elásticas de goma para asegurar el ensamblaje. Las paredes de las bolsas eran lo suficientemente flexibles como para permitir el movimiento del agua con la hidrodinámica del entorno y evitar su estancamiento. Cada bolsa contaba con un puerto de muestreo situado en la mitad superior de la bolsa (a unos 20 cm de altura) para extraer las muestras de agua con facilidad.

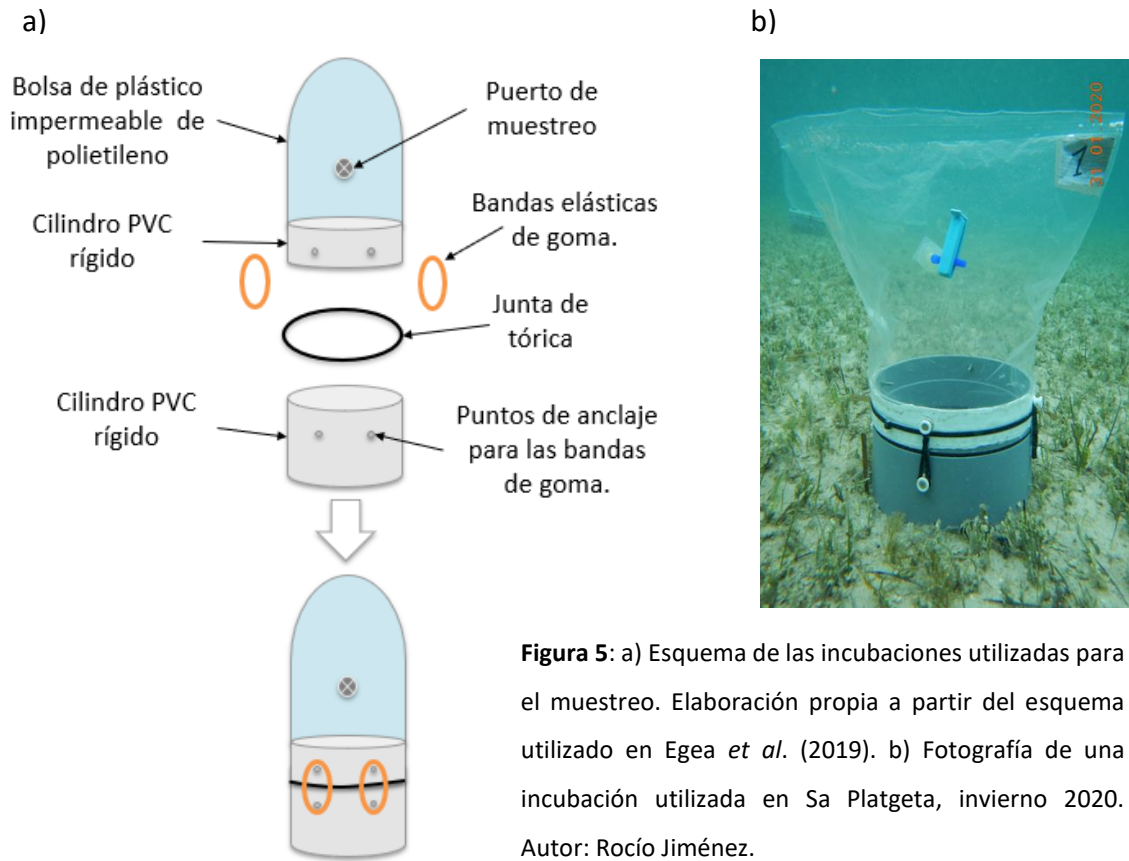


Figura 5: a) Esquema de las incubaciones utilizadas para el muestreo. Elaboración propia a partir del esquema utilizado en Egea *et al.* (2019). b) Fotografía de una incubación utilizada en Sa Platgeta, invierno 2020. Autor: Rocío Jiménez.

En verano se detectó cierta corriente en la zona de muestreo, por lo que, además, se decidió sujetar algunos incubadores con un cabo amarrado a bolsas zip llenas de sedimento de la zona con la finalidad de evitar que dicha corriente pudiera desanclar las incubaciones del sustrato (Fig. 6).



Fotografía 6: Incubación en Sa Platgeta, verano 2019. Autor: Rocío Jiménez.

Cada uno de los incubadores presentaba un volumen aproximado de 11 L. Para calcular el volumen de agua en cada incubación, se inyectaron 20 ml de una solución de uranina 0.1M (sodium fluorescein, $C_{20}H_{10}Na_2O_5$) en cada una de las bolsas de incubación al final del experimento, dejando 15 minutos para que se homogeneizase y ayudando manualmente para favorecer la mezcla. Posteriormente, se recogieron muestras de agua de 15 ml y se mantuvieron congeladas hasta la determinación espectrofotométrica de acuerdo con Morris *et al.* (2013).

Por otro lado, la intensidad de luz (luxes) y la temperatura ($^{\circ}C$) fueron medidas continuamente con un registrador de datos HOBO (UA-002-64) colocado en la zona de muestreo.

Recojida de muestras

- *Metabolismo y flujos de carbono orgánico disuelto.*

Para medir el metabolismo de C a través de la concentración oxígeno disuelto (OD) y el flujo neto de COD de la comunidad, el agua contenida dentro de cada incubación fue recogida usando los puertos de recogida de muestras mediante jeringas de plástico estándar de 50 ml previamente lavadas con ácido.

Las muestras fueron tomadas en 3 ocasiones (denominados momentos de recogida de muestras): 1) justo antes del atardecer (M1), 2) al amanecer (M2) y 3) tras 5-6 horas desde el amanecer (M3). De esta manera se pudieron diferenciar en el metabolismo del carbono y los flujos netos de COD los periodos de luz y oscuridad, distinguiéndose la respiración y producción neta de la comunidad (Barrón & Duarte, 2009). Se anotaron las horas de recogida de muestras en cada una de las incubaciones para más tarde calcular los flujos de OD y COD con exactitud.

Durante el montaje de las incubaciones se comprobó la ausencia de burbujas de aire en el interior de las bolsas, pues la presencia de aire podría crear un proceso de difusión entre el aire de dichas burbujas y el agua que alteraría los resultados reales de productividad de la comunidad. Además, durante el tiempo de incubación se comprobó de forma continuada la no aparición de burbujas de aire en el interior de las bolsas, que indicaría la saturación de O_2 del agua. Al estudiar comunidades tan productivas, puede ocurrir que, al aislarlas en incubaciones durante mucho tiempo, saturen el agua de O_2 , formándose burbujas dentro de la incubación (ya que las bolsas son impermeables a los gases). Esto provocaría que el rendimiento de la Rubisco

de los organismos fotosintéticos disminuya, alterando los resultados de producción (proceso que no ocurre en el exterior de las incubaciones al no estar el agua aislada (Mass *et al.*, 2009). No se detectó la aparición de dichas burbujas durante el tiempo de incubación.

- *Biodisponibilidad del COD.*

Para analizar la biodisponibilidad del COD liberado por las comunidades estudiadas, se recogieron 300 ml de cada incubación usando jeringas de 50 ml al finalizar el periodo de incubación *in situ*. Este volumen se incubó en 9 botes de vidrio de cierre hermético previamente lavados (uno para cada incubación) durante 14 días en condiciones de oscuridad y temperatura ambiente para medir la proporción de COD lábil y refractario.

El agua recogida se filtró en una proporción 9:1 mediante filtros de 0,2 y 0,8 μm respectivamente. Los filtros de 0,2 μm retuvieron la materia orgánica particulada, plancton y bacterias de la muestra filtrada (270ml), dejando pasar solo COD y agua. El resto del volumen filtrado (30ml) por 0,8 μm retuvo el material anterior a excepción de la comunidad bacteriana <0,8 μm consumidora del COD (Romera-Castillo *et al.*, 2018).

Durante los 14 días de incubación bacteriana, se tomaron muestras de agua (10 ml) con jeringas previamente lavadas con ácido para determinar la concentración de COD cada dos días. También se recogieron muestras de agua (1,5 ml) para evaluar los cambios en la abundancia bacteriana.

- *Biomasa y sedimento.*

Durante el desmontaje de las incubaciones *in situ* se recogió toda la biomasa contenida en el interior de cada incubación. Esta biomasa fue lavada con agua de mar directamente con ayuda de una red de 1 mm de luz de malla, guardándolas en oscuridad y refrigeración hasta su análisis posterior en laboratorio. Cerca de cada incubación, además, se recogió también una muestra de sedimento (cores de 3 cm de diámetro) para medir el contenido en materia orgánica del sedimento posteriormente en el laboratorio.

Análisis de laboratorio

Los análisis de laboratorio se realizaron siguiendo los protocolos establecidos en trabajos previos (Barrón & Duarte 2009; Egea *et al.*, 2018, 2019a, 2019b).

- *Metabolismo de carbono*

Las tasas metabólicas se midieron mediante cambios en la concentración de OD, que fue determinada utilizando una modificación espectrofotométrica del método de valoración Winkler (Pai *et al.*, 1993; Roland *et al.*, 1999). Para ello se recogieron muestras de 15 ml de agua que se fijaron *in situ* inmediatamente después de la recolección añadiendo los reactivos R1 (a base de $MnCl_2$) y R2 (a base de NaOH y KI). Una vez fijadas, las muestras se mantuvieron refrigeradas (4°C) y en oscuridad. Transcurrido un margen de entre 24-72h posteriores a su fijación, las muestras se determinaron en el laboratorio añadiendo R3 (Ácido sulfúrico 10N) y midiendo en espectrofotómetro a 466 nm. La recta patrón usada fue elaborada a partir de una solución madre de KIO_3 0,01 M.

Las diferencias entre las muestras tomadas de las incubaciones en los diferentes momentos de recogida de muestras (M1, M2 y M3) permitieron obtener directamente la respiración de la comunidad (RC) y la producción primaria neta de la comunidad (PPN). Posteriormente, a partir de éstas se pudo calcular la producción primaria bruta de la comunidad (PPB).

Las tasas de respiración de la comunidad por hora (RC^h) fueron estimadas como la diferencia en la concentración de OD entre los momentos de recogida de muestra M2 y M1 (periodo nocturno) dividida por incremento del tiempo entre ambos muestreos siguiendo la fórmula:

$$RC^h \left(\frac{mmolO_2}{m^2d} \right) = \frac{OD_{M2} \left(\frac{mgO_2}{l} \right) - OD_{M1} \left(\frac{mgO_2}{l} \right)}{\Delta T_{T_{M1}-T_{M2}} (h)} \times \frac{Vol (l)}{\text{Área} (m^2)} \times \frac{1(mmolO_2)}{32(mgO_2)}$$

Donde OD_{M2} y OD_{M1} son las concentraciones del tiempo de muestreo M2 y M1 respectivamente, ΔT el tiempo transcurrido entre ambos muestreos y “Vol” y “Área” son respectivamente el volumen y el área de los incubadores.

Las tasas de producción neta de la comunidad por hora (PPN^h) fueron estimadas a partir de la diferencia en las concentraciones de OD entre los momentos de recogida de muestras M3 y M2

(periodo en horas de luz) dividida por el tiempo transcurrido entre ambos muestreos siguiendo la fórmula:

$$PPN^h \left(\frac{mmolO_2}{m^2d} \right) = \frac{OD_{M3} \left(\frac{mgO_2}{l} \right) - OD_{M2} \left(\frac{mgO_2}{l} \right)}{\Delta T_{T_{M2}-T_{M3}} (h)} \times \frac{Vol (l)}{\text{Área} (m^2)} \times \frac{1(mmO_2)}{32(mgO_2)}$$

Donde OD_{M3} y OD_{M2} son las concentraciones de OD de los tiempos de muestreo M3 y M2 respectivamente, ΔT el tiempo transcurrido entre ambos muestreos y "Vol" y "Área" son respectivamente el volumen y el área de los incubadores.

Las tasas de producción primaria bruta por hora (PPB^h) fueron calculadas como la suma de las tasas de RC^h y PPN^h :

$$PPB^h = RC^h + PPN^h$$

Finalmente, las tasas diarias de producción primaria bruta (PPB^d), respiración de la comunidad (RC^d) y producción neta de la comunidad (PPN^d) se estimaron teniendo en cuenta el fotoperiodo real registrado (10,15 h en invierno y 13,28 en verano) durante el experimento siguiendo los cálculos:

$$PPB^d = PPB^h \times \text{Fotoperiodo} (h); RC^d = RC^h \times 24H; PNC^d = PPB^d - RC^d$$

Donde el Fotoperiodo corresponde al número de horas de luz solar en cada día de muestreo. Las tasas diarias de respiración de la comunidad (RC^d) fueron estimadas multiplicando las tasas horarias de respiración de la comunidad (RC^h) por 24 horas, ya que se asumió que la respiración durante la noche era la misma que durante el día.

Las tasas metabólicas calculadas se transformaron a través de los cambios en OD a unidades de carbono, asumiendo cocientes fotosintéticos ($PQ = \text{moles } O_2 : \text{moles } CO_2$) y respiratorios (RQ) de 1, ya que se trata de valores ampliamente utilizados en estudios de praderas marinas (Barrón *et al.*, 2004; Ferguson *et al.*, 2017).

- *Flujos de carbono orgánico disuelto (COD).*

Los flujos de COD fueron estimados a través de los cambios en las concentraciones de COD durante los periodos de luz y oscuridad. En primer lugar, se filtraron las muestras de agua (20 ml) a través de filtros Whatman GF/F (0,7 μm) precombustionados (450 ° C durante 4 h) y se

sumergieron en 0,08 ml de H₃PO₄ (diluido al 30%) a 4 °C en material lavado con ácido (viales de vidrio encapsulados con tapas de silicona-PTFE) hasta su análisis. Las concentraciones de COD se determinaron por oxidación catalítica a alta temperatura (720 °C) y quimioluminiscencia mediante el uso de un analizador Shimadzu TOC-VCPH. Los flujos netos de COD en las horas de luz y oscuridad se calcularon como la diferencia entre las concentraciones de COD final e inicial en las muestras de agua usando la fórmula:

$$\text{Flujo COD} \left(\frac{\text{mmolC}}{\text{m}^2\text{h}} \right) = \frac{\text{COD}_f \left(\frac{\text{mgC}}{\text{l}} \right) - \text{COD}_0 \left(\frac{\text{mgC}}{\text{l}} \right)}{\Delta T_{T_0-T_f} (h)} \times \frac{\text{Vol} (l)}{\text{Área} (\text{m}^2)} \times \frac{1(\text{mmolC})}{12(\text{mgC})}$$

Donde COD_f y COD₀ son las concentraciones de COD en el tiempo final (T_f) e inicial (T₀), ΔT es el tiempo transcurrido entre ambos muestreos, "Vol" y "Área" son el volumen y el área de los incubadores respectivamente.

Los flujos de COD diarios (COD^d) se estimaron mediante la suma del flujo de COD en las horas de luz multiplicado por el fotoperiodo (10,15 h en invierno y 13,28 h en verano) y el flujo de COD por hora de oscuridad multiplicado por las horas de noche siguiendo los cálculos:

$$\begin{aligned} \text{Flujo COD}^d \left(\frac{\text{mmolC}}{\text{m}^2\text{d}} \right) &= \Delta \text{COD}_{M3-M2}^h \left(\frac{\text{mgC}}{\text{l}} \right) \times \text{Fotoperiodo} (h) \\ &+ \Delta \text{COD}_{M2-M1}^h \left(\frac{\text{mgC}}{\text{l}} \right) \times \text{Oscuridad} (h) \end{aligned}$$

Donde ΔCOD_{M3-M2}^h es el flujo de COD durante las horas de luz y ΔCOD_{M2-M1}^h el flujo de COD durante las horas de oscuridad.

Cuando el flujo neto de COD es positivo, indica que la comunidad actúa como productora neta de COD (es decir, actúa como fuente de COD al medio marino) y cuando es negativo, indica que la comunidad actúa como una consumidora neta de COD (es decir, es dependiente del COD proveniente de otros ecosistemas).

- *Biomasa de la comunidad y materia orgánica del sedimento*

En el laboratorio las muestras de biomasa recogidas de los incubadores fueron secadas a 60°C durante 4 días. Una vez secas se pesaron para estimar la biomasa completa de cada muestra en gramos de peso seco.

La determinación de la materia orgánica (MO) en sedimento se llevó a cabo mediante el método de pérdida por ignición (LOI), usado previamente en otros estudios con angiospermas marinas (Samper-Villarreal *et al.*, 2016). Los cores de sedimento recogidos cerca de cada incubación también fueron secados a 60°C y, una vez secos, se pesaron aproximadamente 4 g de cada muestra, que fueron introducidos en un horno mufla a 550 °C durante 5 horas. De esta forma, la materia orgánica presente en la muestra desaparece, obteniéndose cenizas inorgánicas. Finalmente, a partir de la diferencia entre el peso de estas cenizas (PC) y el peso seco del sedimento inicial (PS) nos da el contenido en materia orgánica del sedimento.

$$MO = PS - PC$$

- Biodisponibilidad del COD

Las incubaciones bacterianas se mantuvieron durante 14 días en oscuridad a temperatura ambiente. Para evitar la limitación del crecimiento bacteriano por una baja disponibilidad de nutrientes, se mantuvieron en cada tratamiento concentraciones en torno a 2 µM de fosfato y 10 µM de amonio mediante la adición de estos nutrientes cada 2 días a cada uno de los tratamientos (Rejas *et al.*, 2012). A lo largo del período de 14 días, se tomaron muestras de COD (10ml) y abundancia bacteriana (1,5ml).

En este estudio consideramos la fracción biodisponible del COD al COD que es utilizado por las bacterias heterótrofas en días. Según la mayoría de estudios previos sobre las tasas de degradación de COD, la fracción lábil de COD suele consumirse entre los primeros 5-7 días (Romera-Castillo *et al.*, 2018). Así pues, el COD lábil presente en la incubación (COD_L) se estima como la diferencia entre la concentración de COD al final y al inicio del periodo de incubación bacteriano. La concentración de COD al final del periodo de incubación bacteriano indica el COD refractario presente en la incubación (COD_R). El ratio COD_R:COD_L informa si la comunidad tiende a producir más DOC_R o DOC_L. COD_R:COD_L > 1 indica que la muestra presenta mucho COD_R respecto a COD_L ; si COD_R:COD_L < 1 nos indica que hay mucho COD_L respecto a COD_R. El porcentaje de COD_R calculado indica el tanto por ciento de COD refractario en relación al total del COD, a mayor porcentaje mayor potencial como sumidero de C.

Para analizar la abundancia bacteriana, las muestras de 1,5ml se fijaron con glutaraldehído (Sigma-Aldrich) a un 3% del volumen de la muestra recogida (es decir, 750 µl). Posteriormente se dejaron 10 minutos en oscuridad a temperatura ambiente y finalmente se congelaron a -80°C

hasta su análisis. La abundancia bacteriana fue medida con citometría de flujo (FACSAria) en el Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados (IMEDEA-CSIC), mediante el método descrito por Del Giorgio *et al.* (1997).

Análisis estadístico

Los efectos de la comunidad y la estación en cada variable respuesta se examinaron utilizando modelos lineales (ANOVA de 2 vías y modelos lineales generalizados (GLM)). Antes de llevar a cabo cualquier análisis estadístico, se evaluaron los supuestos de normalidad (prueba de normalidad de Shapiro-Wilk) y homocedasticidad (prueba de Bartlett de homogeneidad de la varianza) y el examen de los residuos de todos los modelos lineales. Cuando se cumplieron los supuestos de normalidad y homocedasticidad se aplicó ANOVA de 2 vías; cuando no se cumplieron dichos supuestos, se examinaron los efectos de los factores mediante GLM.

Por tanto, para la evaluación estadística de la significación entre los factores *Estación* (verano, invierno) y *Comunidad* (*C. nodosa*, *H. incrassata*, Mixta) la PPB y todos los flujos de COD excepto COD_L se analizaron mediante el test paramétrico ANOVA de 2 vías, mientras que las diferencias estadísticas entre los factores para las variables PPN, RC, COD_L y la biomasa de la comunidad fueron analizadas aplicando modelos lineales generalizados (GLM). Para cada variable respuesta analizada mediante GLM, se seleccionó la estructura de error familiar específica y una función de enlace para alcanzar los supuestos de linealidad, homogeneidad de varianzas y ausencia de sobredispersión, que se verificaron mediante inspección visual de residuos y gráficos Q-Q. La PPN y la RC fueron modeladas usando distribución Gamma, mientras que el COD_L fue modelado usando distribución Gaussian y la biomasa de la comunidad mediante distribución de Poisson.

Para todas las pruebas estadísticas se estableció un nivel de confianza del 95%, por lo que para todas las pruebas el nivel de significación (α) establecido fue de 0,05. Cuando se encontraron diferencias significativas, se aplicó la prueba post-hoc de Tukey para comparar tanto los niveles como los factores de interacción. Los análisis estadísticos se calcularon con el software estadístico R 3.0.2 (R Development Core Team 2013).

RESULTADOS

Parámetros abióticos y comunidades bentónicas.

La temperatura media diaria del agua, medida durante los días de las incubaciones, varía entre 25,6 – 29,2 °C en verano y 14,9 – 16,4 °C en invierno (Tabla 1). La irradiancia media registrada bajo el agua durante los días de las incubaciones osciló entre 0 – 55111,5 luxes en verano y 0 – 6200 luxes en invierno, siendo los mínimos valores registrados durante las horas nocturnas y los máximos al mediodía (entre las 13:30 h – 14:30 h) (Tabla 1).

Condiciones ambientales		
Estación	Temperatura (°C)	Irradiancia (luxes)
Verano	27	1425,33
Invierno	15,7	606,13

Tabla 1: Temperatura (°C) e irradiancia (luxes) medias en las diferentes estaciones de muestreo (verano e invierno).

La media de la biomasa de las comunidades no difirió significativamente entre los tratamientos (estación/comunidad), aunque todas las comunidades mostraron biomasa más bajas en verano que en invierno, encontrando en ambas estaciones su punto máximo en las comunidades mixtas y los valores mínimos en las comunidades de *C. nodosa* (Tabla 2). En las comunidades mixtas, *H. incrassata* fue claramente el macrófito dominante, siendo la proporción de *C. nodosa* respecto al total de la biomasa del $17 \pm 4,73$ % en verano y $5 \pm 0,55$ % en invierno (Tabla 2). El contenido materia orgánica fue muy similar para todos los sedimentos, con valores ligeramente mayores en los recogidos en verano en las praderas de *C. nodosa*. (Tabla 3).

Biomasa						
Estación	Verano			Invierno		
Comunidad	<i>C. nodosa</i>	<i>Mixta</i>	<i>H. Incrassata</i>	<i>C. nodosa</i>	<i>Mixta</i>	<i>H. Incrassata</i>
<i>PS (g m⁻²) ± SE</i>	$61 \pm 7,22$	$387 \pm 72,60$ [17 ± 4,73]	$187 \pm 78,14$	$315 \pm 276,15$	$574 \pm 251,15$ [5 ± 0,55]	$552 \pm 82,40$

Tabla 2: Biomasa (g m⁻²) de las diferentes comunidades (*C. nodosa*, mixta y *H. incrassata*) para las diferentes estaciones de muestreo (verano e invierno). Entre corchetes ([]) el porcentaje (%) de *C. nodosa* en relación con el total de la biomasa de las comunidades mixtas. Los datos se expresan como media ± error estándar (SE).

Materia orgánica						
Estación	Verano			Invierno		
Comunidad	<i>C. nodosa</i>	<i>Mixta</i>	<i>H. Incrassata</i>	<i>C. nodosa</i>	<i>Mixta</i>	<i>H. Incrassata</i>
<i>M.O. (g m⁻²)</i> <i>± SE</i>	0,168 ± 0,023	0,133 ± 0,005	0,126 ± 0,004	0,125 ± 0,004	0,142 ± 0,006	0,128 ± 0,008

Tabla 3: Materia orgánica (M.O.) (g m⁻²) de las diferentes comunidades (*C. nodosa*, mixta y *H. incrassata*) para las diferentes estaciones de muestreo (verano e invierno). Los datos se expresan como media ± error estándar (SE).

Metabolismo de carbono

Los ratios diarios de producción primaria bruta (PPB) difirieron significativamente tanto entre comunidades como entre estaciones, mientras que los valores diarios de respiración de la comunidad (RC) difirieron entre estaciones pero no entre comunidades. La PPB y la RC mostraron valores más elevados en verano que en invierno (Tabla 4, Fig. 7b). Tanto en verano como en invierno, las comunidades dominadas por las praderas mixtas fueron las que presentaron una mayor PPB (170,703 mmol C m⁻²d⁻¹ en verano y 38,680 mmol C m⁻²d⁻¹ en invierno) y RC (136,347 mmol C m⁻²d⁻¹ en verano y 20,5 mmol C m⁻²d⁻¹ en invierno), mientras que la comunidad dominada por *H. incrassata* presentó los valores más bajos (PPB: 80,225 mmol C m⁻²d⁻¹ en verano, 8,439 mmol C m⁻²d⁻¹ en invierno; CR: 77,332 mmol C m⁻²d⁻¹ en verano, 2,936 mmol C m⁻²d⁻¹ en invierno).

La producción primaria neta (PPN) solamente fue afectada significativamente por el tipo de comunidad, y no difirió entre verano e invierno. Sin embargo, si se encontraron diferencias significativas en verano entre la comunidad dominada por *H. incrassata* y el resto de las comunidades de esa estación (Tabla 4; Fig. 7c), siendo la del alga invasora significativamente menor. Al igual que para las variables anteriores, los valores máximos se registraron en las comunidades dominadas por praderas mixtas (34,357 mmolC m⁻²d⁻¹ en verano, 18,180 mmol C m⁻²d⁻¹ en invierno) y los valores mínimos se observaron en las comunidades de *H. incrassata* (2,894 mmolC m⁻²d⁻¹ en verano, 5,503 mmolC m⁻²d⁻¹ en invierno). Todas las praderas presentaron PPN positivas, siendo por tanto comunidades autotróficas.

Tabla 4: Resultados del análisis multiparamétrico ANOVA-2 vías que examina el efecto del tipo de comunidad (*C. nodosa*, mixta y *H. incrassata*) y estación de muestreo (verano e invierno) en las tasas diarias de producción primaria bruta de la comunidad (PPB) y resultados del análisis de modelos lineares generalizados (GLM) que examinan el efecto de estos factores en las tasas diarias de respiración de la comunidad (RC) y tasas diarias de producción primaria neta (PPN). El asterisco (*) indica las diferencias significativas en p-valor < 0.05 en la tabla de ANOVA.

PPB				
	<i>Df</i>	<i>Media Sq</i>	<i>Valor F</i>	<i>Pr(>F)</i>
<i>Comunidad</i>	2	5959	37,34	<0.001 *
<i>Estación</i>	1	56791	355,86	<0.001 *
<i>Comunidad:Estación</i>	2	1851	11,60	0,002 *
<i>Residuales</i>	12	160		

CR				
	<i>Estimado</i>	<i>Error Sq</i>	<i>t-valor</i>	<i>Pr(> t)</i>
<i>Intercept</i>	0,0079506	0.0013069	6,083	<0,001
<i>Comunidad</i>	0.0049810	0.0024954	1.996	0.069
<i>Estación</i>	0.0883885	0.0158904	5.562	<0.001
<i>Comunidad:Estación</i>	0.2392020	0.0582269	4.108	0.002

PPN				
	<i>Estimado</i>	<i>Error Sq</i>	<i>t-valor</i>	<i>Pr(> t)</i>
<i>Intercept</i>	0,031198	0,009421	3,311	0,006
<i>Comunidad</i>	0,225651	0,078134	2,888	0,014
<i>Estación</i>	0,039010	0,023201	1,681	0,119
<i>Comunidad:Estación</i>	-0,142013	0,093343	-1,521	0,154

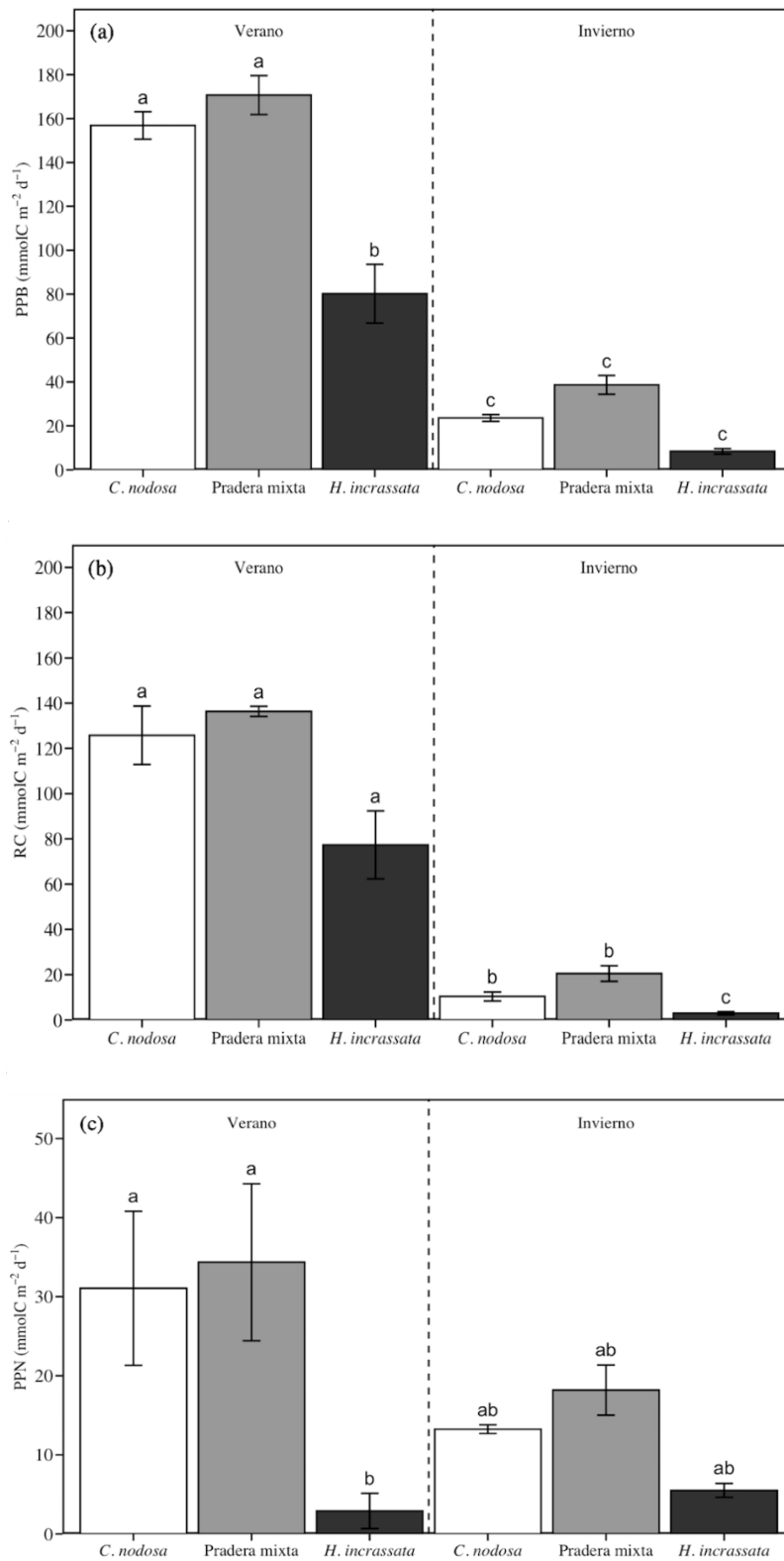


Figura 7: (a) Producción primaria bruta (PPB), (b) Respiración de la comunidad y (c) producción primaria neta (PPN), para las tres comunidades de macrófitos durante las dos estaciones del año. Los datos se

expresan como media \pm error estándar. Las letras situadas sobre las barras indican diferencias significativas entre comunidades y estaciones.

Debido a que las praderas mixtas presentan una biomasa total considerablemente más elevada para una misma área muestreada y a la diferencia de biomasa entre *C. nodosa* y *H. incrassata* que presentan dichas praderas, también se analizaron los resultados de la PPN en función del peso seco. Podemos ver así, que la PPN fue afectada tanto por el tipo de comunidad como por la estación de muestreo. En verano no existen diferencias significativas entre la PPN de las praderas mixtas y las praderas de *H. incrassata*, pero si entre estas y las praderas de *C. nodosa* (Tabla 5), siendo la de esta planta significativamente mayor. En invierno, en cambio, solo se encuentran diferencias significativas entre las praderas *C. nodosa* y las de *H. incrassata*, viéndose que para esta estación las praderas mixtas no difieren significativamente con el resto de praderas (Tabla 5).

Tabla 5: Metabolismo del carbono para cada comunidad y estación. PPB: Producción primaria bruta en mmolC*PS*d^{-1} , RC: Respiración de la comunidad en mmolC*PS*d^{-1} , PPN: Producción primaria neta en mmolC*PS*d^{-1} . Los datos se expresan como media \pm error estándar.

Metabolismo del carbono (mmolC*PS*d^{-1})

Estación	Comunidad	PPB + SE	RC + SE	PPN +SE
Verano	<i>C. nodosa</i>	2,635 + 0,19	-0,088 + 0,01	0,111 + 0,01 ^a
	<i>Mixta</i>	0,480 0,11	-0,016 + 0,00	0,021 + 0,01 ^{bc}
	<i>H. incrassata</i>	0,752 + 0,4	-0,030 + 0,02	0.026 + 0,01 ^{bc}
Invierno	<i>C. nodosa</i>	0,564 + 0,15	-0,011 0,00	0,045 + 0,01 ^c
	<i>Mixta</i>	0,047 + 0,01	-0,001 + 0,00	0,004 + 0,00 ^{bcd}
	<i>H. incrassata</i>	0,015 + 0,00	0,000 + 0,00	0,001 + 0,00 ^d

Flujos de carbono orgánico disuelto

El flujo de carbono orgánico disuelto (COD) muestra valores significativamente diferentes entre las comunidades estudiadas y las estaciones de muestreo, pero no se ve un efecto en la interacción de ambos factores en estos flujos (Tabla 6).

Observando la concentración de COD diaria podemos ver que el flujo neto de éste siguió un patrón estacional en las comunidades bentónicas, mostrando valores más altos durante el verano y más bajos durante el invierno. En verano las tres comunidades actuaron como productoras netas de COD (Fig. 8a). En invierno, en cambio, solo las comunidades dominadas por *C. nodosa* mostraron valores positivos de COD (Fig. 8a), mientras que tanto las comunidades mixtas como las dominadas por *H. incrassata* actuaron como consumidoras netas de COD.

El mayor flujo de liberación de COD se produjo durante el periodo de luz en la comunidad de *C. nodosa* tanto en verano como en invierno (Fig. 8b). En verano ($10,91 \text{ mmol C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) el flujo de COD diurno en *C. nodosa* fue significativamente mayor que en el resto de comunidades y en invierno ($9,09 \text{ mmol C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) significativamente mayor que las comunidades de *H. incrassata* (Fig. 8b).

Tabla 6: Resultados del análisis multiparamétrico ANOVA-2 vías que examina el efecto del tipo de comunidad (*C. nodosa*, mixta y *H. incrassata*) y estación de muestreo (verano e invierno) en el flujo diario de carbono orgánico disuelto (COD), carbono orgánico disuelto en las horas diurnas (CODd) y carbono orgánico disuelto en las horas nocturnas (CODn). El asterisco (*) indica las diferencias significativas en p -valor < 0.05

COD				
	Df	Media Sq	Valor F	Pr(>F)
Comunidad	1	29793	106,741	<0.001 *
Estación	2	7891	28,269	<0.001 *
Comunidad:Estación	2	295	1,057	0,378
Residuales	12	279		
CODd				
	Df	Media Sq	Valor F	Pr(>F)
Comunidad	1	6,64	3,144	0,102
Estación	2	79,44	37,631	<0.001 *
Comunidad:Estación	2	0,96	0,453	0,646
Residuales	12	2,11		
CODn				
	Df	Media Sq	Valor F	Pr(>F)
Comunidad	1	33,35	15,563	0,00195 *
Estación	2	2,82	1,314	0,30473
Comunidad:Estación	2	1,12	0,523	0,60575
Residuales	12	2,14		

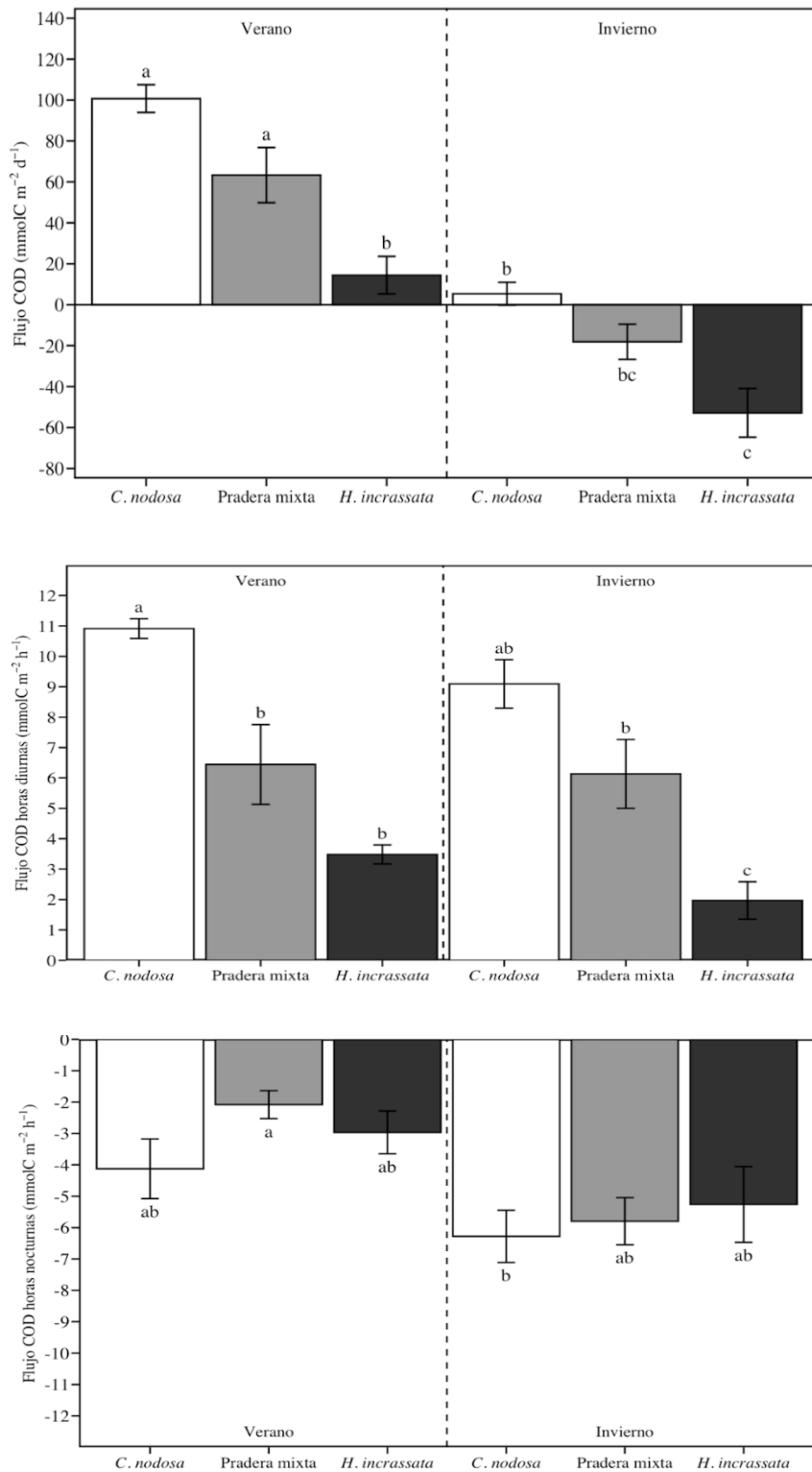


Figura 8: (a) Flujo neto de carbono orgánico disuelto (COD) ($\text{mmolC m}^{-2} \text{d}^{-1}$), (b) flujo de carbono orgánico disuelto durante las horas diurnas (CODd) ($\text{mmolC m}^{-2} \text{h}^{-1}$) y (c) flujo de carbono orgánico disuelto durante las horas nocturnas (CODn) ($\text{mmolC m}^{-2} \text{h}^{-1}$) en las tres comunidades de macrófitos durante las dos épocas del año estudiadas. Los datos se expresan como media \pm error estándar. Las letras situadas sobre las barras indican diferencias significativas entre comunidades y estaciones.

Se observó una correlación significativa lineal y positiva ($r=0.8$) entre PPN y los flujos de COD.

Biodisponibilidad del carbono orgánico disuelto

En cuanto a la biodisponibilidad de los flujos de COD, se analizó el efecto de los factores *Comunidad* y *Estación* sobre las fracciones de COD (COD_L: lábil y COD_R: refractario). Para el COD_L no se encontraron diferencias significativas para ninguno de los factores estudiados, mientras que la fracción COD_R mostró diferencias significativas para ambos factores (Tabla 7). Los valores de COD_R fueron más elevados en verano que en invierno, como también lo fue el porcentaje de refractariedad (Tabla 8, Fig. 9). Asimismo, COD_R fue más elevado en las praderas mixtas, pero el % de refractariedad fue mayor en las comunidades dominadas por *C. nodosa*, siendo las de *H. incrassata* las que presentaron el menor porcentaje (Tabla 8).

Por otro lado, el ratio COD_R:COD_L es significativamente diferente para las diferentes comunidades y estaciones de muestreo (Tabla 7), siendo el ratio mayor en verano así como para las comunidades dominadas por *C. nodosa* (Tabla 8; Fig 9).

Tabla 7: Resultados de los análisis multiparamétricos ANOVA - 2 vías que examinan el efecto del tipo de comunidad (*C. nodosa*, mixta y *H. incrassata*) y estación de muestreo (verano e invierno) sobre la biodisponibilidad de los flujos de carbono orgánico disuelto (COD). COD_L: fracción lábil de los flujos de COD expresada en mg l⁻¹; COD_R: fracción refractaria de los flujos de COD expresada en mg l⁻¹ y %. COD_R:COD_L: Ratio entre las dos fracciones de COD (COD_R/COD_L). El asterisco (*) indica las diferencias significativas en p-valor < 0,05.

COD _L (mg l ⁻¹)				
	Estimado	Error Sq	t-valor	Pr(> t)
<i>Comunidad</i>	1,637	8,08e-01	2,025	0,066
<i>Estación</i>	1,01e-15	8,08e-01	0,000	1
<i>Comunidad:Estación</i>	-1,20e-01	1,143	-0,105	0,918
COD _R (mg l ⁻¹)				
	Df	Media Sq	Valor F	Pr(>F)
<i>Comunidad</i>	2	2,007	68,64	<0.001 *
<i>Estación</i>	1	6,372	217,94	<0.001 *
<i>Comunidad:Estación</i>	2	0,678	23,20	<0.001 *
<i>Residuales</i>	12	0,029		

COD_R (%)				
	<i>Df</i>	<i>Media Sq</i>	<i>Valor F</i>	<i>Pr(>F)</i>
<i>Comunidad</i>	2	767,7	6,228	0,014 *
<i>Estación</i>	1	1300,5	10,549	0,007 *
<i>Comunidad:Estación</i>	2	123,2	0,999	0,397
<i>Residuales</i>	12	123,3		
COD_R:COD_L				
	<i>Df</i>	<i>Media Sq</i>	<i>Valor F</i>	<i>Pr(>F)</i>
<i>Comunidad</i>	2	0,6842	14,889	<0.001 *
<i>Estación</i>	1	1,0272	22,353	<0.001 *
<i>Comunidad:Estación</i>	2	0,2603	5,665	0,019 *
<i>Residuales</i>	12	0,0460		

Tabla 8: Biodisponibilidad de los flujos de carbono orgánico disuelto (COD) en cada comunidad y estación. COD_L: fracción lábil de los flujos de COD expresada en mg l⁻¹; COD_R: fracción refractaria de los flujos de COD expresada en mg l⁻¹ y %. COD_R:COD_L: Ratio entre las dos fracciones de COD (COD_R/COD_L). Los datos se expresan como media ± error estándar. Al lado de cada valor, los superíndices indican diferencias significativas entre comunidades y estaciones.

Biodisponibilidad						
Estación	<i>Verano</i>			<i>Invierno</i>		
	<i>C. nodosa</i>	<i>Mixta</i>	<i>H. Incrassata</i>	<i>C. nodosa</i>	<i>Mixta</i>	<i>H. Incrassata</i>
COD _L (mg l ⁻¹)	1,76 ± 0,15 ^a	3,46 ± 1,6 ^b	3,4 ± 0,35 ^b	1,77 ± 0,24 ^a	3,59 ± 1,28 ^b	3,36 ± 0,25 ^b
COD _R (mg l ⁻¹)	2,57 ± 0,1 ^a	3,09 ± 0,05 ^b	1,39 ± 0,03 ^{cd}	0,93 ± 0,1 ^c	1,58 ± 0,18 ^d	0,97 ± 0,03 ^c
COD _R (%)	59 ± 3 ^a	53 ± 12 ^a	29 ± 2 ^b	35 ± 4 ^b	34 ± 8 ^b	22 ± 1 ^b
COD _R : COD _L	1,5 ± 0,17 ^a	0,6 ± 0,06 ^b	0,4 ± 0,04 ^b	0,5 ± 0,1 ^b	0,4 ± 0,11 ^b	0,3 ± 0,03 ^b

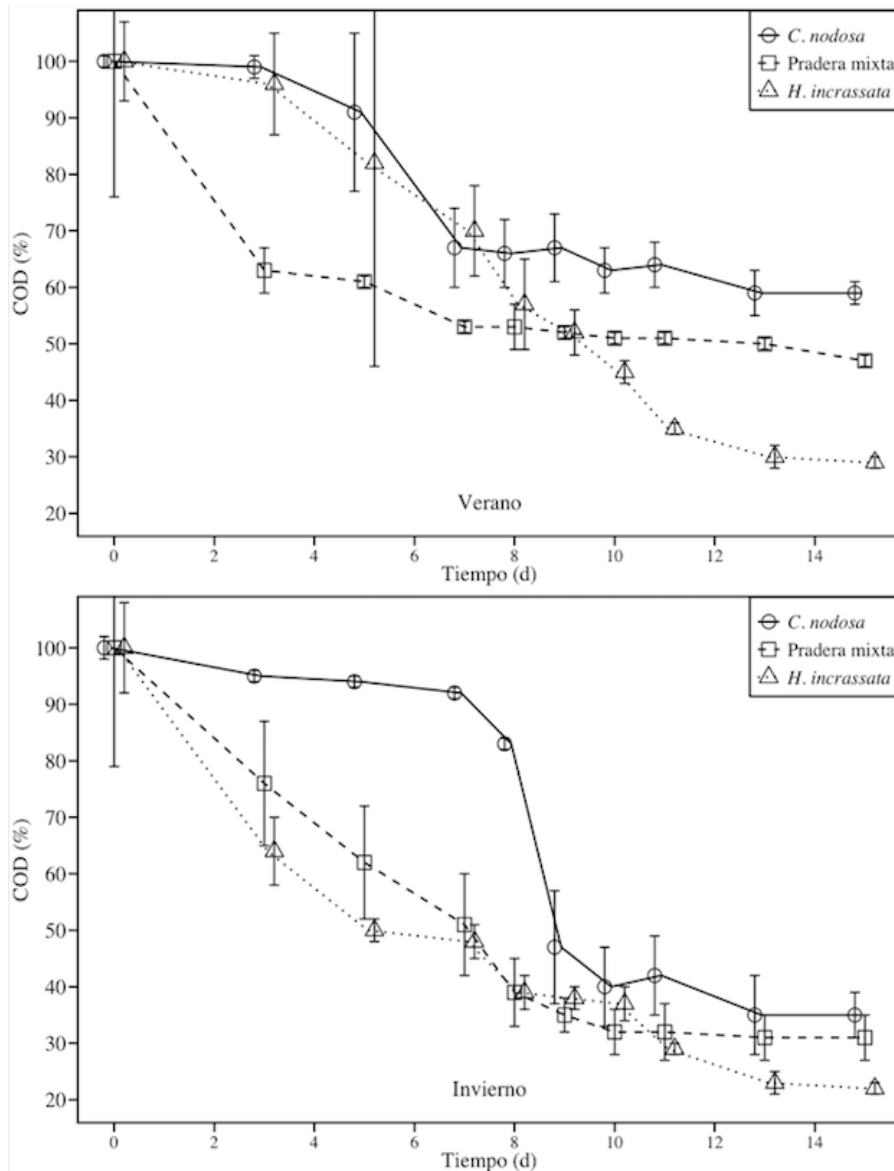


Figura 9: Consumo diario de COD por las bacterias para las diferentes comunidades estudiadas (*C. nodosa*, mixta y *H. incrassata*) en verano (arriba) e invierno (abajo), expresados en %.

Respecto a la evolución temporal del COD en los cultivos bacterianos, se produjo una disminución de la concentración de COD durante los primeros 7 días aproximadamente (Fig. 9), coincidiendo con el crecimiento exponencial bacteriano (Tabla 9), que tuvo lugar sobre el 4-5 día de incubación bacteriana de las 3 comunidades estudiadas. En esos primeros días de incubación, el COD procedente de las comunidades mixtas presentó la disminución más abrupta en sus concentraciones para ambas estaciones y los exudados de *C. nodosa* presentaron la menor disminución. En una segunda fase de incubación, entre los días 7 al 15, las

concentraciones de COD tendieron a una pequeña disminución o incluso a un estancamiento final (Fig. 9).

Si observamos la abundancia bacteriana para cada comunidad (Tabla 9), podemos ver que ésta aumentó de manera similar en todos los cultivos procedentes de cada comunidad estudiada durante los exudados de COD iniciales. En torno al tercer día de incubación aparece el pico máximo de crecimiento bacteriano. A partir de ahí la comunidad bacteriana disminuye de manera continua hasta llegar a una fase estacionaria de crecimiento en torno al día 9 hasta el 15 (día final del cultivo). Podemos ver que las comunidades de *C. nodosa* presentan una mayor abundancia de bacterias inicial que el resto de comunidades y que la menor abundancia es la registrada en las comunidades de *H. incrassata* (Tabla 9).

Tabla 9: Abundancia bacteriana (células ml⁻¹) en cada comunidad y estación a lo largo de los 15 días de incubación.

<i>Abundancia bacteriana</i>							
<i>Estación</i>		<i>Verano</i>			<i>Invierno</i>		
<i>Comunidad</i>		<i>C. nodosa</i>	<i>Mixta</i>	<i>H. incrassata</i>	<i>C. nodosa</i>	<i>Mixta</i>	<i>H. incrassata</i>
<i>Día</i>	0	127536	179774	73019	108071	157268	64634
	3	155192	199863	91062	135786	173605	85369
	5	114062	146036	72296	95527	144349	62911
	7	90415	90735	43998	85214	89048	34613
	8	71692	75056	42987	72576	66208	33602
	9	64661	62906	41458	71922	54058	32073
	10	62076	46779	36828	57004	37931	27443
	11	61462	42113	33673	54723	33265	23483
	13	61202	36438	31114	53421	27590	21357
	15	60976	29770	29120	52870	20922	20063

DISCUSIÓN

Este estudio demostró que la invasión del alga tropical *H. incrassata* disminuye significativamente el metabolismo del C y los flujos de carbono orgánico disuelto (COD) localmente frente a los valores de las comunidades nativas dominadas por la angiosperma marina *C. nodosa*. Por otro lado, la refractariedad del COD procedente de cada comunidad también difirió entre praderas de plantas nativas vs. las dominadas por el alga invasora *H. incrassata*, influyendo por tanto al consumo bacteriano. También se muestra cómo la estación del año puede aumentar o disminuir estos efectos, ya que se encontraron diferentes respuestas en invierno y verano.

Metabolismo del carbono.

Todas las comunidades dominadas por los macrófitos objeto de estudio (*C. nodosa*, praderas mixtas y *H. incrassata*) presentan valores positivos en la producción primaria neta (PPN) para ambas estaciones de muestreo, lo que significa que el conjunto de la comunidad allí presente es autotrófico, comportándose pues los tres tipos de sistemas mayormente como sumideros de C. No obstante, observamos que las tasas metabólicas cuando *H. incrassata* está presente son mucho menores que cuando *C. nodosa* crece en solitario. Así pues, la interacción entre *C. nodosa* y una macroalga tropical con tasas metabólicas diferentes como es *H. incrassata*, cambia la productividad del sistema, y las praderas de *C. nodosa* colonizadas por *H. incrassata* (praderas mixtas) sufren una disminución de la producción de la comunidad.

Tal y como se ha comentado, las fanerógamas marinas son uno de los ecosistemas más productivos del planeta (Duarte & Chiscano, 1999; Nordlund *et al.*, 2018), sustentando no solamente a dichos ecosistemas sino también a otros sistemas adyacentes (Unsworth & Cullen, 2010). A pesar de no alcanzar los valores de productividad de otras fanerógamas como *Posidonia oceanica* (Marx, 2019), *C. nodosa* muestra una elevada PPN por m². Estos resultados concuerdan con estudios previos (Egea *et al.*, 2019a) y el rango de valores son similares a los descritos por Duarte *et al.* (2010). Por su parte, *H. incrassata* presenta tasas de PPN significativamente (entre aproximadamente 3 y 10 veces) más bajas, en concordancia con otro estudio donde se observó que en invierno la PPN alcanza incluso valores negativos debido a las bajas temperaturas (Marx, 2019).

Debido a la relación de la PPN con los flujos de COD, la disminución de esta productividad provocará la disminución de dichos flujos. Esta reducción de los flujos de COD podría tener consecuencias importantes para todo el ecosistema, generando una menor concentración de C disponible tanto para el propio sistema como para su exportación (Mckay *et al.*, 2017; Egea *et al.*, 2018). Además, una menor producción significa que disminuye la capacidad de secuestro de CO₂ de la atmósfera, reduciendo así el potencial como sumidero de C y, por lo tanto, de efecto amortiguador del cambio climático (Nellemann *et al.*, 2009; Duarte *et al.*, 2013)

En este trabajo, los análisis llevados a cabo estudiaron las variables metabólicas según el área (m²), lo que no mostró un efecto claro de la invasora, viéndose que en verano las praderas mixtas presentaban una PPN similar a las de *C. nodosa*; esto es debido a que las praderas mixtas presentan una biomasa total considerablemente más elevada para una misma área muestreada. Al normalizar los resultados de la PPN en función de los gramos de peso seco, podemos observar que, en verano, debido a la elevada proporción de biomasa de *H. incrassata* presente en las comunidades mixtas, esta PPN difiere significativamente de las praderas dominadas por *C. nodosa*, presentando valores muy similares a los de las praderas dominadas por *H. incrassata* (Tabla 9), viendo que claramente la presencia de dicha alga disminuye la producción de la comunidad. En invierno, en cambio, en las comunidades mixtas predomina la PPN llevada a cabo por *C. nodosa*, ya que, al tratarse de un alga tropical, las temperaturas invernales para *H. incrassata* se encuentran lejos de sus niveles óptimos provocando que no se encuentren diferencias significativas entre la PPN de las praderas dominadas por *C. nodosa* y las mixtas.

Además, el verano implica una mayor irradiancia y un aumento de la temperatura, lo que pudo influenciar positivamente la producción de los macrófitos. Por tanto, el aumento de la temperatura y la irradiancia pudo favorecer las tasas metabólicas, generándose un aumento significativo de la producción primaria bruta (PPB) y la respiración de la comunidad (RC) en verano. Estos resultados concuerdan con los patrones encontrados en plantas terrestres (Davidson & Janssens 2006) y estudios previos de fanerógamas marinas (Adams *et al.*, 2017).

La temperatura óptima para *C. nodosa* oscila entre los 17-25°C, lo que explica, en parte, la mejora de la producción en verano, estación en la que se registran estas temperaturas (Lee *et al.*, 2007). En invierno se registran temperaturas alrededor de los 14,9-16,4 °C, que, a pesar de no estar dentro de los valores óptimos para *C. nodosa*, siguen dentro del rango tolerable para las actividades metabólicas de la planta; aun así y debido a que en invierno la irradiancia disminuye, disminuye su productividad en relación al verano (Barrón *et al.*, 2014). *H. incrassata*, al tratarse de una especie tropical, necesita temperaturas mayores para desarrollar sus

funciones metabólicas, encontrando el límite de mantenimiento de sus funciones básicas a temperaturas cercanas a los 15°C (Lee *et al.*, 2007). Las temperaturas registradas en invierno se encuentran cerca de este límite, motivo por el que la PPN registrada en las comunidades dominadas por *H. Incrassata* es significativamente menor en invierno que en verano.

Este resultado evidencia que un aumento en la temperatura puede producir un incremento en la producción de la comunidad de macrófitos marinos cuando no se acercan a su límite de tolerancia térmica, o cuando no están sometidos a otro factor o factores de estrés que pueden producirse en el sistema, como es el caso de la aparición de algas invasoras como *H. incrassata* que, en los resultados de este estudio, ha demostrado reducir la PPN de las comunidades en las que habita.

Según las predicciones para el cambio climático (IPCC 2013), un cambio en las condiciones climáticas consecuencia de éste puede hacer que las temperaturas ahora observadas en verano sean registradas en momentos más tempranos del año y que las temperaturas estivales sean más elevadas en el futuro. Estos fenómenos podrían favorecer el desarrollo de las especies invasoras tropicales como *H. incrassata* en el Mediterráneo (Vaquer-Sunyer *et al.*, 2018) y aumentar su capacidad para competir con macrófitos como fanerógamas marinas (Davis & Fourqurean 2001). Asimismo, el aumento de la temperatura podría tener impactos directos negativos en las especies nativas (ej. aumento de la mortalidad en *Posidonia*; Marbà *et al.*, 2010), si bien es cierto que *C. nodosa* es una especie más termófila y mejor adaptada a las temperaturas elevadas (Savva *et al.*, 2018). Este contexto de calentamiento, en última instancia, podría dar como resultado cambios en la estructura de la comunidad en entornos costeros.

Por lo tanto, el incremento de la productividad de las comunidades de *C. nodosa* se encuentra altamente influenciado por factores externos como son la temperatura y la presencia de especies invasoras que compiten por el flujo de nutrientes (Martin *et al.*, 2008; Cox *et al.*, 2015), lo que, debido a la relación de esta productividad con los flujos de COD registrados, estos factores tendrán también un efecto sobre dichos flujos, condicionando la capacidad de estos ecosistemas costeros poco profundos como potenciales sumideros de C.

Flujos de carbono orgánico disuelto.

Debido a su alta productividad, las praderas de macrófitos marinos contribuyen de un modo muy relevante a la captación y retirada de C en las zonas costeras (Nellemann *et al.*, 2009) y son importantes productores netos de COD (Barrón & Duarte 2009; Barrón *et al.*, 2014). Según

Barrón *et al.* (2014) la exportación neta de COD global de praderas marinas representa el 46% de la producción primaria neta (PPN) global de praderas marinas.

En el contexto de nuestro estudio, las praderas de *C. nodosa* son las mayores productoras de COD (85% del COD de *H. incrassata*), mostrando diferencias significativas con los flujos de COD de las comunidades dominadas por *H. incrassata*. Por lo tanto, la interacción de *C. nodosa* con *H. incrassata* (praderas mixtas), tiende a reducir los flujos de COD de la comunidad. Estudios previos también muestran una tendencia estacional significativa entre los flujos de COD de las comunidades de fanerógamas (Barrón *et al.*, 2009; Barrón *et al.*, 2014). Los patrones observados muestran que los flujos netos de COD disminuyen en invierno y aumentan en verano alcanzando sus valores máximos; además, esta variación es mayor para las comunidades dominadas por fanerógamas marinas (Ziegler & Benner, 1999; Barrón & Duarte, 2009). Los resultados de nuestro estudio confirman esta relación, mostrando diferencias significativas entre los flujos de COD para las diferentes estaciones de muestreo.

Además, el coeficiente de correlación encontrado entre el flujo neto de este COD y la PPN de la comunidad nos indica que existe una cierta relación entre dichas variables. Por lo tanto, como consecuencia de la disminución de la PPN en invierno, las comunidades en las que predomina la presencia de *H. incrassata* (praderas mixtas y praderas mono-específicas de *H. incrassata*) fueron consumidoras netas de COD, ya que la reducción de la producción en esa estación hace que domine la parte heterotrófica de la comunidad. Por lo que, la alta productividad en las comunidades costeras con vegetación parece estar vinculada a los flujos netos de COD y, por tanto, cualquier factor que contribuya a aumentar la producción primaria de estas comunidades (temperatura, nutrientes, etc.) puede desencadenar flujos más altos de COD, como se ha demostrado recientemente para praderas de fanerógamas marinas (Egea *et al.*, 2018; Egea *et al.*, 2019b).

Nuestros resultados también mostraron que todas las comunidades presentan una mayor liberación neta de COD durante las horas diurnas que en las horas nocturnas, lo cual es similar a los resultados de estudios previos en fanerógamas marinas (Maher & Eyre, 2010; Apostolaki *et al.*, 2011; Barrón *et al.*, 2014). Esto puede sugerir que una fracción de la producción primaria se excreta directamente en la forma de COD, o que la actividad fotosintética de las plantas y la posterior oxigenación del sedimento puede favorecer la actividad microbiana y favorecer así la liberación de COD (Stoderegger & Herndl, 1998; Glud & Mathias, 2004; Egea *et al.*, 2019a).

Implicaciones ecológicas.

Estas comunidades costeras de macrófitos marinos ayudan a compensar los efectos del cambio climático gracias a su alta productividad, ya que son capaces de secuestrar una gran cantidad de dióxido de carbono (CO₂) de la atmósfera (Nellemann *et al.*, 2009; Duarte *et al.*, 2013) y, por tanto, contribuir al almacenamiento neto de C en el océano (es decir, C azul). No obstante, su potencial como sumidero depende en última instancia del equilibrio entre las entradas y salidas de C (Barrón & Duarte, 2009; Ferguson *et al.*, 2017), es decir, de la distribución de ese COD en las diferentes fracciones que determinarán su biodisponibilidad (refractario y lábil). Por tanto, lo que determinará realmente el potencial de estos ecosistemas vegetados como sumidero de C serán las proporciones de COD_R y COD_L (Santos *et al.*, 2004; Kennedy *et al.*, 2010), ya que mientras que la fracción lábil del COD puede alimentar la producción secundaria de la comunidad, la refractaria puede mejorar la capacidad potencial de sumidero de C de estas comunidades.

Analizando los flujos de COD se ha podido observar que, al igual que la PPN, la naturaleza de este COD es diferente para el tipo de comunidad y la estación de muestreo. Las praderas de *C. nodosa* son las mayores productoras de COD, pero nuestros resultados muestran que la naturaleza del COD total proveniente de estas fanerógamas es un 59% refractario, lo que significa que la mayor parte de los flujos de COD de estos ecosistemas quedan almacenados y no vuelven a la cadena trófica. Las praderas de *H. incrassata*, por su parte, no solo presentan menores flujos de COD, sino que solo un 29% del COD liberado es refractario, lo que significa que la mayor parte de éste es consumido por las bacterias heterotróficas, entrando nuevamente en la cadena trófica. Nuestros resultados muestran que las diferencias entre estos porcentajes de COD_R son significativas, tanto para la comunidad como para la estación. Si analizamos nuestros resultados en términos absolutos, podemos ver claramente que la comunidad dominada por *C. nodosa* es la que posee más COD refractario, mientras que la de *H. incrassata* es la que presenta un ratio menor.

Esta diferencia en la naturaleza de los flujos de COD confirma la importancia de las fanerógamas marinas como sumidero de C y que esta capacidad se ve negativamente influenciada por la presencia de algas no nativas, ya que este C liberado es en gran medida refractario y, por lo tanto, no es devuelto a la atmósfera en forma de CO₂, a diferencia del COD liberado por la invasora. Esto confirma lo enunciado por estudios previos, que las interacciones entre las praderas marinas y las algas verdes presentan efectos negativos sobre la capacidad de

almacenar COD_R del ecosistema (Dumay *et al.*, 2002; Taplin *et al.*, 2005; Stafford & Bell, 2006; Tuya *et al.*, 2013). Estos resultados resaltan la importancia de prevenir las invasiones y de evitar la pérdida y degradación de las comunidades de fanerógamas marinas, pues el C refractario almacenado en estos sistemas podría remineralizarse y liberarse nuevamente a la atmósfera (Marbà *et al.*, 2015).

Este estudio reveló que un cambio en las comunidades bentónicas como consecuencia de la llegada de especies invasoras conllevaría a grandes cambios en el ciclo del C del sistema. Estas especies podrían extenderse a las comunidades vecinas que comparten el mismo paisaje costero poco profundo, tal y como sucedió con *H. incrassata* en la bahía de Palma, lo que reduciría el potencial de estos sistemas como productores primarios y sumideros de C.

Además, también existen diversos estudios que han demostrado como aparentemente los cambios en las condiciones ambientales como consecuencia del crecimiento de las actividades humanas o el cambio climático (turbidez, eutrofización) pueden alterar el equilibrio de las especies nativas a favor de algas invasoras (Tuya *et al.*, 2013). Concretamente, algunos estudios han destacado como existen sistemas donde otras macroalgas tienden a expandirse en detrimento de poblaciones de fanerógamas marinas como *C. nodosa* (Stutes *et al.*, 2007; Antón *et al.*, 2011; Tuya *et al.*, 2013).

Así pues, a partir de los resultados de nuestro estudio, observamos que las zonas costeras poco profundas presentan una gran variabilidad estacional y específica de la comunidad, mostrando que la sucesión ecológica de las comunidades bentónicas dada por la colonización de macroalgas invasoras sobre las praderas de *C. nodosa* podría conducir a alterar los balances de absorción de C y liberación de COD en el área. Este estudio muestra que la respuesta de la comunidad dominada por *C. nodosa* a la aparición de *H. incrassata* es negativa, reduciendo tanto sus tasas metabólicas como sus flujos de COD. Además, la sustitución de las praderas de fanerógamas por parte de algas invasoras como *H. incrassata* puede no sólo modificar la naturaleza del COD liberado sino también provocar la liberación del COD refractario que almacenan estas plantas marinas. Además, vista la naturaleza tropical de esta alga invasora, y la susceptibilidad de las fanerógamas marinas mediterráneas a los impactos humanos (Boudouresque *et al.*, 2009) es posible que el efecto de esta alga se vea exacerbado en combinación con las diferentes presiones y amenazas que afectan a las praderas.

CONCLUSION

Los resultados demostraron que las zonas costeras poco profundas presentan una gran variabilidad estacional y específica de la comunidad. Podemos concluir que, a una escala anual, tanto las comunidades de fanerógamas marinas como las comunidades de macroalgas forman praderas autotróficas, y que tanto las comunidades dominadas por *C. nodosa* como las praderas mixtas son productoras de COD, mientras que las comunidades dominadas por *H. incrassata* son consumidoras de COD. Además, todas las tasas y flujos estudiados se ven beneficiadas por las temperaturas estivales. Las comunidades de *C. nodosa* presentaron tasas metabólicas y flujos de COD considerablemente elevados en relación con las comunidades dominadas por *H. incrassata*. Se observó claramente como la presencia de *H. incrassata* en la comunidad nativa de *C. nodosa* (pradera mixta) provocó la reducción de las tasas metabólicas i los flujos de COD de la comunidad, mostrando valores más similares a las de las praderas de *H. incrassata* en verano y a las de *C. nodosa* en invierno, ya que la reducción de las temperaturas provoca que *H. Incrassata* este inactiva.

Además, mientras que el COD de *H. incrassata* presenta un bajo porcentaje de refractariedad y es mayormente consumible, se observó que las comunidades dominadas por *C. nodosa* no solo presentaban mayores flujos de COD, sino que la naturaleza de estos era mayormente refractaria, funcionando como importantes sumideros de C, que juegan un papel esencial en la lucha contra el cambio global, ya que no solo absorben grandes cantidades de CO₂ debido a su elevada productividad, sino que son capaces de mantenerlo almacenado en el océano formando una de las reservas de C más importantes del mundo.

BIBLIOGRAFÍA

- Arber, A. (2010). *Water plants: a study of aquatic angiosperms*. Cambridge University Press. Obtenido de: https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=ccplJVJsf3UC&oi=fnd&pg=PA227&ots=pO6EUIZ6IK&sig=6o4k_kH-gM_bQDV0ouz7Q16DbA&redir_esc=y#v=onepage&q=cymodocea nodosa&f=false
- Adams, M.P., Collier, C.J., Uthicke, S., Ow, Y.X., Langlois, L., & O'Brien, K.R. (2017). Model fit versus biological relevance: Evaluating photosynthesis-temperature models for three tropical seagrass species. *Scientific reports*, 7(1), 1-12.
- Agawin, N.S., & Duarte, C.M. (2002). Evidence of direct particle trapping by a tropical seagrass meadow. *Estuaries*, 25(6), 1205-1209.
- Alós, J., Tomas, F., Terrados, J., Verbruggen, H., & Ballesteros, E. (2016). Fast-spreading green beds of recently introduced *Halimeda incrassata* invade Mallorca island (NW Mediterranean Sea). *Marine Ecology Progress Series*, 558, 153–158. <https://doi.org/10.3354/meps11869>
- Antón, A., Cebrian, J., Heck, K., Duarte, C.M., Sheehan, K.L., Miller, M.E.C., & Foster, C.D. (2011). Decoupled effects (positive to negative) of nutrient enrichment on ecosystem services. *Ecological Applications*, 21(3), 991–1009.
- Apostolaki, E.T., Holmer, M., Marbà, N., & Karakassis, I. (2011). Epiphyte dynamics and carbon metabolism in a nutrient enriched Mediterranean seagrass (*Posidonia oceanica*) ecosystem. *Journal of sea research*, 66(2), 135-142
- Arias-Ortiz, A., Serrano, O., Masqué, P., Lavery, P.S., Mueller, U., Kendrick, G.A., & Mateo, M.A. (2018). A marine heatwave drives massive losses from the world's largest seagrass carbon stocks. *Nature Climate Change*, 8(4), 338.
- Ballesteros, E., Cebrian, E., & Alcoverro, T. (2007). Mortality of shoots of *Posidonia oceanica* following meadow invasion by the red alga *Lophocladia lallemandii*. *Botanica marina*, 50(1), 8- 13.
- Basterretxea, G., Sabatés, A., Jordi, A., Catalán, I.A., Álvarez, I., Palmer, M., & Morales-Nin, B. (2009). *En El Parque Nacional Del Archipiélago De Cabrera*. Obtenido de: <https://www.miteco.gob.es>
- Barrón, C., Marbà, N., Terrados, J., Kennedy, H., & Duarte, C. M. (2004). Community metabolism and carbon budget along a gradient of seagrass (*Cymodocea nodosa*) colonization. *Limnology and Oceanography*, 49(5), 1642–1651. <https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.5.1642>
- Barrón C. & Duarte C.M. (2009) Dissolved organic matter release in a *Posidonia oceanica* meadow. *Marine Ecology Progress Series*, 374, 75-84.
- Barrón, C., Apostolaki, E.T., & Duarte, C.M. (2012). Dissolved organic carbon release by marine macrophytes. *Biogeosciences Discussions*, 9(2), 1529–1555. <https://doi.org/10.5194/bgd-9-1529-2012>
- Barrón, C., Apostolaki, E.T., & Duarte, C.M. (2014). Dissolved organic carbon fluxes by seagrass meadows and macroalgal beds. *Frontiers in Marine Science*, 1(OCT), 1–11. <https://doi.org/10.3389/fmars.2014.00042>
- Borowitzka, M.A., Lethbridge, R.C., & Charlton, L. (1990). Species richness, spatial distribution and colonisation pattern of algal and invertebrate epiphytes on the seagrass *Amphibolis griffithii*. *Marine ecology progress series. Oldendorf*, 64(3), 281-291.
- Boudouresque, C.F., Bernard, G., Pergent, G., Shili, A., & Verlaque, M. (2009). Regression of Mediterranean seagrasses caused by natural processes and anthropogenic disturbances and stress: a critical review. *Botanica Marina*, 52(5), 395-418.
- Bujosa Homar, M.E. (2018). *Fish spatial regime shifts associated to non-native green beds of a newly-introduced tropical seaweed in the Mediterranean*. <http://dspace.uib.es/xmlui/handle/11201/148828>
- Burrows, M.T., Schoeman, D.S., Buckley, L.B., Moore, P., Poloczanska, E. S., Brander, K. M. & Holding, J. (2011). The pace of shifting climate in marine and terrestrial ecosystems. *Science*, 334(6056), 652-

- Cambridge, M.L., & Hocking, P.J. (1997). Annual primary production and nutrient dynamics of the seagrasses *Posidonia sinuosa* and *Posidonia australis* in south-western Australia. *Aquatic Botany*, 59(3-4), 277-295.
- Cancemi, G., Buia, M.C., & Mazzella, L. (2002). Structure and growthdynamics of *Cymodocea nodosa* meadows. *Scientia Marina*, 66(4), 365-373.
- Caye, G., & Meinesz, A. (1985). Observations on the vegetative development, flowering and seeding of *cymodocea nodosa* (Ucria) ascherson on the Mediterranean coasts of France. *Aquatic Botany*, 22(3-4), 277-289. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(85\)90005-1](https://doi.org/10.1016/0304-3770(85)90005-1)
- Ceccherelli, G., & Campo, D. (2002). Different effects of *Caulerpa racemosa* on two co-occurring seagrasses in the Mediterranean. *Botanica Marina*, 45(1), 71-76
- Cox, T. E., Schenone, S., Delille, J., Díaz-Castañeda, V., Alliouane, S., Gattuso, J. P., & Gazeau, F. (2015). Effects of ocean acidification on *Posidonia oceanica* epiphytic community and shoot productivity. *Journal of Ecology*, 103(6), 1594-1609
- Dabadie, M., Pérez, C., Arturi, M., Goya, J., & Sandoval, M. (2018). Calibración del método de pérdida de peso por ignición para la estimación del carbono orgánico en Inceptisoles del NE de Entre Ríos. *Revista de La Facultad de Agronomía, La Plata*, 117(1), 157-162.
- Dafner, E. V., & Wangersky, P. J. (2002). A brief overview of modern directions in marine DOC studies part II - Recent progress in marine DOC studies. *Journal of Environmental Monitoring*, 4(1), 55-69. <https://doi.org/10.1039/b107279j>
- Davidson EA, Janssens IA. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*. 440(7081) 165-173. <https://doi.org/10.1038/nature04514> PMID: 16525463
- Davis, B. C., & Fourqurean, J. W. (2001). Competition between the tropical alga, *Halimeda incrassata*, and the seagrass, *Thalassia testudinum*. *Aquatic Botany*, 71(3), 217-232.
- Del Giorgio, P. A., Cole, J. J., & Cimbleris, A. (1997). Respiration rates in bacteria exceed phytoplankton production in unproductive aquatic systems. *Nature*, 385(6612), 148-151.
- Deudero, S., Box, A., Alós, J., Arroyo, N. L., & Marbà, N. (2011). Functional changes due to invasive species: Food web shifts at shallow *Posidonia oceanica* seagrass beds colonized by the alien macroalga *Caulerpa racemosa*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 93(2), 106-116. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.03.017>
- Duarte, C. M., & Chiscano, C. L. (1999). Seagrass biomass and production: a reassessment. *Aquatic botany*, 65(1-4), 159-174
- Duarte, C. M., Middelburg, J. J., & Caraco, N. (2005). Major role of marine vegetation on the oceanic carbon cycle. *Biogeosciences*, 2(1), 1-8.
- Duarte, C. M., Marbà, N., Gacia, E., Fourqurean, J. W., Beggins, J., Barrón, C., & Apostolaki, E. T. (2010). Seagrass community metabolism: Assessing the carbon sink capacity of seagrass meadows. *Global Biogeochemical Cycles*, 24(4). <https://doi.org/10.1029/2010GB003793>
- Duarte, C.M., Kennedy, H., Marbà, N., & Hendrks, I. (2013). Assessing the capacity of sea-grass meadows for carbon burial: current limitations and future strategies. *Ocean & coastal management*, 83, 32-38.
- Duarte, C. M. (2017). Reviews and syntheses: Hidden forests, the role of vegetated coastal habitats in the ocean carbon budget. *Biogeosciences*, 14(2), 301-310. <https://doi.org/10.5194/bg-14-301-2017>
- Dumay, O., Pergent, G., Pergent-Martini, C., & Amade, P. (2002). Variations in caulerpenyne contents in *Caulerpa taxifolia* and *Caulerpa racemosa*. *Journal of chemical Ecology*, 28(2), 343-352.
- Egea, L. G., Jiménez-Ramos, R., Hernández, I., Bouma, T. J., & Brun, F. G. (2018). Effects of ocean acidification and hydrodynamic conditions on carbon metabolism and dissolved organic carbon (DOC) fluxes in seagrass populations. *PLoS ONE*, 13(2), 1-20.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0192402> P MID: 29420625

- Egea, L. G., Barrón, C., Jiménez-Ramos, R., Hernández, I., Vergara, J. J., Pérez-Lloréns, J. L., & Brun, F. G. (2019a). Coupling carbon metabolism and dissolved organic carbon fluxes in benthic and pelagic coastal communities. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 227(May 2018), 106336. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.106336>
- Egea, L. G., Jiménez-Ramos, R., Hernández, I., & Brun, F. G. (2019b). Effect of In Situ short-term temperature increase on carbon metabolism and dissolved organic carbon (DOC) fluxes in a community dominated by the seagrass *Cymodocea nodosa*. *PLoS ONE*, 14(1), 1–20. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0210386>
- Ferguson, A. J., Gruber, R., Potts, J., Wright, A., Welsh, D. T., & Scanes, P. (2017). Oxygen and carbon metabolism of *Zostera muelleri* across a depth gradient—Implications for resilience and blue carbon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 187, 216–230.
- Gacia, E., Duarte, C. M., & Middelburg, J. J. (2002). Carbon and nutrient deposition in a Mediterranean seagrass (*Posidonia oceanica*) meadow. *Limnology and Oceanography*, 47(1), 23–32.
- Gacia, E.C.M., Duarte, C.M., & Middelburg, J.J., (2002). Carbon and nutrient deposition in a Mediterranean seagrass (*Posidonia oceanica*) meadow. *Limnology and Oceanography* 47, 23–32.
- Galil, B. S., Marchini, A., Occhipinti-Ambrogi, A., Minchin, D., Narščius, A., Ojaveer, H., & Olenin, S. (2014). International arrivals: widespread bioinvasions in European Seas. *Ethology Ecology & Evolution*, 26(2-3), 152–171.
- Glud, R.N., Mathias, M., 2004. Virus and bacteria dynamics of a coastal sediment: implications for benthic carbon cycling. *Limnol. Oceanogr.* 49, 2073–2081.
- Guiry M.D., & Guiry G.M. (2016). AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. www.algaebase.org (accessed 27 June 2016)
- Hansell, D.A., & Carlson, C.A. (2001). Marine dissolved organic matter and the carbon cycle. *Oceanography* 14(4), 41–49.
- Hansell, D. A. (2013). Recalcitrant Dissolved Organic Carbon Fractions. *Annual Review of Marine Science*, 5(1), 421–445. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120710-100757>
- Hartog, C. Den, & Kuo, J. (2006). Taxonomy and biogeography of seagrasses. In *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation* (pp. 1–23). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2983-7_1
- Hedges, J. I., Keil, R. G., & Benner, R. (1997). What happens to terrestrial organic matter in the ocean?. *Organic geochemistry*, 27(5-6), 195–212.
- Hemminga, M. A., & Duarte, C. M. (2000). *Seagrass ecology*. Cambridge University Press.
- IPCC (2013). Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S.K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex & P.M. Midgley (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1535 pp
- Kähler, P., Bjørnsen, P. K., Lochte, K., & Antia, A. (1997). Dissolved organic matter and its utilization by bacteria during spring in the Southern Ocean. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 44(1–2), 341–353. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(96\)00071-9](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(96)00071-9)
- Kennedy, H., Beggins, J., Duarte, C. M., Fourqurean, J. W., Holmer, M., Marbà, N., & Middelburg, J. J. (2010). Seagrass sediments as a global carbon sink: Isotopic constraints. *Global Biogeochemical Cycles*, 24(4).
- Laffoley, D., & Grimsditch, G. D. (2009). *The management of natural coastal carbon sinks*. Iucn.
- Lyimo, D.L., Gullström, M., Lyimo, T.J., Deyanova, D., Dahl, M., Hamisi, & M.I., Björka, M. (2017). Shading and simulated grazing increase the sulphide pool and methane emission in a tropical seagrass meadow. *Marine Pollution Bulletin*. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.09.005>
- Maher, D.T., & Eyre, B.D., (2010). Benthic fluxes of dissolved organic carbon in three temperate Australian estuaries: implications for global estimates of benthic DOC fluxes. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 115(G4).

- Marbà, N., Fuarte, C. M., Agustí, S., Calleja, M. I., Díaz-Almela, E., Santiago, R., & Martínez, R. (2006). Regresión de praderas de Posidonia oceanica y calidad ambiental en el Parque Nacional del Archipiélago de Cabrera: Causas y Magnitud. *Proyectos de investigación en parques nacionales. MAGRAMA*, 149159.
- Marba, N., & Duarte, C. M. (2010). Mediterranean warming triggers seagrass (*Posidonia oceanica*) shoot mortality. *Global Change Biology*, 16(8), 2366-2375
- Martin, S., Rodolfo-Metalpa, R., Ransome, E., Rowley, S., Buia, M. C., Gattuso, J. P., & Hall-Spencer, J. (2008). Effects of naturally acidified seawater on seagrass calcareous epibionts. *Biology letters*, 4(6), 689-692
- Marx, L. (2019). *Marine macrophytes as carbon sinks : comparison between two endemic plants and the invasive alga halimeda incrassata*. Master Thesis, University of Ghent, 22 pages.
- Mass, T., Genin, A., Shavit, U., Grinstein, M., & Tchernov, D. (2010). Flow enhances photosynthesis in marine benthic autotrophs by increasing the efflux of oxygen from the organism to the water. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(6), 2527-2531.
- McKenzie, L., Nordlund, L. M., Jones, B. L., Cullen-Unsworth, L. C., Roelfsema, C. M., & Unsworth, R. (2020). The global distribution of seagrass meadows. *Environmental Research Letters*.
- Mcleod, E., Chmura, G. L., Bouillon, S., Salm, R., Björk, M., Duarte, C. M., ... & Silliman, B. R. (2011). A blueprint for blue carbon: toward an improved understanding of the role of vegetated coastal habitats in sequestering CO₂. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(10), 552-560.
- Morris, E.P., Peralta, G., Van Engeland, T., Bouma, T.J., Brun, F.G., Lara, M., Hendriks, I.E., Benavente, J., Soetaert, K., Middelburg, J.J., Perez-Llorens, J.L., (2013). The role of hydrodynamics in structuring in situ ammonium uptake within a submerged macrophyte community. *Limnology and Oceanography: Fluids and Environments*, 3(1), 210-224
- Nellemann, C., Corcoran, E., Duarte, C.M., Valdés, L., De Young, C., Fonseca, L., Grimsditch, G., (2009). Blue Carbon: the Role of Healthy Oceans in Binding Carbon. A Rapid Response Assessment. *United Nations Environment Programme Earthprint*, pp. 78.
- Nordlund, L. M., Jackson, E. L., Nakaoka, M., Samper-Villarreal, J., Beca-Carretero, P., & Creed, J. C. (2018). Seagrass ecosystem services—What's next?. *Marine pollution bulletin*, 134, 145-151.
- Lee, K. S., Park, S. R., & Kim, Y. K. (2007). Effects of irradiance, temperature, and nutrients on growth dynamics of seagrasses: a review. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 350(1-2), 144-175.
- Orfila, A., Jordi, A., Basterretxea, G., Vizoso, G., Marbà, N., Duarte, C. M., Werner, F. E., & Tintoré, J. (2005). Residence time and *Posidonia oceanica* in Cabrera Archipelago National Park, Spain. *Continental Shelf Research*, 25(11), 1339–1352. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2005.01.004>
- Orth, R. J., Carruthers, T. J., Dennison, W. C., Duarte, C. M., Fourqurean, J. W., Heck, K. L., & Short, F. T. (2006). A global crisis for seagrass ecosystems. *Bioscience*, 56(12), 987-996.
- Ogawa, H., & Tanoue, E. (2003). Dissolved organic matter in oceanic waters. *Journal of Oceanography*, 59(2), 129-147.
- Pastor, F., Valiente, J. A., & Palau, J. L. (2019). *Sea Surface Temperature in the Mediterranean: Trends and Spatial Patterns (1982–2016)* (pp. 297–309). Birkhäuser, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-11958-4_18
- Pergent, G., Romero, J., Pergent-Martini, C., Mateo, M. A., & Boudouresque, C. F. (1994). Primary production, stocks and fluxes in the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Marine Ecology Progress Series*, 139-146.
- Piazzi, L., Balata, D., Ceccherelli, G., & Cinelli, F. (2005). Interactive effect of sedimentation and *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* invasion on macroalgal assemblages in the Mediterranean Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64(2-3), 467-474.

- Raniello, R., Mollo, E., Lorenti, M., Gavagnin, M., & Buia, M. C. (2007). Phytotoxic activity of caulerpenyne from the Mediterranean invasive variety of *Caulerpa racemosa*: a potential allelochemical. *Biological Invasions*, 9(4), 361-368.
- Rejas, D., Valverde, C., & Fernández, C. E. (2012). Nutrient limitation and grazing losses as controlling factors of bacterial and phytoplankton. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental*, 30, 1-12.
- Rius, M., Clusella-Trullas, S., McQuaid, C. D., Navarro, R. A., Griffiths, C. L., Matthee, C. A., ... & Turon, X. (2014). Range expansions across ecoregions: interactions of climate change, physiology and genetic diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 23(1), 76-88.
- Romera-Castillo, C., Pinto, M., Langer, T. M., Álvarez-Salgado, X. A., & Herndl, G. J. (2018). Dissolved organic carbon leaching from plastics stimulates microbial activity in the ocean. *Nature communications*, 9(1), 1-7.
- Samper-Villarreal, J., Lovelock, C. E., Saunders, M. I., Roelfsema, C., & Mumby, P. J. (2016). Organic carbon in seagrass sediments is influenced by seagrass canopy complexity, turbidity, wave height, and water depth. *Limnology and Oceanography*, 61(3), 938–952. <https://doi.org/10.1002/lno.10262>
- Sangil, C., Martín-García, L., Afonso-Carrillo, J., Barquín, J., & Sansón, M. (2018). *Halimeda incrassata* (Bryopsidales, Chlorophyta) reaches the Canary Islands: Mid- and deep-water meadows in the eastern subtropical Atlantic Ocean. *Botanica Marina*, 61(2), 103–110. <https://doi.org/10.1515/bot-2017-0104>
- Santos, R., Silva, J., Alexandre, A., Navarro, N., Barrón, C., Duarte, C.M., (2004). Ecosystem metabolism and carbon fluxes of a tidally-dominated coastal lagoon. *Estuaries* 27, 977–985.
- Savva, I., Bennett, S., Roca, G., Jordà, G., & Marbà, N. (2018). Thermal tolerance of Mediterranean marine macrophytes: Vulnerability to global warming. *Ecology and evolution*, 8(23), 12032-12043.
- Short, F. T., Polidoro, B., Livingstone, S. R., Carpenter, K. E., Bandeira, S., Bujang, J. S., ... & Erftemeijer, P. L. (2011). Extinction risk assessment of the world's seagrass species. *Biological Conservation*, 144(7), 1961-1971.
- Stafford, N.B., & Bell, S.S., (2006). Space competition between seagrass and *Caulerpa prolifera* (Forsskaal) Lamouroux following simulated disturbances in Lassing Park, FL. *J. Exp. Marine Biology and Ecology*, 333, 49–57.
- Stoderegger, K., & Herndl, G.J., (1998). Production and release of bacterial capsular material and its subsequent utilization by marine bacterioplankton. *Limnology and Oceanography*, 43, 877–884.
- Stutes, J., Cebrian, J., Stutes, A. L., Hunter, A., & Corcoran, A. A. (2007). Benthic metabolism across a gradient of anthropogenic impact in three shallow coastal lagoons in NW Florida. *Marine Ecology Progress Series*, 348, 55-70.
- Sureda, A., Box, A., Terrados, J., Deudero, S., & Pons, A. (2008). Antioxidant response of the seagrass *Posidonia oceanica* when epiphytized by the invasive macroalgae *Lophocladia lallemandii*. *Marine environmental research*, 66(3), 359-363.
- Sureda, A., Tejada, S., Capó, X., Melià, C., Ferriol, P., Pinya, S., & Mateu-Vicens, G. (2017). Oxidative stress response in the seagrass *Posidonia oceanica* and the seaweed *Dasycladus vermicularis* associated to the invasive tropical green seaweed *Halimeda incrassata*. *Science of the Total Environment*, 601–602, 918–925. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.05.261>
- Taplin, K.A., Irlandi, E.A., Raves, R., 2005. Interference between the macroalga *Caulerpa prolifera* and the seagrass *Halodule wrightii*. *Aquatic Botany* 83, 175–186.
- Terrados, J., Terrados, J., & Pons, F. J. M. (2008). Epiphyte load on the seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile does not indicate anthropogenic nutrient loading in Cabrera Archipelago National Park (Balearic Islands, Western Mediterranean). *Scientia Marina*, 72(3), 503–510. <https://doi.org/10.3989/scimar.2008.72n3503>
- Tuya, F., Png-Gonzalez, L., Riera, R., Haroun, R., & Espino, F. (2014). Ecological structure and function differs between habitats dominated by seagrasses and green seaweeds. *Marine Environmental*

Research, 98, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2014.03.015>

- Unsworth, R. K., & Cullen, L. C. (2010). Recognising the necessity for Indo-Pacific seagrass conservation. *Conservation Letters*, 3(2), 63-73.
- Unsworth, R. K., Ambo-Rappe, R., Jones, B. L., La Nafie, Y. A., Irawan, A., Hernawan, U. E., ... & Cullen-Unsworth, L. C. (2018). Indonesia's globally significant seagrass meadows are under widespread threat. *Science of the Total Environment*, 634, 279-286.
- Vaquer-Sunyer, R., Barcons, J., Marbà, N., & Hendriks, I. E. (2018). Changes in metabolic rates of Mediterranean seagrass meadows affected by invasive species and global warming. In *Geophysical Research Abstracts* (Vol. 20).
- Vargas-Yáñez, M., García, M. J., Salat, J., García-Martínez, M. C., Pascual, J., & Moya, F. (2008). Warming trends and decadal variability in the Western Mediterranean shelf. *Global and Planetary Change*, 63(2-3), 177-184
- Verbruggen, H., De Clerck, O., Schils, T., Kooistra, W. H., & Coppejans, E. (2005). Evolution and phylogeography of *Halimeda* section *Halimeda* (Bryopsidales, Chlorophyta). *Molecular phylogenetics and evolution*, 37(3), 789-803.
- Vergés, A., Steinberg, P. D., Hay, M. E., Poore, A. G., Campbell, A. H., Ballesteros, E., ... & Figueira, W. (2014). The tropicalization of temperate marine ecosystems: climate-mediated changes in herbivory and community phase shifts. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1789), 20140846.
- Waycott, M., Longstaff, B. J., & Mellors, J. (2005). Seagrass population dynamics and water quality in the Great Barrier Reef region: a review and future research directions. *Marine pollution bulletin*, 51(1-4), 343-350.
- Wefer, G. (1980). Carbonate production by algae *Halimeda*, *Penicillus* and *Padina*. *Nature*, 285(5763), 323-324.
- Willette, D. A., & Ambrose, R. F. (2012). Effects of the invasive seagrass *Halophila stipulacea* on the native seagrass, *Syringodium filiforme*, and associated fish and epibiota communities in the Eastern Caribbean. *Aquatic Botany*, 103, 74–82. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.06.007>
- Williams, S. L. (2007). Introduced species in seagrass ecosystems: status and concerns. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 350(1-2), 89-110.
- Ziegler, S., & Benner, R. (1999). Dissolved organic carbon cycling in a subtropical seagrass-dominated lagoon. *Marine Ecology Progress Series*, 180, 149-160..